

**ČESKÁ ZEMĚDĚLSKÁ UNIVERZITA V PRAZE**  
**FAKULTA ŽIVOTNÍHO PROSTŘEDÍ**  
**KATEDRA EKOLOGIE**



Česká zemědělská univerzita v Praze  
**Fakulta životního  
prostředí**

**Vliv managementu na ekosystém africké savany**

(Impact of management on African savanna ecosystems)

Doktorská dizertační práce

**Ing. Magdalena Žáčková**

Školitel: Doc. RNDr. Pavla Hejmanová, Ph.D.

Praha 2014

## **Prohlášení**

Prohlašuji, že jsem předloženou dizertační práci vypracovala samostatně pod vedením doc. RNDr. Pavly Hejmanové, Ph.D., a že jsem použila pouze prameny, které uvádím v seznamu použité literatury.

V Praze, dne .....

## **Poděkování**

Tímto bych chtěla velmi poděkovat své školitelce a kamarádce, Pavle Hejcmanové, jak za její odborné vedení, cenné podněty a rady, tak za vstřícnost, lidský přístup a všeobecnou podporu, kterou mi poskytla nejen při tvorbě této dizertační práce. Rovněž bych chtěla poděkovat za přínosné připomínky a odbornou pomoc Michalu Hejcmanovi. Upřímné poděkování patří spoluautorům uvedených publikací a členům "antilopího týmu", především Karolíně Brandlové, Pavle Jůnkové Vymyslické, Tamaře Fedorově, Petru H. Vernerovi, Kateřině Hozdecké, Pavlu Brandlovi, Janu Svitálkovi a Michaele Stejskalové. Děkuji také ředitelům rezervací Bandia a Fathala, Georgesovi Rezkovi a Christianu Deringovi, jakožto celé Společnosti pro ochranu životního prostředí a fauny Senegalu (SPEFS) a Ředitelství národních parků Senegalu (DPN). Speciální dík patří nejen pedagogům, ale také ostatním zaměstnancům Fakulty životního prostředí za jejich vstřícnost a lidský přístup. V neposlední řadě chci z celého srdce poděkovat své rodině a svým nejbližším za bezmeznou podporu (jak morální, tak finanční), všestrannou pomoc a trpělivost. Děkuji za poskytnuté granty, bez nichž by práce nemohla vzniknout. Výzkum byl podpořen Celouniverzitní interní grantovou agenturou ČZU (CIGA 20114201 a CIGA 20114203) a Interní grantovou agenturou FŽP ČZU (IGA 2011421103137).

## **Obsah**

1. Úvod.....	5
2. Cíle práce .....	6
3. Literární rešerše.....	9
Savany.....	9
Hlavní determinanty savan.....	10
Význam, ochrana a management zvěře v Africe .....	18
Strategie ochrany a managementu zvěře.....	19
Vliv managementu na zvěř a její chování .....	21
Výzkum v ochraně zvířat .....	25
Potravní selektivita býložravců .....	25
Stanovení početnosti zvěře.....	30
4. Seznam použité literatury I .....	35
5. Výsledky dizertační práce .....	56
5.1 Článek I.....	57
5.2. Článek II.....	67
5.3. Článek III. ....	77
5.4 Článek IV. ....	106
6. Komentář k výsledkům dizertační práce.....	126
7. Závěr .....	141
8. Seznam použité literatury II .....	142

# 1. ÚVOD

Motto:  
„Než můžeme přírodě poroučet, musíme ji poslouchat.“  
Francis Bacon

Ochrana přírody a zachování biodiverzity je významným nástrojem k udržení ekologické rovnováhy na Zemi. Záchrana jednotlivých druhů, jakožto i celých společenstev a ekosystémů je důležitá nejen z environmentálního hlediska, ale také pro rozvoj lidské společnosti, která byla od nepaměti s jednotlivými ekosystémy spjata.

Druhově rozmanité africké savany jsou zdrojem obživy a příjmů pro místní obyvatele. Kromě přímého užitku, jako je např. získávání potravy, léčivých rostlin a dřeva, mají v dnešní době značnou ekonomickou hodnotu i jako turistické cíle. Degradační a ztráta biodiverzity savan by tedy mohla mít dalekosáhlé důsledky pro život v nich. Nadměrné využívání přírodních zdrojů savany může významně ovlivnit všechny složky celého ekosystému, a ohrozit tak jeho stabilitu a fungování. Jedině vhodně zvoleným managementem (řízením) a adekvátním využíváním těchto oblastí, co se typu i intenzity týče, lze zajistit zachování rovnováhy a udržitelnost využití savanových ekosystémů.

Ke stanovení optimálního managementu savan mohou značně přispět výzkumné práce z těchto oblastí, ať již zaměřené na studium vegetace, zvěře či jejich interakcí. Zvláště významné mohou být ekologické a behaviorální studie ohrožených druhů. Za přispění výzkumu je možné pochopit fungování jednotlivých složek ekosystému, jejich funkce a vzájemné vztahy, jakožto i příčiny a důsledky degradace. Vhodnou formou a na vhodných místech prezentované výsledky mohou být následně převedeny do praxe. Snadná dostupnost a všeobecná srozumitelnost výsledků je nesmírně důležitá právě v takových oblastech, jako jsou africké savany. Jedině tak se zvýší pravděpodobnost, že nové a často zásadní poznatky budou nějakým způsobem reflektovány v praxi.

## **2. CÍLE PRÁCE**

### **Cíl práce**

Celkovým cílem této dizertační práce bylo objasnit vztahy mezi dřevinami a velkými býložravci v ekosystému západoafrické savany a přinést nové poznatky týkající se managementu savanových ekosystémů a jeho vlivu na jednotlivé složky ekosystému, s ohledem na jejich vzájemné interakce.

### **Dílčí cíle, výzkumné otázky a předpoklady**

**I.** Stanovit vliv managementu na dřeviny sub-humidního savanového ekosystému v Národním parku Delta du Saloum, Senegal.

- Liší se druhové bohatství, diverzita a denzita dřevin v závislosti na managementu?
- Na území vystaveném vlivu člověka a jeho aktivit je nižší druhové bohatství, diverzita a denzita dřevin oproti chráněným územím.

**II.** Stanovit vliv příkrmování na (potravní) chování antilop Derbyho (*Taurotragus derbianus derbianus*) v podmínkách oborového chovu v rezervaci Fathala, Senegal.

- Jaký vliv má příkrm nutričně bohatými lusky na denní aktivity a na potravní chování antilop Derbyho?
- Jsou-li antilopy Derbyho příkrmovány nutričně bohatými lusky, tráví kratší dobu příjmem potravy a delší dobu odpočinkem než v případech bez příkrmu.

**III.** Stanovit vliv kvality potravních zdrojů na potravní preference a mechanismus selekce potravy antilop Derbyho v podmínkách oborového chovu v rezervaci Fathala.

- Má kvalita biomasy vliv na výběr potravy antilopami Derbyho?
- Jaké je nutriční složení druhů antilopou Derbyho nejvíce a nejméně okusovaných?
- Antilopy Derbyho si vybírají potravu s vysokým obsahem dusíkatých látek a fosforu a nízkým obsahem vlákniny.

**IV.** Zhodnotit vliv osoby sčítáče (sběrače) na spolehlivost sčítání hromádek trusu jakožto metody pro stanovení početnosti antilop v podmírkách západoafrické savany v období sucha v Národním parku Niokolo Koba, Senegal.

- Existuje rozdíl v počtu nalezených hromádek trusu antilop mezi jednotlivými sčítáči s ohledem na jejich pohlaví, vzdělání a zkušenosti?
- Sčítáči s přírodovědným vzděláním a sčítáči s předchozími zkušenostmi se sčítáním trusu naleznou vyšší počet hromádek trusu než sčítáči jiného vzdělání a sčítáči bez zkušeností. Pohlaví sčítáče na počet nalezených hromádek trusu nemá vliv.

### **Praktický přínos**

Výsledky této dizertační práce mají přinést poznatky, které usnadní rozhodování managerů (správců) savanových oblastí a ochránců divoké zvěře.

Z praktického hlediska jsou cíle dizertační práce následující:

**I.** Přinést poznatky o vlivu managementu na vegetaci v sub-humidní savaně, jelikož dosavadní výzkumy probíhaly téměř výhradně v podmírkách aridních a semi-aridních. Získat znalosti o tom, do jaké míry omezení lidské činnosti či regulace početnosti zvěře může ovlivnit regeneraci savanové vegetace tak, aby se svojí skladbou přiblížila přírodním podmínkám a mohla dlouhodobě být využívána jak místními obyvateli, tak původní zvěří. Ověřit, zda vyšší denzita (divoké) zvěře má na vegetaci obdobný vliv jako lidská činnost.

**II.** Přinést poznatky o možnosti využití příkrmování divokých zvířat, především těch v podmírkách záchovných chovů. Získat informace o vlivu příkrmu na chování zvířat, jeho pozitivních aspektech a případných rizikách. Posoudit, jakou roli může hrát příkrmování při řízení chovů (kriticky ohrožených) divokých zvířat v lidské péči a příp. i v případě reintrodukčních programů.

**III.** Přinést poznatky o tom, do jaké míry ovlivňuje (nutriční) složení vegetace potravní chování zvířat (antilop Derbyho). Stanovit potravní preference antilop Derbyho a poskytnout tak managerům populace v lidské péči informace, které

mohou být využity pro zajištění optimálních podmínek v záchranném chovu a při výběru optimálního místa pro rozšíření záchranného chovu či dokonce reintrodukci.

**IV.** Ověřit spolehlivost sčítání trusu jako metody pro stanovení výskytu a početnosti zvířat, jež je základem pro zásadní rozhodnutí managerů nejen chráněných oblastí a ochránců divoké zvěře. Zhodnotit možnost zapojení do sběru dat nekvalifikovaných pracovníků bez příslušného vzdělání či předchozích zkušeností, a tím ověřit přístupnost a snadnou využitelnost této metody managery či pracovníky národních parků, rezervací a dalších oblastí v podmírkách africké savany.

### **3. LITERÁRNÍ REŠERŠE**

#### **SAVANY**

Savany se rozkládají v oblastech mezi tropickými deštnými lesy a pouštěmi (Ker, 1995). Pokrývají zhruba šestinu zemského povrchu (Grace et al., 2006). Tvoří polovinu území Afriky, Austrálie, Jižní Ameriky a přibližně 10% území tropické Asie (Skarpe, 1991). Pod vlivem odlišných podmínek se struktura savan jednotlivých kontinentů do určité míry liší, avšak obecně je pro tyto ekosystémy typický souvislý travinný porost s nesouvisle vyskytujícími se dřevinami (Skarpe, 1991; Scholes, 1997; Ludwig et al., 2008).

Nejrozlehlejší území savan se rozprostírá na africkém kontinentu, kde tyto ekosystémy pokrývají 15,1 milionů km<sup>2</sup> (Grace et al., 2006). Přibližně 2,7 milionu km<sup>2</sup> zaujímá savana zvaná miombo (Frost, 1996). Tuto rozsáhlou oblast táhnoucí se od Angoly, přes Malawi, Zambii až do Zimbabwe pokrývá stromová savana s vysokostébelnatými trávami, v níž dominují dřeviny rodu *Brachystegia*, *Julbernardia* a *Isoberlinia*. V sušších oblastech s chudými půdami, nazývaných mopane, dominuje *Colophospermum mopane* a dřeviny rodu *Acacia*. Na sever od Konžské pánve se savany rozprostírají v širokém pásu od Senegalu na západě až po západní Súdán na východě. V tomto pásu jsou od severu na jih rozlišovány tři zóny dle typu savany: sahelská, súdánská a guinejská. Sahelská zóna, na severu ohraničená pouští Sahara, je velmi suchá se srážkovým úhrnem 200 – 400 mm za rok (le Houérou, 1989). Hustě obydlená súdánská zóna je značně pozeměněná lidskou činností. Dominantou sahelské i súdánské zóny jsou stromy rodu *Acacia*. V sahelské oblasti se však vyskytují poměrně řídce a nedosahují velké výšky. V guinejské oblasti dřeviny dorůstají výšky 12 – 15 m. Jsou to např. druhy *Anogeissus leiocarpus*, *Burkea africana*, *Isoberlinia* spp., *Lophostoma lenceolata*, a *Terminalia* spp. Mezi trávami dominují rody *Andropogon*, *Hyparrhenia* či *Pennisetum* (Osborne, 2000).

Pro africké savany jsou typické sezonné klimatické změny. Horké období dešťů je střídáno obvykle delším mírně chladnějším obdobím sucha. Na většině území afrických savan k této změně dochází jen jednou během roku, pouze v rovníkové oblasti východní Afriky se pod vlivem monzunového podnebí vystřídá období dešťů s obdobím sucha dvakrát za rok (Scholes & Walker, 2004). Období sucha, které trvá 3 až 7 měsíců, je základním limitujícím faktorem pro růst rostlin. Některé stromy

v tomto období shazují listy, aby nové vyrašily několik týdnů před začátkem období dešťů, kdy je vlhkost půdy minimální a teploty vzduchu extrémně vysoké. Díky této adaptaci jsou stromy schopny plně využít hned první srážky na počátku období dešťů. Kvetení a tvorba semen u stromů nastává v různou dobu v závislosti na druhu. Některé druhy kvetou na počátku období dešťů, jiné uprostřed a jiné na konci. V případě trav a bylin v období sucha odumírají nadzemní orgány. U víceletých druhů se z nadzemní biomasy tvoří vrstva chránící půdu před vysycháním. Vegetační období trav spadá do období dešťů. Na začátku období sucha se tvoří semena, nadzemní biomasa následně usychá (Osborne, 2000).

## Hlavní determinanty savan

Odlišná struktura a funkce savany na různých územích je dána rozdíly ve srážkových poměrech, kvalitě půdy, ohňovém režimu a zastoupení herbivorů (Skarpe, 1992). Na africkém kontinentu jsou to především ohně a velcí býložravci, kteří zásadně ovlivňují savanové ekosystémy (Osborne, 2000).

### Ohně

Ohně jsou charakteristickým fenoménem afrických savan. Frekvence přirozených ohňů je různá, jednou za rok ve vlhčích savanách až jednou za deset let a více v extrémně suchých oblastech (Scholes & Walker, 2004), kde až nadprůměrné srážky umožňují produkci dostatečného množství spalitelné biomasy. Ani v těchto případech však ohně nedosahují velké intenzity. V extrémně vlhkých savanách je zas potřeba dlouhého období sucha, které umožní vysušení biomasy. Přirozené ohně, vznikající během bouřek, nejsou příliš časté v porovnání s těmi, které zakládají lidé, především v období sucha (Skarpe, 1992). Oheň v savaně se může šířit na velké vzdálenosti rychlosťí až 5 – 10 m za minutu. Na povrchu země se teplota snadno vyšplhá až k 600 °C. Takovýchto hodnot v určitém místě však teplota dosahuje jen na velmi krátkou dobu. Pod povrchem země je teplota nesrovnatelně nižší, což umožňuje přežití podzemních částí rostlin i ve chvílích, kdy nadzemní biomasa je zničena ohněm. Řada savanových druhů rostlin je na vypalování adaptována. Stromy a keře mají silnou, dobře izolující kůru a mohou klíčit z podzemních orgánů. Koruny stromů jsou většinou před spálením chráněny svou polohou nad úrovní plamenů a málo nahloučeným růstem jednotlivých stromů, který znemožňuje přeskok ohně z jednoho jedince na druhého (Osborne, 2000). Trávy, které po vypálení klíčí, jsou

schopné pokračovat v růstu pouze v případě brzkého příchodu deště. Po vypálení v období sucha nové výhonky kvůli nedostatku vody vadou nebo jsou spaseny herbivory. Následná regenerace již není možná z důvodu nedostatku živin půdě. Dochází-li k takovéto situaci často, mohou být ohně příčinou vegetačních změn v savaně, kdy jsou vytrvalé druhy trav nahrazeny efemerními druhy (Skarpe, 1992) či obecně druhy neadaptované na vypalování jsou nahrazeny druhy se schopností vyrovnat se s ohněm. Četnost ohňů určuje, kolik času na regeneraci rostlina má. Čím pomalejší regenerace rostliny určitého druhu a čím častější výskyt ohně, tím vyšší pravděpodobnost, že daný druh bude nahrazen, a dojde tedy ke změně ve struktuře vegetace. Vůči ohni tolerantní druhy, které se množí vegetativně, regenerují rychleji než druhy množící se pouze semeny (Osborne, 2000).

Oheň je lidmi hojně využíván v řadě savanových oblastí. Vypalování, ať již pravidelné či jednorázové, je používáno např. k obnově pastevních porostů, žďáření či dokonce ochraně vesnic před divokými zvířaty, zejm. hady (Osborne, 2000). Navíc oheň, jakožto přirozená součást savan a jeden z faktorů ovlivňujících druhové složení a strukturu savan, by měl být také součástí managementu chráněných území. Absence ohně by v některých oblastech mohla způsobit přeměnu savanového ekosystému v uzavřený lesní porost (Bond et al., 2003). Avšak aby se oheň stal účinným nástrojem managementu těchto území, je nutné definovat optimální ohňový režim. Ten však není univerzálně použitelný (Bond & Archibald, 2003), a proto je nezbytné stanovit frekvenci, intenzitu a období vypalování pro každé území zvlášť na základě místních podmínek.

### **Velcí býložravci**

Africké savany vynikají obrovskou druhovou diverzitou živočišných druhů, především velkých býložravců (Scholes & Walker, 2004; Tredt et al., 2005). Právě velcí býložravci, kteří významnou měrou ovlivňují vegetaci a její strukturu (Asner et al., 2009), patří mezi hlavní regulátory prostředí afrických savanových ekosystémů (Laws, 1970). V tomto ohledu jsou za klíčový druh považováni sloni, kteří zvláště při vyšších hustotách jedinců přeměňují lesnaté savany na savany křovité či dřevin prosté (Cumming et al., 1997). Kromě okusování a lámání větví sloni poškozují stromy loupáním kůry a vyvracením stromů (Hiscocks, 1999). Navíc negativní vliv slonů na dřeviny savan může být znásoben za spolupůsobení ohně či mrazu (Holdo, 2007). Sloni svým působením narušují rovnováhu mezi travinami a dřevinami ve

prospěch travin (Trollope et al., 1998; van de Koppel & Prins, 1998). S intenzivnějším růstem travin narůstá travní biomasa, která spolu s olámanými větvemi a vyvrácenými stromy je příčinou častějších a intenzivnějších ohňů. Také mráz může hrát významnou roli (Childe & Walker, 1987). Porosty stromů narušené slony se stávají zranitelnější a citlivější vůči působení jak ohně, tak mrazu (Holdo, 2006).

Kromě slonů mohou působit velké ztráty na porostech dřevin v savanách i další velcí býložravci, jako např. žirafy, nosorožci dvourozí a různé druhy antilop (Dublin et al., 1990; Ruess & Halter, 1990; Bond & Loffell, 2001). Tito a další velcí býložraví okusovači významně ovlivňují semenáčky a mladé stromy dřevin. Okusem a pošlapáním poškození mladí jedinci hynou rovnou či později vlivem ohně, jelikož nejsou schopni dorůst v plně vzrostlé jedince vůči ohni odolné (McNaughton et al., 1988). Okus velkými býložravci zvyšuje citlivost dřevin i vůči dalším abiotickým faktorům. Například kombinace okusu a nízkých srážek způsobuje značné ztráty na stromových porostech savan (Birkett & Stevens-Wood, 2005).

Zatímco na dřeviny savan působí především okusovači, společenstva travin ovlivňují zas zejména spásáči. Ti spásáním buď přímo ovlivňují druhové složení travin (Olff & Ritchie, 1998) nebo nepřímo udržováním nízkého porostu limitují výskyt, rozšiřování a intenzitu ohňů, a tím strukturu a stabilitu vegetačního pokryvu. Mezi nejvýznamnější spásáče v tomto ohledu patří např. nosorožci tuponosí (Waldrum et al., 2008), hroši (Verweij et al., 2006), ale také pakoně (McNaughton, 1984).

Velcí býložravci však na vegetaci savan působí i pozitivně. Zvláště velký význam mají zvířata pro rostliny z důvodu šíření jejich semen a plodů (zoochorie). Některá semena mají na svém povrchu různá příchytná zařízení (háčky, ostny) nebo jsou lepkavá, a mohou být tedy přenášena na těle zvířete (epizoochorie). Jiná semena jsou pozřena a po průchodu trávicím traktem jsou šířena spolu s trusem (endozoochorie). Některé druhy rostlin nemají pro tento způsob přenosu semena uzpůsobená a při průchodu trávicím traktem mohou být zničena. Avšak pro řadu druhů je endozoochorie nesmírně důležitá jak z důvodu šíření semen, tak z důvodu často nezastupitelného vlivu na jejich klíčení (Chapman et al., 1992; Traveset et al., 2007). Navíc endozoochorie zvyšuje pravděpodobnost přežití semenáčků, jelikož ty mohou v počáteční fázi růstu čerpat živiny z výkalů, se kterými jsou vyloučeny z těla býložravců (Miller, 1996). Průchod trávicím traktem velkých býložravců může

omezit zamoření semen škůdci, a podpořit tak jejich následné klíčení a přežití (Miller, 1994; Or & Ward, 2003). Na životaschopnost semenáčků pozitivně působí velcí býložravci také nepřímo tím, že potlačují výskyt malých býložravců a hmyzu (Goheen et al., 2004), jejichž vliv na semenáčky může být fatální.

Ač velcí býložravci svou pastvou a okusem odebírají z ekosystému velké množství živin, značné množství do něj zase vrací defekací a urinací. V místech vylučování velkých herbivorů tak vznikají na živiny bohaté plochy, které mohou být pro rostliny rychlým zdrojem živin (McNaughton et al., 1988).

#### *Antipredační strategie rostlin*

Aby rostliny dokázaly odolávat tlaku ze strany býložravců, vyvinuly se u nich dvě základní strategie. Strategie tolerance umožňuje rostlinám kompenzovat ztráty způsobené býložravci zrychlením růstu. Avšak tato schopnost kompenzačního růstu, kterou mají především traviny, ale i některé dřeviny, je limitována určitými faktory, jako je např. dostupnost živin (Chapin & McNaughton, 1989), dostatek vláhy, sezóna či intenzita herbivorie (Oba et al., 2000).

Strategie avoidance, vyhnutí se herbivorii, zahrnuje různé obranné mechanismy. Mezi ty základní patří mechanická a chemická obrana. Do mechanické obrany rostlin patří celá škála nástrojů znepříjemňujících konzumaci rostliny či sloužících k zastrašení (potenciálního) konzumenta, jeho zranění a případně zabítí. Mechanická obrana zahrnuje např. tvorbu trichomů, tvrdých skořápek plodů či různých látek, jako pryskyřic a vosků, pokrývajících epidermis rostlin. V obraně proti velkým býložravcům významnou roli hrají trny a jim podobné útvary (Cooper & Owen-Smith, 1986; Gowda, 1996). U trav se zas mohou vytvářet silikáty (McNaughton et al., 1985), které působí jako abraziva a omírají zuby býložravců. To značně omezuje spektrum herbivorů, kteří jsou schopni tyto trávy spásat (Scholes & Walker, 2004). Chemické obrana je realizovaná prostřednictvím látek, které mají vliv na chutnost, stravitelnost či toxicitu rostlin. Většina těchto látek patří mezi sekundární metabolity rostlin. Jsou to např. různé alkaloidy, terpenoidy a fenolické látky. Na základě účinného množství mají tyto látky kvalitativní či kvantitativní povahu. Látky kvalitativní povahy jsou toxické i v malém množství, proto je jejich obsah v rostlině relativně nízký (méně než 2% sušiny). Tyto látky obvykle narušují metabolismus zvířete. Látky kvantitativní povahy jsou obsaženy v rostlině ve větší míře (5 – 40%

sušiny). Při konzumaci většího množství těchto látek dochází ke snížení stravitelnosti potravy, a tedy nižšímu příjmu živin.

Obranné mechanismy lze obecně rozdělit na konstitutivní a indukované. Prostředky konstitutivní obrany jsou přítomny po celý život rostliny, zatímco indukované se tvoří či jsou aktivovány na základě podnětu, po aktuálním působení herbivora, ať již jde o produkci chemických látek či fyziologické a morfologické změny (Karban & Myers, 1989). Při napadení rostliny zejm. býložravým hmyzem může docházet k tvorbě chemických obranných látek, které budou postihují přímo herbivora či mají schopnost přilákat jeho přirozené nepřátele (Paré & Tumlinson, 1999; Arimura et al., 2005). Odezvou na okus dřevin velkými býložravci může být růst delších trnů (Young & Okello, 1998). Specifickým druhem obrany před herbivorem je mutualistický vztah rostliny s jiným živočichem. Např. agresivní mravenci rodu *Crematogaster* žijící symbioticky na stromech *Acacia drepanolobium* brání tyto stromy před okusem mladých žiraf (Madden & Young, 1992). Rostliny na oplátku za obranu svým symbiontům nabízí útočiště a stravu (Young et al., 1997).

### *Vliv rostlin na býložravce*

Velcí býložravci významně ovlivňují vegetaci savan, zároveň však rostliny působí na býložravce a jejich chování. Traviny, bylinky a dřeviny savan jakožto potravní zdroje herbivorů mají vliv nejen na jejich růst, přežívání a rozmnožování, ale také na jejich rozmístění v krajině, kdy nerovnoměrné zastoupení potravních zdrojů, způsobuje nerovnoměrné rozmístění jejich konzumentů. Kromě abiotických faktorů, jako např. vzdálenost k vodnímu zdroji, je to právě kvalita a kvantita dostupných potravních zdrojů, která ovlivňuje rozšíření herbivorů v krajině (Bailey et al., 1996). Stejně tak sezónní změny dostupnosti a kvality rostlin jsou jednou z příčin migračních pohybů mnoha druhů velkých býložravců (Fryxell & Sinclair, 1988).

### **Lidé**

V oblastech savan existují od pradávna kultury spojené s pastvou skotu. V mnoha ohledech jsou tyto kultury kolébkou dnešní civilizace (Skarpe, 2000). Savany tedy nebyly a nejsou formovány pouze faktory prostředí, jako jsou srážky, kvalita půdy, ohně či herbivorie, ale také lidmi a jejich činností. Avšak v důsledku neustálého růstu populace na Zemi dochází v poslední době k pronikání lidí do oblastí, které byly dříve obývány a užívány pouze divokou zvěří. Osídlováním a využíváním těchto

oblastí nutně dochází ke změně původního prostředí a environmentálních podmínek, což může vést jak ke změně struktury a dynamiky vegetace (Higgins et al., 1999), tak i chování původní divoké zvěře a jejích stavů (Svedarsky, 2008). S narůstajícím tlakem na africké savany se tak zvyšuje i riziko jejich degradace (Skarpe, 1990; Fynn & O'Connor, 2000).

#### *Vliv lidí na vegetaci*

V mnoha oblastech Afriky jsou v poslední době často rozsáhlá území savan mycena, klučena a vypalována, aby mohla být následně využita k pěstování plodin či využívána pro pastvu dobytka. Jinde jsou zakládány dobytčí farmy a farmy s divokou zvěří nebo savany slouží jako zdroj dřeva a mimodřevních lesních produktů. Na jiných místech naopak vznikají více či méně chráněná území. Využívání a obhospodařování afrických savan je tedy různé, jakožto i jeho intenzita, a tím i vliv na strukturu a fungování savanového ekosystému a jeho složek.

Spásání porostů je jedním z nejvýznamnějších faktorů ovlivňující strukturu savanové vegetace (Skarpe, 1991). Intenzivní pastva může zapříčinit redukci chutných druhů travin a bylin za současného rozšíření méně chutných druhů a dřevin (O'Connor & Pickett, 1992; Cingolani et al., 2005). Dlouhodobou nadměrnou pastvou dobytka dochází k redukci nadzemní i podzemní biomasy trav. Tím se zvyšuje dostupnost živin, zejména vody, pro invazní dřeviny, a snižuje se četnost a intenzita ohňů (van Langevelde et al., 2003; Smit, 2004). To vede k zarůstání savany těmito druhy dřevin s nízkou chutností pro býložravce (Jeltsch et al., 1997; Roques et al., 2001). Rozšířování dřevin a zarůstání travnatých ekosystémů invazními druhy je v dnešní době hojně rozšířeným a vážným problémem v řadě oblastí Afriky (Moleele et al., 2002; Coetzee et al., 2008; Yusuf et al., 2011).

Na druhou stranu právě dřeviny jsou zvláště citlivé na nevhodné obhospodařování, jehož vliv se může silněji projevit za spolupůsobení nepříznivých abiotických podmínek. Např. intenzivní okus v kombinaci s nízkými srážkami může vést k značným ztrátám na porostech dřevin (Prins & van der Jeugd, 1993; Birkett & Steven-Wood, 2005). Interakce okusu a vypalování omezuje klíčení dřevin, což má negativní vliv na jejich porosty (Eckhardt et al., 2000; Holdo et al., 2009). Tuto interakci je proto možné využít k potlačení zarůstání savan invazními druhy dřevin (Augustine & McNaughton, 2004; Schutz et al., 2011). Okus dobytkem snižuje pravděpodobnost přežití semenáčků, zpomaluje růst jak semenáčků (Tsegaye et al.,

2009), tak i plně vzrostlých jedinců (Tsegaye et al., 2010), redukuje jejich životaschopnost (Dhillion & Gustad, 2004) a densitu (Noumi et al., 2010). Těžba dřeva, ať již pro komerční účely či pro potřebu místních obyvatel, postihuje strukturu vegetace, sniže druhovou diverzitu a zvyšuje mortalitu těžených druhů (Shackleton, 1993; Lykke, 1998; Goudie, 2006; Luoga et al., 2004), čímž může přispět k trvalému odlesnění (Ribot, 1999). Těžba dřeva v kombinaci s přepásáním může dokonce vést k dezertifikaci savanových oblastí (Zheng & Eltahir, 1997; Mortimore & Turner, 2005; Ozer et al., 2010). Také sběr a těžba mimodřevních lesních produktů, jako jsou například plody, semena, listy a kůra, může mít na dřeviny negativní vliv (zvýšení mortality, snížení regenerace a density semenáčků), který se projevuje zvláště při intenzivním využívání, nevhodných sklizňových postupech či v kombinaci s nepříznivými podmínkami prostředí (Gaoue & Ticktin, 2007; Djossa et al., 2008; Schumann et al., 2010; Venter & Witkowski, 2010). Stavy některých druhů dřevin s často vysokým socioekonomickým významem v mnoha oblastech afrických savan klesají na kritickou úroveň či mizí úplně. Nejčastěji tomu tak bývá v oblastech neustálého rozšiřování zemědělské půdy, kde jsou semenáčky a mladé stromy spásány dobytkem či každoročně odstraňováni během mýcení a pletí polí (Wezel & Lykke, 2006). Právě semenáčky dřevin jsou vystaveny velkému tlaku jak ze strany lidí, tak ze strany živočichů domácích i divokých, což má za důsledek obtížnou regeneraci ustupujících druhů.

### *Vliv lidí na herbivory*

Stavy afrických herbivorů jsou přímo ovlivňovány ilegálním lovem. Především velcí býložravci, jako např. sloni a nosorožci, jsou častými oběťmi pytláků. V minulých letech lov slonů kvůli slonovině zapříčinil pokles jejich stavů v mnoha zemích Afriky. Po ustanovení zákazu obchodu se sloními produkty roku 1989 došlo k omezení pytláctví a obnově sloních populací (Osborne, 2000). Avšak po uvolnění zákazu v zemích na jihu Afriky (Botswana, Namibia a Zimbabwe) roku 1997 došlo k opětovnému nárůstu pytláctví slonů v mnoha afrických zemích (Maingi et al., 2012). Rovněž lov nosorožců byl po řadu desetiletí velkým problémem. Stavy nosorožců dvourohých v Africe se mezi lety 1970 a 1987 snížily o zhruba 95 – 97% (Brodie et al., 2011). V současné době i přes značné ochranářské snahy množství upytlačených nosorožců stoupá, patrně jako důsledek rostoucí poptávky po jejich rozích na asijském kontinentu. Kromě trofejí jsou velcí býložravci loveni kvůli masu

(Ndibalema & Songorwa, 2008). Nelegální lov je velkým problémem mnohých chráněných území. Např. v Tanzáni, v národním parku Serengeti je ilegální lov příčinou poklesu stavů řady druhů zvířat, např. buvolů (Osborne, 2000; Loibooki et al., 2002). Jelikož pytláci ve většině případů používají k lovnu pasti (oka) negativně ovlivňují i stavy necílových druhů zvířat (Hofer et al., 1996).

Kromě přímého vlivu v podobě pytláctví, působí lidé na velké býložravce i nepřímo. Změna krajiny zapříčiněná rozšiřováním zemědělské půdy a pronikání lidí hlouběji do chráněných území má za následek neustálé zmenšování přirozeného prostředí pro život divoké zvěře. Navíc spolu s lidmi na tato území pronikají i hospodářská zvířata, která se zejména v období omezených zdrojů mohou stát potravními konkurenty divokých býložravců (Voeten & Prins, 1999). Také lidmi a jejich činností indukované změny struktury a dynamiky vegetace, a tedy i změny v kvalitě a kvantitě potravních zdrojů, mají negativní vliv na velké býložravce, na jejich chování, ekologii či početnost populací (Svedarsky et al., 2008).

## **VÝZNAM, OCHRANA A MANAGEMENT ZVĚŘE V AFRICE**

Kromě významné ekologické funkce v savanových ekosystémech mají herbivoři zásadní význam pro člověka a jeho život. Herbivoři a volně žijící zvířata obecně představují pro mnoho obyvatel nezastupitelný zdroj příjmu a obživy. V řadě oblastí Afriky je pro místní obyvatele maso divokých zvířat jediným zdrojem živočišných bílkovin. Jinde je konzumace jejich masa věcí preference, oživení jídelníčku či tradice. Maso ulovených zvířata ne vždy slouží k přímé spotřebě. Mnoho lovců maso prodává a za výdělek kupuje větší množství levnější potravy, kupř. ryby. Kromě masa jsou prodávány také např. kůže, kosti a rohy zvířat. Omezený příjem přináší také prodej živých zvířat především do zoologických zahrad, rezervací a parků (Ntiamoa-Baidu, 1997). Někdy je dokonce maso vedlejším produktem a zvířata jsou lovena primárně pro trofeje. Velká poptávka po trofejích, zejm. velkých býložravců, a záliba ve sportovním lovu dala vzniknout novému odvětví výdělečné činnosti. V současné době na mnoha místech Afriky fungují lovecká safari, která mají jak ekonomický, tak ochranářský význam (Cumming, 1989; Lindsey et al., 2007). Turismus, ať již za účelem lovů či sledování zvířat, je významným zdrojem příjmu nejen pro provozovatele rezervací a parků, ale i pro ostatní místní živnostníky. V neposlední řadě divoká zvířata získávají na významu jako zvířata farmová, protože farmové chovy a ranče mohou být velmi dobrým zdrojem zisku (Ntiamoa-Baidu, 1997; van der Waal & Dekker, 2000).

Na druhou stranu velcí býložravci mohou působit i značné škody. Zejm. v oblastech národních parků a jiných chráněných území může dojít k přemnožení některých druhů divokých zvířat, která zvláště v případě velkých býložravců mohou způsobovat rozsáhlé škody jak na samotných chráněných územích (Cumming et al., 1997), tak v přilehlých vesnicích. Do konfliktu s lidmi se nejčastěji dostávají sloni, kteří ničí nejen úrodu na polích, ale mnohdy i zásoby potravin, ploty a vodní rozvody. Občas také ohrožují přímo zdraví a životy lidí (Tchamba, 1996; Hoare, 1999). Divoká zvířata jsou také zdrojem infekčních onemocnění, která ohrožují především dobytek. Např. pakoně jsou častými přenašeči slintavky a kulhavky v Botswaně a brucelózy v Tanzánii. V neposlední řadě jsou divocí býložravci pro hospodářská zvířata významnými potravními konkurenty (Eltringham, 1990). V takovýchto situacích je nutné najít vhodné nástroje managementu, které pomohou omezit škody, ochránit stabilitu ekosystému, a zároveň neohrozí existenci

přemnoženého druhu. Tímto nástrojem může být např. poměrně kontroverzní řízený odstřel (van Aarde et al., 1999).

Avšak mnoho druhů zvířat se potýká se zcela opačným problémem. Klimatické změny a nadměrná zemědělská činnost spojená s úbytkem přirozeného prostředí, ilegální lov, predace, choroby jsou příčinou drastických ztrát jak v počtech zvířat, tak i v počtech samotných druhů či poddruhů řady býložravců. Tak je tomu i v případě kriticky ohroženého západního poddruhu antilopy Derbyho (*Taurotragus derbianus derbianus*) (IUCN, 2008), jehož poslední volně žijící populace žije v Senegalu v Národním parku Niokolo Koba v počtu méně než 200 kusů (Renaud et al., 2006). Ze zhruba 175 druhů kopytníků na světě jich je 84 zařazeno mezi druhy kriticky ohrožené, ohrožené či zranitelné (IUCN 2002). Řada z nich, jako např. adax núbijský (*Addax nasomaculatus*), gazela dama (*Nanger dama*), hrošík liberijský (*Choeropsis liberiensis*), nyala horská (*Tragelaphus buxtoni*), zebra Grévyho (*Equus grevyi*), patří mezi kopytníky afrického kontinentu. Management zvěře v Africe je proto ve větší míře zaměřen na ochranu zvířat než regulaci jejich stavů. A jsou to právě velcí býložravci, kteří se díky své atraktivitě pro veřejnost (Leader-Williams & Dublin, 2000) a klíčové roli v savanovém ekosystému (Western, 1989) stávají vlajkovými druhy programů pro ochranu biodiverzity (Bowen-Jones & Entwistle, 2002).

## Strategie ochrany a managementu zvěře

Pro účely ochrany savanových ekosystémů, a tedy i divoké zvěře, vznikla a vznikají po celé Africe chráněná území různého typu. Liší se nejen svou velikostí, ale různou mírou narušení dle rozsahu povoleného využívání místním obyvatelstvem. Na území Afriky můžeme rozlišovat od přísně chráněných přírodních rezervací sloužících jen k vědeckým účelům, přes národní parky a rezervace sloužící k ochraně významných druhů, jejich skupin či celých společenstev až po obyvatelstvem plně využívaná území limitovaná udržitelným využíváním přírodních zdrojů (Stuart & Adams, 1990). Základem ochrany biodiverzity ve většině afrických zemí jsou národní parky. Národní parky ve většině případů spadají do státní správy a jejich řízení vládními orgány je mnohdy nevhodné. Na pozice správců a zaměstnanců parků jsou dosazováni lidé s minimálním zájmem o ochranu přírody a nedostatečnou motivací, kteří často pochází z jiných končin země, a tedy k chráněné oblasti nemají žádný vztah. Jejich fungování také komplikují neshody s místními obyvateli, jejich

nespokojenost a nepochopení. Nově ustavená chráněná území jim na první pohled přináší pouze omezení v mnoha ohledech (West et al., 2006). Nedostatečná osvěta a absence zapojení obyvatel do ochrany tento problém jen prohlubuje. Tento model se v mnoha případech ukázal jako nefunkční. Premisa, že místní obyvatelstvo má na udržitelném užívání přírodních zdrojů v dané lokalitě větší zájem než státní úředníci a zná lépe lokální podmínky a problémy, a že místní komunita za využití tradičních forem hospodaření je schopná řídit využívání přírodních zdrojů efektivněji než vládní orgány, dala vzniknout novému modelu řízení chráněných oblastí se zapojením místních obyvatel (angl. community-based conservation, CBC) (Brosius et al., 1998). Míra začlenění místních obyvatel v tomto modelu je různá, avšak přináší jim možnost podílet se na ochraně prostředí, ve kterém žijí, ať již svým způsobem života či participací na řízení chráněných území a jejich managementu. Hlavním cílem CBC je efektivnější ochrana a udržitelné využívání přírodních zdrojů spolu se zlepšením sociální a ekonomické situace místních obyvatel (Songorwa, 1999).

Se zapojením místního obyvatelstva fungují také tzv. přeshraniční parky (angl. transfrontier parks, TFPs) a přeshraniční území ochrany (angl. transfrontier conservation areas, TFCAs) vznikající v místech, kde jsou chráněná území či jejich hustá síť rozdělována hranicemi dvou či více států. TFPs spojují chráněná území dvou států obklopující státní hranici mezi nimi a jsou řízeny jako jednotné celky. Zároveň jsou z území TFPs odstraněny všechny bariéry omezující přirozený pohyb zvířat. TFCAs zahrnují chráněná území různého typu, jako např. národní parky, soukromé rezervace či dokonce lovecké ranče. V případě těchto, často velmi rozsáhlých, území je nemožné odstranit všechny bariéry omezující pohyb zvířat, jako např. silnice a železnice, avšak celá území TFCAs jsou řízena jednotně. Přeshraniční chráněná území obecně mají za cíl ochranu biodiverzity za současného udržitelného využívání přírodních zdrojů. Navíc přináší nové pracovní příležitosti a možnosti zisku pro místní obyvatelstvo, usnadňují turistiku a podporují mezinárodní mír (Hanks, 2001; Hanks, 2003).

V ochraně především malých populací divokých zvířat hrají významnou roli záchovné chovy. Mezinárodní unie pro ochranu přírody a přírodních zdrojů (IUCN) doporučuje využití záchovných chovů pro druhy zvířat, jejichž populace ve volné přírodě čítá méně než 1000 jedinců (Ebenhard, 1995). Avšak záchovné chovy a jejich úspěšnost jsou do jisté míry limitovány několika problémy. Primárním

problémem je mnohdy obtížné vytvoření soběstačné a fungující populace. V záchovných chovech často dochází k reprodukčním problémům, které mohou být způsobeny mnoha aspekty, jako je stres, nevyhovující prostředí, strava či inbrední deprese. Ztráta genetické diverzity může způsobovat větší náchylnost zvířat k nemocem. Také následné reintrodukční programy zaznamenávají poměrně malé procento úspěšnosti. To může být způsobeno jak nedůsledným odstraněním disturbančních faktorů z prostředí, kam je zvěř vypouštěna, tak změnou chování, především potravního, sociálního a antipredačního, či genetickými a fenotypovými změnami způsobenými odlišnými podmínkami záchovného chovu. V neposlední řadě je existence a fungování záchovných chovů často komplikováno jejich náročností na finance a prostor (Snyder et al., 1996). Nicméně pro mnoho druhů jsou záchovné chovy jedinou šancí na záchrannu před vyhynutím (Ebenhard, 1995).

Záchranné programy živočišných druhů (i těch rostlinných) existují dvojího typu: *in situ* a *ex situ*. Ochrana *in situ* je realizována přímo v přirozeném prostředí ohroženého druhu a většinou je spojena i s ochranou biotopu. Chovy druhů chráněných *ex situ* jsou vedeny v prostředí pro tyto druhy nepůvodním. Do této kategorie patří zoologické zahrady, stejně jako chráněná území, nejčastěji parky a rezervace, mimo areál výskytu daného druhu. Jelikož ochrana *ex situ* je limitována řadou problémů a omezenou kapacitou, je vhodné tento typ ochrany používat jen v době, kdy fragmentace a nekontrolované využívání přírodních zdrojů neumožňuje ochranu druhu *in situ* (Balmford et al., 1995) Navíc ochrana *ex situ* ve většině případů nestačí k záchranně druhu, proto je vhodné oba typy kombinovat.

## Vliv managementu na zvěř a její chování

Základem úspěchu záchranných programů ohrožených druhů zvířat je správný management (Innes et al., 1999; Whittington, 1999). Zvláště v případě záchovných chovů může jejich řízení významně rozhodnout o existenci jedné populace či celého druhu. Správně zvolený management by měl zajistit úspěšnou reprodukci zvířat, a tedy zvýšení jejich počtu natolik, aby mohla být následně reintrodukována do míst původního rozšíření. Zároveň by se mělo dbát na minimalizaci rizika snížení genetické diverzity a změny chování zvířat, neboť oba tyto faktory mohou významně ovlivnit životaschopnost a následnou úspěšnost přežití ve volné přírodě.

Na africkém území je většina záchranných programů a záchovných chovů vedena v rezervacích. Jeden z faktorů působících na chování zvířat je velikost jejich životního prostoru, tedy rozloha rezervace. Tu je nutné přizpůsobit nejen druhům zvířat, jejich specifikům a počtu jedinců, ale i prostředí. Při rozhodování o velikosti rezervace či o počtu zvířat do ní umístěných je využíván parametr úživné kapacity prostředí (angl. carrying capacity, CC). CC pro divokou zvěř je definována jako maximální počet zvířat, která jsou schopná se po dlouhou dobu uživit na určitém území, aniž by došlo k poškození biotopu (Fritz & Duncan, 1994). Při množství přesahující CC se zvířata musí potýkat jak s nedostatečným množstvím potravy či nutností přijímat potravu méně kvalitní, tak s limitovaným zdrojem vody (Decker & Purdy, 1988) či dokonce omezeným prostorem. Ten může být příčinou komplikací především u teritoriálních zvířat (López-Sepulcre & Kokko, 2005).

Nízký počet zvířat je zas častým problémem záchovných chovů. Záchovné chovy malých populací ve většině případů vycházejí z malého počtu zakládajících jedinců. V těchto populacích nutně dochází ke křížení blízce příbuzných jedinců, a tedy postupné ztrátě genetické diverzity. To ve většině případů vede ke zvýšení mortality mladých zvířat, snížení plodnosti dospělých jedinců a celkově větší vnímavosti k nemocem, stresu a nepříznivým podmínkám prostředí (Ralls et al., 1979). V takovýchto případech úspěch chovu závisí především na managementu. I v situacích, kdy není možné oživení chovu novými jedinci, musí být cílem managementu minimalizovat příbuznost zvířat (Montgomery et al., 1997). Užitečným nástrojem managementu je rodokmen chovaných zvířat, s jehož pomocí lze spočítat koeficient příbuznosti jednotlivých zvířat, a tedy určit vhodné jedince pro vzájemnou reprodukci (Koláčková et al., 2011).

Kromě počtu jedinců má na zvířata a jejich chování vliv také jejich druhové zastoupení v rámci rezervace či parku. Zatímco některé druhy velkých býložravců využívající stejné biotopy spolu žijí v mutualistickém vztahu přinášejícím výhody na poli ochrany proti predátorům, jiné druhy, jejichž biotopy přesahují byť jen částečně, si mohou potravně konkurovat. Tato konkurence je umocňována omezeným zdrojem potravy či vysokou hustotou zvěře (de Boer & Prins, 1990). Rozdíly v chování lze také pozorovat v případech, kdy je či není v rezervaci přítomen predátor. V přítomnosti predátora je u zvířat udržováno ostražité chování, které může být konáno na úkor potravního chování (Hochman & Kotler, 2007). Se stoupajícím rizikem predace roste také velikost stád býložravců (Hunter & Skinner, 1998). Pokud

v rezervaci predátor není zastoupen, mohou stavy zvířat narůstat rychleji, nejen z důvodu absence přímého ohrožení predátorem, ale také z důvodu navýšení času, kdy se zvířata mohou věnovat příjmu potravy. Na druhou stranu právě v těchto případech mohou nastat problémy po návratu zvířat do volné přírody, zvířata jsou méně vnímatelná k nebezpečí, jejich ostražitost je snížená, a mohou se tak snadno stát obětí predátora (Caro, 2007; Rantanen et al., 2010).

Vzhledem k nižší životoschopnosti mladých a starých zvířat a nižší plodnosti u mladých a starých samic (Gaillard et al., 2000), může růst populace ovlivnit také věková struktura zvířat, jakožto i poměr pohlaví (Caro, 2007). Ač schopnost samců oplodnit značné množství samic je velká, není neomezená. Proto výrazně menší počet samců oproti samicím může zapříčinit nižší reprodukční úspěch (Langvatn & Loison, 1999). To se projevuje zejména v populacích, kde jsou loveni dospělí samci jako nejzádanějšími trofejnými kusy či samci mladí pro nejkvalitnější maso (Ginsberg & Milner-Gulland, 1994). Proto i v případě managementu loveckých rezervací a rančů divoké zvěře je nutná jistá obezřetnost, aby se předešlo populačnímu kolapsu. Zároveň je možné využít tento mechanismus při regulaci přemnožených populací (Owen-Smith et al., 2006).

### **Vliv příkrmování na chování zvěře**

Zabezpečení adekvátní potravy v dostatečném množství je jedním ze základních pilířů záchranných programů ohrožených zvířat, jelikož potrava, co se jak kvality (Liu et al., 1985), tak kvantity (Crawford et al., 2006) týče, významně ovlivňuje život zvířat a jeho projevy (Parket et al., 2009). U velkých býložravců je nedostatečná potrava častým problém, který může mít negativní vliv na jejich zdatnost (angl. fitness) a reprodukci (Bishop et al., 2009). V takovýchto situacích je vhodným nástrojem managementu příkrmování vedoucí ke snížení mortality a zvýšení úspěšnosti reprodukce (Dorgeloh et al., 1996). Na druhou stranu příkrmování může ovlivnit chování zvířat, jako např. jejich rozmístění (Cooper et al., 2006) či ostražitost tím, že si navyknou na přítomnost lidí (Manor & Saltz, 2003). Příkrmování může také přinést neočekávané problémy při případné reintrodukcii zvířat.

Potravní teorie předpokládají, že při dostatku potravy se velcí býložravci živí více selektivně (Westoby, 1974), a také mění svoje chování (Owen-Smith, 1994). Zvířata nadále přijímají dostupnou vegetaci (Cooper et al., 2006), avšak přednostně si

vybírají druhy s vyšší nutriční hodnotou (Murden & Risenhoover, 1993). Dochází k rychlejšímu nasycení zvířat a pokrytí jejich potřeb na živiny, takže zvířata mohou věnovat více času dalším aktivitám, jako jsou sociální interakce, reprodukce, odpočinek (Hejcmanová et al. 2009).

U velkých býložravců bylo příkrmování studováno především v oblastech mírného pásu. Ve většině případů se jednalo o příkrm v zimním období (Schmitz, 1990; Miller et al., 2003; Schmidt & Hoi, 2002). Avšak v tropických oblastech je výzkum příkrmování velkých herbivorů nedostatečný (Boutin, 1990). Jedině vyplnění této vědomostní mezery může poskytnout cenné informace o využitelnosti příkrmu v managementu ohrožených zvířat a jeho případných limitech.

## **VÝZKUM V OCHRANĚ ZVÍŘAT**

Pro stanovení optimálního managementu ohrožených zvířat jsou nezbytné znalosti ekologie a chování daných druhů, jakožto i porozumění vztahům zvířat a rostlin a jejich významu pro dynamiku obou složek ekosystému (Gordon et al., 2004). Avšak u řady ohrožených druhů jsou tyto znalosti nedostatečné či zcela chybí. Behaviorální studie mohou tyto informace poskytnout a pomoci pochopit faktory ovlivňující přežívání a početnost populací ohrožených druhů zvířat. Mezi základní okruhy výzkumu patří např. socialita, rozmnožování, péče o potomstvo, teritoriální chování, migrace a v neposlední řadě potravní chování.

Požadavky na potravu se u jednotlivých živočišných druhů značně liší, a i mezi příbuznými druhy mohou existovat podstatné nuance. Studium potravního chování konkrétních druhů je pro jejich záchranu více než důležité.

### **Potravní selektivita býložravců**

Příjem adekvátních živin v dostatečném množství zvyšuje schopnost přežívání, růstu a rozmnožování jedinců i celých populací. Avšak různé druhy rostlin mají různou výživovou hodnotu a řada z nich postrádá některé pro býložravce esenciální živiny, a proto pouze pečlivý výběr potravy může zajistit jejich vyvážený příjem (Krebs & Davies, 1991).

Potravní selektivita je tedy schopnost, která zajišťuje přísun látek nepostradatelných pro život živočicha a jeho zdatnost. Je však nutné rozlišovat selekci a potravní preference. Zatímco potravní preference představují to, co by živočichové konzumovali, pokud by měli možnost absolutní volby, selekce zahrnuje to, co skutečně konzumují (Hodgson, 1979). V důsledku řady omezení, například environmentálních či způsobených lidskou činností, v reálných podmínkách živočichové možnost svobodné volby nemají, a proto přizpůsobují svoje potravní preference a živí se selektivně výběrem z dostupné nabídky.

Na selekci býložravců můžeme nahlížet na několika úrovních. V závislosti na rostlinách tvořících hlavní složku potravy jedinců rozlišujeme spásáče, okusovače a přechodné typy. Spásáči se živí travními porosty a objemnou pící bohatou na sacharidy, okusovači zas snadno stravitelnou a vysoce kvalitní rostlinnou hmotou. Jedinci přechodného typu oscilují mezi dvěma předchozími skupinami, živí se potravou smíšenou, avšak vyhýbají se zvýšenému příjmu vlákniny (Hofmann, 1989).

Dalším rozlišovacím kritériem je výběr určité rostlinné tkáně či orgánu, kterým se živočich živí. Řada zejm. malých býložravců se specializuje na určitou část rostliny (Begon, 1997). V neposlední řadě lze selekci chápat jako výběr potravy na základě živin a dalších látek v ní obsažených.

### **Selekce na základě látkového složení rostlin**

Dusík je ve výživě zvířat nezastupitelný. Pro býložravce je dusík spolu s fosforem a menší míře draslíkem často limitujícím prvkem (Grant et al., 2000). Také další minerální látky, jako např. sodík, vápník a hořčík, jsou pro býložravce esenciální, a jelikož nemohou být syntetizovány, jejich jediným zdrojem je potrava (McDowell, 2003). Nicméně řada minerálních látek, zejména fosfor a sodík, se v rostlinách vyskytuje v omezeném množství (Ceacero et al., 2010). Zvláště rostliny tropických oblastí mají nižší výživovou hodnotu než rostliny z oblastí mírného pásu a mají chronický nedostatek minerálních látek (McNaughton, 1988). Někteří býložravci proto vyhledávají přirozené minerální lizy (Ayotte et al., 2006), u jiných je potřeba pokrýt nutriční požadavky příčinou migračních pohybů (McNaughton, 1990) a pastvou v biotopech s vysokým podílem druhů na živiny bohatých. Primárně však zvířata zvyšují příjem živin pastvou vybraných druhů rostlin a naopak se vyhýbají druhům, které uplatňují antipredační obranné mechanismy (Owen-Smith & Novellie, 1982; McNaughton et al. 1985; McNaughton & Georgiadis, 1986).

Obsah dusíkatých látek u tropických trav je pro býložravce mnohdy nedostatečný. Právě vhodnou volbou potravy mohou jedinci pokrýt své nároky na tyto látky, a rozhodnout tak o rovnováze dusíkaté bilance. Foguekem et al. (2011) uvádí, že sloni v národním parku Waza v Kamerunu dávají přednost rostlinám s vysokým obsahem dusíkatých látek. Také v případě nosorožců dvourohých (*Diceros bicornis*) je referována výrazná pozitivní selekce rostlin bohatých na dusíkaté látky (Ganqa et al., 2005). U jehňat byla dokázána schopnost výběru takové potravy, která pokryje jejich potřebu na dusíkaté látky a zároveň nedojde k jejich přebytečnému příjmu (Kyriazakis & Oldham, 1993).

Ve východní Africe a v celé sahelské oblasti je limitující živinou fosfor (Sanchez, 2002). Např. v národním parku Serengeti byl v období sucha prokázán obsah fosforu v biomase nízký natolik, že nestačil na pokrytí potřeb tohoto prvku laktujících samic pakoňů (Murray, 1995). Fosfor je důležitý nejen jako stavební látka živočišných těl, ale také má značný vliv na reprodukci (Grant et al., 2000). Rovněž na Novém

Zélandu hraje fosfor významnou roli při výběru potravy býložravci. Forsyth et al. (2002) v rámci výzkumu potravy na Nový Zéland introdukovaných druhů býložravců studoval potravní selekci u jelena lesního (*Cervus elaphus*), daňka skvrnitého (*Dama dama*), jelence běloocasého (*Odocoileus virginianus*) a kozy domácí (*Capra hircus*). Při pastvě na kapradorostech preferovaly sledované druhy rostliny s vyšším obsahem fosforu.

Na pozitivní vliv sodíku v biomase na selekci potravy herbivory poukazují studie potravního chování losů (*Alces alces*) v oblasti kanadských jezer (Fraser et al., 1980; Fraser et al., 1984; Laurian et al., 2008a; Laurian et al., 2008b). Lesní společenstva v této oblasti jsou na sodík poměrně chudá, a proto zvířata vyhledávají jiné zdroje tohoto významného biogenního prvku. Tím jsou velmi často na sodík bohaté vodní rostlinky. Losi při spásání vodních rostlin dávají přednost druhům s vysokým obsahem sodíku, a rovněž si k pastvě vybírají mělké jezera se sedimenty bohatými na minerální látky a hojným výskytem jimi preferovaných druhů vodních rostlin (Fraser et al., 1984). V období, kdy je vodní vegetace nedostatek, losi často migrují k silnicím, kde se zdrojem sodíku stávají solná jezírka (Laurian et al., 2008a) a vegetace rostoucí podél silnic, jež má vyšší koncentrace sodíku (Laurian et al., 2008b).

Sloni v soukromé rezervaci nedaleko národního parku Hwange v Zimbabwe zas preferují vegetaci bohatou na vápník, hořčík, draslík a také dusíkaté látky (Holdo, 2003). Sodík a hořčík jsou minerály významné zejména pro tvorbu kostí a zubů. Nedostatek draslíku může vyvolat svalovou slabost, srdeční selhání či respirační problémy (Mutanga et al., 2004).

Rostlinky s vyšší koncentrací některých látek jako minerálie a dusíkaté látky jsou tedy pro býložravce často atraktivní a při výběru potravy je preferují, zatímco zvýšený obsah látek jiných může mít na selekci potravy zcela opačný vliv. Na Nový Zéland introdukovaný jelen skotský (*Cervus elaphus scoticus*) přednostně okusuje druhy s nízkým obsahem listové vlákniny, druhům s vysokým obsahem vlákniny v listech se naopak vyhýbá (Forsyth et al., 2005). Také srnec obecný (*Capreolus capreolus*) v západní Francii si vybírá stravu s nižším obsahem vlákniny (Tixier et al., 1997).

Třísloviny, alkaloidy a jiné antinutriční látky rovněž hrají významnou roli při výběru potravy býložravci. Jak již samotný název napovídá antinutriční látky mimo jiné nepříznivě působí na kvalitu potravy a využití živin v ní obsažených. Např. třísloviny díky své schopnosti vytvářet pevné vazby s trávicími enzymy a bílkovinami

negativně působí na trávení a využití bílkovin tím, že snižují jejich stravitelnost (Silanikove et al., 1996).

Jednotlivé druhy herbivorů se liší způsobem zacházení s rostlinami obsahující tyto látky. U řady zvířat fungují fyziologické mechanizmy, které umožňují odbourání toxických látek či minimalizaci negativních účinků těchto látek. Jiní vůči nim vykazují i poměrně vysokou míru tolerance (Provenza et al., 1992). Sliny jelence ušatého (*Odocoileus hemionus*) obsahují bílkoviny, které váží třísloviny, čímž dochází k menším ztrátám dusíkatých látek a redukci absorpce tříslovin, a tedy snížení nebezpečí intoxikace (Robbins et al., 1987). Austin et al. (1989) uvádí, že produkce proteinů vázajících třísloviny jsou schopni především okusovači na rozdíl od spásaců. Toto tvrzení potvrzuje srovnání slin spásáče, nosorožce tuponosého (*Ceratotherium simum*), a okusovače, nosorožce dvourohého (*Diceros bicornis*), jehož schopnost vázat třísloviny byla mnohem větší (Clauss et al., 2005). Ovce (*Ovis aries*) při výskytu tříslovin v potravě vykazují sníženou stravitelnost vlákniny (Robbins et al., 1991), avšak tolerují poměrně vysoké koncentrace pyrrolizidinových alkaloidů (Launchbaugh et al., 2001).

Jiné druhy býložravců využívají k omezení negativních účinků antinutričních látek behaviorální mechanismy jako je právě selekce potravy s minimálním obsahem těchto látek. Nosorožec dvourohý východní (*Diceros bicornis michaeli*) v národním parku Nairobi v Keni si k okusu vybírá rostliny s nízkým obsahem fenolů a alkaloidů (Muya & Oguge, 2000). Kozorožec nubijský (*Capra ibex nubiana*) v Negevské poušti na jihu Izraele se při hledání stravy zdržuje méně na místech s vegetací obsahující kyselinu tříselnou (Hochman & Kotler, 2006). Jansen et al. (2007) uvádí, že kozy při pokusech v Jihoafrické republice dávali přednost rostlinám s nižším obsahem tříslovin. Avšak spíše než absolutní vyhýbání se rostlinám obsahujícím tyto látky byl pozorován výběr potravy tak, aby celkový obsah zkonzumovaných tříslovin nepřekročil určitou prahovou hodnotu. Právě množství a druh přijaté třísloviny rozhoduje o míře škodlivosti pro konzumenta (Frutos et al., 2004). Jelenec ušatý (*Odocoileus hemionus*) si vybírá rostliny s vysokým obsahem stravitelné sušiny. Pokud jsou hodnoty stravitelné sušiny v rostlině vysoké a fenolů nízké, zvíře preferuje tuto rostlinu. Pokud jsou však hodnoty stravitelné sušiny v rostlině vysoké a fenolů také vysoké, jelenec upřednostňuje rostlinu s nižším energetickou hodnotou a nízkým obsahem fenolů (McArthur et al., 1993). Hervás et al. (2003) ve svém pokusu podával ovcím intraruminálně různé množství kebračových tříslovin.

Negativní účinky se však prokázaly pouze při nejvyšší studované koncentraci těchto látek (3,0 g na kg živé hmoty za den). U zvířat vystavených účinku nižších koncentrací tříslovin nedošlo k snížení příjmu potravy ani viditelnému poškození tkání.

Z výše uvedených příkladů je patrné, že potravní preference a výběr potravy jednotlivých druhů býložravců se liší. Odlišné nutriční požadavky však můžeme pozorovat i v rámci jednoho druhu či populace. Tyto rozdíly jsou dány zejména vlivem věku, pohlaví a fyziologického stavu.

Výzkum žiraf v Nigeru prokázal odlišnou potravní selekci u zvířat různého věku a pohlaví. Kojící samice se vyhýbaly tříslovinám v potravě, nekojící samice a samci si vybírali potravu bohatou na bílkoviny a tuky, zatímco subadultní jedinci zas rostliny s vysokým obsahem bílkovin, uhlohydrátů a střední hladinou tříslovin (Caister et al., 2003).

Rozdíly ve výběru potravy lze sledovat i u konkrétních jedinců v rámci jednoho roku. Tyto změny jsou dány vlivem sezóny. Preference zvířat zůstávají stejné, ovšem nabídka potravy a její kvalita se během roku výrazně mění. V létě je v údolích Jeseníků dostatečná nabídka ostružiníků (*Rubus* spp.) bohatých na živiny. Proto tyto rostliny tvoří výraznou část diety jelenů lesních (*Cervus elaphus*). Avšak na podzim a v zimě, kdy listy ostružiníků opadávají, se jeleni pasou zejména na travních porostech, které v této roční době obsahují více živin než dřeviny (Kamler et al., 2011). Také v národním parku Lake Manyara v severní Keni kvalita potravy kolísá vlivem sezóny. Krátké a dlouhé období dešťů je obdobím hojnosti, kdy množství dusíkatých látek ve vegetaci je vysoké. Po období dešťů se kvalita potravy snižuje a na konci období sucha klesá na svá minima. Snížení obsahu živin v potravě buvolů afrických (*Syncerus caffer*) tak negativně působí na jejich růstové schopnosti a komplikuje produkci mléka u laktujících samic (Prins & Beekman, 1989).

### **Mechanismus selekce**

Výše zmíněné studie a řada dalších potvrzují, že býložravci si nevybírají stravu náhodně, ale naopak poměrně cíleně. Otázkou však zůstává, jakým mechanismem k takové selekci dochází. Může to být učení 1) od matky či od vrstevníků, 2) pokusomyl, 3) post-ingestní následky (Provenza et al., 1992).

Burritt & Provenza (1992) zkoumali preference tříměsíčních jehňat, kterým byl podáván sacharínový či glukózový roztok. Po dobu deseti dnů byl dvěma skupinám

zvířatům střídavě podáván sacharínový či glukózový roztok s příchutí pomeranče či hroznového vína. Jedna skupina střídavě dostávala sacharínový roztok s příchutí pomeranče a glukózový roztok s příchutí hroznového vína a druhá skupina naopak. Před začátkem pokusu nebyl jehňaty přednostně vybíráni ani jeden z roztoků. Po ukončení pokusu byl zvířatům nabídnut roztok již bez sladidel pouze s příchutí pomeranče či hroznů. Zvířata výrazně preferovala chuť spojenou s glukózou, tedy příjem energie. Na základě výsledků autoři pokusu uvádějí, že zvířata nemají vrozené schopnosti poznat chemické složení potravy, tyto schopnosti a preference potravy se vytvářejí až na základě pozitivních postingestivních zkušeností, tedy na základě učení. Duncan et al. (2006) výzkumem výběru potravy u koz (*Capra hircus*), kterým podával stravu s různým obsahem živin a antinutričních látek, potvrdil, že výběr potravy je naučeným chováním po předchozí pozitivní či negativní postingestivní zkušenosti. Provenza (1995) dodává, že výběr potravy a zvířetem přijaté množství ovlivňují nervově zprostředkované interakce mezi smysly (chuť, čich aj.) a vnitřnostmi zvířete. Pokud zvíře přijme dostatek potravy bohaté na dané živiny, cítí se nasycené, a proto preferuje potravu vyvolávající pocit nasycenosti. V případě přebytku živin či toxických látek nebo nedostatku živin po příjmu určité potravy se dostavují nepříjemné pocity diskomfortu (např. nevolnost) a zvíře si vytváří averzi vůči této potravě. Jestli příjem určité rostliny zapříčiní nedostatek či přebytek nějaké látky záleží na morfologii, fyziologii a nutričních požadavcích zvířete, proto jsou potravní preference jednotlivých druhů a někdy i jedinců rozdílné.

## **Stanovení početnosti zvěře**

Základem efektivního managementu populací nejen divokých zvířat je spolehlivé stanovení jejich početnosti a jejích změn. Skutečná velikost populace však zůstává pro zvěř na mnoha lokalitách neznámá a její určení není vždy snadné.

V důsledku nárůstu počtu obyvatel na africkém kontinentu za poslední půlstoletí a s tím spojené expanze obyvatel a zemědělské činnosti na území dříve obývaná pouze divokou zvěří došlo k fragmentaci těchto oblastí za současného poklesu stavů některých druhů zvířat, především (velkých) savců, jako tomu bylo např. v západní Africe (Sayer, 1982; Fanshawe et al., 1991; Ciofolo, 1995, East, 1998; Barnes, 1999; Oates et al., 2000; Darozze, 2004). Znalost početnosti zvěře a jejího vývoje je zcela zásadní pro řízení a ochranu takovýchto populací.

Na druhou stranu monitoring početnosti zvěře má svůj nezastupitelný význam i v opačných situacích, kdy nadměrné množství jedinců určitého druhu může být hrozbou jak pro místní obyvatele (Woodroffe et al., 2005), tak vegetaci (Barnes, 1983; Tchamba & Mahamat, 1992; Eckhardt et al., 2000), a tedy rovnováhu a udržitelnost ekosystému.

V neposlední řadě je znalost počtu zvířat důležitá pro správce rančů a rezervací, jejichž oplocená území mají jen omezenou úživnou kapacitu (angl.. carrying capacity). Takovéto informace, tedy i zde, stojí na počátku důležitých rozhodnutí a opatření, jako je např. regulace počtu zvěře či přikrmování.

V současné době existuje široké spektrum metod pro stanovení početnosti zvěře. Tyto metody lze rozdělit do dvou základních skupin, na metody přímé a nepřímé. Zatímco přímé metody jsou založeny na přímém pozorování zvířat, nepřímé metody nejčastěji počítají jejich pobytové stopy. Přímé metody lze dále dělit na „absolutní sčítání“ (angl.. total counts) a „vzorkování“ (angl.. sample counts). Zatímco při „absolutním sčítání“ je prozkoumána celá studovaná oblast za předpokladu, že byla započítána všechna zvířata, v případě „vzorkování“ pouze její část a celkový počet zvířat je následně odvozen. Sčítání obojího typu lze provozovat jak ze vzduchu, tak ze země. Jednotlivé metody lze následně dělit dle jejich uspořádání (nahodilé či pravidelné), typu a velikosti ploch/transektních (Jachmann, 2001).

Mezi hojně využívané metody patří letecké sčítání. Jak již bylo uvedeno výše, letecké sčítání lze provozovat formou přeletů nad celou oblastí či sčítáním jen určitých částí oblasti. Častější je forma druhá, u níž lze rozlišit tři varianty na základě typu snímkovaných ploch (čtverce, bloky, transekty) (Jachmann, 2001). Tato metoda bývá kritizována pro nepřesnost a to konkrétně proto, že stanovený výsledný počet zvěře je nižší než ve skutečnosti (Goddard 1967; Short & Bayliss, 1985; Jachmann, 2002). Nižší počty zvířat mohou být způsobeny např. nevhodnou výškou či rychlostí letu, shlukováním či útěkem vyplašených zvířat, jejich velikostí, zbarvením či velikostí skupiny, počasím, zkušenostmi pozorovatele (sčítáče) či hustotou vegetace (Caughley, 1974; Le Resche, Rausch 1974; Samuel et al., 1987; Jachmann, 2001; Jachmann, 2002). Z tohoto důvodu se metoda leteckého sčítání více hodí do otevřené krajiny s nízkou hustotou vegetace, kde při dodržení správného postupu sčítání může poskytnout spolehlivé výsledky (Parker et al., 2011). Při porovnání různých typů strojů vhodných pro letecké sčítání nejpřesnější výsledky přineslo sčítání z vrtulníku

(Peel and Bothma, 1995), které je však velmi finančně náročné (Ridpath et al., 1983). Právě velká finanční náročnost je hlavní nevýhodou leteckého sčítání obecně. Novou technologií v leteckém sčítání zvěře je použití bezobslužných strojů. Jejich pořizovací cena je srovnatelná s ceny letadel využívaných při sčítání zvěře, avšak výhodou by měly být nižší provozní náklady, bezpečnější použití, snazší přeprava stroje a malé požadavky na vzletový prostor (Vermeulen et al., 2013), jakožto i využití v rámci proti pytláckých opatření (Mulero-Pázmány et al., 2014).

Jednou z nejrozšířenějších metod je pozemní sčítání, a to jak pěší, tak z vozidla. (Jachmann, 2001). Zvířata mohou být rovněž sčítána v rámci celé oblasti či jen na předem definovaných plochách a transektech (Jachmann, 1996). Příkladem je sčítání zvěře na liniových transektech, které jsou nahodile či pravidelně rozmištěny napříč zkoumanou oblastí. Sčítáč prochází po liniovém transektu a zaznamenává kolmou vzdálenost zvířat viditelných z transektu (Schwarz & Seber, 1999) či vzdálenost a úhel, pod nímž je zvíře viděno (Buckland, 1993), příp. i doplňující údaje o pohlaví a stáří jedince. Data jsou následně vyhodnocena pomocí software DISTANCE (Thomas et. al., 2010). Výhoda této metody spočívá v tom, že pokud je prozkoumána dostatečně velká část oblasti, poskytuje spolehlivé výsledky o početnosti (Jachmann, 2002) a navíc také informace o rozšíření zvířat, pohlaví a věkové struktuře populace (Msosse et al., 2010). Nevýhodou může být relativně velká finanční náročnost, potřeba velkého množství kvalitních sčítáčů a v oblastech s hustou vegetací či při nevhodném směru větru hrozba, že zvířata utečou dříve, než budou zaznamenána (Mandujano & Gallina, 1995; Bouché et al., 2012).

Mezi méně využívané metody patří metoda opakových odchytů (angl. mark-recapture), která je založena na odchytu určitého počtu jedinců z populace, jejich označení a opětovném vypuštění. Po určité době je odchyt zvířat zopakován a stanoven poměr označených a neoznačených zvířat, z nějž je možné spočítat velikost celé populace (Hanson, 1967). Podmínkou této metody je „uzavřenosť“ sčítané populace, tedy předpoklad její neměnné velikosti (White et al., 1982). Velkou nevýhodou této metody jsou samotné odchyty, které představují stresovou zátěž pro odchycené jedince a opakování odchytů mohou změnit chování jedinců, např. mají za následek vyhýbání se odchytovým pastem (Hanson, 1967).

Obdobou této metody je metoda opakování pozorování označených jedinců (angl.. mark-resight), jejímž principem je označení jedince během prvního odchytu bez nutnosti odchytů dalších. Během následujícího pozorování se zaznamenává poměr

zvířat označených a neoznačených, na jehož základě je stanovena velikost celé populace (Strandgaard, 1967; Rice & Harder, 1977). Opakovaná či dlouhodobá pozorování je možné provádět pomocí fotopastí. Nevýhoda invazivnosti této metody, v podobě odchytu zvěře, může být odstraněna „úplným“ použitím fotopastí, kdy první fotografie zvířat a identifikace jednotlivých jedinců na základě přirozených znaků (pruhy, skvrny apod.) slouží jako „odchyt“ (Karanth, 1995; Karanth & Nichols, 1998). Avšak tato metoda je použitelná pouze u zvířat, u nichž je identifikace jedinců umožněna právě pomocí přirozených znaků či předchozího označení zvířat (Trolle & Kery, 2003). Z tohoto důvodu Rowcliffe et al. (2008) navrhnul metodu pro stanovení početnosti zvířat pomocí fotopastí bez potřeby identifikace jednotlivých zvířat, nevýhodu metody však vidí v nutnosti pečlivého rozmístění fotopastí.

Méně často se ke sčítání zvěře využívají záznamy (pozorování) lovců. Vzhledem k malé spolehlivosti, může tato metoda posloužit jako zdroj informací o struktuře populace a reprodukci či jako doplňková metoda jiných metod sčítání zvěře (Ericsson & Wallin, 1999; Rönnegård et al., 2008)

U vokalizujících druhů zvířat je možné využít metodu zvukových záznamů (angl.. call-in survey, playback recording), při níž se využívají nahrávky zvukových projevů zvířat s očekáváním hlasové odpovědi. Tato metoda je vhodná pro noční druhy zvířat, jejichž pohyb po dané oblasti je předem neodhadnutelný, a tedy nelze použít jiné metody jako je např. sčítání na transektech či pomocí fotopastí (Mills et al., 2001). Nevýhodou metody může být rychlé přivyknutí zvířat na zvuk (nahrávku), a tedy nemožnost opakování pokusu (Ogutu & Dublin, 1998).

Mezi nejmodernější metody sčítání zvířat patří metoda genetická. Tato neinvazivní metoda nevyžaduje odchyty zvěře, jelikož analýzy DNA jsou nejčastěji prováděny z trusu, moči či srsti (Taberlet & Luikart, 1999), tedy z toho, co zvíře po sobě samo zanechá. Výhody metody spočívají v možnosti identifikace jednotlivých jedinců (Gray et al., 2013) a její vhodnosti pro noční a plaché druhy zvířat či malé populace kriticky ohrožených zvířat (Guschanski et al., 2009). Její nevýhody spočívají ve vysokých požadavcích na vybavení a laboratorní dovednosti či ve složitém uchovávání vzorků, zejm. trusu. (Taberlet & Luikart, 1999).

Mezi nejjednodušší, co se provedení týče, patří metody počítání pobytových stop, např. stop zvěře (Dzieciolowski, 1976; Stephens et al., 2006) a především trusu. Metoda sčítání trusu byla využita u velkého množství druhů zvířat od plazů (Avery

& Perkins, 1989), přes vačnatce (Vernes, 1999) až po velké herbivory (Ellis & Bernard, 2005) a megaherbivory (Fay, 1991). Spolehlivost této metody může být limitována dvěma základními faktory, a to variabilitou v průměrné denní defekační dávce a dobou rozkladu trusu. Defekační dávka může být různá v závislosti na oblasti, ročním období či jedinci (Rogers, 1987; Sawyer et al., 1990; Andersen et al., 1992). Doba rozkladu trusu zas může záviset na ročním období či počasí (Iborra & Lumaret, 1997; Hone & Martin, 1998), okolním prostředí (Harestad & Bunell, 1987; Plumptre & Harris, 1995) či aktivitě hmyzu (Neff, 1968). Jako možný zdroj chyb, a tedy nepřesností, této metody bývá zmiňována také osoba sčítáče (Neff, 1968; Bulinski & McArthur, 2000; Jenkins & Manly, 2008), se stejným problémem se však potýkají i jiné metody jako např. letecké sčítání (Le Resche & Rausch 1974; Frei et al., 1979). Výhodou této metody je její snadná realizace, nenáročnost jak finanční, tak personální, možnost použití i na rozlehlá území a v oblastech lesů (Barnes et al., 1995), jakožto i u plachých druhů zvířat (Vernes, 1999). Navíc tato metoda nezpůsobuje stres sčítaným zvířatům, jako kupříkladu metoda odchyťová, a kromě informací o početnosti zvířat může poskytnout údaje o jejich rozšíření (De Boer et al., 2000), složení potravy (Hejcmanová et al., 2010) a dokonce i o věkové struktuře a poměru pohlaví v populaci (Coe & Carr, 1983; Putman, 1984).

Jednotlivé metody sčítání zvěře mají své výhody a nevýhody, naráží na odlišná omezení a problémy, jsou vhodné do různých podmínek a pro různé druhu zvěře. Za úspěšností stanovení početnosti zvěře a následných opatření managementu tedy stojí nejen samotné sčítání, ale také výběr vhodné metody. Pro její výběr je proto potřeba zohlednit důležité faktory jako je účel sčítání, charakter terénu v dané oblasti, typ a hustotu vegetace, vlastnosti a prostorové rozšíření sledovaného druhu, finanční možnosti, personální zabezpečení realizace a technické vybavení (Jachmann, 2001).

## 4. SEZNAM POUŽITÉ LITERATURY I

- Andersen, R., Hjeljord, O., Sæther, B.E., 1992. Moose defecation rates in relation to habitat quality. *Alces* 28: 95-100.
- Arimura, G., Kost, C., Boland, W., 2005. Herbivore-induced, indirect plant defences. *Biochimica et Biophysica Acta* 1734: 91-111.
- Asner, G.P., Levick, S.R., Kennedy-Bowdoin, T., Knapp, D.E., Emerson, R., Jaenson, J., Colgan, M.S., Martin, R.E., 2009. Large-scale impacts of herbivores on the structural diversity of African savannas. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 106: 4947-4952.
- Augustine, D. J., McNaughton, S. J., 2004. Regulation of shrub dynamics by native browsing ungulates on East African rangeland. *Journal of Applied Ecology* 41: 45-58.
- Austin P.J., Suchar L.A., Robbins C.T., Hagerman A.E., 1989. Tannin-binding proteins in saliva of deer and their absence in saliva of sheep and cattle. *Journal of Chemical Ecology* 15: 1335-1347.
- Avery, R.A., Perkins, C.M., 1989. The use of faecal counts for estimating populations of wall lizards (*Podarcis muralis*). *Journal of Zoology* 217: 73-84.
- Ayotte, J.B., Parker, K.L., Arocena, J.M., Gillingham, M.P., 2006. Chemical composition of lick soils: functions of soil ingestion by four ungulate species. *Journal of Mammalogy* 87: 878-88.
- Balmford, A., Leader-Williams, N., Green, M.J.B., 1995. Parks or arks: Where to conserve large threatened mammals? *Biodiversity and Conservation* 4: 595-407.
- Bailey, D.W., Gross, J.E., Laca, E.A., Rittenhouse, L.R., Coughenour, M.B., Swift, D.M., Sims, P.L., 1996. Mechanisms that result in large herbivore grazing distribution patterns. *Journal of Range Management* 49: 386-400.
- Barnes, R.F.W., 1983. The elephant problem in Ruaha National Park, Tanzania. *Biological Conservation* 26: 127-148.
- Barnes, R.F.W., 1999. Is there a future for elephants in West Africa? *Mammal Review* 29: 175-200.
- Begon M., Harper J.L., Townsend C.R., 1997. Ekologie. Jedinci, populace a společenstva. Vydavatelství Univerzity Palackého, Olomouc. ISBN 80-7067-695-7.

- Bishop, C. J., White, G.C., Freddy, D.J., Watkins, B.E., Stephenson, T.R., 2009. Effect of Enhanced Nutrition on Mule Deer Population Rate of Change. *Wildlife Monographs* 172: 1-28.
- Birkett, A., Stevens-Wood, B., 2005. Effect of low rainfall and browsing by large herbivores on an enclosed savannah habitat in Kenya. *African Journal of Ecology* 43: 123-130.
- Bond, W.J., Loffell, D., 2001. Introduction of giraffe changes acacia distribution in a South African savanna. *African Journal of Ecology* 39: 286-294.
- Bond, W.J., Archibald, S., 2003. Confronting complexity: fire policy choices in South African savanna parks. *International Journal of Wildland Fire* 12: 381-389.
- Bond, W.J., Midgley, G.F., Woodward, F.I., 2003. What controls South African vegetation-climate or fire?. *South African Journal of Botany* 69: 79-91.
- Boutin, S., 1990. Food supplementation experiments with terrestrial vertebrates: patterns, problems, and the future. *Canadian Journal of Zoology* 68: 203-220.
- Bowen-Jones, E., Entwistle, A., 2002. Identifying appropriate flagship species: the importance of culture and local contexts. *Oryx* 36: 189-95.
- Brodie, J.F., Muntifering, J., Hearn, M., Loutit, B., Loutit, R., Brell, B., Uri-Khob, S., Leader-Williams, N., du Preez, P., 2011. Population recovery of black rhinoceros in north-west Namibia following poaching. *Animal Conservation* 14: 354-362.
- Brosius, J.P., Tsing, A.L., Zerner, C., 1998. Representing communities: Histories and politics of community-based natural resource management. *Society & Natural Resources* 11: 157-168.
- Buckland, S.T., Anderson, D.R., Burnham, K.P., Laake, J.L., 1993. Distance sampling: estimating abundance of biological populations. Chapman & Hall, London, UK. 446 pp. In: Jachmann, H., 2002. Comparison of aerial counts with ground counts for large African herbivores. *Journal of Applied Ecology* 39: 841-852.
- Buckland, S.T., Goudie, I.B.J., Borchers, D.L., 2000. Wildlife population assessment: past developments and future directions. *Biometrics* 56: 1-12.
- Bulinski, J., McArthur, C., 2000. Observer error in counts of macropod scats. *Wildlife Research* 27: 277-282.

- Burritt, E.H., Provenza, F.D., 1992. Lambs preference for nonnutritive flavors paired with glucose. *Journal of Animal Science* 70: 1133-1136.
- Caister, L.E., Shields, W.M., Gosser, A., 2003. Female tannin avoidance: a possible explanation for habitat and dietary segregation of giraffes (*Giraffa camelopardalis peralta*) in Niger. *African Journal of Ecology* 41: 201-210.
- Caro, T., 2007. Behavior and conservation: a bridge too far? *Trends in Ecology & Evolution* 22: 394-400.
- Caughley, G., 1974. Bias in aerial survey. *The Journal of Wildlife Management* 38: 921-933.
- Ceacero, F., Landete-Castillejos, T., García, A.J., Estévez, J.A., Gallego, L., 2010. Physiological variables explain mineral intake in Iberian red deer. *Physiology & Behavior* 100: 22-127.
- Chapin F., McNaughton S., 1989. Lack of compensatory growth under phosphorus deficiency in grazing-adapted grasses from the Serengeti Plains. *Oecologia* 79: 551-557.
- Chapman, L.J., Chapman, C.A., Wrangham, R.W., 1992. *Balanites wilsoniana*: elephant dependent dispersal. *Journal of Tropical Ecology* 8: 275-283.
- Childes, S.I., Walker, B.H., 1987. Ecology and dynamics of the woody vegetation on the Kalahari sands in Hwange National Park, Zimbabwe. *Plant Ecology* 72: 111-128.
- Cingolani, A.M., Posse, G., Collantes, M.B., 2005. Plant functional traits, herbivore selectivity and response to sheep grazing in Patagonian steppe grasslands. *Journal of Applied Ecology* 42: 50-59.
- Ciofolo, I., 1995. West Africa's last giraffes: the conflict between development and conservation. *Journal of Tropical Ecology* 11: 577-588.
- Clauss, M., Gehrke, J., Hatt, J.M., Dierenfeld, E.S., Flach, E.J., Hermes, R., Castell, J., Streich, W.J., Fickel, J., 2005. Tannin-binding salivary proteins in three captive rhinoceros species. *Comparative Biochemistry and Physiology - Part A* 140: 67-72.
- Coe, M.J., Carr, R.D., 1983. The relationship between large ungulate body weight and faecal pellet weight. *African Journal of Ecology* 21: 165-174.
- Coetzee, B.W.T., Tincani, L., Wodu, Z., Mwasi, S.M., 2008. Overgrazing and bush encroachment by *Tarchonanthus camphoratus* in a semi-arid savanna. *African Journal of Ecology* 46: 449-451.

- Cooper, S.M., Owen-Smith, N., 1986. Effects of plant senescence on large mammalian herbivores. *Oecologia* 68: 446-455.
- Cooper, S.M., Owens, M.K., Cooper, R.M., Ginnett, T.F., 2006. Effect of supplemental feeding on spatial distribution and browse utilization by white-tailed deer in semi-arid rangeland. *Journal of Arid Environments* 66: 716-726.
- Crawford, R.J.M., Barham, P.J., Underhill, L.G., Shannon, L.J., Coetzee, J.C., Dyer, B.M., Leshoro, T.M., Upfold, L., 2006. The influence of food availability on breeding success of African penguins *Spheniscus demersus* at Robben Island, South Africa. *Biological Conservation* 132: 119-125.
- Cumming, D.H.M., 1989. Commercial and safari hunting in Zimbabwe. In: Wildlife Production Systems. Ed. Hudson, R.J., Drew, K.R., Baskin, L.M. (ed.), Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom. 147-169 pp. ISBN 0-521-34099-3.
- Cumming, D.H.M., Fenton, M.B., Rautenbach, I.L., Taylor, R.D., Cumming, G.S., Cumming, M.S., Dunlop, J.M., Ford, G.S., Hovorka, M.D., Johnston, D.S., Kalcounis, M.C., Mahlanga, Z., Portfors, C.V., 1997. Elephants, woodlands and biodiversity in miombo woodland in southern Africa . *South African Journal of Science* 93: 231-236.
- Darroze, S., 2004. Western Giant Eland (*Tragelaphus derbianus derbianus*) presence confirmed in Mali and Guinea. In: IUCN/SSC Antelope Survey Update no 9. Chardonnet, B., Chardonnet, P. (eds.), International Game Foundation, Paris, France. 21-23 pp.
- De Boer, W.F., Prins, H.H.T., 1990. Large herbivores that strive mightily but eat and drink as friends. *Oecologia* 82: 264-274.
- De Boer, W.F., Ntumi, C.P., Correia, A.U., Mafuca, J.M., 2000. Diet and distribution of elephant in the Maputo Elephant Reserve, Mozambique. *African Journal of Ecology* 38: 188-201.
- Decker, D.J., Purdy, K.G., 1988. Toward a concept of wildlife acceptance capacity in wildlife management. *Wildlife Society Bulletin* 16: 53-57.
- Dhillion, S.S., Gustad, G., 2004. Local management practices influence the viability of the baobab (*Adansonia digitata* Linn.) in different land use types, Cinzana, Mali. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 101: 85-103.
- Djossa, B.A., Fahr, J., Wiegand, T., Ayihouenou, B.E., Kalko, E.K., Sinsin, B.A., 2008. Land use impact on *Vitellaria paradoxa* C.F. Gaerten. Stand structure

- and distribution patterns: a comparison of Biosphere Reserve of Pendjari in Atacora district in Benin. *Agroforestry Systems* 72: 205-220.
- Dorgeloh, W.G., van Hoven, W., Rethman, N. F. G., 1996. Population growth of roan antelope under different management systems. *South African Journal of Wildlife Research* 26: 113-116.
- Dublin H.T., Sinclair A.R.E., McGlade J., 1990. Elephants and fire as causes of multiple stable states in the Serengeti-mara woodlands. *Journal of Animal Ecology* 59: 1147-1164.
- Duncan, A.J., Ginane, C., Elston, D.A., Kunaver, A., Gordon, I.J., 2006. How do herbivores trade-off the positive and negative consequences of diet selection decisions? *Animal behaviour* 71: 93-99.
- Dzieciolowski, R., 1976. Estimating ungulate numbers in a forest by track counts. *Acta Theriologica* 21: 217-222.
- East, R., 1998. African antelope database 1998. IUCN, Gland, Switzerland. 454 pp.
- Ebenhard, T., 1995. Conservation breeding as a tool for saving animal species from extinction. *Trends in ecology & evolution* 10: 438-443.
- Eckhardt, H.C., van Wilgen, B.W., Biggs, H., 2000. Trends in woody vegetation cover in the Kruger National Park, South Africa, between 1940 and 1998. *African Journal of Ecology* 38: 108-115.
- Ellis, A.M., Bernard, R. T., 2005. Estimating the density of kudu (*Tragelaphus strepsiceros*) in subtropical thicket using line transect surveys of dung and DISTANCE software. *African Journal of Ecology* 43: 362-368.
- Eltringham, S.K., 1990. Wildlife carrying capacities in relation to human settlement. *Koedoe* 33: 87-97.
- Ericsson, G., Wallin, K., 1999. Hunter observations as an index of moose *Alces alces* population parameters. *Wildlife Biology* 5: 177-185.
- Fanshawe, J.H., Frame, L.H., Ginsberg, J.R., 1991. The wild dog—Africa's vanishing carnivore. *Oryx* 25: 137-146.
- Fay, J.M., 1991. An elephant (*Loxodonta africana*) survey using dung counts in the forests of the Central African Republic. *Journal of Tropical Ecology* 7: 25-36.
- Foguekem, D., Tchamba, M.N., Gonwouo, L.N., Ngassam, P., Loomis, M., 2011. Nutritional status of forage plants and their use by elephant in Waza national park, Cameroon. *Scientific Research and Essays* 6: 3577-3583.

- Forsyth, D.M., Coomes, D.A., Nugent, G., Hall, G.M.J., 2002. Diet and diet preferences of introduced ungulates (Order: Artiodactyla) in New Zealand. *New Zealand Journal of Zoology* 29: 323-343.
- Forsyth, D.M., Richardson, S.J., Menchenton, K., 2005. Foliar fibre predicts diet selection by invasive Red Deer *Cervus elaphus scoticus* in a temperate New Zealand forest. *Functional Ecology* 19: 495-504.
- Fraser, D., Arthur, D., Morton, J.K., Thompson, B.K., 1980. Aquatic feeding by moose *Alces alces* in a Canadian lake. *Ecography* 3: 218-223.
- Fraser, D., Chavez, E.R., Palohelmo, J.E., 1984. Aquatic feeding by moose: selection of plant species and feeding areas in relation to plant chemical composition and characteristics of lakes. *Canadian Journal of Zoology* 62: 80-87.
- Frei, M.N., Peterson, J.S., Hall, J.R., 1979. Aerial census of wild horses in western Utah. *Journal of Range Management* 32: 8-11.
- Fritz, H., Duncan, P., 1994. On the carrying capacity for large ungulates of African savanna ecosystems. *Proceedings of the Royal Society London B* 256: 77-82.
- Frost, P., 1996. The ecology of miombo woodlands. In: The miombo in transition: woodlands and welfare in Africa, Campbell, B. (ed.), CIFOR, Bogor, Indonesia. 11-57 pp. ISBN 979-8764-07-2.
- Frutos, P., Hervás, G., Giráldez, F.J., Mantecón, A.R., 2004. Tannins and ruminant nutrition. *Spanish Journal of Agricultural Research* 2: 191-202.
- Fryxell, J.M., Sinclair, A.R.E., 1988. Seasonal migration by white-eared kob in relation to resources. *African Journal of Ecology* 26: 17-31.
- Fynn, R.W.S., O'Connor, T.G., 2000. Effect of stocking rate and rainfall on rangeland dynamics and cattle performance in a semi-arid savanna, South Africa. *Journal of Applied Ecology* 37: 491-507.
- Gaillard, J.-M., Festa-Bianchet, M., Yoccoz, N.G., Loison, A., Toigo, C., 2000. Temporal variation in fitness components and population dynamics of large herbivores. *Annual Review of Ecology and Systematics* 31: 367-393.
- Ganqa, N.M., Scogings, P.F., Raats, J.G., 2005. Diet selection and forage quality factors affecting woody plant selection by black rhinoceros in the Great Fish River Reserve, South Africa. *South African Journal of Wildlife Research* 1: 77-83.
- Gaoue, O.G., Ticktin, T., 2007. Patterns of harvesting foliage and bark from the multipurpose tree *Khaya senegalensis* in Benin: Variation across ecological

- regions and its impacts on population structure. *Biological Conservation* 137: 424-436.
- Ginsberg, J.R., Milner-Gulland, E.J., 1994. Sex-Biased Harvesting and Population Dynamics in Ungulates: Implications for Conservation and Sustainable Use. *Conservation Biology* 8: 157-166.
- Goddard, J., 1967. The validity of censusing black rhinoceros populations from the air. *African Journal of Ecology* 5: 18-23.
- Goheen, J.R., Keesing, F., Allan, B.F., Ogada, D., Ostfeld, R.S., 2004. Net effects of large mammals on *Acacia* seedling survival in an African savanna. *Ecology* 85: 1555-1561.
- Gordon, I.J., Hester, A.J., Festa-Bianchet, M., 2004. REVIEW: The management of wild large herbivores to meet economic, conservation and environmental objectives. *Journal of Applied Ecology* 41: 1021-1031.
- Goudie, A. 2006. The human impact on the natural environment. Blackwell Publishing, Oxford. 6<sup>th</sup> ed., 357 pp. ISBN 978-1-4051-2704-2.
- Gowda, J.H., 1996. Spines of *Acacia tortilis*: what do they defend and how? *Oikos* 77: 279-284.
- Grace, J., José, J.S., Meir, P., Miranda, H.S., Montes, R.A., 2006. Productivity and carbon fluxes of tropical savannas. *Journal of Biogeography* 33: 387-400.
- Grant, C.C., Peel, M.J.S., Zambatis, N., van Ryssen, J.B.J., 2000. Nitrogen and phosphorous concentration in faeces: An indicator of range quality as a practical adjunct to existing range evaluation methods. *African Journal of Range and Forage Science* 17: 81-92.
- Gray, M., Roy, J., Vigilant, L., Fawcett, K., Basabose, A., Cranfield, M., Uwingeli, P., Mburanumwe, I., Kagoda, E., Robbins, M.M., 2013. Genetic census reveals increased but uneven growth of a critically endangered mountain gorilla population. *Biological Conservation* 158: 230-238.
- Guschanski, K., Vigilant, L., McNeilage, A., Gray, M., Kagoda, E., Robbins, M.M., 2009. Counting elusive animals: comparing field and genetic census of the entire mountain gorilla population of Bwindi Impenetrable National Park, Uganda. *Biological Conservation* 142: 290-300.
- Hanks, J., 2001. Conservation strategies for Africa's large mammals. *Reproduction Fertility and Development* 13: 459-468.

- Hanks J., 2003. Trans-frontier conservation areas in Southern Africa: their role in conserving biodiversity, socioeconomic development and promoting a culture of peace. *Journal of Sustainable Forestry* 17: 127-148.
- Hanson, W.R., 1967. Estimating the density of an animal population. *Journal of Research on the Lepidoptera* 6: 203-247.
- Hejcmánková, P., Stejskalová, M., Pavlů, V., Hejcmán, M., 2009. Behavioural patterns of heifers under intensive and extensive continuous grazing on species-rich pasture in the Czech Republic. *Applied Animal Behaviour Science*. 117: 137-143.
- Harestad, A.S., Bunnell, F.L., 1987. Persistence of black-tailed deer fecal pellets in coastal habitats. *The Journal of Wildlife Management* 51: 33-37.
- Hervás, G., Perez, V., Giraldez, F.J, Mantecon, A.R., Almar, M.M., Frutos, P., 2003. Intoxication of sheep with quebracho tannin extract. *Journal of Comparative Pathology* 129: 44-54.
- Higgins, S.I., Shackleton, C.M., Robinson, E.R., 1999, Changes in woody community structure and composition under contrasting landuse systems in a semi-arid savanna, South Africa. *Journal of Biogeography* 26: 619-627.
- Hiscocks, K., 1999. The impact of an increasing elephant population on the woody vegetation in southern Sabi Sand Wildtuin, South Africa. *Koedoe* 42: 47-55.
- Hoare, R.E., 1999. Determinants of human–elephant conflict in a land-use mosaic. *Journal of Applied Ecology* 36: 689-700.
- Hochman, V., Kotler, B.P., 2006. Effects of food quality, diet preference and water on patch use by Nubian ibex. *Oikos* 112: 547-554.
- Hochman, V., Kotler, B.P., 2007. Patch use, apprehension, and vigilance behavior of Nubian Ibex under perceived risk of predation. *Behavioral Ecology* 18: 368-374.
- Hodgson, J., 1979. Nomenclature and definitions in grazing studies. *Grass and Forage Science* 34: 11-18.
- Hofer, H., Campbell, K.L.I., East, M.L., Huish, S.A., 1996. The impact of game meat hunting on target and non-target species in the Serengeti. In: The Exploitation of Mammal Populations, Taylor, V.J., Dunstone, N. (ed.), Chapman and Hall, London, United Kingdom. 117–146 pp. ISBN 0-412-64420-7.

- Hofmann, R.R., 1989. Evolutionary steps of ecophysiological adaptation and diversification of ruminants: a comparative view of their digestive system. *Oecologia* 78: 443-457.
- Holdo, R.M., 2003. Woody plant damage by African elephants in relation to leaf nutrients in western Zimbabwe. *Journal of Tropical Ecology* 19: 189-196.
- Holdo, R.M., 2006. Elephant herbivory, frost damage, and topkill in Kalahari sand woodland savanna trees. *Journal of Vegetation Science* 17: 509-518.
- Holdo, R.M., 2007. Elephants, fire, and frost can determine community structure and composition in Kalahari woodlands. *Ecological Applications* 17: 558-568.
- Holdo, R.M., Holt, R.D., Fryxell, J.M., 2009. Grazers, browsers, and fire influence the extent and spatial pattern of tree cover in the Serengeti. *Ecological Applications* 19: 95-109.
- Hone, J., Martin, W., 1998. A study of dung decay and plot size for surveying feral pigs using dung counts. *Wildlife Research* 25: 255-260.
- Hunter, L.T.B., Skinner, J.D., 1998. Vigilance behaviour in African ungulates: the role of predation pressure. *Behaviour* 135: 195-211.
- Iborra, O., Lumaret, J.P., 1997. Validity limits of the pellet group counts in wild rabbit (*Oryctolagus cuniculus*). *Mammalia* 61: 205-218.
- Innes, J., Hay, J.R., Flux, I., Bradfield, P., Speed, H., Janse., P., 1999. Successful recovery of North Island kokako (*Callaeas cinerea wilsoni*) populations, by adaptive management. *Biological Conservation* 87: 210-14
- IUCN SSC Antelope Specialist Group 2008. *Tragelaphus derbianus* ssp. *derbianus*. In: IUCN 2013. IUCN Red List of Threatened Species. Version 2013.2. <[www.iucnredlist.org](http://www.iucnredlist.org)>. Downloaded on 21 January 2014.
- Jachmann, H., 1996. Direct counts of elephants from the ground. In: Studying elephants. Technical handbook no 7. Kangwana, K. (ed.), African Wildlife Foundation, Nairobi, Kenya. 49-56 pp.
- Jachmann, H., 2001. Estimating abundance of African wildlife: an aid to adaptive management. Kluwer Academic Publishers, Boston, Massachusetts, USA. 285 pp.
- Jachmann, H., 2002. Comparison of aerial counts with ground counts for large African herbivores. *Journal of Applied Ecology* 39: 841-852.

- Jansen D.A.W.A.M., van Langevelde F., de Boer W.F., Kirkman, K.P., 2007. Optimisation or satiation, testing diet selection rules in goats. *Small Ruminant Research* 73: 160-168.
- Jeltsch, F., Milton, S.J., Dean, W.R.J., Van Rooyen, N., 1997. Analysing shrub encroachment in the southern Kalahari: a grid-based modelling approach. *Journal of Applied Ecology* 34: 1497-1508.
- Jenkins, K.J., Manly, B.F.J., 2008. A double-observer method for reducing bias in faecal pellet surveys of forest ungulates. *Journal of Applied Ecology* 45: 1339-1348.
- Kamler, J., Homolka, M., Heroldová, M., Literáková, P., 2011. Feeding strategy of wild herbivores in habitats of limited food resources. *Wildlife Biology in Practice* 1: 46-55.
- Karanth, K.U., 1995. Estimating tiger *Panthera tigris* populations from camera-trap data using capture-recapture models. *Biological Conservation* 71: 333-338.
- Karanth, K.U., Nichols, J.D., 1998. Estimation of tiger densities in India using photographic captures and recaptures. *Ecology* 79: 2852-2862.
- Karban, R., Myers, J.H., 1989. Induced plant responses to herbivory. *Annual Review of Ecology and Systematics* 20: 331-348.
- Ker, A, 1995. Farming Systems of the African Savanna: A Continent in Crisis. International Development Research Centre , Ottawa, Canada. 166 pp. ISBN 0-88936-793-0.
- Koláčková, K., Hejcmánková, P., Antonínová, M., Brandl, P., 2011. Population management as a tool in the recovery of the critically endangered Western Derby eland *Taurotragus derbianus* in Senegal, Africa. *Wildlife Biology* 17: 299-310.
- Krebs, J.R., Davies, N.B., 1991. An introduction to behavioural ecology. Blackwell Scientific Publications, Oxford, United Kingdom. 3<sup>rd</sup> ed. ISBN 0-632-03546-3.
- Kyriazakis, I., Oldham, J.D., 1993. Diet selection in sheep: the ability of growing lambs to select a diet that meets their crude protein (nitrogen×6.25) requirements. *British Journal of Nutrition* 69: 617-629.
- Langvatn, R., Loison, A., 1999. Consequences of harvesting on age structure, sex ratio and population dynamics of red deer *Cervus elaphus* in central Norway. *Wildlife Biology* 5: 213-223.

- Launchbaugh K.L., Provenza, F.D., Pfister J.A., 2001. Herbivore Response to Anti-Quality Factors in Forages. *Journal of Range Management* 54: 431-440.
- Laurian, C., Dussault, C., Ouellet, J.P., Courtois, R., Poulin, M., Breton, L., 2008a. Behavioral Adaptations of Moose to Roadside Salt Pools. *The Journal of Wildlife Management* 72: 1094-1100.
- Laurian, C., Dussault, C., Ouellet, J.-P., Courtois, R., Poulin, M., Breton, L., 2008b. Behavior of Moose Relative to a Road Network. *The Journal of Wildlife Management* 72: 1550-1557.
- Laws, R.M., 1970. Elephants as agents of habitat and landscape change in East Africa. *Oikos* 21: 1-15.
- Leader-Williams, N., Dublin, H.T., 2000. Charismatic megafauna as ‘flagship species’. In: Priorities for the Conservation of Mammalian Diversity: Has the Panda Had its Day? Entwistle, A., Dunstone, N. (ed.), Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom. 53-81 pp. ISBN 0-521-77536-1.
- Le Resche, R.E., Rausch, R.A., 1974. Accuracy and precision of aerial moose censusing. *The Journal of Wildlife Management* 38: 175-182.
- Lindsey, P.A., Roulet, P.A., Romañach, S.S., 2007. Economic and Conservation Significance of the Trophy Hunting Industry in Sub-Saharan Africa. *Biological Conservation* 134: 455-69.
- Liu, S.K., Dolensek, E.P., Tappe, J.P., 1985. Cardiomyopathy and vitamin E deficiency in zoo animals and birds. *Heart and Vessels* 1: 288-293.
- Loibooki, M., Hofer, H., Campbell, K.L.I., East, M.L., 2002. Bushmeat hunting by communities adjacent to the Serengeti National Park, Tanzania: the importance of livestock ownership and alternative sources of protein and income. *Environmental Conservation* 29: 391-398.
- López-Sepulcre, A., Kokko, H., 2005. Territorial defence, territory size, and population regulation. *American Naturalist* 166: 317-329.
- Ludwig, F., de Kroon, H., Prins, H.H.T., 2008. Impacts of Savanna Trees on Forage Quality for a Large African Herbivore. *Oecologia* 155: 487-496.
- Luoga, E.J., Witkowski, E.T.F., Balkwill, K., 2004. Regeneration by coppicing (resprouting) of miombo (African savannah) trees in relation to land use. *Forest Ecology and Management* 189: 23-35.

- Lykke, A.M., 1998. Assessment of species composition change in savanna vegetation by means of woody plants size class distributions and local information. *Biodiversity and Conservation* 7: 1261-1275.
- Madden, D., Young, T.P., 1992. Symbiotic ants as an alternative defense against giraffe herbivory in spinescent *Acacia drepanolobium*. *Oecologia* 91: 235-238.
- Maingi, J.K., Muakeka, J. M., Kyale, D.M., Muasya, R.M., 2012. Spatiotemporal patterns of elephant poaching in south-eastern Kenya. *Wildlife Research* 39: 234-249.
- Mandujano, S., Gallina, S., 1995. Comparison of deer censusing methods in tropical dry forest. *Wildlife Society Bulletin* 23: 180-186.
- Manor, R., Saltz, D., 2003. Impact of human nuisance disturbance on vigilance and group size of a social ungulate. *Ecological Applications* 13: 1830-1834.
- McArthur, C., Robbins, C.T., Hagerman, A.E., Hanley, T.A., 1993. Diet selection by a ruminant generalist browser to plant chemistry. *Canadian Journal of Zoology* 71: 2236-2243.
- McDowell, L.R., 2003. Minerals in animal and human nutrition. 2nd ed. Amsterdam: Elsevier.
- In Ceacero, F., Landete-Castillejos, T., García, A.J., Estévez, J.A., Gallego, L., 2010. Physiological variables explain mineral intake in Iberian red deer. *Physiology & Behavior* 100: 122-127.
- McNaughton, S.J., 1984. Grazing lawns: animals in herds, plant form, and coevolution. *American Naturalist* 124: 863-886.
- McNaughton S.J., 1988. Mineral nutrition and spatial concentrations of African ungulates. *Nature* 334:343–5.
- McNaughton, S.J., 1990. Mineral nutrition and seasonal movements of African migratory ungulates. *Nature* 345: 613-5.
- McNaughton, S.J., Tarrants, J.L., McNaughton, M.M., Davis, R.H., 1985. Silica as a defense against herbivory and a growth promotor in African grasses. *Ecology* 66: 528-535
- McNaughton, S. J., Georgiadis, N. J., 1986. Ecology of African grazing and browning mammals. *Annual Review of Ecology and Systematics* 17: 39-66.
- McNaughton, S.J., Ruess, R.W., Seagle, S.W., 1988. Large mammals and process dynamics in African ecosystems. *Bioscience* 38: 794-800.
- Miller, M.F., 1994. Large African herbivores, bruchid beetles, and their interactions with *Acacia* seeds. *Oecologia* 97: 265-270.

- Miller, M.F., 1996. Dispersal of *Acacia* seeds by ungulates and ostriches in an African savanna. *Journal of Tropical Ecology* 12: 345-356.
- Miller, R., Kaneene, J.B., Fitzgerald, S.D., Schmitt, S.M., 2003. Evaluation of the influence of supplemental feeding of white-tailed deer (*Odocoileus virginianus*) on the prevalence of bovine tuberculosis in the Michigan wild deer population. *Journal of Wildlife Diseases* 39: 84-95.
- Mills, M.G.L., Juritz, J.M., Zucchini, W., 2001. Estimating the size of spotted hyaena (*Crocuta crocuta*) populations through playback recordings allowing for non-response. *Animal Conservation* 4: 335-343.
- Moleele, N. M., Ringrose, S., Matheson, W., Vanderpost, C., 2002. More woody plants? The status of bush encroachment in Botswana's grazing areas. *Journal of Environmental Management* 64: 3-11.
- Montgomery, M.E., Ballou, J.D., Nurthen, R.K., England, P.R., Briscoe, D. A., Frankham, R., 1997. Minimizing kinship in captive breeding programs. *Zoo Biology* 16: 377-389.
- Mortimore, M., Turner, B., 2005. Does the Sahelian smallholder's management of woodland, farm trees, rangeland support the hypothesis of human-induced desertification? *Journal of Arid Environments* 63: 567-595.
- Msocco, F.U., Ongutu, J.O., Kaaya, J., Bedelian, C., Said, M.Y., Kifugo, S.C., Reid, R.S., Neselle, M., van Gardingen, P., Thirgood, S., 2010. Participatory wildlife surveys in communal lands: a case study from Simanjiro, Tanzania. *African Journal of Ecology* 48: 727-735.
- Mulero-Pázmány, M., Stolper, R., van Essen, L.D., Negro, J.J., Sassen, T., 2014. Remotely piloted aircraft systems as a rhinoceros anti-poaching tool in Africa. *PloS One* 9: e83873. DOI:10.1371/journal.pone.0083873
- Murden, S.B., Risenhoover, K.L., 1993. Effects of habitat enrichment on patterns of diet selection. *Ecological Applications* 3: 497-505.
- Murray, M. G. 1995. Specific nutrient requirements and migration of wildebeest. In: Serengeti II. Sinclair, A.R.E., Arcese, P. (ed.), University of Chicago Press, Chicago, Illinois, USA. 231-256 pp. ISBN 0-226-76032-4.
- Mutanga, O., Skidmore, A.K., Prins, H.H.T., 2004. Predicting in situ pasture quality in the Kruger National Park, South Africa using continuum removed absorption features. *Remote Sensing of Environment* 89: 393-408.

- Muya, S.M., Oguge, N.O., 2000. Effects of browse availability and quality on black rhino (*Diceros bicornis michaeli* Groves 1967) diet in Nairobi National Park, Kenya. *African Journal of Ecology* 38: 62-71.
- Neff, D.J., 1968. The pellet-group count technique for big game trend, census, and distribution: a review. *The Journal of Wildlife Management* 32: 597-614.
- Ndibalema, V.G., Songorwa, A.N., 2008. Illegal meat hunting in serengeti: dynamics in consumption and preferences. *African Journal of Ecology* 46: 311-319.
- Noumi, Z., Touzard, B., Michalet, R., Chaieb, M., 2010. The effects of browsing on the structure of *Acacia tortilis* (Forssk.) Hayne ssp. *raddiana* (Savi) Brenan along a gradient of water availability in arid zones of Tunisia. *Journal of Arid Environments* 74: 625-631.
- Ntiamoa-Baidu, Y., 1997. Wildlife and food security in Africa. FAO Conservation Guide 33. Food and Agriculture Organization of the United Nations, Rome, Italy. 110 pp. ISBN 92-5-104103-2.
- Oates, J.F., Abedi-Lartey, M., McGraw, W.S., Struhsaker, T.T., Whitesides, G.H., 2000. Extinction of a West African red colobus monkey. *Conservation Biology* 14: 1526-1532.
- Oba, G., Mengistu, Z., Stenseth, N.C., 2000. Compensatory growth of the African dwarf shrub *Indigofera spinosa* following simulated herbivory. *Ecological Applications* 10: 1133-1146.
- O'Connor, T.G., Pickett, G.A., 1992. The influence of grazing on seed production and seed banks of some African savanna grasslands. *Journal of Applied Ecology* 29: 247-260.
- Ogutu, J.O., Dublin, H.T., 1998. The response of lions and spotted hyenas to sound playbacks as a technique for estimating population size. *African Journal of Ecology* 36: 83-95.
- Olff, H., Ritchie, M. E., 1998. Effects of herbivores on grassland plant diversity. *Trends in Ecology & Evolution* 13: 261-265.
- Or, K., Ward, D., 2003. Three-way interactions between *Acacia*, large mammalian herbivores and bruchid beetles - a review. *African Journal of Ecology* 41: 257-265.
- Osborne, P.L., 2000. Tropical ecosystems and ecological concepts. Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom. 1<sup>st</sup> ed., 464 pp. ISBN 0-521-64523-9.

- Owen-Smith, N., Novellie, P., 1982. What should a clever ungulate eat? *American Naturalist* 2: 151-178.
- Owen-Smith, N., 1994. Foraging responses of kudus to seasonal changes in food resources: elasticity in constraints. *Ecology* 75: 1050-1062
- Owen-Smith, N., Kerley, G.I.H., Page, B., Slotow, R., van Aarde, R.J., 2006. A scientific perspective on the management of elephants in the Kruger National Park and elsewhere. *South African Journal of Science* 102: 389-394.
- Ozer, P., Hountondji, Y.C., Niang, A.J., Karimoune, S., Laminou Manzo, O., Salmon, M., 2010. Désertification au Sahel: Historique et perspectives. *Bulletin de la Société Géographique de Liège* 54: 69-84.
- Paré, P.W., Tumlinson, J.H., 1999. Plant volatiles as a defense against insect herbivores. *Plant Physiology* 121: 325-331.
- Parker, G., Sundaresan, S., Chege, G., O'Brien, T., 2011. Using sample aerial surveys to estimate the abundance of the endangered Grevy's zebra in northern Kenya. *African Journal of Ecology* 49: 56-61.
- Peel, M.J.S., Bothma, J.D.P., 1995. Comparison of the accuracy of four methods commonly used to count impala. *South African Journal of Wildlife Research* 25: 41-43.
- Plumptre, A.J., Harris, S., 1995. Estimating the biomass of large mammalian herbivores in a tropical montane forest: a method of faecal counting that avoids assuming a'steady state'system. *Journal of Applied Ecology* 32: 111-120.
- Prins, H.H.T., Beekman, J.H., 1989. A balanced diet as a goal for grazing: the food of the Manyara buffalo. *African Journal of Ecology* 27: 241-259.
- Prins, H.H.T., van der Jeugd, H. P., 1993. Herbivore Population Crashes and Woodland Structure in East Africa. *Journal of Ecology* 81: 305-314.
- Provenza, F.D., Pfister, J.A., Cheney, C.D., 1992. Mechanisms of learning in diet selection with reference to phytotoxicosis in herbivores. *Journal of Range Management* 45: 36-45.
- Provenza, F.D., 1995. Postingestive feedback as an elementary determinant of food preference and intake in ruminants. *Journal of Range Management* 48: 2-17.
- Putman, R.J., 1984. Facts from faeces. *Mammal Review* 14: 79-97.
- Ralls, K., Brugger, K., Ballou, J., 1979. Inbreeding and juvenile survival in small populations of ungulates. *Science* 206: 1101-1103.

- Rantanen, E.M., Buner, F., Riordan, P., Sotherton, N., Macdonald, D.W., 2010. Vigilance, time budgets and predation risk in reintroduced captive-bred grey partridges *Perdix perdix*. *Applied Animal Behaviour Science* 127: 43-50.
- Renaud, P.C., Gueye, M.B., Hejcmanová, P., Antonínová, M., Samb, M., 2006. Inventaire aérien et terrestre de la faune et relevé des pressions au Parc National du Niokolo Koba. Plan d'Urgence, Rapport Annexe A, Aout 2006, 74pp.
- Ribot, J.C., 1999. A history of fear: imagining deforestation in the West African dryland forests. *Global Ecology and Biogeography* 8: 291-300.
- Rice, W.R., Harder, J.D., 1977. Application of multiple aerial sampling to a mark-recapture census of white-tailed deer. *The Journal of Wildlife Management* 41: 197-206.
- Ridpath, M.G., Begg, R.J., Dudzinski, M.L., Forbes, M.A., Graham, A., 1983. Counting the same populations of large tropical mammals from the ground and from the air. *Wildlife Research* 10: 487-498.
- Robbins, C.T., Mole, S., Hagerman, A.E., Hanley, T.A., 1987. Role of tannins in defending plants against ruminants: reduction in dry matter digestion. *Ecology* 68: 1606-1615.
- Robbins, C.T., Hagerman, A.E., Austin, P.J., McArthur, C., Hanley, T.A., 1991. Variation in mammalian physiological responses to a condensed tannin and its ecological implications. *Journal of Mammalogy* 72: 480-486.
- Rogers, L.L., 1987. Seasonal changes in defecation rates of free-ranging white-tailed deer. *The Journal of Wildlife Management* 51: 330-333.
- Rönnegård, L., Sand, H., Andrén, H., Månsson, J., Pehrson, Å., 2008. Evaluation of four methods used to estimate population density of moose *Alces alces*. *Wildlife Biology* 14: 358-371.
- Roques, K., O'Connor, T., Watkinson, A., 2001. Dynamics of shrub encroachment in an African savanna: relative influences of fire, herbivory, rainfall and density dependence. *Journal of Applied Ecology* 38: 268-280.
- Rowcliffe, J.M., Field, J., Turvey, S.T., Carbone, C., 2008. Estimating animal density using camera traps without the need for individual recognition. *Journal of Applied Ecology* 45: 1228-1236.

- Ruess, R.W., Halter, F.L., 1990. The impact of large herbivores on the Seronera woodlands, Serengeti National Park, Tanzania. *African Journal of Ecology* 28: 259-275.
- Samuel, M.D., Garton, E.O., Schlegel, M.W., Carson, R.G., 1987. Visibility bias during aerial surveys of elk in northcentral Idaho. *The Journal of wildlife management* 51: 622-630.
- Sanchez, P.A., 2002. Soil Fertility and Hunger in Africa. *Science* 295: 2019-2020.
- Sawyer, T.G., Marchinton, R.L., Lentz, W.M., 1990. Defecation rates of female white-tailed deer in Georgia. *Wildlife Society Bulletin* 18: 16-18.
- Sayer, J.A., 1982. The pattern of the decline of the korrigum *Damaliscus lunatus* in West Africa. *Biological Conservation* 23: 95-110.
- Schmidt, K.T., Hoi, H., 2002. Supplemental feeding reduces natural selection in juvenile red deer. *Ecography* 25: 265-272.
- Schmitz, O.J., 1990. Management implications of foraging theory: evaluating deer supplemental feeding. *Journal of Wildlife Management* 54: 522-532.
- Scholes, R.J., Archer, S.R., 1997. Tree-grass interactions in savannas. *Annual Review of Ecology and Systematics* 28: 517-44.
- Scholes, R.J., Walker, B.H., 2004. An African savanna: synthesis of the Nylsvley study. Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom. 1<sup>st</sup> ed., 306 pp. ISBN 0-521-61210-1.
- Schumann, K., Wittig, R., Thiombiano, A., Becker, U., Hahn, K., 2010. Impact of land-use type and bark- and leaf-harvesting on population structure and fruit production of the baobab tree (*Adansonia digitata* L.) in a semi-arid savanna, West Africa. *Forest Ecology and Management* 260: 2035-2044.
- Schutz, A.E.N., Bond, W.J., Cramer, M.D., 2011. Defoliation depletes the carbohydrate reserves of resprouting Acacia saplings in an African savanna. *Plant Ecology* 212: 2047-2055.
- Schwarz, C.J., Seber, G.A., 1999. Estimating animal abundance: Review III. *Statistical Science* 14: 427-456.
- Shackleton, C.M., 1993. Fuelwood harvesting and sustainable utilisation in a communal grazing land and protected area of the eastern Transvaal lowveld. *Biological Conservation* 63: 247-254.
- Short, J., Bayliss, P., 1985. Bias in aerial survey estimates of kangaroo density. *Journal of Applied Ecology* 22: 415-422.

- Silanikove, N., Gilboa, N., Nir, I., Perevolotsky, A., Nitsan, Z., 1996. Effect of a daily supplementation of polyethylene glycol on intake and digestion of tannin-containing leaves (*Quercus calliprinos*, *Pistacia lentiscus*, and *Ceratonia siliqua*) by goats. *Journal of Agricultural and Food Chemistry* 44: 199-205.
- Skarpe, C., 1990. Structure of the woody vegetation in disturbed and undisturbed arid savanna, Botswana. *Vegetatio* 87: 11-18.
- Skarpe, C., 1991. Impacts of grazing in savanna ecosystems. *Ambio* 20: 351-356.
- Skarpe, C., 1992. Dynamics of savanna ecosystems. *Journal of Vegetation Science* 3: 293-300.
- Skarpe, C., 2000. Desertification, no-change or alternative States: Can we trust simple models on livestock impact in the dry rangelands? *Applied Vegetation Science* 3: 261-268.
- Smit, G.N., 2004. An approach to tree thinning to structure southern African savannas for long-term restoration from bush encroachment. *Journal of Environmental Management* 71: 179-191.
- Snyder, N.F.R., Derrickson, S.R., Beissinger, S.R., Wiley, J.W., Smith, T.B., Toone, W.D., Miller, B., 1996). Limitations of Captive Breeding in Endangered Species Recovery. *Conservation Biology* 10: 338-348.
- Songorwa, A.N., 1999. Community-based wildlife management (CWM) in Tanzania: Are the communities interested? *World Development* 27: 2061-2079.
- Stephens, P.A., Zaumyslova, O.Y., Miquelle, D.G., Myslenkov, A.I., Hayward, G.D., 2006. Estimating population density from indirect sign: track counts and the Formozov–Malyshev–Pereleshin formula. *Animal Conservation* 9: 339-348.
- Stuart, S.N, Adams, R.J., 1990. Biodiversity in sub-saharan Africa and its island: conservation, management, and sustainable use. Occasional Paper No. 6. IUCN, Gland, Switzerland. 242 pp. ISBN 2-8317-0021-3.
- Strandgaard, H., 1967. Reliability of the Petersen method tested on a roe-deer population. *The Journal of Wildlife Management* 31: 643-651.
- Svedarsky, D., Franklin, T., Organ, J., Leopold, B., Baydack, R., Cambell, E., Crossley, A., Decker, T., Hutchins, M., Mismer, B., Ryder, T., Thompson, B., Yasuda, D., 2008. Pivotal challenges for wildlife management and conservation: Perspectives from 2008 TWS Council. *Wildlife Professional* 2: 11-13.

- Taberlet, P., Luikart, G., 1999. Non-invasive genetic sampling and individual identification. *Biological Journal of the Linnean Society* 68: 41-55.
- Tchamba, M.N., Mahamat, H., 1992. Effects of elephant browsing on the vegetation in Kalamaloue National Park, Cameroon. *Mammalia* 56: 533-540.
- Tchamba, M.N., 1996. History and present status of the human/elephant conflict in the Waza-Logone region, Cameroon, West Africa. *Biological Conservation* 75: 35-41.
- Thomas, L., Buckland, S.T., Rexstad, E.A., Laake, J.L., Strindberg, S., Hedley, S.L., Bishop, J.R.B., Marques, T.A., Burnham, K.P., 2010. Distance software: design and analysis of distance sampling surveys for estimating population size. *Journal of Applied Ecology* 47: 5-14.
- Tixier, H., Duncan, P., Scehovic, J., Yant, A., Gleizes, M., Lila, M., 1997. Food selection by European roe deer (*Capreolus capreolus*): effects of plant chemistry, and consequences for the nutritional value of their diets. *Journal of Zoology* 242: 229-245.
- Traveset, A., Roberstson, A., Rodríguez-Pérez, J., 2007. A review on the role of endozoochory on seed germination. In: Seed dispersal: theory and its application in a changing world. Dennis, A.J., Schupp, E.W., Green, R.J., Westcott, D.A. (ed.), CAB International, Wallingford, United Kingdom. 78-103 pp. ISBN 978-1-84593-165-0.
- Treydte, A.C., Edwards, P.J., Suter, W., 2005. Shifts in Native Ungulate Communities on a Former Cattle Ranch in Tanzania. *African Journal of Ecology* 43: 302-311.
- Trolle, M., Kéry, M., 2003. Estimation of ocelot density in the Pantanal using capture-recapture analysis of camera-trapping data. *Journal of Mammalogy* 84: 607-614.
- Trollope, W.S.W., Trollope, L.A., Biggs, H.C., Pienaar, D., Potgieter, A.L.F., 1998. Long-term changes in the woody vegetation of Kruger National Park with special reference to the effects of elephants and fire. *Koedoe* 41: 103-112.
- Tsegaye, D., Moe, S.R., Haile, M., 2009. Livestock browsing, not water limitations, contributes to recruitment failure of *Dobera glabra* in semiarid Ethiopia. *Rangeland Ecology & Management* 62: 540-549.
- Tsegaye, D., Haile, M., Moe, S.R., 2010. The effect of land use on the recruitment and population structure of the important food and fodder plant, *Dobera glabra*

- (Forssk.) Poir., in northern Afar, Ethiopia. *Journal of Arid Environments* 74: 1074-1082.
- van Aarde, R., Whyte, I., Pimm, S., 1999. Culling and the dynamics of the Kruger National Park African elephant population. *Animal Conservation* 2: 287-294.
- van de Koppel, J., Prins, H.H.T., 1998. The importance of herbivore interactions for the dynamics of African savanna woodlands: an hypothesis. *Journal of Tropical Ecology* 14: 565-576.
- van der Waal, C., Dekker, B., 2000. Game ranching in the Northern Province of South Africa. *South African Journal of Wildlife Research* 30: 151-156.
- van Langevelde, F., van de Vijver, C.A.D.M., Kumar, L., van de Koppel, J., de Ridder, N., van Andel, J., Skidmore, A.K., Hearne, J.W., Stroosnijder, L., Bond, W.J., Prins, H.H.T., Rietkerk, M., 2003. Effects of fire and herbivory on the stability of savanna ecosystems. *Ecology* 84: 337-350.
- Venter, S.M, Witkowski, E.T.F., 2010. Baobab (*Adansonia digitata* L.) density, size-class distribution and population trends between four land-use types in northern Venda, South Africa. *Forest Ecology and Management* 259: 294-300.
- Vermeulen, C., Lejeune, P., Lisein, J., Sawadogo, P., & Bouché, P. (2013). Unmanned aerial survey of elephants. *PloS One* 8: e54700. DOI:10.1371/journal.pone.0054700
- Vernes, K., 1999. Pellet counts to estimate density of a rainforest kangaroo. *Wildlife Society Bulletin* 27: 991-996.
- Verweij, R.J.T., Verrelst, J., Loth, P. E., Heitkönig, I.M.A., Brunsting, A.M.H., 2006. Grazing lawns contribute to the subsistence of mesoherbivores on dystrophic savannas. *Oikos* 114: 108-116.
- Voeten, M.M., Prins, H.H.T., 1999. Resource partitioning between sympatric wild and domestic herbivores in the Tarangire region of Tanzania. *Oecologia* 120: 287-294.
- Waldram, M.S., Bond, W.J., Stock, W.D., 2008. Ecological engineering by a mega-grazer: white rhino impacts on a South African Savanna. *Ecosystems* 11: 101-112.
- West, P., Igoe, J., Brockington, D., 2006. Parks and peoples: The social impact of protected areas. *Annual Review of Anthropology* 35: 251-277.
- Western, D., 1989. The ecological role of elephants in Africa. *Pachyderm* 12: 42-46.

- Westoby, M., 1974. An analysis of diet selection by large generalist herbivores. *American Naturalist* 108: 290-304.
- Wezel, A., Lykke, A.M., 2006. Woody vegetation change in Sahelian West Africa: evidence from local knowledge. *Environment, Development and Sustainability* 8: 553-567.
- White, G., Anderson, D., Burnham, K., Otis, D., 1982. Capture-recapture and removal methods for sampling closed populations. Los Alamos National Laboratory, New Mexico, USA. 235 pp.
- Whittington, P.A., 1999. The contribution made by cleaning oiled African penguins *Spheniscus demersus* to population dynamics and conservation of the species. *Marine Ornithology* 27: 177-180.
- Wood, D.H., 1988. Estimating rabbit density by counting dung pellets. *Australian Wildlife Research* 15: 665-671
- Woodroffe, R., Thirgood, S., Rabinowitz, A. (Eds.), 2005. People and wildlife, conflict or co-existence? Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom. 497 pp.
- Young, T.P., Stubblefield, C.H., Isbell, L.A., 1997. Ants on swollen-thorn acacias: Species coexistence in a simple system. *Oecologia* 109: 98-107.
- Young, T.P., Okello, B.D., 1998. Relaxation of an induced defense after exclusion of herbivores: spines on *Acacia drepanolobium*. *Oecologia* 115: 508-513.
- Yusuf, H., Treydte, A.C., Demissew, S., Woldu, Z., 2011. Assessment of woody species encroachment in the grasslands of Nechisar National Park, Ethiopia. *African Journal of Ecology* 49: 397-409.
- Zheng X., Eltahir A.B., 1997. The response to deforestation and desertification in a model of West African monsoon. *Geophysical Research Letters* 24: 155-158.

## 5. VÝSLEDKY DIZERTAČNÍ PRÁCE

- I. Žáčková, M., Hejmanová, P., Hejman, M., 2013. Does a change in land use affect woody vegetation in sub-humid sudanian savanna in Senegal? *Scientia Agriculturae Bohemica* 44: 209-217.
- II. Hejmanová, P., Vymyslická, P., Žáčková, M., Hejman, M., 2013. Does supplemental feeding affect behaviour and foraging of critically endangered western giant eland in an ex situ conservation site? *African Zoology* 48: 250-258.
- III. Žáčková, M., Hejmanová, P., Jůnková Vymyslická, P., Hejman, M., Homolka, P. Foraging for multiple resources: supplemental food for browsing antelope alleviates selection against antinutritional compounds. *Grass and Forage Science* (submitted)
- IV. Žáčková, M., Hejmanová, P., Brandlová, K., Antonínová, M., Homolka, M. Reliability of observers within antelope pellet count technique in West African woody savannah. Manuscript (před odesláním do IF časopisu *Wildlife Research*)

## **5.1 ČLÁNEK I.**

Žáčková, M., Hejcmanová, P., Hejcman, M., 2013.

**Does a change in land use affect woody vegetation in sub-humid sudanian savanna in Senegal?**

*Scientia Agriculturae Bohemica* 44: 209-217.

# DOES A CHANGE IN LAND USE AFFECT WOODY VEGETATION IN SUB-HUMID SUDANIAN SAVANNA IN SENEGAL?\*

M. Žáčková<sup>1</sup>, P. Hejmanová<sup>2</sup>, M. Hejcman<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Czech University of Life Sciences Prague, Faculty of Environmental Sciences, Prague, Czech Republic

<sup>2</sup>Czech University of Life Sciences Prague, Faculty of Tropical AgriSciences, Prague, Czech Republic

Little attention has been paid to response of sub-humid savannas to changes in management. The aim of the study was to test whether changes in management had any effect on richness, diversity, composition, and density of woody species in sub-humid West African savanna. In Fathala Forest (Senegal), we compared woody vegetation in communal land (FUC) with that on protected area fenced-off for 8 years either with (FFW) or without (FFE) wildlife. Species richness and diversity of woody plants were 5.6 and 0.5 per 0.02 ha plot on average and both were consistent throughout the study area. Density of all woody plants (saplings and full-grown trees together) was 4700 individuals per ha in FFW which was significantly higher than in FFE and FUC. No differences were found among densities of full-grown trees, while density of saplings in FFW (3429 individuals per ha) was higher, although this only differed significantly from FUC. Different management did not affect density of species used for construction, fodder or medicine probably due to low intensity of recent exploitation. We concluded that in sub-humid conditions, 8 years of fencing was not enough for manifestation of the change in management and human exploitation of lower intensity cannot be connected with degradation of sub-humid tropical woodlands.

woody plants density; diversity; management; recruitment; vegetation dynamics; West Africa

## INTRODUCTION

It has been widely reported that human exploitation such as livestock grazing, timber logging, firewood collection, and harvesting of forest products, is responsible for the destruction of savanna forest vegetation (Shackleton, 1993). Livestock browsing greatly reduces seedling survival, suppresses growth of both the seedlings (Tsegaye et al., 2009) and the older/adult individuals (Tsegaye et al., 2010a), and decreases tree density (Noumi et al., 2010) and viability (Dhillon, Gustad, 2004). Overgrazing, in combination with fuelwood gathering and inappropriate cultivation practices, leads to desertification in arid areas (Mortimore, Turner, 2005). Moreover, when combined with unfavourable abiotic conditions, wildlife grazing or fires, the human exploitation may be detrimental to woody vegetation. Heavy browsing in combination with low rainfall leads to rapid tree loss (Prins, van der Jeugd, 1993; Birkett, Stevens-Wood, 2005). In addition, the interaction of burning and wildlife browsing (namely by elephants) limits the resprouting of woody plants and leads

to woodland loss (Holdo et al., 2009). On the contrary, if properly managed, this interaction can help suppress bush encroachment (Schultz et al., 2011). In African savannas, heavy livestock grazing reduces the regeneration capacity of desired woody plants (Hejmanová et al., 2010), opens grass sward, and thus decreases the frequency and intensity of fires (van Langeveld et al., 2003) and can also enable bush encroachment by unpalatable woody species (Roques et al., 2001).

According to state and transition models (Briske et al., 2005), in arid and semi-arid savanna ecosystems the exclusion of uncontrolled human exploitation may result in substantial changes in plant species composition and vegetation structure (Parsons et al., 1997; Obba et al., 2000; Weber, Jeltsch, 2000; Angassa et al., 2010; Tsegaye et al., 2010b; Mekuria, Veldkamp, 2012). More humid savannas, on the contrary, seem to be relatively stable ecosystems, where disturbances are counteracted by environmental mechanisms, for instance by rainfall (Shackleton, Scholles, 2011). Arid and semi-arid savanna ecosystems have been widely studied, whereas little attention has been paid to the response

\* Supported by the Internal Grant Agency of the Czech University of Life Sciences Prague (CIGA), Project No. 20114201.

of sub-humid and humid savanna vegetation to changes in management (Leriche et al., 2003).

The aim of this study was, therefore, to test whether a change in management, applied for 8 years, had any effect on woody plant species community and woody plant densities in a sub-humid West African savanna. In particular, we asked whether: (1) there are any differences in woody plant species richness, diversity, composition, and density between areas with different management strategies; and (2) whether management has any effect on particular categories of woody plants, according to their preferred exploitation by local people.

## MATERIAL AND METHODS

### Study area

The study area is located in the Fathala Forest (Forêt de Fathala, FF), a savanna region of the Delta du Saloum National Park (DSNP) on the west coast of Senegal ( $13^{\circ}39'N$ ,  $16^{\circ}30'W$ ) near the northern

border of Gambia. The area is flat with dry plateaus, passing into shallow humid valleys. The region has a littoral sub-humid climate, with a pronounced dry season between November and May and a 5-month rainy season between June and October. The average annual precipitation is 1022 mm. Mean daytime temperatures are  $31.2^{\circ}\text{C}$  in May and  $26^{\circ}\text{C}$  in January (1951–2000, Banjul Yundum meteorological station). Soils are tropical ferric Luvisols and Nitosols on the plateaus and weakly-developed Gleysols in the lower valleys (FAO – UNESCO, 1977). The FF belongs to the transition zone between the phytoclimates of the Sudanian region and the Guinea-Congolian/Sudanian transition zone (White, 1983). The principal vegetation aspects are wooded grassland, woodland and transitional woodland on the plateaus, with *Combretum nigricans*-*Prosopis africana* woodland, *Bombax costatum*-*Pterocarpus erinaceus* woodland, and *Piliostigma thonningii*-*Dichrostachys cinerea* thicket, giving way to *Erythrophleum suaveolens*-*Dialium guineense* gallery forests in the humid valleys (Lawsen, 1995; Nežerková - Hejcmanová et al., 2005).

The FF area extends over more than 8500 ha and is surrounded by 11 villages, with one village situated directly within the FF. Until the year 2000, the FF was under a single common management, which kept the area under state control, limiting the rights of local people to exploit natural resources. For instance, while the harvesting of fruits and medicinal plants was allowed, crop cultivation and livestock grazing was restricted. In 2000, 2180 ha of the FF were fenced and the Fathala Reserve (FR) was established, partly as a wildlife enclosure with native and introduced herbivore species (Nežerková et al., 2004), and partly to protect the woody savanna ecosystem with its remnant fauna, which was exposed to ongoing uncontrolled human activities of relatively low intensity from the surrounding villages, including livestock grazing, the harvesting of wood, fruit, and bark, and illegal hunting of wildlife (Lykke, 1994). The FR was divided by managers into two controlled segments and, ultimately, three management systems were established within the original area of the FF: (1) 1070 ha of the fenced area within the FR, referred to as the FFW, is inhabited by wildlife, mostly grazers, such as African buffalo (*Synacerus caffer*), roan antelope (*Hippotragus equinus*), and defassa waterbuck (*Kobus ellipsiprymnus defassa*); (2) 1110 ha of the fenced area within the FR, referred to as the FFE, is without animals or any other activities; and (3) 6390 ha of the unfenced area within the FF, referred to as the FUC, is under communal land use.

### Data collection

Data were collected during the 2008 dry season (April–May). The first sampling plot was assigned randomly, on the north-western border of the FF, as

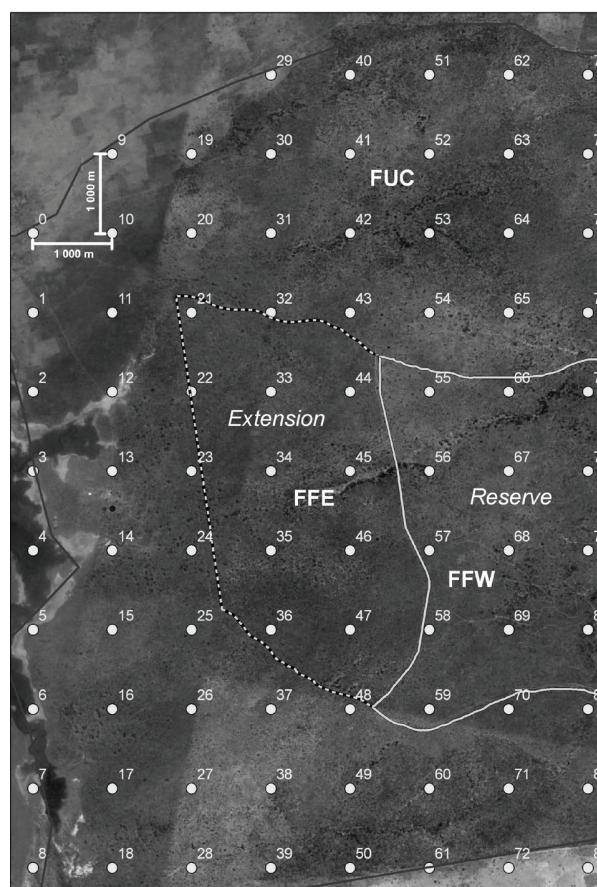


Fig. 1. Study area and location of sample plots ( $200 \text{ m}^2$ ) in the Fathala Forest. FUC represents the unfenced area with communal land use, FFW is the fenced area with large herbivores and FFE is the extended fenced area without animals and management interventions.

Table 1. List of the most abundant species with their families, codes used in the ordination diagrams and classification in exploitation categories according to Lykke (2000). Species with no exploitation category were not classified by Lykke as exploited plants.

Species	Family	Code	Exploitation category
<i>Acacia ataxacantha</i> DC.	Mimosaceae	AcaAta	
<i>Acacia</i> sp.	Mimosaceae	AcaSp	
<i>Albizia chevalieri</i> Harms	Mimosaceae	AlbChe	
<i>Azadirachta indica</i> A. Juss.	Meliaceae	AzaInd	
<i>Bombax costatum</i> Pellegr. et Vuillet	Bombaceae	BoxCos	Construction wood, livestock fodder
<i>Combretum glutinosum</i> Perr. ex DC.	Combretaceae	ComGlu	Medicine
<i>Combretum micranthum</i> G. Don	Combretaceae	ComMic	Medicine
<i>Combretum nigricans</i> Lepr. ex Guill. et Perr.	Combretaceae	ComNig	
<i>Combretum paniculatum</i> Vent.	Combretaceae	ComPan	Livestock fodder
<i>Cordyla pinnata</i> (Lepr. ex A. Rich.) Milne-Redhead	Caesalpiniaceae	CorPin	Construction wood, medicine
<i>Daniellia oliveri</i> (Rolle) Hutch. et Dalz.	Caesalpiniaceae	DanOli	Construction wood, livestock fodder
<i>Detarium microcarpum</i> Guill. et Perr.	Caesalpiniaceae	DetMic	Medicine
<i>Detarium senegalense</i> Gmel.	Cesalpiniaceae	DetSn	
<i>Diospyros mespiliformis</i> Hochst. ex A. Rich.	Ebenaceae	DioMes	
<i>Erythrophleum suaveolens</i> (Guill. et Perr.)	Caesalpiniaceae	ErySua	
<i>Ficus</i> sp.	Moraceae	FicSp	Livestock fodder
<i>Guiera senegalensis</i> J.F. Gmel.	Combretaceae	GuiSn	Medicine, livestock fodder
<i>Icacina senegalensis</i> Adr. Juss.	Icacinaceae	IcaSn	
<i>Lannea acida</i> A. Rich.	Anacardiaceae	LanAc	
<i>Lannea velutina</i> A. Rich.	Anacardiaceae	LanVel	
<i>Lonchocarpus laxiflorus</i> Guill. et Perr.	Fabaceae	LonLa	
<i>Maytenus senegalensis</i> (Lam.) Exell	Celastraceae	MaySn	
<i>Ozoroa insignis</i> Del.	Anacardiaceae	OzoIn	
<i>Parkia biglobosa</i> (Jacq.) R. Br. ex G. Don	Mimosaceae	ParBig	
<i>Piliostigma reticulatum</i> (DC.) Hochst.	Caesalpiniaceae	PilRet	
<i>Piliostigma thonningii</i> (Schumach.) Milne-Redh.	Caesalpiniaceae	PilTho	
<i>Prosopis africana</i> (Guill. Et Perr.) Taub.	Mimosaceae	ProAfr	Construction wood
<i>Pterocarpus erinaceus</i> Poir.	Fabaceae	PteEri	Construction wood, livestock fodder
<i>Saba senegalensis</i> (A. DC.) Pichon	Apocynaceae	SabSn	
<i>Sarcocapnos latifolius</i> (Smith) Bruce	Rubiaceae	SarLa	Medicine
<i>Sclerocarya birrea</i> (A. Rich.) Hochst.	Anacardiaceae	SclBir	
<i>Strychnos spinosa</i> Lam.	Loganiaceae	StrSpi	
<i>Terminalia avicennioides</i> Guill. et Perr.	Combretaceae	TerAvi	
<i>Terminalia macroptera</i> Guill. et Perr.	Combretaceae	TerMa	Construction wood, medicine, livestock fodder

a starting point for setting up a regular geo-referenced grid (one point per 1 km) across the investigated area. GRILLE 2.0 software and ArcGIS 9.1 tools were used in order to avoid any bias caused by human factors during the selection of the sampling plots, although it led to unbalanced design. Square plots, 200 m<sup>2</sup> in area, were established at the intersections of the grid. A total of 71 plots were sampled (total area 1.42 ha, representing 0.017% from the total area of the FF): 12 (0.24 ha), 8 (0.16 ha), and 51 (1.02 ha) plots in the FFW, FFE, and FUC, respectively (Fig. 1).

In each plot we collected data on woody plant species composition and the number of individuals

of each woody plant species. For the number of individuals, we distinguished woody plants < 1.5 m and > 1.5 m in height and classified them as saplings and full-grown woody plant individuals, respectively. To assess the alpha diversity of the area, species richness was determined as the number of plant species per plot, while the Simpson's index of diversity was used as a measure of the species diversity of a plot (Magurran, 2004). The plant species were identified *in situ*, the species nomenclature following Arbonnier (2002). Then we classified selected woody species into categories (Table 1), according to their preferred exploitation by local inhabitants:

construction wood, medicinal plants, livestock fodder, and a separate species, *Lonchocarpus laxiflorus*, which was referred as a plant species without any apparent use by local inhabitants. This categorization was defined in a study by Lykke (2000), based on interviews with local inhabitants.

#### Data analyses

Linear regression was used to evaluate the relationship between sampling areas and the number of recorded species. Number of woody plant species per plot, in the FFE, FFW, FUC, and in the total sampled area were used to perform this analysis. Differences in species richness, species diversity, total density of all woody plants, density of saplings, density of full-grown individuals, and density of individuals within the species exploitation categories between the three management systems were evaluated by One-Way ANOVA. After obtaining significant results, *post-hoc* comparisons using Tukey's test were performed.

We performed two kinds of multivariate analyses: (1) with the total density of all woody plants as response variables; and (2) with categorization of the density of each species into saplings or full-grown individuals as response variables. Detrended correspondence analysis (DCA) was used to detect the length of the gradient and to detect similarities among individual research plots. To explore the pattern of woody plant density in relation to management, we used canonical correspondence analysis (CCA), followed by Monte Carlo with 999 permutations.

In the CCA, the management systems were used as three explanatory variables in the form of categorical (dummy) variables. The CCA was applied because the length of the gradient in the DCA was above 3.5 (Lepš, Šmilauer, 2003). In order to avoid spatial

autocorrelation among the plots within the grid, the effect of the distance to the sea, or any north-south gradient, we created a set of principal coordinates (Borcard, Legendre, 2002) representing a matrix of geographical positions among sampling plots using the PrCord extension (ter Braak, Šmilauer, 2002). Using the CCA, we tested which principal coordinates had a significant effect on species density. These coordinates were used as covariates in subsequent multivariate analyses. All multivariate analyses were performed using Canoco (Version 4.5, 2002) for MS Windows and the results were visualized in the form of ordination diagrams using CanoDraw software.

## RESULTS

### Woody plant species richness and diversity

A total of 63 woody plant species were recorded in the total sampled area: 48 species (76.19% out of the total) in the FUC, 20 (31.75% out of the total) in the FFW, and 15 (23.81% out of the total) in the FFE. There was a linear increase in the number of species with sampling area, in the range of sampling areas from 0.02 to 1.42 ha (Fig. 2). Species richness per plot was  $6.04 \pm 0.43$  S.E. in the FUC,  $5.83 \pm 0.98$  S.E. in the FFW, and  $4.87 \pm 0.85$  S.E. in the FFE, and did not differ significantly ( $F_{2,68} = 0.49, P = 0.615$ ). The Simpson's diversity index per plot was  $0.49 \pm 0.04$  S.E. for the FUC,  $0.50 \pm 0.07$  S.E. for the FFW, and  $0.54 \pm 0.12$  S.E. for the FFE, and did not indicate significant differences between management systems ( $F_{2,68} = 0.11, P = 0.896$ ). The most abundant families were *Caesalpiniaceae* (16.3%), *Combretaceae* (16.3%), and *Mimosaceae* (12.2%).

### Woody plant density

Using CCA, we revealed a significant effect of the three management types on the total density of all woody plants ( $F = 1.62, P = 0.031$ ), with all constrained axes (combined) explaining 5.8% of the species (data) variability. (Fig. 3a). When the density of saplings and full-grown woody plant individuals was considered separately, the effect of management type was not significant ( $F = 1.27, P = 0.140$ ), (and) the explained variability was 4.6% for all constrained axes (Fig. 3b).

*Ficus sp.*, *Guiera senegalensis*, *Lonchocarpus laxiflorus*, *Prosopis Africana*, and *Ozoroa insignis* were the most frequent species in the protected FFE area. *Detarium senegalensis*, *Erythrophleum suaveolens*, *Saba senegalensis*, and *Sarcocephalus latifolius* were very frequent in the fenced FFW area. *Albizia chevalieri*, *Diospyros mespiliformis*, *Maytenus senegalensis*, and *Piliostigma thonningii* were the most abundant species in the FUC area under communal land use. However, the majority of the species catalogued were

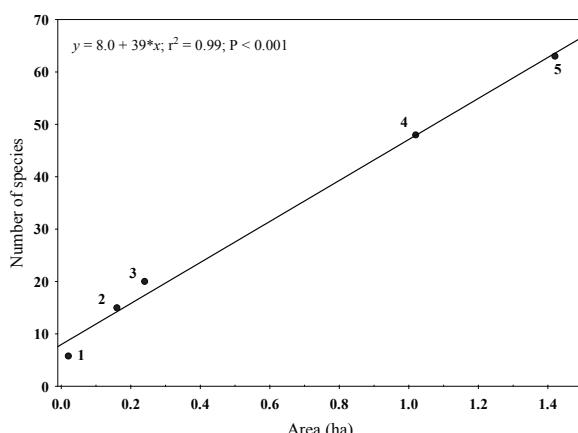


Fig. 2. Effect of sampling area size on the number of recorded woody species. Numbers 1 - 5 stand for the number of woody plant species per plot of 0.02 ha, the number of woody plant species recorded in the FFE, FFW, FUC, and the number of woody plant species recorded in the total sampled area, respectively.

distributed across the whole area of the Fathala Forest, irrespective of the management systems.

DCA ordination showed limited effect of the management systems on the density of woody plants. No distinct groups of plots for particular management systems were apparent for either total density of all woody plants, or the separate densities of saplings and full-grown trees. In the analysis of total density, all unconstrained axes explained 25% of the species data variability. When the separate densities of saplings and full-grown woody plant were analyzed, all unconstrained axes explained 24.3% of the variability. The total density of all woody plants was the highest in the FFW (4700 individuals per ha) and differed significantly from densities in plots from the other management types ( $F_{2,68} = 4.52, P = 0.014$ ). The density of saplings was the highest in the FFW (3429.167 individuals per ha), although this only differed significantly from the FUC area ( $F_{2,68} = 4.26, P = 0.018$ ). No differences were found among densities of full-grown trees ( $F_{2,68} = 1.29, P = 0.282$ ) (Fig. 4).

#### Woody plants exploitation categories

The type of management had no effect on the total density of all woody plants, saplings, or full-grown trees for all categories of exploitation ( $P > 0.05$  in all

analyses, Fig. 5), with *Lonchocarpus laxiflorus* being the only exception. The total density ( $F_{2,68} = 4.63, P = 0.013$ ) and sapling density ( $F_{2,39} = 5.88, P = 0.006$ ) of *Lonchocarpus laxiflorus* were significantly higher in the FFE compared with the other management systems (Fig. 5a, b).

#### DISCUSSION

We recorded 63 out of the 89 woody species from the FF savanna vegetation reported by Lawesson (1995). The lower number of species (71%) recorded in our study was despite the fact we sampled an area 14 times larger than that investigated by Lawesson. This was probably a result of sampling strategy, as we used regular grid sampling, which generally reveals less species than selection of the most diverse plots. Our sampling represented 8 weeks of field work by two experienced researchers. The sampling design employed was, therefore, a compromise between the feasibility of the field work and the representativity of the collected data, since longer data collection was not possible due to phenological changes in the vegetation.

In addition, we collected the first density data ever published from the study area. The total number of woody species recorded in the FUC was more than

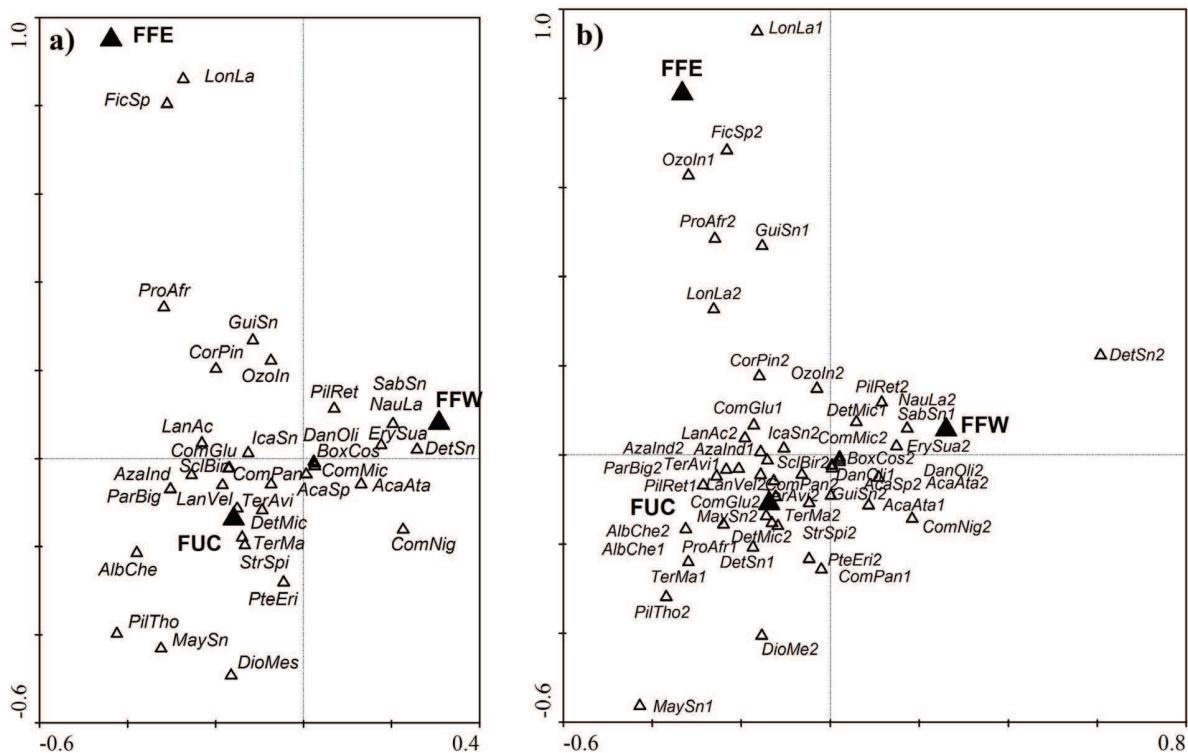


Fig. 3. Ordination diagrams showing results of the CCA analysis of: a) total density of all woody plant species in three areas with different management; b) density of woody plant species differentiating saplings and full-grown woody plant individuals in three areas with different management. FUC represents the area unfenced area with communal land use, FFW is the fenced area with large herbivores and FFE is the extended fenced area without animals and management interventions. For plant species codes see Table 1. Numbers at the end of species codes refer to saplings (1) and full-grown individuals (2).

twice that identified in either the FFW or FFE. This was attributed to the larger sampling area in the FUC, as the increase in species number per additional hectare was 3.9. A clear linear increase in the number of species within a sampling area was recorded for the range of sampling area sizes, from 0.02 ha to 1.42 ha. Further increase in sampling area size, above 1.42 ha, would almost certainly have resulted in a greater total number of recorded woody species, but probably at a lower rate of increase than in the studied range of sampling areas.

The lack of differences in species richness or species diversity of woody species per 0.02 ha plot among the three management systems agrees with the results of other studies of African savanna with similar climatic conditions, namely rainfall (Shackleton, 2000; Paré et al., 2010). In contrast to our study, lower species richness of woody species was recorded under communal grazing, compared to private reserves, in semi-arid areas (Higgins et al., 1999; Hecmanová et al., 2010). In sub-humid areas where the intensity of exploitation is low, communal grazing does not appear to be detrimental to the species richness of woody plants.

The density of saplings of woody species seems to be more susceptible to management, in comparison to the species richness or density of full-grown individuals. Communal land use, as in the FUC area, frequently leads to a decrease in sapling density, cover or height, as also observed by other authors (Shackleton et al., 1994; Hecmanová et al., 2010). In the FUC, saplings were exposed to relatively intensive browsing by livestock, removed during land clearing for crop cultivation on the periphery of the forest or harvested as fuelwood for local households. Consequently, re-

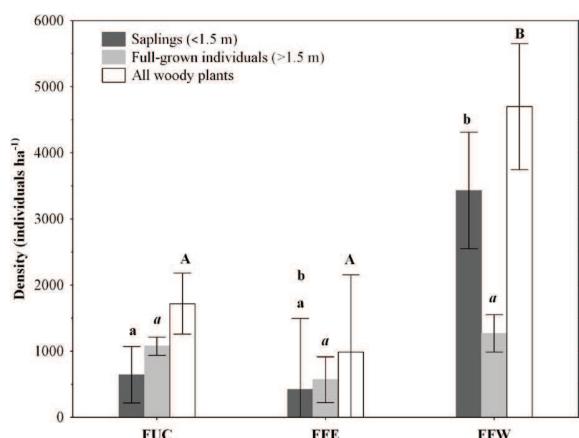


Fig. 4. The total density of all woody plants, density of saplings and density of full-grown individuals in three areas with different management (for abbreviations see Figure 1). Vertical bars indicate the standard error of the mean. The same letters above columns indicate non-significant results for the Tukey's HSD test for particular woody plant categories (saplings, full-grown individuals, all woody plants) compared among management systems.

cruitment of woody species was limited under communal land use and the density of saplings was low in this area. The highest density of saplings, recorded in the FFW, was probably due to the predominance of grazers, the low density of browsers, and the lack of human exploitation.

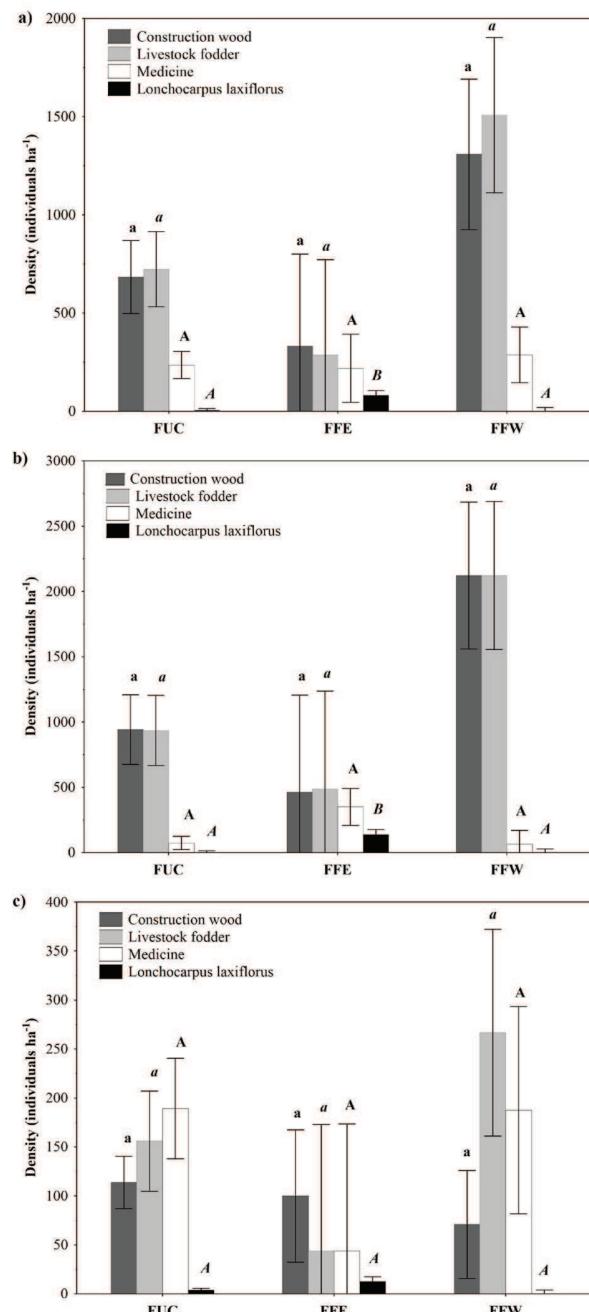


Fig. 5. The woody plant density in particular categories of preferred exploitation of plants in three areas with different management (for abbreviations see Fig. 1): a) total density of all woody plants; b) density of saplings; and c) density of full-grown individuals. Vertical bars indicate the standard error of the mean. The same letters above columns indicate non-significant results for the Tukey's HSD test for particular exploitation categories compared among management systems.

We expected that the fenced, and thereby undisturbed, FFE area would have a higher woody plant density than the unfenced FUC or the fenced FFW area inhabited by large herbivores, as was reported by Augustine, McNaughton (2004) or Pringle et al. (2007). However, our results showed the opposite to be the case. This can be explained by the seasonal inundation of part of the FFE area, which is dominated by grass *Schyzachyrium sanguineum* or low forbs with bare areas (Nežerková - Hejcmánková et al., 2005). During the wet season, stagnant water creates anoxic conditions in this area, which limits the rooting and growth of woody plants and also the emergence of their seedlings.

The lack of the effect of management system on the density of woody species used for construction wood, fodder or medicinal purposes, can be explained by the low intensity of recent human exploitation. The higher density of *Lonchocarpus laxiflorus* saplings in the FFE area can be explained by browsing in the other management systems, as this species is considered to be palatable (Toutain, 1980).

## CONCLUSION

The management of the Fathala Forest changed 8 years prior to our investigation. A change in land use may present an event that redirects ecosystem dynamics (Westoby et al., 1989; Fynn, O'Connor, 2000). We therefore expected the management system changes to initiate a more pronounced response in the woody vegetation, similar to that observed e.g. in the Bandia wildlife reserve in Senegal, where woody plant saplings were recruited within 5 years of the exclusion of human activities, and within 15 years woody savanna was fully re-established (Hejcmánková et al., 2010). However, since the Fathala Forest is a sub-humid savanna, a substantially slower response to a change in the management was recorded. Under the relatively humid conditions of the Fathala Forest, 8 years of fencing is not time long enough for a manifestation of the change in land use. Finally, we concluded that human land use of lower intensity cannot be connected with degradation of sub-humid tropical forests as climatic attributes, particularly precipitations, are driving force behind vegetation dynamics in these ecosystems (Ellis, Swift, 1988; Birkett, Stevens-Wood, 2005).

## Acknowledgement

We are extremely grateful to the managers of the Fathala Reserve, Christian Dering and George Rezk, and their staff for help with the fieldwork. We are indebted to the considerable support of Karolína Brandlová and Jan Svitálek within the frame of the

Western Derby Eland Conservation Programme (Czech Development Cooperation), to Štefan Handžák for provision of meteorological data, and Pavla Antošová, Lucie Foltýnová, and Jana Vidová for their help with field work. We would also like to thank anonymous reviewers for their valuable comments.

## REFERENCES

- Angassa A, Oba G, Treyte AC, Weladji RB (2010): Role of traditional enclosures on the diversity of herbaceous vegetation in a semi-arid rangeland, southern Ethiopia. *Livestock Research for Rural Development*, 22, 163. doi: lrrd22/9/anga22163.htm.
- Arbonnier M. (2002): Arbres, arbustes et lianes des zones sèches d'Afrique de l'Ouest. 2<sup>nd</sup> Ed. CIRAD – MNHN, Montpellier – Paris.
- Augustine DJ, McNaughton SJ (2004): Regulation of shrub dynamics by native browsing ungulates on East African rangeland. *Journal of Applied Ecology*, 41, 45–58. doi: 10.1111/j.1365-2664.2004.00864.x.
- Birkett A, Stevens-Wood B (2005): Effect of low rainfall and browsing by large herbivores on an enclosed savannah habitat in Kenya. *African Journal of Ecology*, 43, 123–130. doi: 10.1111/j.1365-2028.2005.00555.x.
- Borcard D, Legendre P (2002): All-scale spatial analysis of ecological data by means of principal coordinates of neighbour matrices. *Ecological Modelling*, 153, 51–68. doi: 10.1016/S0304-3800(01)00501-4.
- Briske DD, Fuhlendorf SD, Smeins FE (2005): State-and-transition models, thresholds, and rangeland health: a synthesis of ecological concepts and perspectives. *Rangeland Ecology and Management*, 58, 1–10. doi: 10.2111/1551-5028(2005)58<1:SMTARH>2.0.CO;2.
- Dhillon SS, Gustad G (2004): Local management practices influence the viability of the baobab (*Adansonia digitata* Linn.) in different land use types, Cinzana, Mali. *Agriculture Ecosystems and Environment*, 101, 85–103. doi: 10.1016/S0167-8809(03)00170-1.
- Ellis JE, Swift DM (1988): Stability of African pastoral ecosystems: alternate paradigms and implications for development. *Journal of Range Management*, 41, 450–459. doi: 10.2307/3899515.
- FAO – Unesco (1977): Soil map of the world. UNESCO, Paris, France.
- Fynn RWS, O'Connor TG (2000): Effect of stocking rate and rainfall on rangeland dynamics and cattle performance in a semi-arid savanna, South Africa. *Journal of Applied Ecology*, 37, 491–507. doi: 10.1046/j.1365-2664.2000.00513.x.
- Hejcmánková P, Hejcmán M, Camara AA, Antonínová M (2010): Exclusion of livestock grazing and wood collection in dryland savannah: an effect on long-term vegetation succession. *African Journal of Ecology*, 48, 408–417. doi: 10.1111/j.1365-2028.2009.01127.x.

- Higgins SI, Shackleton CM, Robinson ER (1999): Changes in woody community structure and composition under contrasting landuse systems in a semi-arid savanna, South Africa. *Journal of Biogeography*, 26, 619–627. doi: 10.1046/j.1365-2699.1999.t01-1-00317.x.
- Holdo RM, Holt RD, Fryxell JM (2009): Grazers, browsers, and fire influence the extent and spatial pattern of tree cover in the Serengeti. *Ecological Applications*, 19, 95–109. doi: 10.1890/07-1954.1.
- Lawesson JE (1995): Studies of woody flora and vegetation in Senegal. *Opera Botanica*, 125, 1–172.
- Lepš J, Šmilauer P (2003): Multivariate analysis of ecological data using CANOCO. 1<sup>st</sup> Ed. Cambridge University Press, Cambridge.
- Leriche H, Le Roux X, Desnoyers F, Benest D, Simioni G, Abbadie L (2003): Grass response to clipping in an African savanna: testing the grazing optimization hypothesis. *Ecological Applications*, 13, 1346–1354. doi: 10.1890/02-5199.
- Lykke AM (1994): The vegetation of Delta du Saloum National Park, Senegal. AAU Reports, 33, University of Aarhus, Denmark.
- Lykke AM (2000): Local perceptions of vegetation change and conservation priorities. *Journal of Environmental Management*, 59, 107–120. doi: 10.1006/jema.2000.0336.
- Magurran AE (2004): Measuring biological diversity. 1<sup>st</sup> Ed. Blackwell Publishing, Malden, Oxford, Victoria.
- Mekuria W, Veldkamp E (2012): Restoration of native vegetation following exclosure establishment on communal grazing lands in Tigray, Ethiopia. *Applied Vegetation Science*, 15, 71–83. doi: 10.1111/j.1654-109X.2011.01145.x.
- Mortimore M, Turner B (2005): Does the Sahelian smallholder's management of woodland, farm trees, rangeland support the hypothesis of human-induced desertification? *Journal of Arid Environments*, 63, 567–595. doi: 10.1016/j.jaridenv.2005.03.005.
- Nežerková P, Verner PH, Antonínová M (2004): The conservation programme of the Western Giant Eland (*Taurotragus derbianus derbianus*) in Senegal-Czech Aid Development Project. *Gazella*, 31, 87–182.
- Nežerková-Hejčmanová P, Hejčman M, Camara AA, Antonínová M, Pavlů V, Černý T, Bâ AT (2005): Analysis of the herbaceous undergrowth of the woody savanna in the Fathala Reserve, Delta du Saloum National Park (Senegal). *Belgian Journal of Botany*, 138, 119–128.
- Noumi Z, Touzard B, Michalet R, Chaib M (2010): The effects of browsing on the structure of *Acacia tortilis* (Forssk.) Hayne ssp. *raddiana* (Savi) Brenan along a gradient of water availability in arid zones of Tunisia. *Journal of Arid Environments*, 74, 625–631. doi: 10.1016/j.jaridenv.2009.11.007.
- Oba G, Stenseth NC, Lusigi WJ (2000): New perspectives on sustainable grazing management in arid zones of sub-Saharan Africa. *BioScience*, 50, 35–51. doi: 0.1641/0006-3568(2000)050[0035:NPSGM]2.3.CO;2.
- Paré S, Tigabu M, Savadogo P, Odén PC, Ouadba JM (2010): Does designation of protected areas ensure conservation of tree diversity in the Sudanian dry forest of Burkina Faso? *African Journal of Ecology*, 48, 347–360. doi: 10.1111/j.1365-2028.2009.01113.x.
- Parsons DAB, Shackleton CM, Scholes RJ (1997): Changes in herbaceous layer condition under contrasting land use systems in the semi-arid lowveld, South Africa. *Journal of Arid Environments*, 37, 319–329. doi: 10.1006/jare.1997.0283.
- Pringle RM, Young TP, Rubenstein DI, McCauley DJ (2007): Herbivore-initiated interaction cascades and their modulation by productivity in an African savanna. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 104, 193–197. doi: 10.1073/pnas.0609840104.
- Prins HHT, van der Jeugd HP (1993): Herbivore population crashes and woodland structure in East Africa. *Journal of Ecology*, 81, 305–314. doi: 10.2307/2261500.
- Roques K, O'Connor T, Watkinson A (2001): Dynamics of shrub encroachment in an African savanna: relative influences of fire, herbivory, rainfall and density dependence. *Journal of Applied Ecology*, 38, 268–280. doi: 10.1046/j.1365-2664.2001.00567.x.
- Schutz AEN, Bond WJ, Cramer MD (2011): Defoliation depletes the carbohydrate reserves of resprouting *Acacia* saplings in an African savanna. *Plant Ecology*, 212, 2047–2055. doi: 10.1007/s11258-010-9883-x.
- Shackleton CM (1993): Fuelwood harvesting and sustainable utilisation in a communal grazing land and protected area of the eastern Transvaal lowveld. *Biological Conservation*, 63, 247–254. doi: 10.1016/0006-3207(93)90720-L.
- Shackleton C.M. (2000): Comparison of plant diversity in protected and communal lands in the Bushbuckridge lowveld savanna, South Africa. *Biological Conservation*, 94, 273–285. doi: 10.1016/S0006-3207(00)00001-X.
- Shackleton CM, Scholes RJ (2011): Above ground woody community attributes, biomass and carbon stocks along a rainfall gradient in the savannas of the central lowveld, South Africa. *South African Journal of Botany*, 77, 184–192. doi: 10.1016/j.sajb.2010.07.014.
- Shackleton CM, Griffin NJ, Banks DI, Mavrandonis JM, Shackleton SE (1994): Community structure and species composition along a disturbance gradient in a communally managed South African savanna. *Vegetatio*, 115, 157–167.
- ter Braak CJF, Šmilauer P (2002): CANOCO reference manual and CanoDraw for Windows user's guide: software for canonical community ordination (Version 4.5). Microcomputer Power, New York.
- Toutain B (1980): The role of browse plants in animal production in the Sudanian zone of West Africa. In: Le Houerou HN (ed.): *Browse in Africa*. International Livestock Centre for Africa, Addis Ababa.
- Tsegaye D, Moe SR, Haile M (2009): Livestock browsing, not water limitations, contributes to recruitment failure of

- Dobera glabra* in semiarid Ethiopia. Rangeland Ecology and Management, 62, 540–549. doi: 10.2111/08-219.1.
- Tsegaye D, Haile M, Moe SR (2010a): The effect of land use on the recruitment and population structure of the important food and fodder plant, *Dobera glabra* (Forssk.) Poir., in northern Afar, Ethiopia. Journal of Arid Environments, 74, 1074–1082. doi: 10.1016/j.jaridenv.2010.03.003.
- Tsegaye D, Moe SR, Vedeld P, Aynekulu E (2010b): Land-use/cover dynamics in Northern Afar rangelands, Ethiopia. Agriculture, Ecosystems and Environments, 139, 174–180. doi: 10.1016/j.agee.2010.07.017.
- van Langevelde F, van de Vijver CADM, Kumar L, van de Koppel J, de Ridder N, van Andel J, Skidmore AK, Hearne JW, Stroosnijder L, Bond WJ, Prins HHT, Rietkerk M (2003): Effects of fire and herbivory on the stability of savanna ecosystems. Ecology, 84, 337–350. doi: 0.1890/0012-9658(2003)084[0337:EOFAHO]2.0.CO;2.
- Weber GE, Jeltsch F (2000): Long-term impacts of livestock herbivory on herbaceous and woody vegetation in semi-arid savannas. Basic and Applied Ecology, 1, 13–23. doi: 10.1078/1439-1791-00002.
- Westoby M, Walker B, Noy-Meir I (1989): Opportunistic management for rangelands not at equilibrium. Journal of Range Management, 42, 266–274. doi: 10.2307/3899492.
- White F (1983): The vegetation of Africa. A descriptive memoir to accompany the UNESCO/AETFAT/UNSO vegetation map. Natural Resources Research, 20. UNESCO, Paris.

Received for publication on February 25, 2013

Accepted for publication on September 17, 2013

---

*Corresponding Author:*

doc. RNDr. Pavla Hejcmanová, Ph.D., Czech University of Life Sciences Prague, Faculty of Tropical AgriSciences, Kamýcká 129, 165 21 Prague 6-Suchdol, Czech Republic, phone: +420 224 382 492, e-mail: hejcmanova@ftz.czu.cz

---

## **5.2. ČLÁNEK II.**

Hejcmánková, P., Vymyslická, P., Žáčková, M., Hejcmán, M., 2013.

**Does supplemental feeding affect behaviour and foraging of critically endangered western giant eland in an ex situ conservation site?**

*African Zoology* 48: 250-258.

# Does supplemental feeding affect behaviour and foraging of critically endangered western giant eland in an ex situ conservation site?

Pavla Hejmanová<sup>1\*</sup>, Pavla Vymyslická<sup>2</sup>, Magdalena Žáčková<sup>2</sup> & Michal Hejcmán<sup>2</sup>

<sup>1</sup>Faculty of Tropical AgriSciences, Czech University of Life Sciences, Kamýcká 129, 16521, Prague 6 – Suchdol, Czech Republic

<sup>2</sup>Faculty of Environmental Sciences, Czech University of Life Sciences, Kamýcká 1176, 16521, Prague 6 – Suchdol, Czech Republic

Received 24 July 2012. Accepted 8 July 2013

The western giant eland (*Tragelaphus derbianus derbianus*) needs appropriate management for its survival. We measured the effects of supplemental food on activity and browsing patterns during seasons of scarce natural food resources in 2008 and 2009 for a herd of six animals in the Fathala Reserve (Senegal). In response to the provision of high-quality pods of *Acacia albida*, animals reduced foraging time in 2008 and allocated it to resting. This pattern corresponds to the animals' behaviour in captivity without foraging versus vigilance trade-offs and with predictable (in time and space) access to food. In 2009, supplemental feeding had no effect on behaviour and was associated with increased foraging and ruminating times than in 2008, suggesting more limited natural food resources in 2009. We recorded high species diversity in the animals' natural diet. Supplemental food did not induce changes in browsing pattern at the plant species level, probably due to small individual effect on total nutrient and energy intake. Food supplementation, however, facilitates the animals overcoming unfavourable conditions or alleviates stress with additional rest, and could therefore assist as a conservation intervention to enhance fitness.

**Key words:** diet composition, large herbivore, *Tragelaphus derbianus*, West Africa, wildlife management.

## INTRODUCTION

Management plays a crucial role in the conservation of endangered animals (Ballou & Foose 1996; Peignot *et al.* 2008). *Ex situ* conservation breeding represents, for some species, the only way to ensure their survival and maintenance of their genetic resources (Ebenhard 1995). In particular, rare and endangered species are vulnerable to management decisions taken without adequate knowledge of their ecology and behaviour (Grey-Ross *et al.* 2009).

Central to successful conservation and endangered species management is appropriate food resources. Fluctuations in food supply or in particular nutrients influence breeding patterns (Sadlier 1969; Bishop *et al.* 2009). Scarce food resources may severely affect survival and/or breeding rates (Mysterud *et al.* 2007). In food-limited populations, supplemental feeding as a conservation measure may produce positive effects on fitness components, namely reproductive success, and on population parameters such as survival, recruitment and carrying capacity (Dorgeloh *et al.* 1996; Treydte

*et al.* 2001). On the other hand, inappropriate provisioning of food may change the behaviour of animals, for instance, their spatial distribution (Cooper *et al.* 2006), or vigilance, through habituation to human presence (Manor & Saltz 2003). This may have unexpected consequences on eventual reintroductions. The effects of supplemental feeding have been widely investigated for large herbivores in temperate zones, which were fed during winter periods (Schmitz 1990; Doenier *et al.* 1997; Schmidt & Hoi 2002; Kowalczyk *et al.* 2011). There is a lack of experimental studies in tropical environments (Boutin 1990).

The foraging decisions and processes of large herbivores operate in different spatial (and temporal) scales from the selection of plant parts or particular plant species at the landscape level (Prins & van Langevalde 2008). In response to increased availability of food resources, animals feed more selectively (Stephens & Krebs 1986) or reduce foraging time (Owen-Smith 1994). If animals are offered a food supplement, they use it first, and then continue to forage native vegetation (Doenier *et al.* 1997; Cooper *et al.* 2006). Artificially increasing

\*Author for correspondence. E-mail: hejmanova@ftz.czu.cz

forage availability or quality may decrease foraging pressure on natural food resources (Kowalczyk *et al.* 2011) and induce changes in behaviour. For instance, the total time devoted to foraging, or biting rate, as indicators of forage intake (Hodgson 1985), may decrease, animals may invest more time in activities to increase fitness, such as reproduction, anti-predator behaviours, resting, or social interactions (Hejmanová *et al.* 2009). Very little information exists regarding how animal behavioural patterns may be changed, and what may be the ultimate consequences for conservation management (Caro 2007).

We conducted a food supplementation experiment on a herd of western giant eland (*Tragelaphus derbianus derbianus* Gray 1847), a critically endangered antelope (IUCN SSC Antelope Specialist Group 2008) in the Sudanese savanna woodland, in the conservation enclosure in the Fathala Reserve in Senegal. These animals constitute one of four *ex situ* breeding herds established in Senegal since 2000 (Nežerková *et al.* 2004; Koláčková *et al.* 2011) and are susceptible to management interventions. The objective of the study was to determine how supplementary feeding affects the foraging behaviour of the western giant eland under semi-captive conditions. In this experiment, we tested hypotheses regarding whether supplementary feeding affects activity time budgets, or browsing patterns at the level of individual plants.

## MATERIALS & METHODS

### Study area

The study was conducted in the Fathala Reserve, a part of the Delta du Saloum National Park in Western Senegal (13°39'N, 16°27'W). The climate is characterized by a warm, rainy season from June to October, and a dry season from November to May. The mean annual precipitation is 1022 mm, and the mean annual temperature is 26°C (1951–2000, Banjul Yundum meteorological station). The area is at the interface of the Sudanese and Sudano-Guinean savannas. The major vegetation types are wooded grassland and woodland dominated by plant families Caesalpiniaceae (16.3%), Combretaceae (16.3%) and Mimosaceae (12.2%). The enclosure was dominated by *Acacia macrostachya* with several species of the *Combretum* genus, *Piliostigma thonningii*, *Prosopis africana*, *Pterocarpus erinaceus*, *Terminalia laxiflora* and *T. macroptera*, and with scarce undergrowth formed mostly by *Andropogon gayanus* and

*Schizachyrium sanguineum*, and almost no forbs (Nežerková-Hejmanová *et al.* 2005; Žáčková & Hejmanová 2008, unpubl. data).

The Fathala Reserve is a fenced area managed for tourism, covering 2000 ha and supporting various indigenous and introduced wildlife species (Nežerková *et al.* 2004). Within the reserve a fenced enclosure (70 ha) with access restrictions to the public was established in 2006 as part of a conservation breeding programme for the critically endangered western giant eland (Koláčková *et al.* 2011). Animals within the conservation programme were supplementary fed during each dry season, mostly from March to June. In 2008 and 2009 the herd in this enclosure reserve was made up of one male and five females, all of the age of two or three years, and without calves in both years.

### Experimental design and data collection

The data were collected in April and May 2008 (22 observation days) and April 2009 (12 observation days), during the hot dry season. We selected the peak of the dry season for the experiment because that is when food resources are the most limiting. We expected the most pronounced changes in behavioural patterns to manifest under the harshest conditions. In addition, stability of the weather reduced phenological shifts in vegetation and water availability during data collection. Six elands, habituated to human presence, were observed in the 70 ha fenced enclosure directly, at a distance of 15 to 30 m, when necessary we identified browsed plant species using binoculars. Observations were made continuously during 10 hours of the daylight period (mostly from 07:00 until 17:00) on a focal animal (Martin & Bateson 1993). Observations of animals during the night were not feasible due to safety reasons. Focal sampling was repeated at least three times for each animal. We recorded activities of the observed animals, all plant species (and plant parts such as leaves or fruits) browsed by the antelopes, the time spent browsing on particular individual plants, and the number of browsing bites on particular plants. Recorded activities were: 1) 'Foraging', defined as continuous intake of food resources, including walking between two successive individual plants. According to our field observations, animals were foraging while walking for up to several minutes from one plant to another, but when they walk longer than seven minutes, they have moved to another place (displacement);

2) 'Browsing' defined as biting and separation of leaves, fruits or terminal shoots from a single individual plant. This was an integral part of foraging, but did not include movements between individual plants; 3) 'Ruminating' – chewing the cud; 4) 'Resting' when animals were calm, laying on the ground or standing without any activity, nor in a vigilant posture; and 5) 'Displacement' when animals moved to another place without foraging. We calculated the following from the data: total time spent on a particular activity during 10 hours of daylight, activity bouts, defined as a continuous sequence of a particular behaviour, and frequency of activity bouts per hour, in order to determine the behavioural rhythm (Martin & Bateson 1993). From the number of bites per plant, the bite rate per minute was calculated. Fresh biomass available to animals (up to 2.5 m of height) was assessed using estimation of leaf cover (in %) similar to Nežerková-Hejčmanová *et al.* (2005). We used plant species nomenclature according to Arbonnier (2002). There was a cohort of *Daniellia oliveri* saplings (individuals less than 1 m in height) in the enclosure; these were considered a separate food resource from fully grown trees.

The animals were observed in two feeding situations: with and without supplementary food (20 kg of pods of *Acacia albida*) offered in the morning at a predetermined fixed place in the enclosure. Both feeding situations were equally distributed, alternating them every three days over the course of the observation period. To evaluate the effect of habituation of the animals to supplementary food, we proceeded differently in each year. In 2008, we started to offer the food supplement to the animals two weeks before the start of observations, to get the animals accustomed to it. In 2009, we started to offer the animals the supplemental food at the same time we started the animal observations. The experimental design was limited due to management restrictions, and adopted according to the demand of managers for practical conservation purposes. A total of 194.5 hours of observation were carried out in 2008 (mean  $\pm$  S.E. observation time per animal was  $32.4 \pm 0.14$  h), and 125.6 h in 2009 (mean  $\pm$  S.E. observation time per animal was  $18 \pm 2$  h).

#### *Data analyses*

All statistical treatments were performed using the STATISTICA 8.0 package (StatSoft, Tulsa, U.S.A.). Data were tested for normality by the Kolmogorov-Smirnov test before each analysis.

The general activity time budget analyses were based on three basic activities: foraging, ruminating, and resting. For each of these activities, the total time, the bout lengths, and frequencies (per 1 h) were tested separately as dependent variables for the effect of supplemental food, applying Student's *t*-tests. The variable 'bout length' was square root transformed to meet the assumption of normality. Years 2008 and 2009 were tested separately. Student's *t*-test was also employed separately for comparisons between years 2008 and 2009 for total times spent foraging, ruminating, and resting.

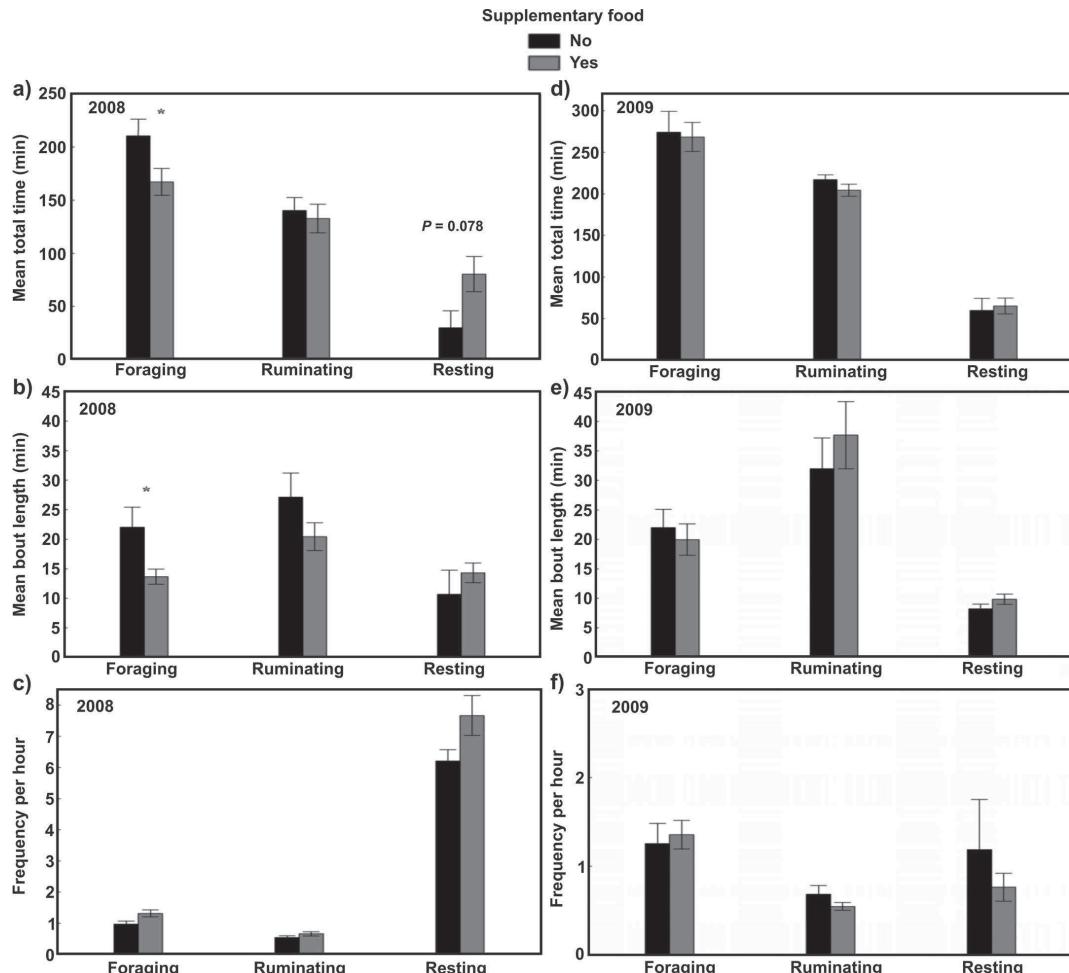
The browsing pattern analyses were based on three dependent variables: browsing bout length (the time spent browsing on individual plants), bite rate (the number of bites per minute), and number of bites per individual plant. All three variables were log-transformed to achieve a normal distribution of data. We tested these dependent variables separately using Student's *t*-tests to estimate the effect of the food supplement. The relationship between browsing bout length and number of bites per plant was tested by Pearson's correlation.

## RESULTS

### **Activity time budgets**

The antelopes spent on average 214 min (S.E.  $\pm$  12 min) foraging (36%), 164 min (S.E.  $\pm$  9 min) ruminating (27%), and 64 min (S.E.  $\pm$  9 min) resting (11%) over 10 hours during the day. These basic activities therefore took up 74% of the time of their daylight hours. The remainder of their time was dedicated mainly to displacement, drinking, social interactions, and comfort behaviours.

In 2008, the antelopes spent 20% less time foraging when supplementarily fed (167 min  $\pm$  13 min S.E.), compared with days when not fed (210 min  $\pm$  16 min S.E.) ( $t_{(20,18)} = -1.96, P = 0.049$ ). At the same time, there was no difference in the time spent resting ( $t_{(19,17)} = 1.87, P = 0.078$ ); nevertheless, animals tended to spend less time resting in cases without food supplementation (30 min  $\pm$  16 min S.E.) than when they received it (80 min  $\pm$  17 min S.E.) (Fig. 1a). The length of the foraging bouts was significantly longer when no supplemental food was provided than when not ( $t_{(225,223)} = -2.62, P = 0.009$ ). Other basic activities were not affected by food supplementation: duration of ruminating:  $t_{(108,106)} = -1.61, P = 0.11$  and resting:  $t_{(77,75)} = 1.54,$



**Fig. 1.** Diurnal time budgets of western giant eland for basic activities without (No) and with (Yes) food supplementation in years 2008 and 2009: **a & d**, total time; **b & e**, length of a behavioural bout; **c & f**, frequency of behavioural bouts within 10 hours of daylight. The error bars indicate S.E. The results of Students' *t*-test are defined as significant if  $P < 0.05$  and indicated by \*.

$P = 0.13$ ) (Fig. 1b); frequency of foraging bouts ( $t_{(20,18)} = 1.90, P = 0.073$ ), ruminating ( $t_{(20,18)} = 1.04, P = 0.31$ ), and resting ( $t_{(20,18)} = 1.43, P = 0.17$ ) (Fig. 1c).

In 2009, total foraging and ruminating times were 50% and 56% higher than in 2008, while total resting time was similar (foraging:  $t_{(20,12)} = -5.06, P < 0.001$ , ruminating:  $t_{(19,12)} = -5.83, P < 0.001$ , resting:  $t_{(19,12)} = 0.11, P = 0.91$ ), thus the antelopes spent on average  $271 \text{ min} \pm 15 \text{ min S.E.}$  foraging,  $210 \text{ min} \pm 5 \text{ min S.E.}$  ruminating, and  $62 \text{ min} \pm 8 \text{ min S.E.}$  resting. There were no differences in the total time spent on particular activities during the day, either with or without supplemental food (foraging:  $t_{(12,10)} = -0.18, P = 0.85$ , ruminating:

$t_{(12,10)} = -1.40, P = 0.19$ , resting:  $t_{(12,10)} = 0.31, P = 0.76$ ) (Fig. 1d). Neither mean bout length (all activities:  $P > 0.05$ ) (Fig. 1e), nor bout frequencies of all basic activities (all activities:  $n = 12, P > 0.05$ ) (Fig. 1f) were affected by supplemental food.

#### Diet composition and browsing pattern

The western giant eland diet was composed of woody plant species only, no foraging on forbs or grasses was recorded. A total of 32 out of 36 woody plant species available in the enclosure were consumed in the Fathala Reserve. The animals browsed mostly on leaves; however, pods of *Piliostigma thonningii* also represented a substantial part of forage (Table 1). The mean browsing

**Table 1.** The plant species most frequently browsed by western giant eland in the conservation breeding enclosure in the Fathala reserve. Numbers of records are given separately for the browsing bout length per plant, and the number of bites per plant, together with bite rate. Leaf cover (in %) represents available fresh biomass in the enclosure.

Plant species	Family	Leaf cover (%)	Browsing bout per plant (s)				Number of bites per plant				Bite rate per minute		
			n	Mean	S.E.	Median	n	Mean	S.E.	Median	Mean	S.E.	Median
<i>Acacia ataxacantha</i>	Mimosaceae	2.5	503	56.6	2.9	33	436	8.4	0.5	5	11.0	0.3	9.7
<i>Aphania senegalensis</i>	Sapindaceae	0.6	8	71.3	20.3	65	6	9.3	4.8	5	7.8	1.7	6.2
<i>Combretum glutinosum</i>	Combretaceae	7.0	192	128.0	13.3	56.5	148	17.6	2.4	6	10.8	0.6	9.3
<i>Combretum micranthum</i>	Combretaceae	0.7	40	174.5	51.2	64.5	20	7.8	2.8	3	5.9	0.9	4.9
<i>Combretum paniculatum</i>	Combretaceae	6.2	695	67.5	3.6	36	619	11.1	0.7	5	12.1	0.3	10.6
<i>Daniellia oliveri</i>	Caesalpiniaceae	7.4	119	50.5	9.2	21	101	7.0	1.3	3	13.4	0.9	10.9
<i>Daniellia oliveri</i> sapling	Caesalpiniaceae	8.0	199	54.3	7.1	19	117	4.6	0.5	3	14.0	1.0	11.2
<i>Icacina senegalensis</i>	Icacinaceae	9.8	74	32.6	3.2	24	65	3.6	0.5	3	9.7	1.1	7.5
<i>Lonchocarpus laxiflorus</i>	Fabaceae	0.6	7	96.1	28.8	60	5	15.8	7.1	13	10.2	1.8	12.0
<i>Maytenus senegalensis</i>	Celastraceae	0.2	9	95.8	23.3	95	6	14.5	4.7	12.5	8.9	2.3	7.1
<i>Piliostigma thonningii</i> fruit	Caesalpiniaceae	–	224	149.1	12.4	73	138	8.7	1.0	4	5.2	0.4	3.6
<i>Piliostigma thonningii</i> leaf	Caesalpiniaceae	0.1	5	99.0	55.6	31	4	3.5	0.6	3.5	6.6	2.0	5.9
<i>Prosopis africana</i>	Fabaceae	0.6	51	210.8	39.7	101	18	19.1	5.3	8.5	6.0	0.7	5.9
<i>Saba senegalensis</i>	Apocynaceae	2.6	172	179.9	24.3	95.5	131	28.2	5.3	11	11.1	0.6	9.9
<i>Strychnos spinosa</i>	Loganiaceae	0.1	18	102.0	30.6	52.5	16	9.2	4.6	4	8.3	1.6	6.2
<i>Terminalia laxiflora</i>	Combretaceae	3.0	273	82.1	6.7	47	208	10.5	1.2	5	9.9	0.5	8.0
<i>Terminalia macroptera</i>	Combretaceae	0.9	218	145.5	15.5	63	152	10.5	1.5	5	8.2	0.4	6.9

bout length per plant was  $95 \pm 3$  S.E. seconds, with a mean number of bites of  $11.2 \pm 0.5$  S.E. per plant, and a mean bite rate of  $10.7 \pm 0.2$  S.E. bites per minute. The animals spent the longest time foraging on supplemental pods of *Acacia albida* when offered, namely  $848 \pm 162$  S.E. seconds, on average. Among native plant species, the longest mean browsing bout was recorded on *Prosopis africana* and the shortest on *Icacina senegalensis*. The highest browsing rate was recorded on *Daniellia oliveri* saplings and the lowest on *Piliostigma thonningii* pods. The highest number of bites was recorded on *Saba senegalensis* and the lowest on *Icacina senegalensis* (Table 1). The browsing bout length per plant was positively correlated with the number of bites per plant ( $r = 0.845, P < 0.001, n = 2191$ ). There was no general effect of supplemental food on the browsing bout length per plant, the number of bites per plant, or the bite rate (all analyses  $P > 0.05$ ).

## DISCUSSION

The activity budgets of western giant eland in the Fathala Reserve enclosure, namely, time allocated to foraging within the daylight period, were similar to budgets reported for other free ranging African ruminants (Owen-Smith 1994; Twine 2002; Du Toit & Yetman 2005; Taylor *et al.* 2006, Vymyslická *et al.* 2011). Our results therefore indicate that the animals under semi-captive conditions still maintain their natural behaviour, without any dramatic changes caused by confinement in an enclosed area, and support our previous findings on maternal behaviour (Hejcmanová *et al.* 2011). The dietary composition of these elands in *ex situ* breeding enclosures was also similar to those in the wild (Hejcmanová *et al.* 2010). On the other hand, we revealed functional responses of activity budgets to increased food abundance by supplementation, particularly in 2008. If offered supplemental food, the animals shortened their total foraging time as well as the length of their foraging bouts, similarly as reported for kudu (*Tragelaphus strepsiceros*) by Owen-Smith (1994). The reduced time allocated to foraging suggests that the elands fed without constraints to satiation (Jeschke & Tollrian 2005), and may indicate either a time minimizing strategy (Bergman *et al.* 2001), or a preference for fulfilling energy requirements with the least overall cost (Owen-Smith 1994). The surplus available time was apparently allocated to resting, considering that these animals do not face foraging *versus* vigilance trade-offs as do free-ranging animals (White

& Berger 2001; Ruckstuhl *et al.* 2003). This daily activity pattern is typical for species in captivity without predators or competitors, and with a predictable provision of food in time as well as space (Bowman & Plowman 2002). The animals habituated to being fed spent the mornings in the area closest to the feeding site, apparently awaiting the supplemental *Acacia* pods. Consequently, the animals reduced their displacement over the enclosure, and spent the most of their time in the vicinity of the feeding site, similar to other supplemented animal species (Cooper *et al.* 2006; Lopez-Bao *et al.* 2010; Kowalczyk *et al.* 2011.). In 2009, there were no differences in activity time budgets between situations with and without supplemental food. This absence of supplemental food being associated with substantially higher foraging and ruminating times, in comparison with 2008, indicates that in 2009 the natural food resources in the enclosure were limited. In addition, the animals were not habituated to food supplementation on the long-term prior to the start of observation, and they maintained their well-established spatial pattern over the whole enclosure, similar to what they did without food supplement (Lopez-Bao *et al.* 2008).

The elands' diet during the dry season in the Fathala reserve was composed exclusively of trees and shrubs. They browsed a large variety of plant species, generally leaves and some types of fruits, namely pods, this continued even if they were given supplementary food. Western giant eland in the wild (Niokolo Koba National Park in Senegal) or in conservation breeding enclosures in the Bandia reserve (Senegal) feed, however, not only on woody plants, but also on forbs and grasses (Hejcmanová *et al.* 2010). The difference may be due to different food resources at each site, (although all refer to the dry season). There was no fresh undergrowth vegetation in the Fathala enclosure in the dry season and different grass species in comparison to Bandia Reserve. Niokolo Koba National Park offers a much larger area ( $913\,000\text{ km}^2$ ), implying higher landscape heterogeneity and richness of potential food resources than a fenced enclosure. The animals browsed along their foraging path, spending a relatively short time, with only a few bites on each plant species (Table 1). This pattern designates a browser foraging strategy (Owen-Smith 1993; de Garine-Wichatitsky *et al.* 2004). The length of browsing bouts, as well as biting rates, was plant species specific. Although supplemental food affected the

general foraging pattern, browsing bout length on particular plants, and biting rate per individual plant remained unchanged, without any effect of the supplemental food.

### Implications for conservation management

The value of our results should be considered from two, actually contradictory, points of view. First, conservation managers should be aware of possible changes in animal behaviour due to management decisions, and imposing novel conditions on animals. If these novel conditions last long enough, the animals may take advantage of behavioural plasticity but, on the other hand, this long-term adaptation may lead to unpredictable behavioural changes, decreasing the animals' natural fitness, which is important for eventual reintroduction in the wild (McDougall *et al.* 2006). Food supplementation should play a role mainly during unfavourable conditions of scarce natural forage availability, in order to surmount such critical periods (Elliot *et al.* 2001), and should be avoided if natural forage is not limiting. Secondly, food supplementation may be used as a key managerial element in conservation activities. For instance, favourable nutritional planes may enhance investment in reproduction, and translate into higher breeding success (Schoech *et al.* 2008). Alternatively, food supplementation may become a tool to alleviate post-release stress after animals are transported (Teixeira *et al.* 2007), since the animals devote more time on resting. This study has highlighted the relevance of monitoring animal responses to conservation interventions in order to detect possible unexpected effects.

### ACKNOWLEDGEMENTS

We are highly indebted to the managers of the Fathala Reserve, Georges Rezk and Christian Dering, and their staff. We are also grateful to the Directorate of National Parks in Senegal for their cooperation in the western giant eland conservation programme. We acknowledge Lucie Foltyňová for her help with data collection. This study was supported by Czech University of Life Sciences CIGA 20114201 and 20114203 and by project Postdok CZU (ESF and MEYS CZ.1.07/2.3.00/30.0040).

### REFERENCES

- ARBONNIER, M. 2002. *Arbres, arbustes et lianes des zones sèches d'Afrique de l'Ouest* (2nd Edition) CIRAD, MNHN, Montpellier, Paris, France.
- BALLOU, J.D. & FOOSE, T.J. 1996. Demographic and genetic management of captive populations. In: *Wild Mammals in Captivity*, (eds) D.G. Kleiman, S. Lumpkin, M. Allen, H. Harris & K. Thompson, pp. 263–283. University of Chicago Press, Chicago.
- BERGMAN, C.M., FRYXELL, J.M., GATES, C.C. & FORTIN D. 2001. Ungulate foraging strategies: energy maximizing or time minimizing? *Journal of Animal Ecology* **70**: 289–300.
- BISHOP, C.J., WHITE, G.C., FREDDY, D.J., WATKINS, B.E. & STEPHENSON, T.R. 2009. Effect of enhanced nutrition on mule deer population rate of change. *Wildlife Monographs* **172**: 1–28.
- BOUTIN, S. 1990. Food supplementation experiments with terrestrial vertebrates: patterns, problems, and the future. *Canadian Journal of Zoology* **68**: 203–220.
- BOWMAN, V. & PLOWMAN, A. 2002. Captive duiker management at the Duiker and Mini-Antelope breeding and Research Institute (Dambari), Bulawayo, Zimbabwe. *Zoo Biology* **21**: 161–170.
- CARO, T. 2007. Behavior and conservation: a bridge too far? *Trends in Ecology & Evolution* **22**: 394–400.
- COOPER, S.M., OWENS, M.K., COOPER, R.M. & GINNETT, T.F. 2006. Effect of supplemental feeding on spatial distribution and browse utilization by white-tailed deer in semi-arid rangeland. *Journal of Arid Environments* **66**: 716–726.
- DE GARINE-WICHATITSKY, M., FRITZ, H., GORDON, I.J. & ILLIUS, A.W. 2004. Bush selection along foraging pathways by sympatric impala and greater kudu. *Oecologia* **141**: 66–75.
- DOENIER, P.B., DELDIUDICE, G.D. & RIGGS, M.R. 1997. Effects of winter supplemental feeding on browse consumption by white-tailed deer. *Wildlife Society Bulletin* **25**: 235–243.
- DORGELOH, W.G., VAN HOVEN, W. & RETHMAN, N.F.G. 1996. Population growth of roan antelope under different management systems. *South African Journal of Wildlife Research* **26**: 113–116.
- DU TOIT, J.T. & YETMAN, C.A. 2005. Effects of body size on the diurnal activity budgets of African browsing ruminants. *Oecologia* **143**: 317–325.
- EBENHARD, T. 1995. Conservation breeding as a tool for saving animal species from extinction. *Trends in Ecology & Evolution* **10**: 438–443.
- ELLIOT, G.P., MERTON, D.V. & JANSEN, P.W. 2001. Intensive management of a critically endangered species: the kakapo. *Biological Conservation* **99**: 121–133.
- GREY-ROSS, R., DOWNS, C.T. & KIRKMAN, K. 2009. Re-introduction failure of captive-bred oribi (*Ourebia ourebi*). *South African Journal of Wildlife Research* **39**: 34–38.
- HEJCMANOVÁ, P., HOMOLKA, M., ANTONÍNOVÁ, M., HEJCMAN, M. & PODHÁJECKÁ, V. 2010. Diet composition of western Derby eland (*Taurtragus derbianus derbianus*) in dry season in a natural and a managed habitat in Senegal using faeces analyses. *South African Journal of Wildlife Research* **40**: 27–34.
- HEJCMANOVÁ, P., STEJSKALOVÁ, M., PAVLŮ, V. & HEJCMAN, M. 2009. Behavioural patterns of heifers

- under intensive and extensive continuous grazing on species-rich pasture in the Czech Republic. *Applied Animal Behaviour Science* **117**: 137–143.
- HEJCMANOVÁ, P., VYMYSLICKÁ, P., KOLÁČKOVÁ, K., ANTONÍNOVÁ, M., HAVLÍKOVÁ, B., POLICHT, R., STEJSKALOVÁ, M. & HEJCMAN, M. 2011. Suckling behaviour of eland antelopes (*Taurotragus* spp.) under semi-captive and farm conditions. *Journal of Ethology* **29**: 161–168.
- HODGSON, J. 1985. The control of herbage intake in the grazing ruminant. *Proceedings of the Nutrition Society* **44**: 339–346.
- IUCN SSC Antelope Specialist Group. 2008. *Tragelaphus derbianus* ssp. *derbianus*. In: IUCN 2011. IUCN Red List of Threatened Species. Version 2011.2. Online at: <http://www.iucnredlist.org> (downloaded 21 January 2012).
- JESCHKE, J.M. & TOLLRIAN, R. 2005. Predicting herbivore feeding times. *Ethology* **111**: 187–206.
- KOLÁČKOVÁ, K., HEJCMANOVÁ, P., ANTONÍNOVÁ, M. & BRANDL, P. 2011. Population management as a tool in the recovery of the critically endangered western Derby eland *Taurotragus derbianus* in Senegal, Africa. *Wildlife Biology* **17**: 1–12.
- KOWALCZYK, R., TABERLET, P., COISSAC, E., VALENTINI, A., MIQUEL, CH., KAMIŃSKI, T., WOJCIK, J.M. 2011. Influence of management practices on large herbivore diet – Case of European bison in Białowieża Primeval Forest (Poland). *Forest Ecology and Management* **261**: 821–828.
- LÓPEZ-BAO, J.V., PALOMARES, F., RODRÍGUEZ, A. & DELIBES, M. 2010. Effects of food supplementation on home-range size, reproductive success, productivity and recruitment in a small population of Iberian lynx. *Animal Conservation* **13**: 35–42.
- LÓPEZ-BAO, J.V., RODRÍGUEZ, A. & PALOMARES, F. 2008. Behavioural response of a trophic specialist, the Iberian lynx, to supplementary food: patterns of food use and implications for conservation. *Biological Conservation* **141**: 1857–1867.
- MANOR, R. & SALTZ, D. 2003. Impact of human nuisance disturbance on vigilance and group size of a social ungulate. *Ecological Applications* **13**: 1830–1834.
- MARTIN, P. & BATESON, P. 1993. *Measuring Behaviour: An Introductory Guide*, 2nd edn. Cambridge University Press.
- McDOUGALL, P.T., REALE, D., SOL, D. & READER, S.M. 2006. Wildlife conservation and animal temperament: causes and consequences of evolutionary change for captive, reintroduced, and wild populations. *Animal Conservation* **9**: 39–48.
- MYSTERUD, A., BARTON, K.A., JEDRZEJEWSKA, B., KRASIŃSKI, Z. A., NIEDZIAŁKOWSKA, M., KAMLER, J.F., YOCOZ, N.G. & STENSETH, N.C. 2007. Population ecology and conservation of endangered megafauna: the case of European bison in Białowieża Primeval Forest, Poland. *Animal Conservation* **10**: 77–87.
- NEŽERKOVÁ, P., VERNER, P. H. & ANTONÍNOVÁ, M. 2004. The conservation programme of the western giant eland (*Taurotragus derbianus derbianus*) in Senegal – Czech Aid Development Project. *Gazella* **31**: 87–182.
- NEŽERKOVÁ-HEJCMANOVÁ, P., HEJCMAN, M., CAMARA, A.A., ANTONÍNOVÁ, M., PAVLÚ, V., ČERNÝ, T. & BÁ, A.T. 2005. The herbaceous undergrowth of the woody savanna in the Fathala reserve, Delta du Saloum National Park (Senegal). *Belgian Journal of Botany* **138**: 119–128.
- OWEN-SMITH, N. 1993. Evaluating optimal diet models for an African browsing ruminant, kudu: how constraining are the assumed constraints? *Evolutionary Ecology* **7**: 499–524.
- OWEN-SMITH, N. 1994. Foraging responses of kudus to seasonal changes in food resources: elasticity in constraints. *Ecology* **75**: 1050–1062.
- PEIGNOT, P., CHARPENTIER, M.J.E., BOUT, N., BOURRY, O., MASSIMA, U., DOSIMONT, O., TERRAMORSI, R. & WICKINGS, E.J. 2008. Learning from the first release project of captive-bred mandrills *Mandrillus sphinx* in Gabon. *Oryx* **42**: 122–131.
- PRINS, H.H.T. & VAN LANGEVALDE, F. 2008. Assembling a diet from different places. In: *Resource Ecology: Spatial and Temporal Dynamics of Foraging*, (eds) H.H.T. Prins & F. van Langevalde, pp. 129–155. Springer, Dordrecht.
- RUCKSTUHL, K.E., FESTA-BIANCHET, M. & JORGENSEN, J.T. 2003. Bite rates in Rocky Mountain bighorn sheep (*Ovis canadensis*): effects of season, age, sex and reproductive status. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **54**: 167–173.
- SADLIER, R.M.F.S. 1969. The role of nutrition in the reproduction of wild mammals. *Journal of Reproduction and Fertility Supplement* **6**: 39–48.
- SCHMIDT, K.T. & HOI, H. 2002. Supplemental feeding reduces natural selection in juvenile red deer. *Eco-ography* **25**: 265–272.
- SCHMITZ, O.J. 1990. Management implications of foraging theory: evaluating deer supplemental feeding. *Journal of Wildlife Management* **54**: 522–532.
- SCHOECH, S.J., BRIDGE, E.S., BOUGHTON, R.K., REYNOLDS, S.J., ATWELL, J.A. & BOWMAN, R. 2008. Food supplementation: a tool to increase reproductive output? A case study in the threatened Florida scrub-jay. *Biological Conservation* **141**: 162–173.
- STEPHENS, D.W. & KREBS, J.R. 1986. *Foraging Theory*. Princeton University Press, Princeton, NJ, U.S.A.
- TAYLOR, W.A., SKINNER, J.D. & KRECEK, R.E. 2006. The activity budgets and activity patterns of sympatric grey rhebok and mountain reedbuck in a highveld grassland area of South Africa. *African Journal of Ecology* **44**: 431–437.
- TEIXEIRA, C.P., SCHETINI DE AZEVEDO, C., MENDL, M., CIPRESTE, C.F. & YOUNG, R.J. 2007. Revisiting translocation and reintroduction programmes: the importance of considering stress. *Animal Behaviour* **73**: 1–13.
- TREYDTE, A.C., WILLIAMS, J.B., BEDIN, E., OSTROWSKI, S., SEDDON, P.J., MARSCHALL, E.A., WAITE, T.A. & ISMAIL, K. 2001. In search of optimal management strategy for Arabian oryx. *Animal Conservation* **4**: 239–249.
- TWINE, W. 2002. Feeding time budget of selected African

- ruminant and non-ruminant grazers. *African Journal of Ecology* **40**: 410–412.
- VYMYSLICKÁ, P., HEJCMANOVÁ, P., ANTONÍNOVÁ, M., STEJSKALOVÁ, M. & SVITÁLEK, J. 2011. Daily activity pattern of the endangered Swaine's Hartebeest (*Alcelaphus buselaphus swaynei* Sclater, 1892) in the Nechisar National Park, Ethiopia. *African Journal of Ecology* **49**: 246–249.
- WHITE, K.S. & BERGER, J. 2001. Antipredator strategies of Alaskan moose: are maternal trade-offs influenced by offspring activity? *Canadian Journal of Zoology* **79**: 2055–2062.

Responsible Editor: G.I.H. Kerley

### **5.3. ČLÁNEK III.**

Žáčková, M., Hejcmánková, P., Jůnková Vymyslická, P., Hejcmán, M., Homolka, P.

**Foraging for multiple resources: supplemental food for browsing antelope alleviates selection against antinutritional compounds**

*Grass and Forage Science* (submitted)

**Foraging for multiple resources: supplemental food for browsing antelope alleviates selection against antinutritional compounds**

M. Žáčková<sup>1</sup>, P. Hejcmanová<sup>2\*</sup>, P. Jůnková Vymyslická<sup>1</sup>, P. Homolka<sup>3,4</sup> and M. Hejcman<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Faculty of Environmental Sciences, Czech University of Life Sciences Prague, Kamýcká 129, Prague 6 – Suchdol, 16521, Czech Republic

<sup>2</sup>Faculty of Tropical AgriSciences, Czech University of Life Sciences, Kamýcká 129, Prague 6 – Suchdol, 16521, Czech Republic

<sup>3</sup>Faculty of Agrobiology, Food and Natural Resources, Czech University of Life Sciences Prague, Kamýcká 129, Prague 6 – Suchdol, 16521, Czech Republic

<sup>4</sup>Institute of Animal Science, Přátelství 815, Prague 22–Uhříněves, 10400, Czech Republic

\* Corresponding author: hejcmanova@ftz.czu.cz, +420 22438 2492

Running head: Antelope Diet Selection for Multiple Resources

## **Abstract**

The interplay of all chemical compounds in forage plants leads to a complex choice of currency for diet selection of herbivores, with a trade-off between nutrient acquisition and avoiding certain plant constituents to best satisfy metabolic requirements. The currency of selection for diet items is responsive to the changing availability of resources. We tested multiple determinants of diet selection of Western Derby elands (*Taurotragus derbianus derbianus*) in the Fathala Reserve, Senegal, at the plant species level and at the nutrient level of the animals' diet in the environment with changing food resource availability. We assessed forage plant availability, plant nutrient concentrations (N, P, K, Na, Ca, Mg, fibre, and lignin) and observed antelopes' diet selection in the extreme hot dry season with limited food resources. We experimentally manipulated the availability of food resources by supplemental feeding with pods of *Acacia albida*. Our results show that Western Derby elands are selective browsers at the plant species level and respond to plant nutrient concentrations. Diet selection was positively correlated with P, K, and the K:(Ca + Mg) ratio and negatively correlated with N, Mg, Ca, N:P, and Ca:P ratios and lignin. In contrast to optimality theory, increased food resources had no or a decreased effect on the animals' diet selectivity because supplemental food provided lower concentrations of Ca, Mg, and lignin, thus probably contributing to the alleviation of animals' selection against some elements, rather than acquiring more energy. We conclude that in nutrient-limited and antinutritional compound-rich environments, large herbivores select their diet not only to cover their nutrient requirements, but also to avoid antinutritional elements. Therefore, the value of supplemental feeding used as a management tool in wildlife reserves lies in providing food with less load for metabolic processes in animals and thus alleviating animals' stress in diet selection in extreme environments.

**Keywords:** diet selection, ecological stoichiometry, forage quality, resource change, supplemental feeding, West Africa

## **Introduction**

The consumption of an optimal diet enables herbivores to ingest nutrients important for their health and performance. Forage quality is thus an essential factor that determines strategies of herbivore diet selection. According to optimality theory,

which predicts that individuals select a diet that provides them with the maximum net benefit (Pyke *et al.*, 1977), herbivores prefer a diet of high nutritive value, with highly digestible or metabolisable energy and a low content of anti-nutritional or toxic compounds. Grazers are able to digest highly fibrous material because of a larger rumen and slower passage of food through the digestive system, whereas browsers are considered to be concentrate selectors, foraging on an easily digestible diet rich in crude protein and with a low lignin content (Tixier *et al.*, 1997; Forsyth *et al.*, 2005). An interplay between chemical compounds in forage plants might, however, lead to a complicated choice of currency for diet selection, with a trade-off between nutrient acquisition and the avoidance of certain plant constituents, to best satisfy metabolic requirements. Diets containing antinutritional compounds such as lignin and tannins, known mostly for their negative effects on dry matter digestibility and for certain toxicity for animals (Mueller-Harvey, 2006), are usually avoided or minimised by herbivores (Cooper and Owen-Smith, 1985). However, some of these compounds produce a positive effect on animal health, containing, for instance, antiparasitic or antibacterial properties (Banso and Adeyemo, 2007; Markovics *et al.*, 2012). Alternatively, animals might select diets with a higher content of antinutritional compounds just as a consequence of selection for nutrients in plants which contain only both compounds together (Verheyden-Tixier *et al.*; 2008, Zweifel-Schielly *et al.*, 2012).

Currency of selection for diet items is responsive to the fluctuating availability of forage plants as well as changes in the concentrations of chemical constituents in plant biomass. The availability of forage plants and their quality is strongly variable in areas with a marked seasonal climate (Frank *et al.*, 1998). During extreme periods, for instance during the dry season in the African savanna, the biomass supply is generally low and nutrient contents decrease below optimal levels for herbivores (Stapelberg *et al.*, 2008*a, b*). Animals adopt various strategies to deal with this, such as migration into more mineral-rich areas (McNaughton, 1990) or switching or broadening their diet (Owen-Smith, 1994; Kerley *et al.*, 2010). Many studies that test predictions of the optimality theory that refer to increased/decreased diet selectivity of animals in response to sufficient/deficient quantity and quality of forage supply (Stephens and Krebs, 1986), focus predominantly on the plant species level or crude protein and antinutritional compounds (lignin and tannin) if they consider plant chemical properties (Verheyden-Tixier *et al.*, 2008; Zweifel-Schielly *et al.*, 2012).

We addressed this prediction from the perspective of the complex interplay of nutrients, minerals and lignin by assessing how the diet selection of a large antelope, the Western Derby eland (*Taurotragus derbianus derbianus*), responds to changes in the availability of food resources in a manipulated experiment. The role of minerals such as P, K, Ca, Mg, and Na in the optimisation of diet selection was considered only recently in emerging theory on understanding foraging for multiple resources in megaherbivores, for instance in elephants (Ihwagi *et al.*, 2012; Pretorius *et al.*, 2012) and black rhinos (van Liverloo *et al.*, 2009). To our knowledge, this study is the first to investigate the drivers of functional response of diet selection to changes in food availability on a complex multiple nutrient basis for a wild ruminant herbivore.

The Western Derby eland (WDE) (*Taurotragus derbianus derbianus*, synonymous with the Western Giant eland), is a large antelope classified as a browser, which predominantly consumes leaves, flowers, and fruits of woody plants (Hejcmánová *et al.*, 2010). Due to its critically endangered status on the Red List, there is an established semi-captive population of WDE in two managed wildlife reserves in Senegal (Koláčková *et al.*, 2011). In the limiting dry season period, supplemental feeding occurs as part of WDE management, thus changing its behaviour and diet composition (Hejcmánová *et al.*, 2013a).

The aim of this investigation was to reveal the determinants of diet selection of a semi-captive population of Western Derby eland in the Fathala Reserve, Senegal. First, we explored which plant species are preferentially selected and avoided by Western Derby eland and how the selection of diet is affected by changing food resource availability. We hypothesised that drivers of diet selection would be more related to the plant chemical constituent level than to the plant species level and we investigated the effect of the interplay between the chemical properties of forage plants (content of macro-elements, fibre fractions, and lignin) on the diet selection in the environment with changing food resource availability.

## Materials and methods

### *Study area*

We conducted the study in the Fathala Reserve (FR), a terrestrial part of the Delta du Saloum National Park in Western Senegal (13°39'N; 16°27'W). The littoral sub-humid climate of the area has a seasonal character, with a dry season extending from November to May and a rainy season from June to October, with an annual mean

precipitation of 1,022 mm. The mean day temperature is 31.2°C in May and 26°C in January (1951–2000, Banjul Yundum meteorological station). The area is situated at the interface of the Sudanese and Sudano-Guinean savanna and contains three vegetation types: wooded grassland, woodland and the transitional woodland with dominants of *Acacia macrostachya*, several species of the *Combretum* genus, *Piliostigma thonningii*, *Prosopis africana*, *Pterocarpus erinaceus*, *Terminalia avicennoides*, and *T. macroptera* (Žáčková *et al.*, 2013). Soils are generally tropical ferric luvisols and nitosols on plateaux, and weakly developed gleysols in the lower valley. FR is a fenced area of 2,180 ha divided into several sections separated by a fence. We performed this study within a 70 ha enclosure maintained for purposes of conservation breeding of the critically endangered Western Derby eland (*Taurotragus derbianus derbianus*, WDE) on a herd of six animals (one male and five females), the first mixed herd for reproduction held there.

### **Data collection**

We collected data in April and May 2008, during the hot dry season. We selected the peak of the dry season for the experiment because of the highest limitation of food resources available for herbivores in the area.

### **Plant species availability and diet selection data**

To investigate the animals' selectivity for plant species, we used the formula of Jacobs' index (Jacobs 1974):  $S_i = c_i - a_i / c_i + a_i - 2c_i a_i$ , where  $a_i$  represents the proportion of each plant species available as forage in the enclosure (values ranged from 0 to 1) and  $c_i$  represents the proportion of particular plant species in the animal diet (values ranged from 0 to 1). To determine the available forage and to calculate the  $a_i$ , we set a regular grid of 19 square plots of 200 m<sup>2</sup> at a distance of 200 m over the enclosure and collected data concerning woody plant species composition and percentage cover of biomass for each plant species till the height of 2.5 m (as being available for the WDE, pers. obs.) (Table 1). In each plot, we recorded the complete plant species composition and percentage cover of each individual species, similarly to Hejmanová-Nežerková and Hejman (2006). We used plant species nomenclature according to Arbonnier (2002).

We derived the value of  $c_i$  from the time spent browsing on that species. To determine this, we observed six WDE individuals in the enclosure directly at a

distance of 15 to 30 m (Fig. 1), using binoculars when necessary. We used *ad libitum* sampling of a focal animal during 10 h of daylight (mostly from 7:00 to 17:00) for 22 observation days. We repeated focal sampling at least three times for each animal. We recorded the plant species browsed by antelopes and the time spent browsing on a particular plant. We calculated Jacob's index of selectivity,  $S_i$ , for ten plant species (listed in Tables 2 and 3), which were relatively abundant in the enclosure and formed part of the WDE diet (investigated by Hejcmanová *et al.*, 2013a). Values of  $s_i$  varied from -1 to 1. Species with  $s_i = -1$  were never browsed; species with  $S_i = 1$  were exclusively browsed; and  $S_i = 0$  means that a particular plant species was browsed in proportion to its availability.

We calculated the selectivity index for the plant species in the animal diet for animals manipulated into two situations regarding the availability of food resources: 1) with naturally available food resources within the enclosure in the hot dry season, and 2) with food resources experimentally increased by supplementary food (pods of *Acacia albida*) offered to animals in the morning at a predetermined place in the enclosure. Both situations were equally represented, alternating them by three subsequent days throughout the observation period.

#### ***Plant biomass collection and chemical properties analyses***

We used ten plant species (listed in Tables 2 and 3) selected for the determination of diet selectivity to explore their chemical properties and their effect on WDE diet selection. We collected fresh foliage samples of nine plant species and one sample of fruits (pods of *Piliostigma thonningii*). In the field, we randomly sampled four individuals of each species. We chose leaves of approximately the same phenological phase. To simulate the foraging behavior of WDEs, we collected only the leaf lamina without petioles. All collected samples, including a sample of the supplementary food item (pods of *A. albida*), were dried in the shade at room temperature and then transported in paper bags to the laboratory.

In biomass samples, the concentration of macro-elements (N, P, K, Na, Ca, Mg) and the content of ash, neutral- (NDF) and acid-detergent fibre (ADF) and acid-detergent lignin (ADL) were determined; NDF represents cellulose, hemi-cellulose and lignin together and ADF represents cellulose and lignin. The N concentration in the plant samples was determined by combustion (950°C) using a LECO TruSpec. The concentrations of P, K, Na, Ca, Mg in the samples were determined by inductively

coupled plasma-optical emission spectroscopy (ICP-OES) (IRIS Intrepid II XSP Duo) after a microwave-assisted mineralisation with  $\text{HNO}_3$  and  $\text{HCl}$  (ratio 6:1). Ash was obtained by heating the samples in a furnace at 550°C to constant weight. All the analyses were performed in the accredited national laboratory Ekolab Zamberk ([www.ekolab.zamberk.cz](http://www.ekolab.zamberk.cz)).

Fibre fractions (NDF, ADF, ADL) contents were determined by standard methods of AOAC (1984). The neutral detergent fibre (NDF) was determined after sample hydrolysis with a neutral solution of sodium lauryl sulphate. To determine the acid detergent fibre (ADF), samples were treated with an acid solution of cetyltrimethylammonium bromide. Lignin (acid detergent lignin; ADL) was obtained after hydrolysis with a 72%  $\text{H}_2\text{SO}_4$  solution. Fibre fraction analyses were performed in the Institute of Animal Science, Prague ([www.vuzv.cz](http://www.vuzv.cz)). We determined the tetany ratio as the molar K:(Ca+Mg) ratio (Crawford *et al.*, 1998).

### ***Statistical analyses***

All data met the assumption of normal distribution (tested by Kolmogorov-Smirnov test). To test the diet selectivity of WDE for a particular plant species (Jacobs' selectivity index,  $S_i$ ), we used one way analysis of variance (ANOVA) followed by *post hoc* comparison using the Tukey's honestly significant difference (HSD) test. We analysed the effect of supplemental food on selectivity (index  $S_i$ ) using a general linear model with the categorical predictors 'plant species', 'supplemental food', and interaction 'plant species\*supplemental food'. At the plant species level, we used the Student's t-test to test the difference between  $s_i$  in two situations of food availability. We applied one-way ANOVA followed by *post hoc* comparison using the Tukey's HSD test to identify differences in chemical properties among particular plant species.

We used linear regression to evaluate the relationship between chemical properties of biomass and  $s_i$ . We categorised all the regression analyses by food availability (No: without food supplement; Yes: with food supplement). We performed tests of differences between correlation coefficients to determine the difference in diet selectivity with and without food supplement.

We evaluated the multivariate data using the multivariate ordination approach in the CANOCO 4.5 program (ter Braak and Šmilauer, 2002). Because of the short environmental gradient revealed by the detrended correspondence analysis (DCA),

we used the linear Principal component analysis (PCA) to test the effect of biomass chemical properties on diet selectivity in situations with and without food supplementation.

## Results

### *Forage availability and diet selectivity for plant species*

An important portion of biomass in the enclosure was represented by dry herbage with 32.04% mean cover and only a small portion by live herbage biomass (1.25% mean cover). The most abundant non-woody species was grass, *Andropogon gayanus*, covering however only 0.83% of area. A total of 36 woody plant species available was determined, with the most abundant species, *Icacina senegalensis*, *Daniellia oliveri*, and *Combretum glutinosum* covering 9.78%, 7.35% and 6.97%, respectively (Table 1). A total of 32 woody plant species from 36 species available in the enclosure were determined to comprise a part of the natural diet of WDE in the FR. *Anacardium occidentale*, *Ficus* sp., *Ozoroa insignis*, and *Parkia biglobosa* were not observed to be browsed by WDE.

The WDE browsed selectively on some plant species more than on others ( $F_{(12,234)} = 10.85$ ,  $P < 0.001$ ). *Acacia ataxacantha*, *Piliostigma thonningii*, and *Terminalia macroptera* were the most-preferred species. In contrast, *Icacina senegalensis*, *Lonchocarpus laxiflorus*, and *Maytenus senegalensis* were the less-preferred species. Other plant species were browsed in proportion to their biomass supply in the enclosure. The selectivity indices for 10 selected species are given in Table 3.

At the individual plant species level, the increase in food availability by food supplement had a significant effect on the selectivity of only some plant species (Fig. 2): *Saba senegalensis*, *Terminalia laxiflora*, *T. macroptera*, and pods of *Piliostigma thonningii* were species that were browsed conspicuously selectively without food supplement, whereas when the supplemental food was offered, they were browsed in proportion to their availability. *Combretum paniculatum* was the only plant species selected more in the contrasting situation with lower food resources, i.e., without food supplement. Other plant species were browsed at the same level irrespective of supplemental food (Fig. 2).

### *Plant chemical properties and diet selectivity*

The plant species significantly differed in concentrations of all macro-elements (N, P, K, Na, Ca and Mg), their ratios (N:P, Ca:P ratios, TR), fibre fractions, and ash content (all  $P < 0.01$ ). All values for 10 selected species are given in Table 2 and Table 3. In comparison to other plant species, *P. thonningii* was the plant with the most extreme values of macro-element concentrations, with the highest concentration of P ( $11.7 \text{ g kg}^{-1}$ ) and K ( $13.2 \text{ g kg}^{-1}$ ), and the lowest concentrations of N ( $11.7 \text{ g kg}^{-1}$ ), Na ( $0.13 \text{ g kg}^{-1}$ ), Mg ( $1.3 \text{ g kg}^{-1}$ ), and N:P ratio (6.47). *I. senegalensis* had the highest concentration of N ( $25.7 \text{ g kg}^{-1}$ ), the lowest concentration of Ca ( $26.7 \text{ g kg}^{-1}$ ), Mg ( $6.3 \text{ g kg}^{-1}$ ), the lowest TR (0.10) and the highest content of ash ( $103.1 \text{ g kg}^{-1}$ ). *C. micranthum* had the lowest concentration of P ( $1.0 \text{ g kg}^{-1}$ ), the highest concentration of Na ( $0.36 \text{ g kg}^{-1}$ ), the highest N:P ratio (22.8) and the lowest content of NDF ( $278.5 \text{ g kg}^{-1}$ ) and ADF ( $257.7 \text{ g kg}^{-1}$ ). The content of ADL ranged from  $61.2 \text{ g kg}^{-1}$  in *C. glutinosum* to  $270.1 \text{ g kg}^{-1}$  in *C. paniculatum*.

The diet selectivity of WDEs showed a significant negative response to N, Mg, Ca concentrations, ash content and to N:P ratio, in both situations of food availability, i.e., with and without food supplement. When food availability was higher, the diet selectivity significantly decreased in response to higher N concentration in the biomass ( $P < 0.01$  for the difference of correlation coefficients), and a similar trend was revealed for the N:P ratio ( $P = 0.09$ ). There was no response of diet selectivity in any situation to P and Na concentrations, to Ca:P ratio (Fig. 3 and 4), or to NDF, ADF, and ADL content in the plant biomass. Diet selectivity in response to K concentration increased when food supplement was not provided to WDEs, whereas in the opposite situation, with increased food availability, no response of diet selection was observed (Fig. 4).

Results of the PCA analysis are presented in the form of an ordination diagram (Fig. 5). The first ordination axis explained 42% of the species data variability and represented macro-element concentrations, their ratios and ash content. The second axis explained a further 18% of the species data variability and represented the fibre fractions. All (four) axes together explained 83% of the species data variability. *I. senegalensis* and *D. oliveri*, were plant species related to a high concentration of N and Mg, *P. thonningii* and *C. glutinosum* were related to K concentration and TR, *C. paniculatum* and *T. laxiflora* were related to P concentration, and *A. ataxacantha*, *C. micranthum*, and *T. macroptera* were related to Na concentration. Diet selectivity was positively correlated with K concentration and TR, negatively correlated with N,

Mg, and Ca concentrations and ash content and had no relationship with other macro-elements and fibre fractions in the biomass. Diet selectivity was stronger when animals were not fed with a supplement than when they received food supplement. *C. glutinosum*, *S. senegalensis*, and *P. thonningii* showed a positive relationship to diet selectivity and *I. senegalensis* and *D. oliveri* showed a negative relationship.

## Discussion

### *Forage availability and diet selectivity for plant species*

The diet of the WDE in the Fathala reserve comprised a large variety of woody plant species; generally leaves and some types of fruits, especially pods (Hejcmanová *et al.*, 2013a). However, their preference for plant species varied and some plant species were avoided or not browsed at all, for instance, *O. insignis*, which was also recorded as a species avoided by the giraffe (Caroline and Adhiambo, 2013). Many selected plant species were reported to be browsed with preference by other large herbivores in Africa. *A. ataxacantha*, the most selected plant by WDEs, is also preferred by elephants (Chira and Kinyamario, 2009), cattle, sheep, and goats (Sanon *et al.*, 2007). Highly selected pods of *P. thonningii* were reported to be consumed by livestock (Ouédraogo-Koné *et al.*, 2006) and are available at local markets as a traditional “commercial” food supplement for livestock. Representatives of the genus *Terminalia* were recorded in the diet of kudus (*T. prunioides*, Hooimeijer *et al.*, 2005), elephants (*T. brownii*, Biru and Bekele, 2012), cattle (*T. sericea*, Katjiua and Ward, 2009) and goats (*T. brownii*, Yayneshet *et al.*, 2008). These plant species offer not only a high content of nutrients to animals, but also antibacterial (Silva *et al.*, 2002), antifungal (Batawila *et al.*, 2005), and anti-inflammatory (Ibewuike *et al.*, 1997) properties and are traditionally used in human and veterinary medicine. The pronounced avoidance of *Icacina senegalensis* and *Maytenus senegalensis* was correlated with the content of anti-nutritional compounds (Neuwinger, 1996). The reason for the avoidance of *Lonchocarpus laxiflorus* by WDEs is not clear, as the species is widely used as forage in West Africa (Le Houérou, 1980).

The high diversity of plant species composition and selection for particular plant species in the diet of WDEs represent an evolutionary adaptation to a highly varied content of nutrients and/or toxins. This agrees with the satiety hypothesis, which attributes changes in diet preferences to a transient aversion to food just eaten

(Provenza *et al.*, 2003). Feeding on a particular species leads to satiation by a particular flavour, nutrient or toxin and consequently, the preference for this species subsequently decreases (van Liverloo *et al.*, 2009). The consumption of a diversified diet thus helps the animal to ingest a balanced diet and to avoid an excess intake of nutrients or toxins and maintain a diverse microflora in the rumen (Provenza, 1995).

### ***Plant chemical properties and diet selection: multiple trade-offs***

Compiling the appropriate combination of nutrients is a necessary part of animal strategy to cope with limited resources available in the African savanna in extreme periods of the hot dry season. Apart from metabolic demands, the driver of diet selection becomes the deficiency of a particular nutrient in the animal's immediate environment (Augustine *et al.*, 2003; Pretorius *et al.*, 2012) and these might not be comparable among different regions as deficiencies in nutrients, particularly in N and P, are site-specific (Elser *et al.*, 2000; Lambers *et al.*, 2010). For example, the mean N concentration in plants in our study was slightly lower than the mean N concentration of foliage in two different areas in South Africa (21 and 24 g kg<sup>-1</sup>) (Codron *et al.*, 2007; van Liverloo *et al.*, 2009), but similar to that in another South African savanna late in the dry season (19.4 g kg<sup>-1</sup>) (Hooimeijer *et al.*, 2005). At the individual plant species level, the N concentration in *A. ataxacantha* in the FR was markedly higher than in Waza National Park in Cameroon (10.6 g kg<sup>-1</sup>, leaves + twigs) (Foguekem *et al.*, 2011), but lower than that in the area adjacent to Hwange National Park in Zimbabwe (41.8 g kg<sup>-1</sup>, leaves) (Holdo, 2003). Foliage of *C. glutinosum* had a similar N concentration to that of this study in Niger (19.2 g kg<sup>-1</sup>, Le Houérou, 1980), but varied from that reported from Cameroon (10.2 g kg<sup>-1</sup>, Foguekem *et al.*, 2011). Similarly, the P concentration of studied plant species was lower than that from South African species (van Liverloo *et al.*, 2009) and Zimbabwe (Holdo, 2003) and was generally very low, to satisfy animal P requirements. Plant species in the FR were also particularly deficient in K in comparison to plants in South Africa (range between 9 and 35 g kg<sup>-1</sup>), whereas an excessive content of Ca in forage plants was comparable to that in other regions (van Liverloo *et al.*, 2009).

Fibre fractions, namely ADF and lignin in plants in the FR were conspicuously higher than in South Africa (range between 57 and 197 g kg<sup>-1</sup>, Codron *et al.*, 2007) or Zimbabwe (range between 47 and 216 g kg<sup>-1</sup>, Dierenfeld *et al.*, 1995) and considerably exceeded optimal values for cattle. Hence, food resources for

herbivores in the FR appear to be limited and unfavorable due to low P and K concentrations, with high concentrations of Ca, ADF, and ADL acting as antinutritional compounds, decreasing the digestibility of forage.

The foraging strategy of WDEs in the FR reflected these multiple limitations by selectivity for more K and P in the diet and/or against Ca, Mg, N, the N:P ratio, and ADL. The Ca:P ratio occupies a special position in the multiple nutrients complex, which acts in animal bone growth and structure, the metabolism of proteins, fats and sugars and during gestation and lactation. The deficiency of P in the diet is intensified by excess Ca and might have negative consequences on animal reproduction; it might lead to a delay of sexual maturity, an increase in embryonic mortality and to a decrease in food intake and consequent weight loss (Ricketts *et al.*, 1970). This might be the reason why the WDEs in the Fathala Reserve appear lean and must be fed with supplements during the dry season. Moreover, they have a lower reproductive rate in the FR in comparison to the second conservation breeding station in the Bandia Reserve, Senegal (Koláčková *et al.*, 2011). The animals thus cope with both the deficiency of P and excess of Ca by selection for P and against Ca in forage. Selection for K and for a higher tetany ratio, despite K concentration in plants in our study falls within the optimal levels for animals and is a consequence of selection against Ca, because K and Ca have an antagonistic relationship in plants (Jakobsen, 1993).

The WDEs' selectivity for N was negative, although the N content in plants in the FR was at a sufficient level for animals. This relationship is connected to the stoichiometry of N and P in plant tissues and the animal body. Whereas the N:P ratio in woody plants being used as leaf fodder for animals ranges from 10 to 13 (Hejcmanová *et al.*, 2013b) or from 6 to 9 in plants of high quality meadow hay (Hejcman *et al.*, 2012), the N:P ratio of a large-sized animal has been estimated to be 9.6 (Sterner and Elser, 2002), corresponding to optimal values for cattle, which range between 5–10 (Whitehead 1995). Hence, herbivores balance their diet similarly to animals foraging on plants with a higher N:P ratio, balance their diet, to match the N:P ratio of their body as well as possible.

#### ***Diet selection in response to increased food availability***

The foraging theory predicts that animals feed more selectively when the quantity and quality of food increases (Stephens and Krebs, 1986). In contrast to foraging

theory predictions, increased food availability provided by supplemental feeding had no or a decreased effect on the WDE diet selectivity at both the plant and nutrient levels. Supplemental food offered to animals had a different nutrient composition; specifically, pods of *A. albida*, contained substantially lower Ca and Mg together with higher K, and consequently a substantially lower Ca:P and tetany ratio. There was also a slightly lower N:P ratio and lower lignin content. Supplemental food thus probably contributed to an alleviation of the animals' selection against some elements rather than providing more energy. A similar nutrient composition to *A. albida* pods was found in pods of *Piliostigma thonningii*, a native plant species in the FR. *P. thonningii* belonged to the highly preferred diet, but WDEs browsed on it only when they were not offered supplementary food. This indicates that these two food resources are mutually substitutable and this finding might take important part of animal and vegetation management in wildlife reserves.

### ***Management implications***

The results of this study indicate that diet selection of WDEs in the FR cannot be explained by a single element, but the multiple nutrient environment plays a crucial role in the diet selection of large herbivores. We can conclude that in nutrient-limited and antinutritional compound-rich environment, animals select their diet not only in search of covering their nutrient requirements, but also to avoid antinutritional elements. Therefore, the value of supplemental feeding by *A. albida* pods used as management tool in wildlife reserves lies in providing food with a lower load for metabolic processes in animals and in thus alleviating animal stress in diet selection in extreme environments.

### **Acknowledgments**

This study was supported by projects CIGA 20114201 and CIGA 20114203 of the Czech University of Life Sciences, Prague. We thank the managers of the Fathala Reserve, C. Dering and G. Rezk and their staff for help with the fieldwork. We are also grateful to the Directorate of National Parks in Senegal and the Derbyans Czech Society for African Wildlife for their cooperation in the Western Derby eland conservation programme. We also acknowledge L. Foltýnová for her help with data collection.

## References

- AOAC (1984) Official Methods of Analysis. Association of Official Agricultural Chemists, Washington, USA.
- ARBONNIER M. (2002) Arbres, arbustes et lianes des zones sèches d'Afrique de l'Ouest. CIRAD, MNHN, Montpellier, Paris, France. [In French.]
- AUGUSTINE D.J., MCNAUGHTON S.J. and FRANK D.A. (2003) Feedbacks between soil nutrients and large herbivores in a managed savanna ecosystem. *Ecological Applications*, **13**, 1325–1337.
- BANSO A. and ADEYEMO S.O. (2007) Evaluation of antibacterial properties of tannins isolated from *Dichrostachys cinerea*. *African Journal of Biotechnology*, **6**, 1785–1787.
- BATAWILA K., KOKOU K., KOUMAGLO K., GBEASSOR M., DE FOUCault B., BOUCHET P. and AKPAGANA K. (2005) Antifungal activities of five Combretaceae used in Togolese traditional medicine. *Fitoterapia*, **76**, 264–268.
- BIRU Y. and BEKELE A. (2012) Food habits of African elephant *Loxodonta africana*. in Babile Elephant Sanctuary, Ethiopia. *Tropical Ecology*, **53**, 43–52.
- CAROLINE A.D and ADHIAMBO W.K.P.J. (2013) Dietary preference of the Rothschild's giraffes *Giraffa camelopardalis rothschildii*. translocated to Ruma National Park, Kenya. *International Journal of Environmental Science, Management and Engineering Research*, **2**, 1–23.
- COOPER S.M. and OWEN-SMITH N. (1985) Condensed tannins deter feeding by browsing ruminants in a South African savanna. *Oecologia*, **67**, 142–146.
- CHIRA R.M. and KINYAMARIO J.I. (2009) Growth response of woody species to elephant foraging in Mwea National Reserve, Kenya. *African Journal of Ecology*, **47**, 598–605.
- CODRON D., CODRON J., LEE-THORP J. A., SPONHEIMER M., DE RUITER D., SEALY J., GRANT R and FOURIE N. (2007) Diets of savanna ungulates from stable carbon isotope composition of faeces. *Journal of Zoology*, **273**, 21–29.
- CRAWFORD R.J., MASSIE M.D., SLEPER D.A. and MAYLAND H.F. (1998) Use of an experimental high-magnesium tall fescue to reduce grass tetany in cattle. *Journal of Production Agriculture*, **11**, 491–496.
- DIERENFELD E.S., DU TOIT R. and BRASELTON W.E (1995) Nutrient composition of selected browses consumed by black rhinoceros *Diceros bicornis*. in the Zambezi Valley, Zimbabwe. *Journal of Zoo and Wildlife Medicine*, **26**, 220–230.

- ELSER J.J., FAGAN W.F., DENNO R.F., DOBBERFUHL D.R., FOLARIN A., HUBERTY A., INTERLANDI S., KILHAM S.S., McCUALEY E., SCHULZ K.L., SIEMANN E.H. and STERNER R.W. (2000) Nutritional constraints in terrestrial and freshwater food webs. *Nature*, **408**, 578–580.
- FOGUEKEM D., TCHAMBA M.N., GONWOUO L.N., NGASSAM P. and LOOMIS M. (2011) Nutritional status of forage plants and their use by elephant in Waza national park, Cameroon. *Scientific Research and Essays*, **6**, 3577–3583.
- FORSYTH D.M., RICHARDSON S.J. and MENCHENTON K. (2005) Foliar fibre predicts diet selection by invasive Red Deer *Cervus elaphus scoticus* in a temperate New Zealand forest. *Functional Ecology*, **19**, 495–504.
- FRANK D.A., MCNAUGHTON S.J. and TRACY B.F (1998) The ecology of the earth's grazing ecosystems. *BioScience*, **48**, 513–521.
- HEJCMAN M., STRNAD L., HEJCMANOVÁ P. AND PAVLŮ V. (2012) Response of plant species composition, biomass production and biomass chemical properties to high N, P and K application rates in *Dactylis glomerata*- and *Festuca arundinacea*-dominated grassland. *Grass and Forage Science*, **67**, 488–506.
- HEJCMANOVÁ-NEŽERKOVÁ P. and HEJCMAN M. (2006) A canonical correspondence analysis CCA. of the vegetation–environment relationships in Sudanese savannah, Senegal. *South African Journal of Botany*, **72**, 256–262.
- HEJCMANOVÁ P., HOMOLKA M., ANTONÍNOVÁ M., HEJCMAN M. and PODHÁJECKÁ V. (2010) Diet composition of Western Derby eland *Taurotragus derbianus derbianus*. in a natural and a managed habitat in Senegal using faeces analyses. *South African Journal of Wildlife Research*, **40**, 27–34.
- HEJCMANOVÁ P., JUNKOVÁ VÝMYSLICKÁ P., ŽÁČKOVÁ M. and HEJCMAN M. (2013a) Does supplemental feeding affect behaviour and foraging pattern of critically endangered Western Derby eland in an ex situ conservation site? *African Zoology*, **48**, 250–258.
- HEJCMANOVÁ P., STEJSKALOVÁ M. and M. HEJCMAN (2013b) Forage quality of leaf-fodder from main broad-leaved woody species and its possible consequences for the Holocene development of forest vegetation in Central Europe. *Vegetation History and Archeobotany*, DOI 10.1007/s00334-013-0414-2.
- HOLDO R.M. (2003) Woody plant damage by African elephants in relation to leaf nutrients in western Zimbabwe. *Journal of Tropical Ecology*, **19**, 189–196.

- HOOIMEIJER J.F., JANSEN F.A., DE BOER W.F., WESSELS D., VAN DER WAAL C., DE JONG C.B., OTTO N.D. and KNOOP L. (2005) The diet of kudus in a mopane dominated area, South Africa. *Koedoe*, **48**, 93–102.
- IBEWUIKE J.C., OGUNGBAMILA F.O., OGUNDAINI A.O., OKEKE I.N. and BOHLIN L. (1997) Antiinflammatory and antibacterial activities of C-methylflavonols from *Piliostigma thonningii*. *Phytotherapy Research*, **11**, 281–284.
- IHWAGI F.W., CHIRA R.M., KIRONCHI G., VOLLRATH F. and DOUGLAS-HAMILTON I. (2012) Rainfall pattern and nutrient content influences on African elephants' debarking behaviour in Samburu and Buffalo Springs National Reserves, Kenya. *African Journal of Ecology*, **50**, 152–159.
- JACOBS J. (1974) Quantitative measurements of food selection. A modification of the forage ratio and Ivlev's electivity index. *Oecologia*, **14**, 413–417.
- JAKOBSEN S.T. (1993) Interaction between plant Nutrients: III. Antagonism between potassium, magnesium and calcium. *Acta Agriculturae Scandinavica B-Plant Soil Sciences*, **43**, 1–5.
- KATJIUA M.L.J. and WARD D. (2006) Resistance and tolerance of *Terminalia sericea* trees to simulated herbivore damage under different soil nutrient and moisture conditions. *Journal of Chemical Ecology*, **32**, 1431–1443.
- KERLEY G.I.H., LANDMAN M. and DE BEER S. (2010) How do small browsers respond to resource changes? Dietary response of the Cape grysbok to clearing alien *Acacias*. *Functional Ecology*, **24**, 670–675.
- KOLÁČKOVÁ K., HEJCMANOVÁ P., ANTONÍNOVÁ M. and BRANDL P. (2011) Population management as a tool in the recovery of the critically endangered Western Derby eland *Taurotragus derbianus* in Senegal, Africa. *Wildlife Biology*, **17**, 299–310.
- KUDRNA V. (1998) Produkce krmiv a výživa skotu. Agrospoj, Prague, Czech Republic. [In Czech.]
- LAMBERS H., BRUNDRETT M.C., RAVEN J.A. and HOPPER S.D. (2010) Plant mineral nutrition in ancient landscapes: high plant species diversity on infertile soils is linked to functional diversity for nutritional strategies. *Plant and Soil*, **334**, 11–31.
- LE HOUÉROU H.N. (1980) The role of browse in the Sahelian and Sudanian zones. Pages 83–100 in H. N. Le Houérou, editor. *Browse of Africa, the current state of knowledge*. International Livestock Centre for Africa, Addis Ababa, Ethiopia.

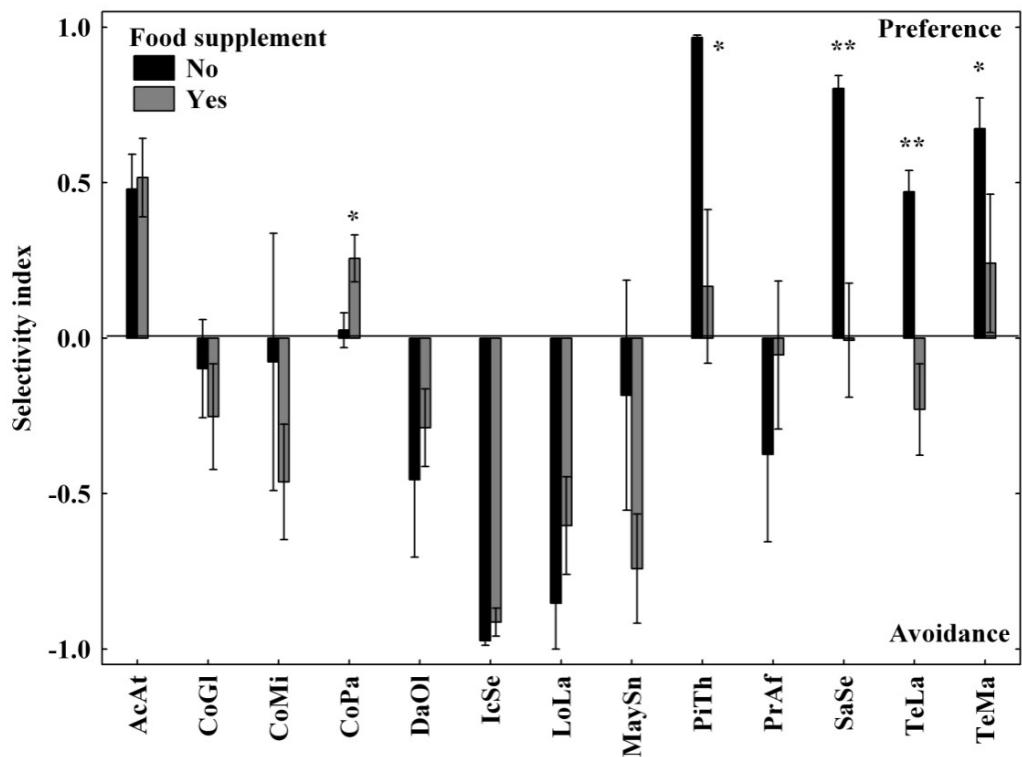
- MARKOVICS A., COHEN I., MUKLADA H., GLASSER T.A., DVASH L., UNGAR E.D., AZAIZEH H. and LANDAU S.Y. (2012) Consumption of *Pistacia lentiscus* foliage alleviates coccidiosis in young goats. *Veterinary Parasitology*, **186**, 165–169.
- MCNAUGHTON S.J. (1990) Mineral nutrition and seasonal movements of African migratory ungulates. *Nature*, **345**, 613–1615.
- MUELLER-HARVEY I. (2006) Unravelling the conundrum of tannins in animal nutrition and health. *Journal of the Science of Food and Agriculture*, **86**, 2010–2037.
- NEUWINGER H.D. (1996) African Ethnobotany: poisons and drugs: chemistry, pharmacology, toxicology. Chapman and Hall, Weinheim, Germany.
- OUÉDRAOGO-KONÉ S., KABORÉ-ZOUNGRANA C.Y. and LEDIN I. (2006) Behaviour of goats, sheep and cattle on natural pasture in the sub-humid zone of West Africa. *Livestock Science*, **105**, 244–252.
- OWEN-SMITH N. (1994) Foraging responses of kudus to seasonal changes in food resources: elasticity in constraints. *Ecology*, **75**, 1050–1062.
- PRETORIUS Y., STIGTER J.D., DE BOER W.F., VAN WIEREN S.E., DE JONG C.B., DE KNEGT H.J., GRANT C.C., HEITKÖNIG I., KNOX N., KOHI E., MWAKIWA E., PEEL M.J.S., SKIDMORE A.K., SLOTOW R., VAN DER WAAL C., VAN LANGEVELDE F. and PRINS H.H.T. (2012) Diet selection of African elephant over time shows changing optimization currency. *Oikos*, **121**, 2110–2120.
- PROVENZA F.D. (1995) Postingestive feedback as an elementary determinant of food preference and intake in ruminants. *Journal of Range Management*, **48**, 2–17.
- PROVENZA F.D., VILLALBA J.J., DZIBA L.E., ATWOOD S.B. and BANNER R.E. (2003) Linking herbivore experience, varied diets, and plant biochemical diversity. *Small Ruminant Research*, **49**, 257–274.
- PYKE G.H., PULLIAM H.R. and CHARNOV D.L. (1977) Optimal foraging: a selective review of theory and tests. *Quarterly Review of Biology*, **152**, 137–154.
- RICKETTS R.E., CAMPBELL J.R., WEINMAN D.E. and TUMBLESON M.E. (1970) Effect of three calcium: phosphorus ratios on performance of growing holstein steers. *Journal of Dairy Science*, **53**, 898–903.
- SANON H.O., KABORÉ-ZOUNGRANA C. and LEDIN I. (2007) Behaviour of goats, sheep and cattle and their selection of browse species on natural pasture in a Sahelian area. *Small Ruminant Research*, **67**, 64–74.

- SILVA O., FERREIRA E., PATO M., CANIÇA M. and GOMES E.T. (2002) In vitro anti-*Neisseria gonorrhoeae* activity of *Terminalia macroptera* leaves. *FEMS Microbiology Letters*, **217**, 271–274.
- STAPELBERG F.H., VAN ROOYEN M.W. and DU P. BOTHMA J. (2008a) Seasonal nutrient fluctuation in selected plant species in the Kalahari. *African Journal of Range and Forage Science*, **25**, 111–119.
- STAPELBERG, F.H., VAN ROOYEN M.W. and. DU P. BOTHMA J. (2008b) Spatial and temporal variation in nitrogen and phosphorus concentrations in faeces from springbok in the Kalahari. *South African Journal of Wildlife Research*, **38**, 82–87.
- STEPHENS D.W. and KREBS J.R. (1986) Foraging Theory. Princeton University Press, New Jersey, USA.
- STERNER R.W. and ELSER J.J. (2002) Ecological stoichiometry: the biology of elements from molecules to the biosphere. Princeton University Press, New Jersey, USA.
- TER BRAAK C.J.F. and ŠMILAUER P. (2002) CANOCO Reference Manual and CanoDraw for Windows User's Guide: Software for Canonical Community Ordination Version 4.5. Microcomputer Power, Ithaca, New York, USA.
- TIXIER H., DUNCAN P., SCEHOVIC J., YANT A., GLEIZES M. and LILA M. (1997) Food selection by European roedeer *Capreolus capreolus*: effects of plant chemistry, and consequences for the nutritional value of their diets. *Journal of Zoology*, **242**, 229–245.
- VAN LIEVERLOO R.J., SCHUILING B.F., DE BOER W.F., LENT P.C., DE JONG C.B., BROWN D. and PRINS H.H.T. (2009) A comparison of faecal analysis with backtracking to determine the diet composition and species preference of the black rhinoceros *Diceros bicornis minor*. *European Journal of Wildlife Research*, **55**, 505–515.
- VERHEYDEN-TIXIER H., RENAUD P.C., MORELLET N., JAMOT J., BESLE J.M. and DUMONT B. (2008) Selection for nutrients by red deer hinds feeding on a mixed forest edge. *Oecologia*, **156**, 715–726.
- WHITEHEAD D.C. (1995) Grassland nitrogen. CAB International, Wallingford, UK.
- YAYNESHET T., EIK L.O. and MOE S.R. (2008) Influences of fallow age and season on the foraging behaviour and diet selection pattern of goats *Capra hircus* L. *Small Ruminant Research*, **77**, 25–37.

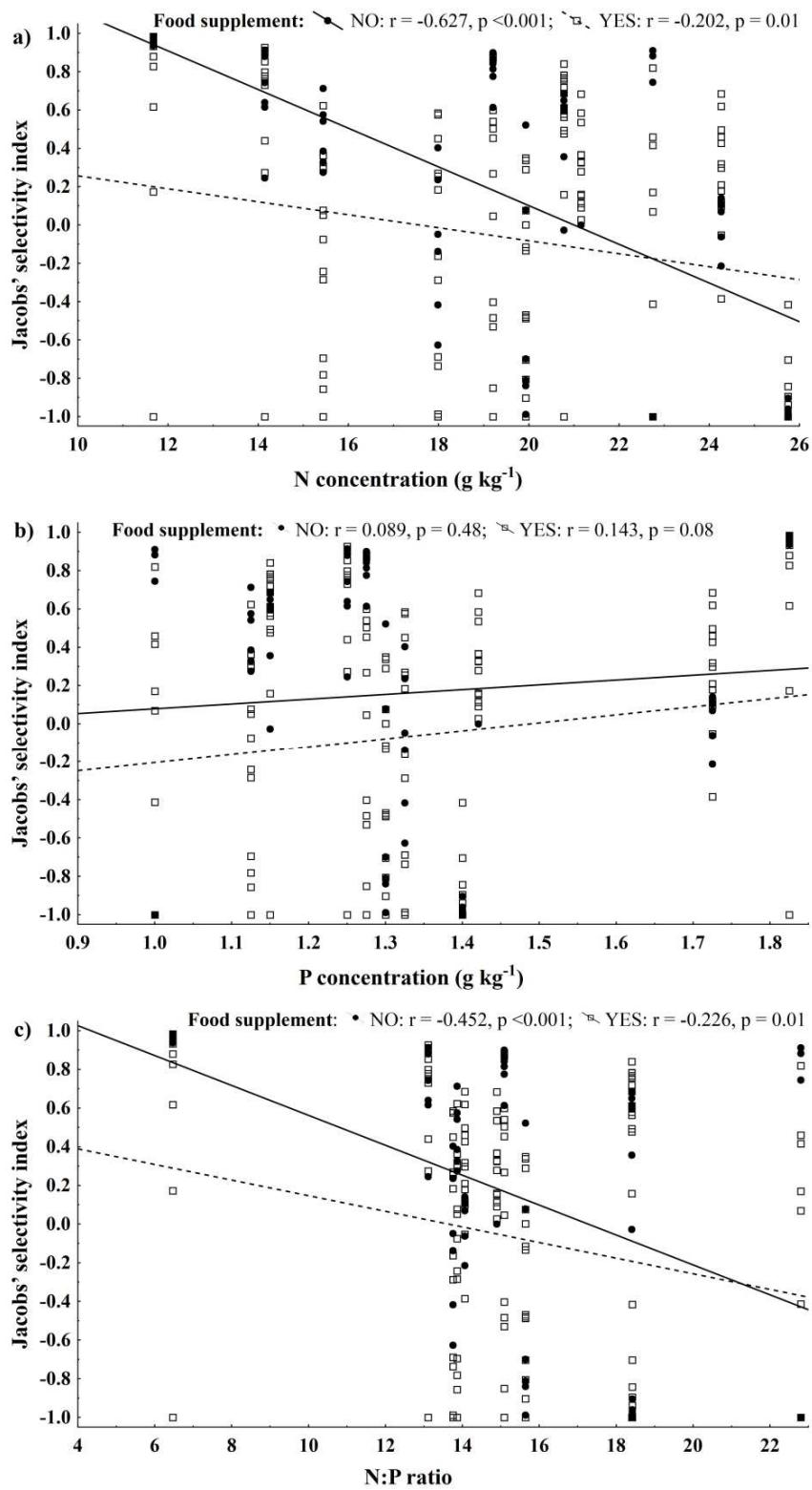
- ZWEIFEL-SCHIELLY B., LEUENBERGER Y., KREUZER M. and SUTER W. (2012) A herbivore's food landscape: seasonal dynamics and nutritional implications of diet selection by a red deer population in contrasting Alpine habitats. *Journal of Zoology*, **286**, 68–80.
- ŽÁČKOVÁ M., HEJCMANOVÁ P. and HEJCMAN M. (2013) Does change in land use affect woody vegetation in sub-humid Sudanian savanna in Senegal? *Scientia Agriculturae Bohemica*, **44**, 209–217.



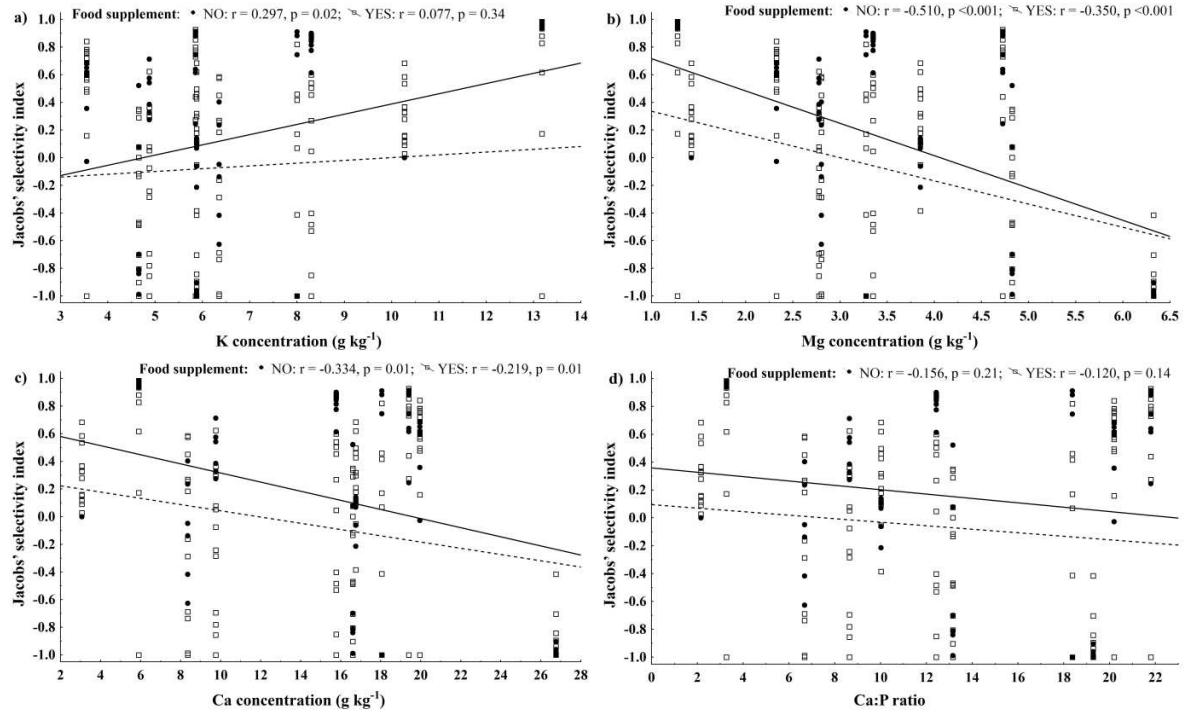
**Figure 1.** Western Derby elands in the Fathala Reserve in 2008: a) direct observation of focal animal (Photo by M. Hejcmán); b) male of Western Derby eland browsing leaves of *Combretum paniculatum* (Photo by M. Žáčková).



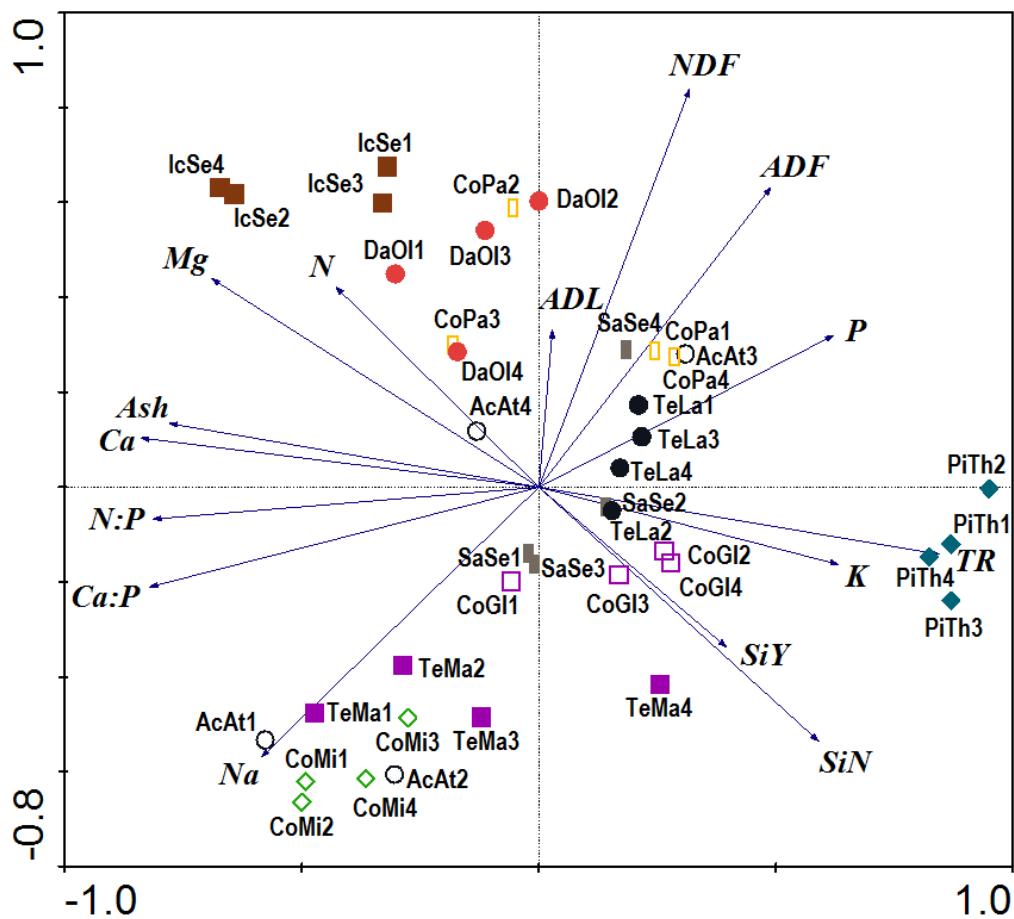
**Figure 2.** Selectivity of Western Derby elands for particular plant species without and with offered food supplement in the Fathala Reserve during April and May 2008. The error bars indicate SE. The significant results of Students' t-test is indicated by \*( $P < 0.05$ ) or \*\*( $P < 0.01$ ). For abbreviations, see Table 1.



**Figure 3.** Response of Western Derby elands' diet selectivity to concentrations of a) nitrogen, b) phosphorus and c) N: P ratio in plant biomass in two situations of availability of food resources: without (NO) and with (YES) food supplement, the Fathala Reserve (2008).



**Figure 4.** Response of Western Derby elands' diet selectivity to concentrations of a) potassium (K), b) magnesium (Mg), c) calcium (Ca) and d) Ca:P ratio in plant biomass in two situations of availability of food resources: without (NO) and with (YES) food supplement, the Fathala Reserve (2008).



**Figure 5.** Ordination diagram showing results of the principal component analysis of Western Derby elands' diet selectivity in two situations of availability of food resources: without (SiN) and with (SiY) food supplement, the Fathala Reserve (2008). For species abbreviations, see Table 1. Numbers following species codes refer to the number of the sample. N, P, K, Na,Ca, Mg and N:P, Ca:P ratios, TR tetany ratio (Ca+Mg/K), NDF, neutral detergent fiber; ADF, acid detergent fiber; ADL, acid detergent lignin.

**Table 1.** List of plant species browsed by Western Derby eland in the conservation breeding enclosure in the Fathala Reserve and mean cover of their live biomass (%) in April and May 2008.

Plant species	Abbreviation	Family	Mean cover (%)
<i>Acacia ataxacantha</i>	AcAt	<i>Mimosaceae</i>	2.46
<i>Albizia chevallieri</i>	AlCh	<i>Mimosaceae</i>	0.21
<i>Anacardium occidentale</i>	AnOc	<i>Anacardiaceae</i>	0.26
<i>Aphania senegalensis</i>	ApSe	<i>Sapindaceae</i>	0.61
<i>Azadirachta indica</i>	AzIn	<i>Meliaceae</i>	1.71
<i>Combretum glutinosum</i>	CoGl	<i>Combretaceae</i>	6.97
<i>Combretum micranthum</i>	CoMi	<i>Combretaceae</i>	0.68
<i>Combretum nigricans</i>	CoNi	<i>Combretaceae</i>	1.03
<i>Combretum paniculatum</i>	CoPa	<i>Combretaceae</i>	6.16
<i>Combretum</i> sp.	CoSp	<i>Combretaceae</i>	0.68
<i>Daniellia oliveri</i>	DaOl	<i>Caesalpiniaceae</i>	7.35
<i>Detarium microcarpum</i>	DeMi	<i>Caesalpiniaceae</i>	1.18
<i>Dichrostachys cinerea</i>	DiCi	<i>Mimosaceae</i>	0.21
<i>Diospyros mespiliformis</i>	DioMes	<i>Ebenaceae</i>	0.13
<i>Erytrophleum suaveolens</i>	ErSu	<i>Caesalpiniaceae</i>	0.32
<i>Ficus</i> sp.	FiSp	<i>Moraceae</i>	0.32
<i>Gardenia erubescens</i>	GaEr	<i>Rubiaceae</i>	0.03
<i>Guiera senegalensis</i>	GuSe	<i>Combretaceae</i>	0.13
<i>Icacina senegalensis</i>	IcSe	<i>Icacinaceae</i>	9.78
<i>Lannea acida</i>	LaAc	<i>Anacardiaceae</i>	0.11
<i>Lannea velutina</i>	LaVe	<i>Anacardiaceae</i>	0.04
<i>Lonchocarpus laxiflorus</i>	LoLa	<i>Fabaceae</i>	0.63
<i>Maytenus senegalensis</i>	MaySn	<i>Celastraceae</i>	0.22
<i>Ozoroa insignis</i>	OzIn	<i>Anacardiaceae</i>	0.25
<i>Parkia globosa</i>	PaBi	<i>Fabaceae</i>	0.25
<i>Piliostigma reticulatum</i>	PiRe	<i>Caesalpiniaceae</i>	3.84
<i>Piliostigma thonningii</i>	PiTh	<i>Caesalpiniaceae</i>	0.11
<i>Pterocarpus erinaceus</i>	PtEr	<i>Fabaceae</i>	0.42

<i>Prosopis africana</i>	PrAf	<i>Fabaceae</i>	0.55
<i>Saba senegalensis</i>	SaSe	<i>Apocynaceae</i>	2.63
<i>Sarcocephalus latifolius</i>	SaLa	<i>Rubiaceae</i>	0.42
<i>Sclerocaryabirrea</i>	ScBi	<i>Anacardiaceae</i>	0.11
<i>Strychnos spinosa</i>	StSp	<i>Loganiaceae</i>	0.03
<i>Terminalia laxiflora</i>	TeLa	<i>Combretaceae</i>	3.00
<i>Terminalia macroptera</i>	TeMa	<i>Combretaceae</i>	0.84

**Table 2.** Concentration (mean  $\pm$  standard error of mean) of N, P, K, Na, Ca, Mg and N:P, Ca:P ratios and tetany ratio (TR) in biomass of studied species collected in the Fathala Reserve during April and May 2008.

Species	N ( $\text{g kg}^{-1}$ )	P ( $\text{g kg}^{-1}$ )	K ( $\text{g kg}^{-1}$ )	Na ( $\text{g kg}^{-1}$ )	Ca ( $\text{g kg}^{-1}$ )	Mg ( $\text{g kg}^{-1}$ )	TR	N:P ratio	Ca:P ratio
<i>Acacia ataxacantha</i>	20.8 $\pm$ 2.8 <sup>abc</sup>	1.2 $\pm$ 0.17 <sup>ab</sup>	3.5 $\pm$ 0.6 <sup>a</sup>	0.32 $\pm$ 0.05 <sup>ef</sup>	20.0 $\pm$ 5.0 <sup>ac</sup>	2.3 $\pm$ 0.1 <sup>ac</sup>	0.11 $\pm$ 0.05 <sup>a</sup>	18.4 $\pm$ 1.8 <sup>ab</sup>	20.2 $\pm$ 6.7 <sup>a</sup>
<i>Combretum glutinosum</i>	18.0 $\pm$ 1.0 <sup>abd</sup>	1.3 $\pm$ 0.13 <sup>ab</sup>	6.4 $\pm$ 0.1 <sup>abc</sup>	0.19 $\pm$ 0.02 <sup>abc</sup>	8.3 $\pm$ 1.5 <sup>abd</sup>	2.8 $\pm$ 0.4 <sup>abc</sup>	0.27 $\pm$ 0.03 <sup>a</sup>	13.8 $\pm$ 0.8 <sup>a</sup>	6.7 $\pm$ 1.7 <sup>abc</sup>
<i>Combretum micranthum</i>	22.7 $\pm$ 1.1 <sup>bc</sup>	1.0 $\pm$ 0.04 <sup>a</sup>	8.0 $\pm$ 1.0 <sup>abc</sup>	0.36 $\pm$ 0.02 <sup>f</sup>	18.1 $\pm$ 2.5 <sup>abc</sup>	3.3 $\pm$ 0.3 <sup>abc</sup>	0.18 $\pm$ 0.02 <sup>a</sup>	22.8 $\pm$ 1.1 <sup>b</sup>	18.4 $\pm$ 2.9 <sup>ab</sup>
<i>Combretum paniculatum</i>	24.3 $\pm$ 2.2 <sup>bc</sup>	1.7 $\pm$ 0.11 <sup>ab</sup>	5.9 $\pm$ 0.4 <sup>abc</sup>	0.21 $\pm$ 0.01 <sup>abcd</sup>	16.8 $\pm$ 4.8 <sup>abc</sup>	3.9 $\pm$ 0.9 <sup>bc</sup>	0.16 $\pm$ 0.05 <sup>a</sup>	14.1 $\pm$ 0.8 <sup>a</sup>	10.0 $\pm$ 3.0 <sup>abc</sup>
<i>Daniellia oliveri</i>	19.9 $\pm$ 0.5 <sup>abc</sup>	1.3 $\pm$ 0.11 <sup>ab</sup>	4.6 $\pm$ 0.5 <sup>ab</sup>	0.23 $\pm$ 0.01 <sup>bcde</sup>	16.6 $\pm$ 1.3 <sup>abc</sup>	4.8 $\pm$ 0.2 <sup>bd</sup>	0.10 $\pm$ 0.01 <sup>a</sup>	15.6 $\pm$ 1.3 <sup>a</sup>	13.2 $\pm$ 1.9 <sup>abc</sup>
<i>Icacina senegalensis</i>	25.7 $\pm$ 1.4 <sup>c</sup>	1.4 $\pm$ 0.04 <sup>ab</sup>	5.9 $\pm$ 0.4 <sup>abc</sup>	0.20 $\pm$ 0.01 <sup>abc</sup>	26.7 $\pm$ 3.9 <sup>c</sup>	6.3 $\pm$ 0.7 <sup>d</sup>	0.10 $\pm$ 0.03 <sup>a</sup>	18.42 $\pm$ 1.0 <sup>ab</sup>	19.3 $\pm$ 3.1 <sup>ac</sup>
<i>Piliostigma thonningii</i> (pods)	11.7 $\pm$ 1.3 <sup>d</sup>	1.8 $\pm$ 0.13 <sup>b</sup>	13.2 $\pm$ 0.8 <sup>d</sup>	0.13 $\pm$ 0.01 <sup>a</sup>	5.9 $\pm$ 0.4 <sup>bd</sup>	1.3 $\pm$ 0.1 <sup>a</sup>	0.85 $\pm$ 0.07 <sup>b</sup>	6.47 $\pm$ 0.8 <sup>c</sup>	3.3 $\pm$ 0.3 <sup>bc</sup>
<i>Saba senegalensis</i>	19.2 $\pm$ 0.3 <sup>abc</sup>	1.3 $\pm$ 0.03 <sup>ab</sup>	8.3 $\pm$ 1.0 <sup>bc</sup>	0.26 $\pm$ 0.02 <sup>cde</sup>	15.8 $\pm$ 0.8 <sup>abcd</sup>	3.4 $\pm$ 0.3 <sup>abc</sup>	0.20 $\pm$ 0.03 <sup>a</sup>	15.08 $\pm$ 0.5 <sup>a</sup>	12.4 $\pm$ 0.9 <sup>abc</sup>
<i>Terminalia laxiflora</i>	15.4 $\pm$ 0.1 <sup>ad</sup>	1.1 $\pm$ 0.06 <sup>ab</sup>	4.9 $\pm$ 0.5 <sup>ab</sup>	0.22 $\pm$ 0.01 <sup>abcd</sup>	9.7 $\pm$ 0.8 <sup>abd</sup>	2.8 $\pm$ 0.2 <sup>abc</sup>	0.17 $\pm$ 0.01 <sup>a</sup>	13.86 $\pm$ 0.8 <sup>a</sup>	8.6 $\pm$ 0.3 <sup>abc</sup>
<i>Terminalia macroptera</i>	14.1 $\pm$ 2.3 <sup>ad</sup>	1.3 $\pm$ 0.39 <sup>ab</sup>	5.9 $\pm$ 2.4 <sup>abc</sup>	0.30 $\pm$ 0.02 <sup>def</sup>	19.4 $\pm$ 1.7 <sup>ac</sup>	4.7 $\pm$ 0.5 <sup>bd</sup>	0.13 $\pm$ 0.06 <sup>a</sup>	13.11 $\pm$ 1.9 <sup>a</sup>	21.8 $\pm$ 7.0 <sup>a</sup>
Mean	19.4 $\pm$ 0.3	1.3 $\pm$ 0.02	7.0 $\pm$ 0.2	0.23 $\pm$ 0.005	14.6 $\pm$ 0.5	3.4 $\pm$ 0.1	0.29 $\pm$ 0.02	15.14 $\pm$ 0.3	12.4 $\pm$ 0.4
<i>Acacia albida</i> (pods)	21.2 <sup>abc</sup>	1.4 <sup>ab</sup>	10.3 <sup>cd</sup>	0.15 <sup>ab</sup>	3.1 <sup>d</sup>	1.4 <sup>a</sup>	0.98 <sup>b</sup>	14.89 <sup>a</sup>	2.2 <sup>b</sup>
optimum range for cattle	19.2–25.6	2.3–3.7	5–10		2.9–5.8	1.5–3.5	1–2.2	5–10	1–2

Calculated by one-way ANOVA, differences among species for all chemical properties were significant ( $P < 0.01$ ). Using Tukey *post-hoc* comparison test, species with the same letter were not significant.

Optimum range for cattle follows Kudrna (1998) and Whitehead (1995).

**Table 3.** Concentration (mean  $\pm$  standard error of mean) of neutral detergent fibre (NDF), acid detergent fibre (ADF), acid detergent lignin (ADL) and ash in biomass of studied species collected in the Fathala Reserve during April and May 2008, and selectivity index ( $s_i$ ) of studied species.

Species	NDF (g kg <sup>-1</sup> )	ADF (g kg <sup>-1</sup> )	ADL (g kg <sup>-1</sup> )	Ash (g kg <sup>-1</sup> )	Si
<i>Acacia ataxacantha</i>	427.3 $\pm$ 52.9 <sup>ab</sup>	373.5 $\pm$ 26.2 <sup>abcd</sup>	263.9 $\pm$ 15.2 <sup>b</sup>	80.3 $\pm$ 16.4 <sup>abc</sup>	0.51
<i>Combretum glutinosum</i>	393.1 $\pm$ 8.8 <sup>abc</sup>	321.2 $\pm$ 8.3 <sup>ce</sup>	61.2 $\pm$ 4.0 <sup>d</sup>	45.2 $\pm$ 6.2 <sup>ad</sup>	-0.21
<i>Combretum micranthum</i>	278.5 $\pm$ 7.8 <sup>c</sup>	256.7 $\pm$ 6.5 <sup>e</sup>	133.2 $\pm$ 12.0 <sup>a</sup>	74.7 $\pm$ 6.7 <sup>bc</sup>	-0.35
<i>Combretum paniculatum</i>	440.0 $\pm$ 26.9 <sup>ab</sup>	421.5 $\pm$ 19.0 <sup>ab</sup>	270.1 $\pm$ 13.4 <sup>b</sup>	70.9 $\pm$ 13.1 <sup>abc</sup>	0.19
<i>Daniellia oliveri</i>	495.8 $\pm$ 33.8 <sup>a</sup>	415.4 $\pm$ 13.3 <sup>ab</sup>	226.7 $\pm$ 13.8 <sup>bc</sup>	82.3 $\pm$ 3.7 <sup>abc</sup>	-0.34
<i>Icacina senegalensis</i>	472.3 $\pm$ 10.7 <sup>a</sup>	356.6 $\pm$ 7.4 <sup>acd</sup>	149.3 $\pm$ 7.6 <sup>a</sup>	103.1 $\pm$ 9.8 <sup>c</sup>	-0.93
<i>Piliostigma thonningii</i> (pods)	447.5 $\pm$ 12.9 <sup>ab</sup>	418.8 $\pm$ 5.6 <sup>ab</sup>	180.9 $\pm$ 13.8 <sup>ac</sup>	45.3 $\pm$ 2.1 <sup>ad</sup>	0.41
<i>Saba senegalensis</i>	437.3 $\pm$ 34.9 <sup>ab</sup>	400.2 $\pm$ 20.8 <sup>abd</sup>	265.8 $\pm$ 29.4 <sup>b</sup>	75.0 $\pm$ 2.4 <sup>abc</sup>	0.24
<i>Terminalia laxiflora</i>	460.6 $\pm$ 12.5 <sup>ab</sup>	428.6 $\pm$ 3.5 <sup>b</sup>	190.8 $\pm$ 10.7 <sup>ac</sup>	49.1 $\pm$ 3.9 <sup>abd</sup>	-0.02
<i>Terminalia macroptera</i>	345.1 $\pm$ 15.0 <sup>bc</sup>	338.7 $\pm$ 10.6 <sup>cd</sup>	129.4 $\pm$ 18.3 <sup>ad</sup>	85.0 $\pm$ 1.1 <sup>bc</sup>	0.37
Mean	417.2 $\pm$ 4.0	374.2 $\pm$ 3.4	183.1 $\pm$ 4.4	67.4 $\pm$ 1.4	NA
<i>Acacia albida</i> (pods)	392.0 $\pm$ 2.3 <sup>abc</sup>	384.9 $\pm$ 5.9 <sup>abcd</sup>	142.6 $\pm$ 2.2 <sup>a</sup>	31.0 <sup>d</sup>	NA
optimum range for cattle	330–450	190–300	max. 80		

Calculated by one-way ANOVA, differences among species for all chemical properties were significant ( $P < 0.01$ ). Using Tukey *post-hoc* comparison test, species with the same letter were not significant.

Optimum range for cattle follows Kudrna (1998) and Whitehead (1995).

## **5.4 ČLÁNEK IV.**

Žáčková, M., Hejcmanová, P., Brandlová, K., Antonínová, M., Homolka, M.

**Reliability of observers within antelope pellet count technique in West African woody savannah.**

Manuskript (před odesláním do IF časopisu *Wildlife Research*)

# **Reliability of observers within antelope pellet count technique in West African woody savanna**

Magdalena Žáčková<sup>A</sup>, Pavla Hejcmanová<sup>BE</sup>, Karolína Brandlová<sup>B</sup>, Markéta Antonínová<sup>C</sup>, Miloslav Homolka<sup>D</sup>

<sup>A</sup> Faculty of Environmental Sciences, Czech University of Life Sciences Prague, Kamýcká 1176, Prague 6 – Suchdol, 16521, Czech Republic.

<sup>B</sup> Faculty of Tropical AgriSciences, Czech University of Life Sciences, Kamýcká 129, Prague 6 – Suchdol, 16521, Czech Republic.

<sup>C</sup> African Parks Chad, Porte N°30, Villa N°3043, Quartier Bololo (BP 510) N'Djaména, Republic of Chad

<sup>D</sup> Institute of Vertebrate Biology, Academy of Sciences of the Czech Republic, Květná 8, Brno, 603 65, Czech Republic.

<sup>E</sup> Corresponding author. Email: hejcmanova@ftz.czu.cz

## **Abstract**

**Context.** Although counting faeces is an important and widely used method for censusing wildlife some limits of this technique have been discussed. Observer bias has been pointed out as a potential source of errors.

**Aims.** Our study aimed to assess the reliability of observers in the antelope pellet count technique in the West African savanna during the dry season in the Niokolo Koba national park, Senegal. We compared the ability of observers to detect faeces in relation to their personal characteristics. Additionally, we evaluated the spatial distribution of antelopes within the park by testing differences in faeces occurrence among eight zones of the park.

**Methods.** In two consequent years, four and five observers of various sex, higher education and experiences collected faeces data on line transects at mutual distance of 20 metres to have the same probability of finding pellets. From each group one pellet sample was collected and consequently categorized according to its size.

**Key results.** Average number of pellet groups recorded by all observers per 1 km differed significantly among investigated zones when evaluated all size categories together as well as separately. Testing all zones and pellet size categories together,

the most efficient in finding antelope pellets were male observers with higher education in nature conservation regardless experience in 2006, and observers with higher education in nature conservation regardless their experience and sex in 2007. In 2006, testing all zones separately and all pellet size categories separately, there was no significant difference in number of recorded pellet groups among observers. In 2007, testing all zones separately, differences among observers in number of recorded pellets groups were relatively scarce and random for zones.

**Conclusions.** Our pellet counting reflected perfectly spatial distribution of antelopes within the park. In conditions of West African woody savanna during the dry season the counting of antelope pellet groups was equally reliable for all observers regardless to their personal characteristics.

**Implications.** The pellet count technique, if well-designed and observers well-briefed, represents an effective tool for wildlife managers and conservationists, especially due to its simplicity, cost- and labour effectiveness, and applicability over large areas in a short time.

**Additional key words:** accuracy, census, observer bias, pellet group, population size

## Introduction

Knowledge of animals' population size and its changes is an important issue for wildlife conservationists and managers. However, actual population size is unknown for most wild populations and its estimation may be difficult. A number of direct methods for animal population size estimation is available, such as ground and air counting of animals (Caro 1999; Chamaillé-Jammes *et al.* 2007; Morleey and van Aarde 2007; Stoner *et al.* 2007), mark-resight and mark-recapture technique (Strandgaard 1967; Rice and Harder 1977; Shaughnessy *et al.* 2000), photographic techniques (Maddock and Mills 1994) and camera traps (Rowcliffe *et al.* 2008; Tobler *et al.* 2008; Rovero and Marshall 2009), or hunter observation (Rönnegård *et al.* 2008). These methods might be associated with various problems, biases, limited application or financial demands (Redfern *et al.* 2002; Linklater and Cameron 2002; Hone 2008; Ferreira and van Aarde 2009; Fleming and Tracey 2008). Hence, indirect methods, for instance call-in surveys using responds to the playbacks (Ogutu and Dublin 1998; Mills *et al.* 2001), counting animal tracks (Dzieciolowski 1976; Gusset and Burgener 2005) or faeces observation are frequently used.

Counting faeces belongs to an in-expensive census technique which has been applied for a wide array of vertebrate species ranging from small animals, for instance lizard (Avery and Perkins 1989) or rabbit (Wood 1988), to big ones such as kangaroo (Vernes 1999), white-tailed deer (Mandujano and Gallina 1995), sika deer (Marques *et al.* 2001), kudu (Ellis and Bernard 2005), moose (Härkönen and Heikkilä 1999) or elephant (Barnes *et al.* 1995). Nevertheless, several sources of inaccuracy decreasing the reliability of this technique were pointed out. For instance, individually, locally and seasonally differentiated defecation rates were widely reported (Rogers 1987; Sawyer *et al.* 1990; Andersen *et al.* 1992). Similarly, fluctuations in faeces decay rate depending on season and weather (Iborra and Lumaret 1997; Hone and Martin 1998), environment (Harestad and Bunell 1987; Plumptre and Harris 1995) and insect activity (Neff 1968) were intensively studied. Last but not least, faeces surveys were also criticised for the potential bias due to individual observer during the data collection (Neff 1968; Bulinski and McArthur 2000; Jenkins and Manly 2008), however conclusions remain inconsistent. In spite of that, faeces counts remain among practical census methods of animals in some areas such as forest (Barnes *et al.* 1995) or where animals are difficult to be counted directly (Vernes 1999).

The aim of our investigation was to assess the reliability of observers in the antelope pellet count technique in the West African savanna during the dry season in the Niokolo Koba national park in Senegal. Namely, we aimed to compare the ability of observers to detect faeces in the field in relation to their personal characteristics such as sex, higher education in the domain of nature conservation and previous experience with field data collection. Together with that, we evaluated the spatial distribution of antelopes within the Niokolo Koba national park by testing differences in faeces occurrence among selected zones of the park.

## Methods

### *Study area*

The study was carried out in the Niokolo Koba national park (NKNP) in south-eastern Senegal (Fig 1a). It covers the area of 913 000 ha and extends between 12°30' - 13°20' N and 18°30' - 13°42' W. The relief of NKNP is flat with the average sea level of 100 – 150 m, only its south-eastern part elevates to 311 m. Soils are predominantly ferric luvisols, lithosols, regosols, alluvial and hydromorphic. The climate is characterised by alternating dry season, lasting from November to June,

and rainy season from July to October. The annual rainfall ranges from 800 to 1100 mm. The average monthly temperatures are 25° C from November to January and 33° C from April to May (Tambacounda and Kédougou meteorological stations). The area belongs to the Sudanian and Sudano-Guinean savanna (White 1983) and the most extensive vegetation cover is formed by tall grass and woody savanna (Hejcmanová-Nežerková and Hejcmán 2006). There are nine species of antelopes in the NKNP (see Table 1) with total abundance estimated between 1700 (Renaud *et al.* 2006) and 40 700 individuals (Galat *et al.* 1998).

### ***Observers***

Data were collected by four and five observers in 2006 and 2007, respectively. In both years altogether data were collected by eight observers, observation leader participated in both years. They were both males and females, with and without higher education in nature conservation, experienced and inexperienced in pellet counting. In 2006, experienced male with higher education in nature conservation (MEE), inexperienced male with higher education in nature conservation (MIE), experienced female with higher education in nature conservation (FEE1), and inexperienced female with higher education in nature conservation (FIE1) participated. In 2007, experienced male with higher education in nature conservation (MEE), two inexperienced males without higher education in nature conservation (MIN1, MIN2), experienced female with higher education in nature conservation (FEE2), and inexperienced female with higher education in nature conservation (FIE2) participated.

### ***Sampling design and data collection***

Data collection was carried out in April 2006 and 2007 in eight zones of NKNP (Fig 1b, Table 2). Each observer collected data on line transects which were delimited 1 km long and 2 m wide. Observers started to collect and to count pellets on the same site at the same time and walking alongside each other at mutual distance of 20 metres. In each zone 9 - 43 sites with separate transects for each observer were delimited (Table 2).

On each transect the pellet groups were counted and from each group one pellet sample was collected. The pellet samples were consequently measured for the purpose of size categorization. Size categories were determined on the basis of the

relationship between pellet diameter and estimated weight of the animal (Homolka *et al.* 2006).

Finally, six pellet size categories were determined (Table 1), but for the purpose of data analysis pellet size categories were grouped to three size groups of antelopes: small (1-2), medium-sized (3-4) and large (5-6).

### ***Data analysis***

To meet the assumption of normal distribution, the data were log-transformed and tested by Kolmogorov-Smirnov test. Log-transformed data were used in all analyses. All analyses were performed for years 2006 and 2007 separately.

The differences in the abundance of pellet groups among various zones in the NKNP were tested using one way ANOVA for all pellet size categories together and then separately. Post-hoc comparisons using HSD Tukey's test were performed.

The differences in the number of recorded pellet groups among observers were tested first for all zones and pellet size categories together and then for each zone of the NKNP separately in order to take into account various habitats which could influence occurrence of animals and visibility of pellets. One way ANOVAs were performed for all analyses followed by post-hoc comparison HSD Tukey's test in the case of significant results of ANOVA.

## **Results**

### ***Abundance of pellet groups in the NKNP***

Average number of all antelope pellet groups recorded by all observers per 1 km of transect was 9.5 ( $\pm 0.2$  SE) and differed significantly among investigated zones ( $F = 41$ ,  $df = 7$ ,  $P < 0.001$ ). The highest number of antelope pellet groups was recorded in Lenke Kountou (14.4 pellet groups per 1 km  $\pm 0.6$  SE) and the lowest in Dalaba (5.8 pellet groups per 1 km  $\pm 0.3$  SE). The number of antelope pellet groups differed also among investigated zones in all three size categories separately (all  $P < 0.001$ ) (Figure 3). Small sized antelope pellets (size category 1-2) were the most abundant in Assirik and the lowest in Simenti. Medium sized antelope pellets (size category 3-4) were the most abundant around Gambia River and Lenke Kountou while the lowest in Dalaba. For large sized antelope pellets (size category 5-6) the highest number was recorded in Lenke Kountou and Mansa Fara, the lowest in Simenti.

### *Effect of observer*

In 2006, the most efficient in finding antelope pellets were observers MIE and MEE which recorded almost two pellet groups more than FEE and FIE (for all zones of the NKNP and all pellet size categories together,  $F_{3, 452} = 5.5$ ,  $p < 0.001$ ). However, testing all zones separately and all pellet size categories separately, there was no significant difference in number of recorded pellet groups among observers (for all  $p > 0.05$ ).

In 2007, the most efficient in finding antelope pellets were observers FIE and MEE which recorded two and three pellet groups more than FEE and MIN, respectively (for all zones of the NKNP and all pellet size categories together,  $F_{3, 469} = 4.4$ ,  $p = 0.004$ ). The same pattern in recording pellet groups was found for all three size categories separately, although for small and large sized pellets non-significantly (for medium sized pellets  $F_{3, 469} = 6.8$ ,  $p < 0.001$ ).

Testing all zones separately, differences among observers in number of recorded pellets groups were relatively scarce and random for zones. For all size categories of pellets together, the average number of all recorded pellet groups together differed significantly ( $p < 0.05$ ) among observers only in Dalaba and Lenke Kountou, for small sized pellets it was only in Dalaba and for medium sized ones it was only in Simenti. In any other zone, number of recorded pellet groups of all size categories did not differ significantly among observers (for all  $p > 0.05$ ).

## **Discussion**

### *Abundance of pellet groups in the NKNP*

Although we do not estimate the abundance of antelopes in the park itself, because of lack of necessary information, especially the daily defecation rate of particular antelope species during the dry season and persistence of antelope pellets in the environments, our results on abundance of antelope pellets perfectly correspond to results of aerial count in 2006 (Renaud *et al.* 2006), namely the highest abundance of antelopes in the core area of the park. Zones of Assirik, Lenke Kountou and Mansa Fara provide appropriate and diverse habitats to all antelope species in the NKNP. Only medium-sized antelopes comprise bushbuck and kob, both needing habitats with denser vegetation cover and water, are more abundant around the Gambia river. The zone of Simenti is also the area with denser vegetation cover and with several large marshes offering to antelopes bound to wet habitats appropriate environments,

but there were very low numbers of antelopes. This was probably due to two potential reasons: first, marshes are invaded by *Mimosa pigra* and *Mitragyna inermis* (Howard *et al.* 2007) and by consequence continuously dried up and losing attractiveness for animals; or second, the touristic centre and humans near the principle marsh could disturb them. Simenti represents, however, the touristic centre since the foundation of the national park, so the environmental factor for the decline of antelopes in the Simenti zone seems more probable.

There could be, theoretically, other reasons for finding differences in records of antelope pellets such for instance the effect of vegetation on potential overlooking of faeces in various habitats (McIntosh *et al.* 1995; Bullinski and McArthur 2000) or the effect of variable pellet persistence and visibility due to moisture (Van Etten and Bennett 1965; Harestad and Bunnell 1987). Considering that some zones with comparable vegetation differed in records of number of pellet groups, and conversely, some zones of various habitats did not, we explain this discrepancy more likely by unequal utilisation of the park area by animals. Spatial distribution of antelopes in the NKNP delimits predominantly human activities with abundance being lowest in areas disturbed by human activities, but other than poaching. Namely, zones of Dar Salam and Niokolo road are both affected by easy access by people from surrounding villages into the park exploiting available natural resources for intensive livestock grazing, crop cultivation, wild plants harvesting. Around Niokolo road there is also an effect of disturbance by intensive traffic on the (inter)national road leading to neighbouring Mali and Guinea. Dalaba is the zone which lies inside the park, there was however long-term illegal timber logging activities, together with obvious livestock grazing and other agricultural activities. Poaching has been identified as the most intensive inside the park (Renaud *et al.* 2006), in the core zone with highest abundance of large herbivores.

### ***Effect of observer***

Despite pellet counting is an important and widespread technique (Barnes 2001), its reliability and limits have been discussed (Fuller 1991). Possible sources of bias of the technique were reviewed by Neff (1968) who mentioned observer bias as the trickiest problem.

Among the most relevant errors belong missed pellet groups (Van Etten and Bennet 1965), which could be caused, for instance, by insufficient concentration and

boredom, both difficult to measure but easily eliminable by appropriate motivation. We did not observe this during our investigation, maybe due to counting pellet groups on the 1 km transect together with collecting pellet samples in paper bags for measuring of pellet diameter and identification of antelope species or at least size category. Consequently we interrupted the counting by these small activities and this definitely maintained the observers' attention. Also the designed distribution of transects over zones made the pellet counting interesting. We therefore agree with Smith (1968) that the smaller plots are more efficient than larger ones, although he pointed out at once that too small plots may provide overestimated data due to counting in groups laying on the plot perimeter. In some areas strip method can give more accurate results than plot sampling (Härkönen and Heikkilä 1999).

Another important and frequently mentioned factor potentially causing the bias in pellet counts is the observer's experience (Van Etten and Bennet 1965). Similarly as Bulinski and McArthur (2000), we did not find any difference in records of pellet groups between experienced and inexperienced observers, neither other characteristics evaluated in our study (sex and higher education in the domain of conservation). We consider therefore some scarce differences in pellet groups recorded by observers as accidental.

The variability in faeces detection could be ascribed not only to observer skills, but more likely to combination with other factors such as vegetation conditions and animal species (Jenkins and Manly 2008). Our study was designed in the way to avoid these factors, it means all observers having the same probability to detect or not the faeces, and to be practical at once. The overall observer biases associated with overlooking of faeces at the same transect within one zone were low, in line with Bulinski and McArthur (2000), and differences in records of pellet groups among zones were related with real variable spatial distribution of antelopes in the park. Potential misidentification of faeces by observer may represent also a serious problem (Neff 1968; Johnson and Jarman 1987; Bulinski and McArthur 2000), therefore we eliminated it by direct sampling of recorded pellets for further precise identification of antelope species or at least size category. We admit that this way is time consuming and labour demanding after counts, especially in large-scale surveys and in temperate zones where pellets may not be fully dry, storable and consequently identifiable later after the field work. On the other hand, if conditions allow this for longer time such in the dry season in a tropical region, it brings the added value to

the whole survey. The precise identification of animal species by faeces directly in the field could be complemented by observation of traces or other indirect indices of presence by very experienced local people (hunters, rangers, etc.) (Prins and Reitsma 1989; Nchanji *et al.* 2008; Funston *et al.* 2010), but these associated activities would be probably more appropriate for monitoring of a specific species, because it could affect the counting itself.

## Conclusion

We may conclude that our pellet counting in the NKNP reflected perfectly spatial distribution of antelopes within the park, although we could not crown it by any concrete estimate of population size of antelope species. We also conclude that in conditions of West African woody savanna during the dry season the counting of antelope pellet groups was equally reliable for all observers regardless to their sex, higher education and previous experience with the pellet count. We suggest therefore that pellet count technique, if well-designed and observers well-briefed, still represents an effective tool for wildlife managers and conservationists, especially due to its simplicity, cost- and labour effectiveness, and applicability over large areas in a short time.

## Acknowledgement

The field work was supported by Academy of Sciences of the Czech Republic, grant IAA6093404. The data treatment and manuscript preparation was supported by Czech University of Life Sciences, grant CIGA 20134213. We are deeply grateful the Directorate of National Parks in Senegal, particularly to rangers of the Niokolo Koba National Park for their assistance with field work.

## References

- Andersen, R., Hjeljord, O., and Sæther, B. E. (1992). Moose defecation rates in relation to habitat quality. *Alces* **28**, 95-100.
- Avery, R. A., and Perkins, C. M. (1989). The use of faecal counts for estimating populations of wall lizards (*Podarcis muralis*). *Journal of Zoology* **217**, 73-84.
- Barnes, R. F. W. (2001). How reliable are dung counts for estimating elephant numbers? *African Journal of Ecology* **39**, 1-9.

- Barnes, R. F. W., Blom, A., Alers, M. P. T., and Barnes, K. L. (1995). An estimate of the numbers of forest elephants in Gabon. *Journal of Tropical Ecology* **11**, 27-37.
- Bulinski, J., and McArthur, C. (2000). Observer error in counts of macropod scats. *Wildlife Research* **27**, 277-282.
- Caro, T. M. (1999). Densities of mammals in partially protected areas: the Katavi ecosystem of western Tanzania. *Journal of Applied Ecology* **36**, 205-217.
- Chamaillé-Jammes, S., Valeix, M., and Fritz, H. (2007). Managing heterogeneity in elephant distribution: interactions between elephant population density and surface-water availability. *Journal of Applied Ecology* **44**, 625-633.
- Dzieciolowski, R. (1976). Estimating ungulate numbers in a forest by track counts. *Acta theriologica* **21**, 217-222.
- Ellis, A. M., and Bernard, R. T. (2005). Estimating the density of kudu (*Tragelaphus strepsiceros*) in subtropical thicket using line transect surveys of dung and DISTANCE software. *African Journal of Ecology* **43**, 362-368.
- Ferreira, S. M., and van Aarde, R. J. (2009). Aerial survey intensity as a determinant of estimates of African elephant population sizes and trends. *South African Journal of Wildlife Research* **39**, 181-191.
- Fleming, P. J., and Tracey, J. P. (2008). Some human, aircraft and animal factors affecting aerial surveys: how to enumerate animals from the air. *Wildlife Research* **35**, 258-267.
- Fuller, T. K. (1991). Do pellet counts index white-tailed deer numbers and population change? *The Journal of wildlife management* **55**, 393-396.
- Funston, P. J., Frank, L., Stephens, T., Davidson, Z., Loveridge, A., Macdonald, D. M., Durant, S., Packer, C., Mosser, A., and Ferreira, S. M. (2010). Substrate and species constraints on the use of track incidences to estimate African large carnivore abundance. *Journal of Zoology* **281**, 56-65.
- Galat, G., Galat-Luong, A. and Mbaye, M. (1998). Densités et effectifs de quinze espèces de mammifères et oiseau terrestre diurne du PNNK, Sénégal, évolution 1990-1998. DPNS-ORSTOM, Dakar. 24 pp.
- Gusset, M., and Burgener, N. (2005). Estimating larger carnivore numbers from track counts and measurements. *African Journal of Ecology* **43**, 320-324.
- Harestad, A. S., and Bunnell, F. L. (1987). Persistence of black-tailed deer fecal pellets in coastal habitats. *The Journal of Wildlife Management* **51**, 33-37.

- Härkönen, S., and Heikkilä, R. (1999). Use of pellet group counts in determining density and habitat use of moose *Alces alces* in Finland. *Wildlife Biology* **5**, 233-239.
- Hejcmánková-Nežerková, P., and Hejcmán, M. (2006). A canonical correspondence analysis (CCA) of the vegetation–environment relationships in Sudanese savannah, Senegal. *South African Journal of Botany* **72**, 256-262.
- Homolka, M., Hejcmánková, P., Antonínová, M., Heroldová, M., and Kamler, J. (2006). Společenstvo velkých herbivorů v súdánské savaně. In ‘Zoologické dny Brno 2006. Sborník abstraktů z konference 9. -10. února 2006’. (Eds. Bryja, J. and Zukal, J.) pp. 202-203. (Ústav biologie obratlovců AV ČR.)
- Hone, J. (2008). On bias, precision and accuracy in wildlife aerial surveys. *Wildlife research* **35**, 253-257.
- Hone, J., and Martin, W. (1998). A study of dung decay and plot size for surveying feral pigs using dung counts. *Wildlife Research* **25**, 255-260.
- Howard P., Wangari E., Rakotoarisoa N. 2007: Mission Report: UNESCO/IUCN joint monitoring mission to Niokola-Koba National Park, Senegal. UNESCO. 22 pp.
- Iborra, O., and Lumaret, J. P. (1997). Validity limits of the pellet group counts in wild rabbit (*Oryctolagus cuniculus*). *Mammalia* **61**, 205-218.
- Jenkins, K. J., and Manly, B. F. J. (2008). A double-observer method for reducing bias in faecal pellet surveys of forest ungulates. *Journal of Applied Ecology* **45**, 1339-1348.
- Johnson, C. N., and Jarman, P. J. (1987). Macropod studies at Wallaby Creek. VI. A validation of the use of dung-pellet counts for measuring absolute densities of populations of macropodids. *Australian Wildlife Research* **14**, 139-145.
- Linklater, W. L., and Cameron, E. Z. (2002). Escape behaviour of feral horses during a helicopter count. *Wildlife Research* **29**, 221-224.
- Maddock, A. H., and Mills, M. G. L. (1994). Population characteristics of African wild dogs *Lycaon pictus* in the Eastern transvaal lowveld, South Africa, as revealed through photographic records. *Biological Conservation* **67**, 57-62.
- Mandujano, S., and Gallina, S. (1995). Comparison of deer censusing methods in tropical dry forest. *Wildlife society bulletin* **23**, 180-186.
- Marques, F. F., Buckland, S. T., Goffin, D., Dixon, C. E., Borchers, D. L., Mayle, B. A., and Peace, A. J. (2001). Estimating deer abundance from line transect

- surveys of dung: sika deer in southern Scotland. *Journal of Applied Ecology* **38**, 349-363.
- McIntosh, R., Burlton, F. W. E., and McReddie, G. (1995). Monitoring the density of a roe deer *Capreolus capreolus* population subjected to heavy hunting pressure. *Forest Ecology and Management* **79**, 99-106.
- Mills, M. G. L., Juritz, J. M., and Zucchini, W. (2001). Estimating the size of spotted hyaena (*Crocuta crocuta*) populations through playback recordings allowing for non-response. *Animal Conservation* **4**, 335-343.
- Morley, R. C., and van Aarde, R. J. (2007). Estimating abundance for a savanna elephant population using mark-resight methods: a case study for the Tembe Elephant Park, South Africa. *Journal of Zoology* **271**, 418-427.
- Nchanji, A. C., Forboseh, P. F., and Powell, J. A. (2008). Estimating the defaecation rate of the African forest elephant (*Loxodonta cyclotis*) in Banyang-Mbo Wildlife Sanctuary, south-western Cameroon. *African journal of ecology* **46**, 55-59.
- Neff, D. J. (1968). The pellet-group count technique for big game trend, census, and distribution: a review. *The Journal of Wildlife Management* **32**, 597-614.
- Ogutu, J. O., and Dublin, H. T. (1998). The response of lions and spotted hyaenas to sound playbacks as a technique for estimating population size. *African Journal of Ecology* **36**, 83-95.
- Plumptre, A. J., and Harris, S. (1995). Estimating the biomass of large mammalian herbivores in a tropical montane forest: a method of faecal counting that avoids assuming a'steady state'system. *Journal of Applied Ecology* **32**, 111-120.
- Prins, H. H. T., and Reitsma, J. M. (1989). Mammalian biomass in an African equatorial rain forest. *Journal of Animal Ecology* **58**, 851-861.
- Redfern, J. V., Viljoen, P. C., Kruger, J. M., and Getz, W. M. (2002). Biases in estimating population size from an aerial census: a case study in the Kruger National Park, South Africa: Starfield Festschrift. *South African Journal of Science* **98**, 455-461.
- Renaud, P. C., Gueye, M. B., Hejcmánková, P., Antonínová, M., and Samb, M. (2006). Inventaire aérien et terrestre de la faune et relevé des pressions au Parc National du Niokolo Koba. Plan d'Urgence, Rapport Annexe A. APF, DPNS, Dakar. 74 pp.

- Rice, W. R., and Harder, J. D. (1977). Application of multiple aerial sampling to a mark-recapture census of white-tailed deer. *The Journal of Wildlife Management* **41**, 197-206.
- Rogers, L. L. (1987). Seasonal changes in defecation rates of free-ranging white-tailed deer. *The Journal of Wildlife Management* **51**, 330-333.
- Rönnegård, L., Sand, H., Andrén, H., Månsson, J., and Pehrson, Å. (2008). Evaluation of four methods used to estimate population density of moose *Alces alces*. *Wildlife Biology* **14**, 358-371.
- Rovero, F., and Marshall, A. R. (2009). Camera trapping photographic rate as an index of density in forest ungulates. *Journal of Applied Ecology* **46**, 1011-1017.
- Rowcliffe, J. M., Field, J., Turvey, S. T., and Carbone, C. (2008). Estimating animal density using camera traps without the need for individual recognition. *Journal of Applied Ecology* **45**, 1228-1236.
- Sawyer, T. G., Marchinton, R. L., and Lentz, W. M. (1990). Defecation rates of female white-tailed deer in Georgia. *Wildlife Society Bulletin* **18**, 16-18.
- Shaughnessy, P. D., Troy, S. K., Kirkwood, R., and Nicholls, A. O. (2000). Australian fur seals at Seal Rocks, Victoria: pup abundance by mark–recapture estimation shows continued increase. *Wildlife Research* **27**, 629-633.
- Smith, R. H. (1968). A comparison of several sizes of circular plots for estimating deer pellet-group density. *The Journal of Wildlife Management* **32**, 585-591.
- Stoner, C., Caro, T., Mduma, S., Mlingwa, C., Sabuni, G., Borner, M., and Schelten, C. (2007). Changes in large herbivore populations across large areas of Tanzania. *African Journal of Ecology* **45**, 202-215.
- Strandgaard, H. (1967). Reliability of the Petersen method tested on a roe-deer population. *The Journal of Wildlife Management* **31**, 643-651.
- Tobler, M. W., Carrillo-Percastegui, S. E., Leite Pitman, R., Mares, R., and Powell, G. (2008). An evaluation of camera traps for inventorying large-and medium-sized terrestrial rainforest mammals. *Animal Conservation* **11**, 169-178.
- Van Etten, R. C., and Bennett Jr, C. L. (1965). Some sources of error in using pellet-group counts for censusing deer. *The Journal of Wildlife Management* **29**, 723-729.
- Vernes, K. (1999). Pellet counts to estimate density of a rainforest kangaroo. *Wildlife Society Bulletin* **27**, 991-996.

White, F. (1983). The vegetation of Africa. A descriptive memoir to accompany the UNESCO/ AETFAT/UNSO vegetation map. Natural Resources research 20. UNESCO, Paris, France.

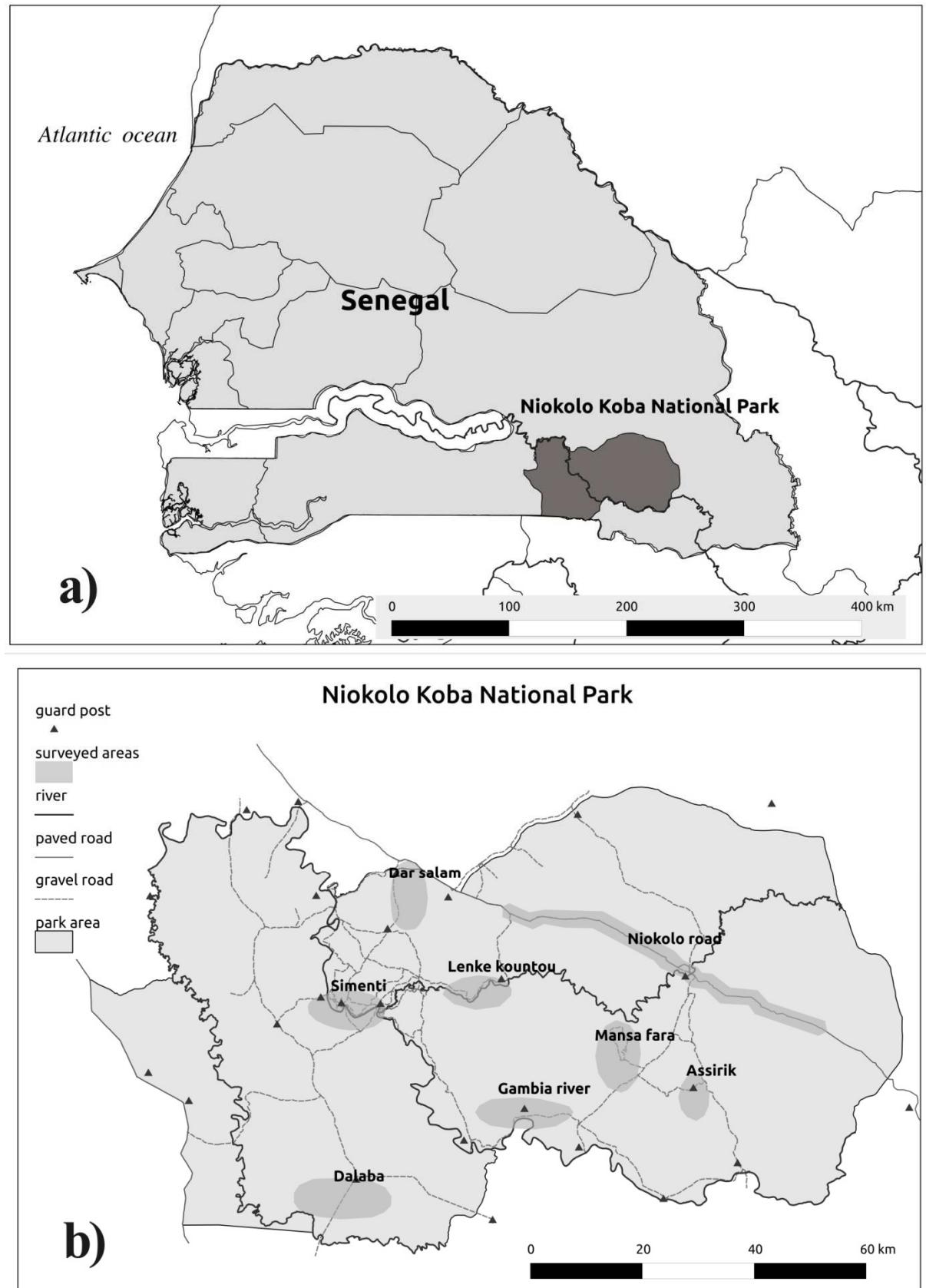
Wood, D. H. (1988). Estimating rabbit density by counting dung pellets. *Australian Wildlife Research* **15**, 665-671.

**Table 1.** Antelope species, their estimated body weight, pellet size and limits used for identification of size category.

Species	Body weight (kg)		Pellet diameter (mm)		Limits (mm)		Size category
	min.	max.	min.	max.	min.	max.	
<i>Cephalophus rufilatus</i>	6	14	3.6	4.9	3.50	4.60	1
<i>Sylvicapra grimmia</i>	12	26	4.6	5.7	4.61	6.00	2
<i>Ourebia ourebi</i>	12	22	4.6	6.2	4.61	6.00	2
<i>Tragelaphus scriptus</i>	24	80	6	9.3	6.01	8.30	3
<i>Kobus kob</i>	60	120	8.4	10.8	8.31	10.80	4
<i>Alcelaphus buselaphus</i>	116	218	10.7	13.5	10.81	15.10	5
<i>Kobus ellipsiprymnus</i>	160	300	12	15.2	10.81	15.10	5
<i>Hippotragus equinus</i>	220	300	13.5	15.2	10.81	15.10	5
<i>Taurotragus derbianus</i>	300	900	15.2	21.7	15.15	21.70	6

**Table 2.** Description of the habitat in study zones. Vegetation classification and description was applied according to Lawesson (1995), Hejcmanová-Nežerková and Hejcmán (2006) and own observation.

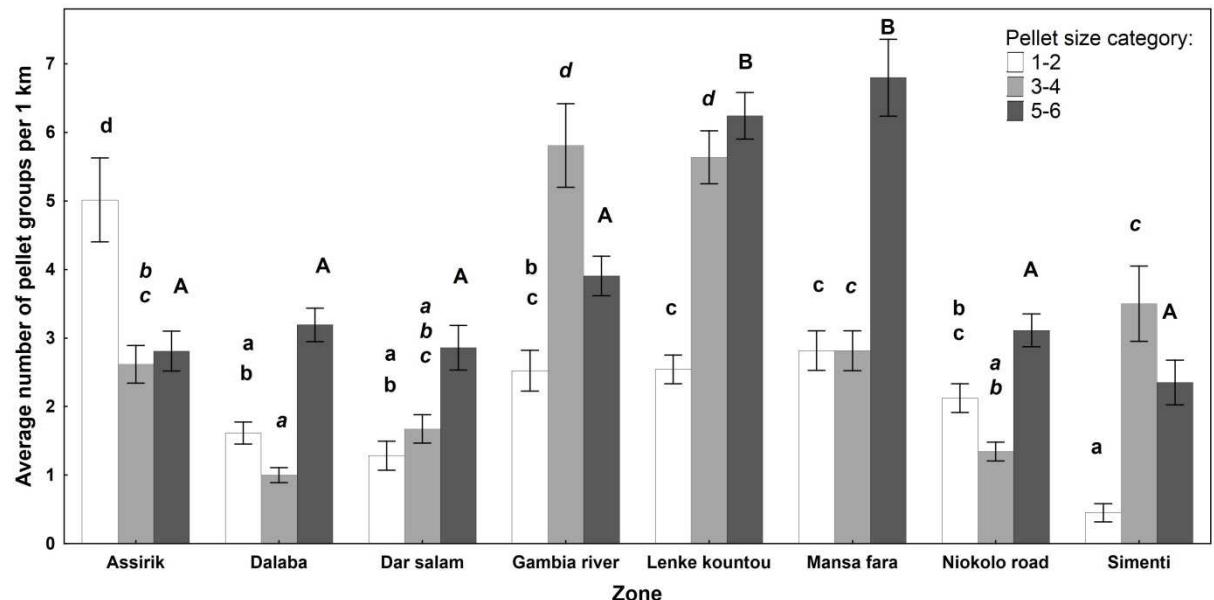
Zone	Number of sites	Habitat description
Assirik	17	Large elevated plateaus in hilly area covered by woody savanna by <i>Combretum glutinosum-Annona senegalensis</i> community and tall grass ( <i>Andropogon gayanus</i> ) mosaic, alternating with open areas with short grasses (e.g. <i>Schizachyrium purpureum</i> ) on plinthitic hardpan.
Dalaba	41	Flat plateau area with woody savanna dominated by <i>Combretum glutinosum-Annona senegalensis</i> community and tall grass ( <i>Andropogon gayanus</i> ) mosaic with abundant <i>Combretum nigricans</i> , <i>Terminalia avicennoides</i> , <i>Crossopteryx febrifuga</i> , <i>Pterocarpus erinaceus</i> <i>Grewia bicolor</i> , <i>Guiera senegalensis</i> , <i>Lannea</i> spp., <i>Maytenus senegalensis</i> and others.
Dar Salam	21	Flat plateau area with woody savanna dominated by <i>Combretum glutinosum-Annona senegalensis</i> community and tall grass ( <i>Andropogon gayanus</i> ) mosaic with abundant <i>Combretum nigricans</i> , <i>Terminalia avicennoides</i> , <i>Crossopteryx febrifuga</i> , <i>Pterocarpus erinaceus</i> <i>Grewia bicolor</i> , <i>Guiera senegalensis</i> , <i>Lannea</i> spp., <i>Maytenus senegalensis</i> and others. Vegetation structure is affected by intensive livestock grazing.
Gambia river	21	Transition zone between woody savanna and gallery forest with tall trees and dense ground cover. Dominant species were <i>Anogeissus leiocarpus</i> , <i>Bombax costatum</i> , <i>Borassus aethiopum</i> , <i>Mitragyna inermis</i> , <i>Pterocarpus lucens</i> , <i>Saba senegalensis</i> .
Lenke Kountou	43	Flat plateau area with woody savanna dominated by <i>Combretum glutinosum-Annona senegalensis</i> community and tall grass ( <i>Andropogon gayanus</i> ) mosaic with abundant <i>Combretum nigricans</i> , <i>Terminalia avicennoides</i> , <i>Crossopteryx febrifuga</i> , <i>Pterocarpus erinaceus</i> <i>Grewia bicolor</i> , <i>Guiera senegalensis</i> , <i>Lannea</i> spp., <i>Maytenus senegalensis</i> and others.
Mansa Fara	27	Transition zone between grassland/woodland dominated by <i>Afzelia africana</i> , <i>Cordyla pinnata</i> , <i>Erythrina sigmoidea</i> , <i>Cola cordifolia</i> , <i>Detarium microcarpum</i> , <i>Raphia palm-pinus</i> thickets and gallery forest ( <i>Erythrophleum suaveolens</i> , <i>Diospyros mespiliformis</i> , <i>Anthostema senegalense</i> ).
Niokolo road	39	Flat plateau area with woody savanna dominated by <i>Combretum glutinosum-Annona senegalensis</i> community and tall grass ( <i>Andropogon gayanus</i> ) mosaic with abundant <i>Combretum nigricans</i> , <i>Terminalia avicennoides</i> , <i>Crossopteryx febrifuga</i> , <i>Pterocarpus erinaceus</i> <i>Grewia bicolor</i> , <i>Guiera senegalensis</i> , <i>Lannea</i> spp., <i>Maytenus senegalensis</i> and others.
Simenti	9	Located in the middle of the Gambia river valley. Large flat areas flooded during rainy season – grass and herbs dominated. Closer to the river - a dense <i>Grewia lasiodiscus</i> – <i>Allophylus africanus</i> thicket vegetation. At drier river banks Sahelo-Sudanian flora, with species such as <i>Acacia macrostachya</i> , <i>Annona senegalensis</i> , <i>Combretum nigricans</i> and <i>Ziziphus mauritiana</i> .



**Figure 1.** Map of (a) Senegal and (b) Niokolo Koba National Park with the location of the study zones.



**Figure 2.** Pellets' samples of antelopes in the Niokolo Koba national park.



**Figure 3.** Number of pellet groups recorded in investigated zones in the Niokolo Koba National Park in Senegal. Different letters indicate statistical differences ( $P < 0.01$ ) in recorded number of pellet groups among zones tested by ANOVA and HSD Tukey's tests for each pellet size category separately.

## **6. KOMENTÁŘ K VÝSLEDKŮM DIZERTAČNÍ PRÁCE**

Bylo prokázáno, že nevhodný management vede v aridních a semi-aridních savanách ke ztrátě rostlinné diverzity a při velké intenzitě i k postupné destrukci celého ekosystému (Glantz & Orlovsky, 1983; Lindqvist & Tengberg, 1993; Hudak, 1999). Takovéto změny mají následně vliv na živočišné druhy žijící v těchto ekosystémech, zejména ty býložravé, pro které savanové ekosystémy jsou nejen přirozeným útočištěm, ale také nepostradatelným zdrojem potravy. V neposlední řadě má přeměna savan (dalekosáhlé) důsledky také na místní obyvatele, kteří jsou více či méně s těmito ekosystémy spjati.

Jako zvláště citlivé na nevhodný management (hospodaření, využívání půdy) se ukázaly být dřeviny. Nepřiměřené využívání savan jako je intenzivní pastva dobytka, těžba a sběr dřeva (Shackleton, 1993; Lykke, 1998; Goudie, 2006), rozšiřování zemědělské půdy (Wezel & Lykke, 2006; Tsegaye et al., 2010a) či sběr lesních produktů (Gaoue & Ticktin, 2007; Schumann et al., 2010; Venter & Witkowski, 2010) vede k degradaci porostu (Shackleton, 1993). Okusování semenáčků i dospělých jedinců hospodářskými zvířaty významně snižuje nejen jejich životaschopnost (Dhillion & Gustad, 2004; Tsegaye et al., 2009), ale také růst (Tsegaye et al., 2010a) a hustotu (porostu) (Noumi et al., 2010). Přepásání společně s těžbou dřeva a nevhodným obděláváním půdy může v aridních oblastech přispět k dezertifikaci (Zheng & Eltahir, 1997; Mortimore & Turner, 2005; Ozer et al., 2010). Přidají-li se k nevhodnému managementu nepříznivé vnější (abiotické) podmínky mohou být následky „fatální“. Například intensivní okus v kombinaci s nedostatečnými srážkami může vést k rychlému úhynu dřevin (Prins & van der Jeugd, 1993; Dhillion & Gustad, 2004; Birkett & Steven-Wood, 2005). Interakce vypalování a okusu divokou zvěří (zejm. slony) zas snižuje schopnost regenerace dřevin, čímž dochází k postupnému řídnutí porostů (Eckhardt et al., 2000; Holdo et al., 2009). Znalost této interakce však může být využita jako součást managementu v boji proti zarůstání savan pro zvěř nevhodnými dřevinami (Augustine & McNaughton, 2004; Schutz et al., 2011).

Dosavadní zkušenosti ukazují, že pro zachování savan a jejich udržitelnému fungování je nesmírně důležité znát nejen vztahy mezi jednotlivými složkami ekosystému, ale také vliv různých forem a intenzit obhospodařování na tyto složky.

Zatímco mnohé studie z aridních a semi-aridních oblastí poukazují na významný vliv managementu na vegetaci savan (Parsons et al., 1997; Higgins et al., 1999; Oba et al., 2000; Skarpe et al., 2000; Weber & Jeltsch, 2000; Angassa et al., 2010; Hejmanová et al., 2010a; Tsegaye et al., 2010b), fungování sub-humidních a humidních savan v závislosti na managementu těchto oblastí není až na výjimky známo (Leriche et al., 2003).

Z tohoto důvodu byla první studie (článek I) zkoumající vliv managementu na dřeviny provedena v oblasti sub-humidní savany západní Afriky, Senegal. Výzkum situovaný do oblasti „Forêt de Fathala“, která je součástí Národního parku Delta du Saloum, probíhal ve třech částech oblasti s odlišným managementem (po dobu osmi let), konkrétně na: (1) území s divokou zvěří chráněné plotem proti vlivu lidí i domácích zvířat (FFW); (2) oploceném území bez přítomnosti zvířat či jakékoliv aktivity (FFE); a (3) neoploceném území veřejného (obecního) charakteru (FUC). V těchto třech částech byla na výzkumných plochách sbírána a následně porovnávána data o druhovém složení dřevin a počtu jedinců jednotlivých druhů, a to s rozlišením semenáčků a dospělých jedinců. Kromě druhového bohatství a denzity, byla sledována také divezita, jež byla stanovena pomocí Simpsonova indexu (Magurran, 2004). Navíc byly sledovány předem definované skupiny druhů dřevin, jež jsou místními hojně využívány jako: stavební materiál, léčiva a krmivo pro dobytek, samostatný druh *Lonchocarpus laxiflorus* byl naopak hodnocen jako nevyužívaný (Lykke, 2000).



Obr. 1. Savana v oblasti „Forêt de Fathala“ v období sucha. Foto: M. Žáčková

V rámci celé naší studie jsme zaznamenali 63 druhů dřevin, zatímco Lawesson (1995) ve studii ze stejné oblasti hovoří o 89 druzích, přestože plocha, na které vegetační studii prováděl, byla 14 krát menší než plocha námi prostudovaná. Tento rozdíl lze vysvětlit odlišným uspořádáním (designem) studie. Nejvyšší počet druhů byl zaznamenán v části FUC. Jak v části FFW, tak v části FFE bylo zaznamenáno druhů dvakrát méně. Tento nepoměr je však možné vysvětlit větší plochou studovanou v rámci FUC oproti plochám dalších dvou částí.

V případě druhového bohatství a diverzity nebyly mezi třemi částmi s odlišným managementem zjištěny žádné rozdíly. Stejně výsledky přinesly i studie z afrických savan se srovnatelnými klimatickými podmínkami, zejména srážkami. Rozdíly v druhovém bohatství mezi oblastmi chráněnými a pro obecní účely využívanými oblastmi nebyly zjištěny v savanách v Zimbabwe (Vermeulen, 1996), Jihoafrické republice (Shackleton, 2000), ani v Burkině Faso (Paré et al., 2010b). Oproti tomu studie provedené v semi-aridních oblastech zaznamenaly menší druhové bohatství dřevin na území vystaveném pastvě dobytka ve srovnání s chráněným územím rezervací (Higgins et al., 1999; Hejmanová et al., 2010a). Z těchto výsledků lze vyvodit, že v sub-humidních oblastech s nižší intenzitou využívání nemusí mít pastva dobytka na druhové bohatství negativní vliv.

Vliv managementu se naopak ukázal jako významný v případě denzity semenáčků. Využívání půdy, atď již pro pastvu či jiné, zejm. zemědělské, aktivity, mnohdy vede ke snížení denzity semenáčků, jejich pokryvnosti či výšky (Shackleton et al., 1994; Hejmanová et al., 2010a). K nízké denzitě semenáčků v oblasti FUC přispěl nejen okus hospodářskou zvěří, ale také jejich odstraňování při kultivaci půdy či jejich použití pro různé účely. Nejvyšší denzitu semenáčků jsme očekávali v části FFE, která je chráněna před vlivem lidí i jakýchkoli zvířat, stejně jako tomu bylo ve studiích Augustine a McNaughton (2004) či Pringle et al. (2007), avšak nejvyšší denzita semenáčků byla zaznamenána v části FFW. To může vysvětlit fakt, že významná část FFE leží v sezónně zaplavovaném údolí „Mare du Dragon“, kterému dominuje tráva druhu *Schyzachrium sanguineum* a nízké druhy bylin (Nežerková-Hejmanová et al., 2005). Vysoká hladina vody a dlouhodobě stojící voda v období dešťů může mít za následek tvorbu anoxických podmínek, které limitují vzcházení, zakořenování a růst dřevin (Kozłowski, 1997). Půdní podmínky se tak mohou stát významnějším faktorem než je samotný management (Higgins et al., 1999; Dahlberg, 2000; Harrison et al., 2003; Picard et al., 2005; Pringle et al., 2010; Wessels et al.,

2011). Vysoká denzita semenáčků v části FFW může být také vysvětlena ochranou tamní vegetace před využíváním lidmi a zároveň tím, že většina přítomné divoké zvěře se řadí mezi spásáče, nikoliv okusovače. V případě dospělých jedinců dřevin již nebyly zaznamenány žádné rozdíly denzity mezi částmi s odlišným managementem.

Ani při srovnání dřevin využívaných jako stavební materiál, léčiva a krmivo pro dobytek nebyly odhaleny rozdíly v denzitě žádné z těchto předem definovaných skupin. Tyto výsledky napovídají, že využívání dřevin pro různé účely, zejm. těch druhů, které se používaly jako stavební materiál (*Daniellia oliveri*, *Terminalia macroptera*, *Prosopis africana*, *Pterocarpus erinaceus*, *Cordyla pinnata*), není tak intenzivní, jako tomu bylo v minulosti. Mezi lety 1935 a 1985 působila v oblasti „Forêt de Fathala“ dřevařská společnost, po jejímž odchodu byla v oblasti registrována ilegální těžba dřeva (Lykke, 2000). Na konci 90. let 20. století se oblast „Forêt de Fathala“ stala součástí Národního parku Delta du Saloum a biosférické rezervace UNESCO, což vedlo k omezení ilegální těžby dřeva, bylo povoleno pouze nedestruktivní získávání dřeva a dalších lesních produktů. Vzhledem k tomu, že při sběru dřeva, ovoce a listů je využíváno jen dřevo ležící a nejsou káceni celí jedinci, mají tyto aktivity na dřeviny jen neznatelný vliv (Lykke, 1994). Výhody, které přináší lesní porosty, jako je získávání ovoce, semen, léčivých látek či poskytování stínu lidem i zvířatům, jsou stále více ceněny místními obyvateli savanových oblastí (Kristensen & Lykke, 2003; Paré et al., 2010a; Schumann et al., 2010; Tsegaye et al., 2010a), čímž roste i povědomí o nutnosti jejich ochrany. V případě úbytku lesního porostu tedy nemusí nutně jít o vliv nevhodného managementu, nýbrž jiný faktor jako je pokles srážek, který je v oblasti „Forêt de Fathala“ místním obyvatelstvem považován za významný (Lykke, 2000).

Naopak u samostatně hodnoceného druhu *Lonchocarpus laxiflorus* byla zjištěna vyšší denzita v části FFE oproti ostatním dvěma částem. Ač Lykke (2000) uvedla, že *L. laxiflorus* není místními obyvateli nijak významně využíván, byl tento druh zaznamenán jako pro zvířata velice chutný a jimi často konzumovaný (Toutain, 1980). Proto jeho nižší denzita v částech FFW a FUC může být vysvětlena okusováním zvěří, atž již divokou či hospodářskými zvířaty.

Změna managementu savany může přinést významnou změnu v dynamice ekosystému (Westoby et al., 1989; Flynn & O'Connor, 2000; Popp et al., 2009). Vzhledem k tomu, že v oblasti „Forêt de Fathala“ došlo ke změně využívání půdy

osm let před realizací naší studie, očekávali jsme výraznou odezvu dřevin, stejně jako tomu bylo v případě vegetace v oblasti „Forêt de Bandia“ v Senegalu. V této oblasti po pěti letech ochrany před pastvou a dalšími aktivitami došlo k obnově semenáčků a po 15 letech došlo k celkové regeneraci dřevin (Hejmanová et al., 2010a).

S ohledem na fakt, že „Forêt de Bandia“ se nachází v semi-aridní oblasti, lze předpokládat, že sub-humidní a humidní savany jsou právě díky dostatku vláhy ekosystémy stabilnějšími, v nichž určitá míra „narušení“ může být vyrovnávána přírodními mechanizmy, jako jsou srážky (Shackleton & Scholes, 2011), a odpověď na změnu managementu tak může být pomalejší. Navíc na míru odezvy může působit také intenzita využívání dané oblasti.

Neadekvátní management může ovlivnit jak samotnou vegetaci savan, tak zvěř v ní žijící. Nevhodná rozhodnutí a kroky mohou na divoká zvířata působit přímo, ale i nepřímo, neboť může dojít k přeměně prostředí, v němž zvířata žijí, či změně potravní nabídky. Změna či omezení potravních zdrojů může mít negativní vliv na zdraví a reprodukci zvířat, v krajních případech i přežívání celých populací.

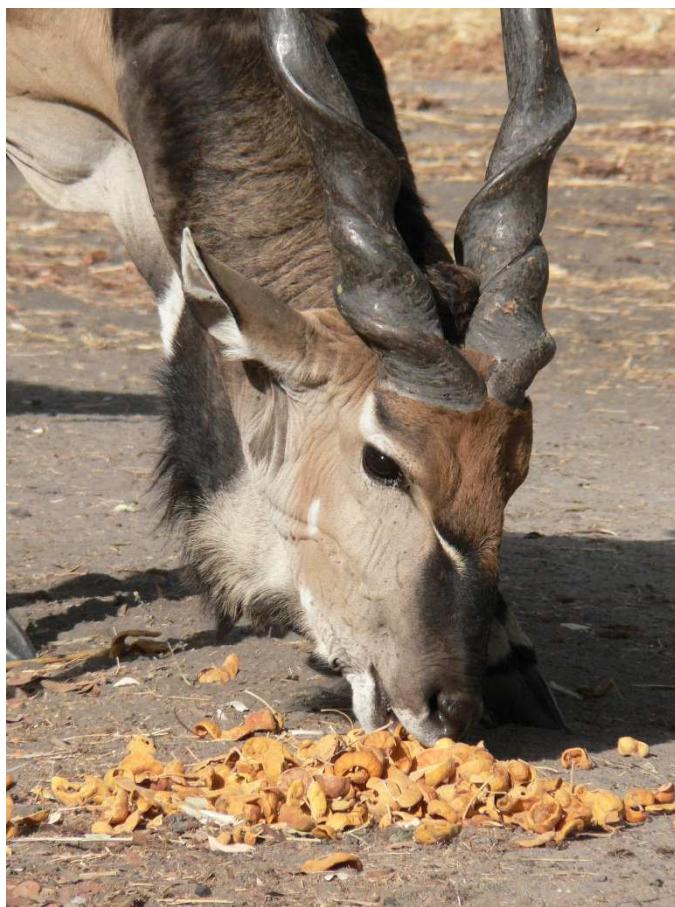
Především v případě ohrožených druhů zvířat má management zásadní význam (Ballou & Foose, 1996; Peignot et al., 2008) a právě vhodné zdroje potravy mohou být klíčem úspěchu v jejich záchraně. Poskytnutí příkrmu při nedostatku přirozené potravy může mít pozitivní vliv na kondici a reprodukční úspěch zvířat (Dorgeloh et al., 1996; Treyde et al., 2001) díky přísunu dostatečného množství kvalitních živin a více času na odpočinek.

Na druhou stranu může mít příkrmování i negativní vliv na zdraví zvířat. Díky příkrmování může docházet k nepřirozenému shlukování zvěře, jež může podpořit šíření onemocnění a parazitů (Cross et al., 2007; Hines et al., 2007; Navarro-Gonzalez et al., 2013). V určitých ohledech se příkrm může negativně projevit i na reprodukčních parametrech, např. výskytem mimosezónních porodů mláďat, které mohou vést k jejich větší mortalitě (Smith, 1994). V neposlední řadě může mít příkrmování vliv na chování zvířat, např. migraci, rozšíření (Cooper et al., 2006) či ostražitost (Manor & Saltz, 2003).

Z tohoto důvodu je nesmírně důležité, aby každé rozhodnutí a opatření v rámci managementu zvěře a především ohrožených populací bylo podloženo znalostmi ekologie a chování daného druhu (Grey-Ross et al., 2009).

Naše studie (článek II a III) se proto zaměřily na vliv příkrmování na (potravní) chování kriticky ohroženého západního poddruhu antilopy Derbyho (IUCN 2008) v podmírkách oborového chovu v rezervaci Fathala.

V období sucha, tedy období omezených zdrojů potravy, v letech 2008 a 2009 jsme sledovali vliv příkrmování nutričně bohatými lusky druhu *Acacia albida* na denní aktivity a potravní chování šesti jedinců antilop Derbyho (článek II).



Obr. 2. Příkrmování antilop Derbyho lusky druhu *Acacia albida*. Foto: M. Žáčková

Vliv příkrmování se projevil v roce 2008. V tomto roce ve dnech s příkrmem trávily antilopy Derbyho méně času příjemem potravy a zkrátila si i délka jednotlivých „okusů“, stejně jako tomu bylo v případě antilop kudu (*Tragelaphus strepsiceros*) ve studii Owen-Smith (1994). Tyto výsledky napovídají, že antilopy Derbyho přijímají

potravu jen do nasycení (Jeschke & Tollrian, 2005), a tedy ukazují na potravní strategii, při níž zvířata minimalizují čas trávený příjemem potravy (Bergman et al., 2001). „Ušetřený“ čas mohly antilopy Derbyho věnovat odpočinku, jelikož v podmínkách oborového chovu nemusí investovat do ostražitého chování jako tomu je v případě divoce žijících zvířat (White & Berger, 2001; Ruckstuhl et al., 2003). Toto chování je typické pro zvířata v lidské péči bez přítomnosti predátorů či konkurentů a pro zvířata, jímž je poskytována potrava (Bowman & Plowman, 2002). Jelikož si antilopy Derbyho navykly na ranní příkrmování, trávily tuto část dne v blízkosti krmného místa. Důsledkem toho byla omezena jejich pohybová aktivita po oboře a trávily většinu času nedaleko krmného místa, stejně jako tomu bylo v případě dalších druhů zvířat, jímž byl podáván příkrm (Cooper et al., 2006; Lopez-Bao et al., 2010; Kowalczyk et al., 2011).

Oproti tomu v roce 2009, při porovnání dnů s příkrmem a bez příkrmu, nebyl prokázán rozdíl v čase věnovaném jednotlivým denním aktivitám. Avšak celkový čas věnovaný příjmu potravy a přežvykování byl výrazně vyšší než v předchozím roce. Tento fakt napovídá tomu, že v roce 2009 byly v oboře omezené přírodní zdroje potravy. Navíc v tomto roce nebyla zvířata předem navykána na příkrmování, jako tomu bylo v roce 2008, a tak jejich pohybová aktivita po oboře zůstala stejná jako před započetím výzkumu.



Obr. 3. Antilopa Derbyho při (a) odpočinku a (b) okusu. Foto: M. Žáčková

Po dobu studie, tedy v období sucha, se potrava antilop Derbyho sestávala výhradně ze stromů a keřů. Antilopy okusovaly velké množství druhů dřevin, převážně jejich listy a v některých případech i plody (zejm. lusky). Tak tomu bylo jak ve dnech s příkrmem, tak ve dnech bez příkrmu. Ve volné přírodě (v Národním parku Niokolo Koba) i v oborách v rezervaci Bandia, druhém centru záchranného chovu, se však antilopy Derbyho živí kromě dřevin také bylinami a travinami (Hejcmanová et al., 2010b). Tento rozdíl může být způsoben odlišnou potravní nabídkou v jednotlivých lokalitách. Národní park Niokolo Koba o rozloze 913 000 km<sup>2</sup> poskytuje nesrovnatelně větší území a pestrost potravních zdrojů v porovnání s oplocenou oborou v rezervaci Fathala. V době studie se v antilopí oboře ve Fathala nevyskytoval „čerstvý“ podrost a jeho druhové složení bylo odlišné od toho v rezervaci Bandia.

Antilopy Derbyho trávily okusem jednotlivých rostlin relativně málo času, čemuž odpovídal i počet „ukousnutí“. Toto chování je typické pro okusovače obecně (Owen Smith, 1993; de Garine-Wichatitsky et al., 2004). Délka trvání okusu a počet „ukousnutí“ za minutu byl druhově specifický, avšak nelišil se v závislosti na příkrmu.

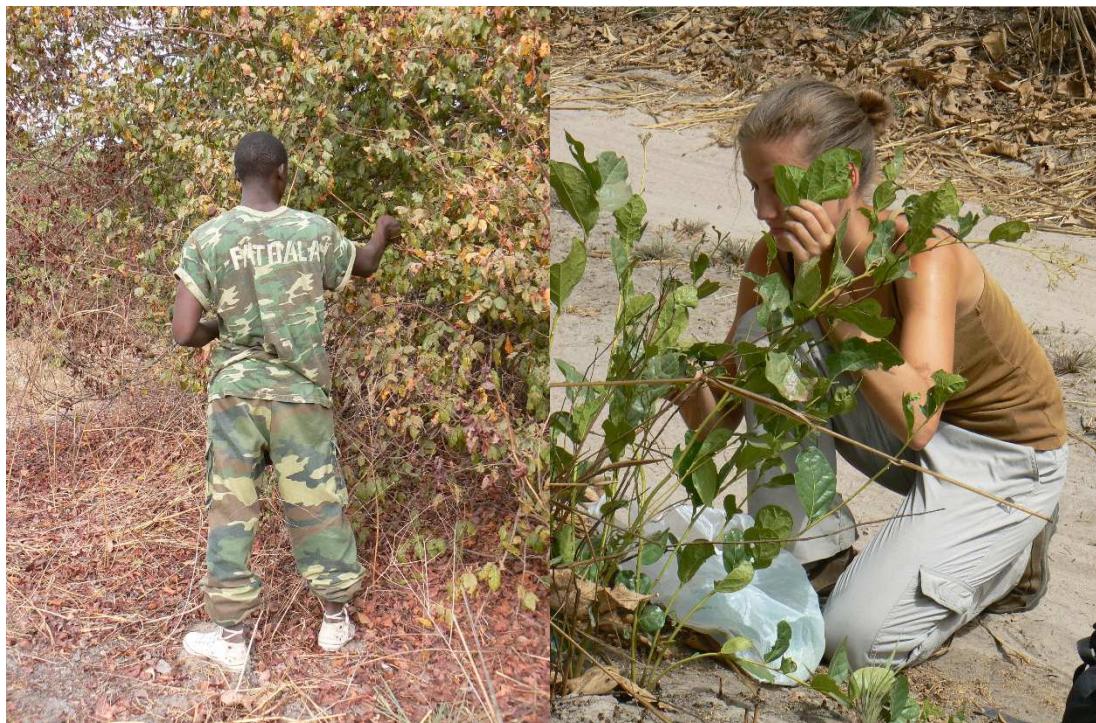
Jak ukazují výsledky naší studie, některá opatření, jako je právě příkrmování, můžou znatelně ovlivnit chování zvířat. Pokud podmínky vzniklé na zásadě daného opatření trvají delší dobu, může dojít k trvalé změně v chování zvířat, a tím i schopnosti přizpůsobit se a přežít v přirozených podmínkách. Ke změně chování pak nemusí dojít jen u samotných jedinců, ale i u jejich potomků (Orams, 2002). To vše může hrát významnou roli v případě reintrodukčních programů (McDougall et al., 2006).

Na druhou stranu může příkrm hrát zcela zásadní roli v kritických obdobích nedostatku potravních zdrojů, kdy jeho poskytnutí umožní zvířatům přežít nepříznivé období (Elliot et al. 2001). Mimo tato období by však příkrmování nemělo být využíváno.

Příkrmování lze také efektivně využívat v rámci záchranných programů, kde může podpořit reprodukci (Schöech et al., 2008) či umožnit více odpočinku zvířatům v náročných situacích jako jsou např. jejich převozy (Teixeira et al., 2007), a tím snížit jejich stres.

Vlivem příkrmování na výběr potravy antilop Derbyho a mechanismem výběru potravy na úrovni živin se zabývala další studie (článek III) uskutečněná v rámci záchovného chovu v rezervaci Fathala.

V době vrcholícího období sucha roku 2008, tedy v období nejvíce omezených zdrojů potravy, jsme sledovali selekci potravy u antilop Derbyho a vliv příkrmování na ni. Na základě zaznamenané potravní nabídky v oboře a výběru potravy šesti jedinci antilop Derbyho jsme vypočítali indexy selektivity pro jednotlivé druhy zastoupené v potravě antilop. U 10 z těchto druhů byl stanoven obsah makroprvků (N, P, K, Na, Ca, Mg), vlákniny a ligninu.



Obr. 4. Sběr biomasy druhu (a) *Combretum micranthum* a (b) *Icacina senegalensis* v rezervaci Fathala. Foto: M. Žáčková

Jak již bylo uvedeno výše, antilopy Derbyho se v rezervaci Fathala živí velkým množstvím druhů dřevin, avšak obliba jednotlivých druhů je různá a některé druhy nejsou antilopami konzumovány vůbec. Například druhu *Ozoroa insignis* se antilopy Derbyho vyhýbaly, stejně jako bylo zjištěno u žiraf (Caroline & Adhiambo, 2013). Naopak druhy, které si antilopy často vybíraly, byly zaznamenány jako oblíbené i u dalších druhů afrických býložravců. Antilopami nejvíce okusovaná *Acacia*

*ataxacantha* je preferována rovněž slony (Chira & Kinyamario 2009), skotem, ovcemi a kozami (Sanon et al., 2007). Antilopami velmi oblíbené lusky druhu *Piliostigma thonningii* jsou hojně konzumovány skotem (Ouédraogo-Koné et al., 2006). Zástupci rodu *Terminalia* byly zaznamenáni jako součást potravy antilop kudu (*T. prunioides*, Hooimeijer et al., 2005), slonů (*T. brownii*, Biru & Bekele, 2012), skotu (*T. sericea*, Katjiua & Ward, 2009) a koz. (*T. brownii*, Yaynehet et al., 2008). Tyto druhy jsou zdrojem nejen velkého množství živin, ale také látek s antibakteriálními (Silva et al., 2002), fungicidními (Batawila et al., 2005) a protizánětlivými (Ibewuike et al., 1997) účinky. Malá obliba druhů *Icacina senegalensis* a *Maytenus senegalensis* může být přisuzována obsaženým antinutričním látkám (Neuwinger 1996).



Obr. 5. Samec antilopy Derbyho při okusu druhu (a) *Saba senegalensis* a (b) *Combretum paniculatum*. Foto: M. Žáčková

Velkou rozmanitost druhů zastoupených v potravě antilop Derbyho lze chápát jako adaptaci na variabilní obsah živin a toxických látek v rostlinách. Toto tvrzení je v souladu s „hypotézou o nasycenosti“ (angl.. satiety hypothesis), která změny v potravních preferencích vysvětluje přechodnou nechutí k potravě právě přijaté (Provenza et al., 2003). Konzumace určitého druhu vede k nasycení určitou chutí, živinou či toxickou látkou, následkem čehož se preference pro tento druh snižuje (van Liverloo et al., 2009). Konzumace pestré stravy tak umožňuje zvířatům přjmout vyvážené množství živin a toxinů (Provenza, 1995).

Tato strategie je nesmírně důležitá právě v kritických obdobích omezených potravních zdrojů, kdy výběr potravy zvěří je determinován živinami deficientními

v okolním prostředí (Augustine et al., 2003; Pretorius et al., 2012). V Africe se obsah živin v prostředí může výrazně lišit v závislosti na lokalitě, zejm. v případě dusíku a fosforu (Elser et al., 2000; Lambers et al., 2010). Například průměrný obsah dusíku v biomase v naší studii byl nižší než průměrný obsah dusíku v listech na dvou lokalitách v Jižní Africe (Codron et al., 2007; van Liverloo et al., 2009), ale srovnatelný s obsahem dusíku na jiné jihoafrické lokalitě (Hooimeijer et al., 2005). Co se jednotlivých druhů týče, obsah dusíku v druhu *Acacia ataxacantha* byl v rezervaci Fathala výrazně vyšší než v Národním parku Waza v Kamerunu (Foguekem et al., 2011), ale nižší než v rostlinách z lokality nedaleko Národního parku Hwange v Zimbabwe (Holdo, 2003). Obdobně v případě druhu *Combretum glutinosum* byly hodnoty dusíku v rezervaci Fathala srovnatelní s těmi v Nigeru (Le Houérou, 1980), ale odlišné od těch zaznamenaných v Kamerunu (Foguekem et al., 2011). V případě fosforu a draslíku jsme v rezervaci Fathala zaznamenaly nízký obsah těchto prvků ve srovnání s lokalitami v Jižní Africe (van Liverloo et al., 2009) a Zimbabwe (Holdo, 2003), který pro zvřata může být nedostatečný. Naopak jako nadbytečný se ukázal obsah vápníku. Obsah vlákniny, především acidodetergentní vlákniny a ligninu, byl v rezervaci Fathala výrazně vyšší než v Jižní Africe (Codron et al., 2007) či Zimbabwe (Dierenfeld et al., 1995) a značně převyšoval optimální hodnoty stanovené pro skot. Na základě našich výsledků se potravní zdroje v rezervaci Fathala nejvíce jako optimální z důvodu nízkého obsahu fosforu a dusíku a současně vysokého obsahu vápníku a vlákniny, která může snižovat stravitelnost biomasy. Z tohoto důvodu si antilopy v rezervaci Fathala vybíraly potravu s vyšším obsahem draslíku a fosforu a naopak nižším obsahem vápníku, hořčíku, N:P, Ca:P a ligninu. Poměr Ca:P nejen ovlivňuje růst a strukturu kostí, ale také hraje významnou roli v metabolismu bílkovin, tuků a cukrů, jakožto i v době březosti a laktace. Nedostatek fosforu za současného nadbytku vápníků může vést ke sníženému příjmu potravy, a tedy hubnutí zvířat, a také může mít negativní vliv na reprodukci zvířat, konkrétně dospívání a přežívání embryí (Ricketts et al., 1970). Právě to může být důvodem špatné kondice antilop Derbyho v rezervaci Fathala v období sucha a jejich horší reprodukce ve srovnání s antilopami v rezervaci Bandia (Koláčková et al., 2011). Antilopy se tak snaží vyrovnat s nedostatkem fosforu a přebytkem vápníku právě výběrem potravy bohaté na fosfor a malým obsahem vápníku. Přestože obsah draslíku v biomase odpovídá optimu, antilopy si vybíraly rostliny na draslík bohatý, pravděpodobně jako reakci na vysoký obsah vápníku v biomase, neboť tyto dva

prvky fungují jako antagonisté (Jakobsen, 1993). Rovněž dusík byl v rostlinách obsažen v optimálním množství, avšak antilopy si vybíraly druhy s nižším obsahem dusíku. To je možné vysvětlit vztahem obsahu dusíku a fosforu v rostlinných tkáních a živočišném těle. Zatímco N:P v dřevinách používaných jako krmivo pro zvířata je obvykle v rozmezí 10 – 13 (Hejmanová et al., 2013) a průměrná hodnota v naší studii byla 15, je poměr těchto prvků v těle velkých zvířat odhadován na 9,6 (Sterner & Elser, 2002) a optimální hodnota v píci byla pro skot stanovena na 5 – 10 (Whitehead, 1995). Z tohoto důvodu se antilopy výběrem potravy snaží vytvořit rovnováhu mezi svým tělem a přijatou biomasou.

Dle potravní teorie se zvířata při zvýšené nabídce a kvalitě potravy pasou více selektivně (Stephens & Krebs, 1986). V rozporu s tímto tvrzením výsledky naší studie ukazují, že zvýšená potravní nabídka v podobě příkrmu neměla vliv na výběr potravy či dokonce selektivitu snížila, jak na úrovni druhů rostlin, tak na úrovni živin. Lusky druhu *A. albida* podávané jako příkrm měli jiné složení než ostatní druhy, konkrétně méně vápníku a hořčíku, více draslíku, a tím nižší Ca:P, a tedy spíše než přísun většího množství energie měly za následek výběr potravy o určitém složení. Složení obdobné jako u lusků *A. albida* bylo zjištěno u lusků druhu *P. thonningii*, které byly antilopami výrazně konzumovány ve dnech, kdy antilopy nebyly příkrmovány. Z toho plyne, že oba tyto druhy jsou v potravě antilop Derbyho vzájemně zastupitelné.

Z výsledků této studie je patrné, že výběr potravy u antilop Derbyho v rezervaci Fathala je komplexním mechanismem, který nelze vysvětlit pouze jedním či dvěma faktory. V prostředích chudých na živiny a vysokým obsahem antinutričních látek se tak zvířata nesnaží pouze pokrýt své nutriční požadavky, ale i se vyhnout nadměrnému příjmu nežádoucích látek. V takovýchto prostředích a zejména v kritických obdobích roku může příkrmování sehrát významnou roli.

Jak již bylo zmíněno výše, příkrmování může být vhodným nástrojem managementu především ohrožených druhů zvířat a zvláště těch, jejichž stavy klesají. Avšak stanovení početnosti zvířat a jejich změn, a tedy získání spolehlivých informací, na jejichž základě lze vytvořit co nejvhodnější managementový plán, není vždy jednoduché.

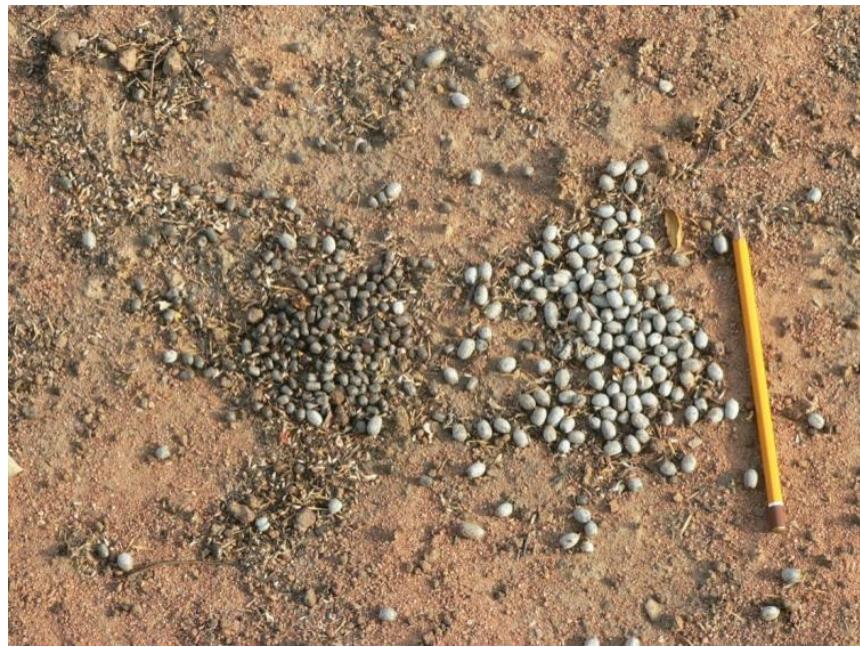
Pro stanovení početnosti zvěře existuje široká škála přímých i nepřímých metod, avšak velká část z nich je spojena s velkou finanční a/nebo časovou náročností, omezenou použitelností, malou spolehlivostí či jinými problémy.

Mezi finančně a personálně nenáročné metody, aplikovatelné na rozlehlých územích i v relativně těžko přístupných oblastech a použitelné i u plachých druhů zvěře, patří sčítání trusu. Ačkoliv je tato metoda využívána již řadu let a byla použita u mnoha druhů zvířat (např. Wood, 1988; Avery & Perkins, 1989; Barnes et al., 1995; Marques et al., 2001), vyvstaly pochybnosti o její spolehlivosti. Jako jeden ze zdrojů nepřesnosti metody sčítání trusu byla zmiňována chyba způsobená sčítáčem (Neff, 1968).



Obr. 6. Voduška kob (*Kobus kob*) v savaně v oblasti Lenke Kountou, Národní park Niokolo Koba. Foto: M. Žáčková

Cílem naší studie (článek IV) proto bylo zhodnotit vliv osoby sčítáče (sběrače) na spolehlivost sčítání hromádek trusu jakožto metody pro stanovení početnosti antilop v podmírkách západoafrické savany v období sucha v Národním parku Niokolo Koba v Senegala.



Obr. 7. Hromádky trusu nalezené během sčítání trusu v Národním parku Niokolo Koba. Foto: K. Brandlová

Přestože je počítání hromádek trusu významnou a hojně využívanou metodou (Barnes, 2001), někteří autoři zpochybňují její spolehlivost (Fuller, 1991). Možné zdroje nepřesnosti shrnul Neff (1968), který chybu vlivem sčítáče uvádí jako jeden z „nejzáludnějších“ problémů.

Mezi nejvýznamnější pochybení ze strany sčítáče patří přehlédnutí hromádky trusu (Van Etten & Bennet, 1965). To může být způsobeno například nedostatečným soustředěním, které je však snad odstranitelné vhodnou motivací. Během naší studie nesoustředěnost nepředstavovala problém, k čemuž pravděpodobně přispěl sběr vzorků trusu za účelem jeho měření a následné identifikace druhu antilopy, jemuž trus příslušel. Sběr a měření trusu tak představovalo aktivitu, která upoutávala pozornost sčítáčů. Jako vhodné se také ukázalo uspořádání transektní a jejich relativně malá délka. K podobnému závěru došel Smith (1968), který uvedl, že menší plochy jsou pro sčítání trusu efektivnější než ty větší. Dále však upozorňuje, že příliš malé plochy mohou vést k napočítání vyššího počtu hromádek trusu než je jejich počet skutečný, což je způsobeno tendencí započítávat i trus ležící na hranici ploch. Jako další faktor vedoucí k chybným počtům trusu jsou zmiňovány zkušenosti sčítáče (Van Etten & Bennet, 1965). Avšak ani studie Bulinski a McArthur (2000), ani naše studie neodhalila rozdíl v počtu hromádek trusu nasčítaných zkušeným a

nezkušeným sčítáčem. Rovněž vliv dalších charakteristik hodnocených naší studií (pohlaví a přírodovědné vzdělání) nebyl prokázán.

Rozdíly v počtu nalezených hromádek jsou mnohdy přisuzovány kombinaci vlivu sčítáče a dalších faktorů jako je například vegetace či druh sčítaného živočišného druhu (Jenkins & Manly, 2008). Avšak naše studie byla navržena tak, aby se těmto faktorům vyhnuli. Sčítáči měli v rámci jednotlivých lokalit stejnou pravděpodobnost nalezení trusu. Rozdíly v množství nalezeného trusu vlivem odlišné vegetace se tak mohly projevit pouze při porovnání oblastí, avšak s větší pravděpodobností tyto rozdíly mohou být přisuzovány nerovnoměrnému rozšíření antilop na území parku. Tomu odpovídá i fakt, že některé oblasti se srovnatelnou vegetací se lišily v počtu nalezených hromádek trusu, zatímco jiné s vegetací odlišnou se naopak v množství nalezeného trusu nelišily. Jenkins a Manly (2008) doporučují v oblastech s hustou vegetací, která by mohla způsobit přehlédnutí trusu, použít techniku „dvou sčítáčů“, při níž je správnost výsledku prvního sčítáče ověřena sčítáčem druhým.

Chybná identifikace trusu je uváděna jako další významný faktor snižující spolehlivost metody sčítání trusu (Neff, 1968; Johnson & Jarman, 1987; Bulinski & McArthur, 2000). Z tohoto důvodu byly během naší studie odebírány vzorky trusu tak, aby následně mohly posloužit ke spolehlivému určení živočišného druhu či alespoň zařazení do velikostní kategorie. Tento systém je sice časově náročnější a pracnější, avšak významně přispívá ke spolehlivým výsledkům. V oblastech, kde odebírání vzorků není možné, např. z důvodu vlhkostních podmínek, lze jako identifikační znaky využít nejen barvu, tvar, velikost a proporce trusu, ale i další charakteristiky jako je např. pH (Howard 1967). Správnému určení živočišného druhu mohou navíc pomoci také další pobytové stopy zvěře či znalosti místního obyvatelstva (lovci, správci, hlídající apod.) (Prins & Reitsma, 1989; Nchanji et al., 2008; Funston et al., 2010).

Výsledky naší studie ukázaly, že v podmínkách západoafrické savany v období sucha na sčítání hromádek trusu nemělo vliv pohlaví, vzdělání ani předešlé zkušenosti sčítáče. Je-li studie vhodně navržena a sčítáči rádně proškoleni, jeví se sčítání trusu jako spolehlivá a efektivní metoda, která je zároveň snadno dostupná správcům chráněných oblastí a ochráncům přírody.

## **7. ZÁVĚR**

Výsledky první studie ukázaly, že osm let od změny využívání půdy nemusí být dostatečně dlouhá doba na projevení změn v ekosystému, konkrétně co se odezvy dřevin týče, přestože studie z jiných oblastí to dokazují. Na základě porovnání se studiemi právě z jiných oblastí lze vyvodit, že za pomalejší odpověď ekosystému mohou stát odlišné klimatické podmínky či intenzita využívání půdy.

Na základě výsledků studie druhé je patrné, že příkrmování může pozitivně působit na kondici zvířat a jejich zdraví, a tedy být efektivně využito v obdobích omezených zdrojů potravy či v obdobích stresové zátěže zvířat. Na druhou stranu dlouhodobě podávaný příkrm může změnit chování zvířat, což může negativně ovlivnit jejich následné přežívání ve volné přírodě, a tedy mít dalekosáhlé důsledky v případě reintrodukčních programů.

Výsledky studie třetí poukazují, že výběr potravy u antilop Derbyho je složitým mechanismem, který není řízen pouze jedním či dvěma faktory. Výběr potravy antilop Derbyho je do značné míry ovlivněn nutriční různorodostí dostupných zdrojů, a tedy spíše než obecnými preferencemi pro určité živiny je výběr potravy řízen snahou přijmout vyvážené množství živin a antinutričních látek.

Na základě výsledků čtvrté studie lze vyvodit, že při řádném proškolení pracovníků (sčítaců) a vhodném navržení výzkumu osoba sčítace na výsledky sčítání nemá vliv. Při eliminaci ostatních zdrojů chyb je sčítání trusu snadno dostupnou a efektivní metodou stanovení početnosti zvěře nejen v oblasti afrických savan.

Výsledky této práce poukazují na provázanost vztahů mezi jednotlivými složkami savanového ekosystému, jak těch živých, tak těch neživých. Je patrné, že chování jednotlivých složek ekosystému je odvozeno od konkrétních podmínek, a tedy ne vždy obecně platné. Opatření managementu dobře fungující v oblasti jedné mohou být naprosto neúčinná v oblasti jiné. Stejně tak chování zvířat je, spíše než obecnými principy, řízeno konkrétními podmínkami.

Na základě těchto poznatků lze vyvodit, že základem efektivního managementu je dobrá znalost dané oblasti a jejího fungování. Kroky a opatření, která se neopírají o spolehlivé informace, mohou mít neočekávané následky.

## **8. SEZNAM POUŽITÉ LITERATURY II**

- Angassa, A., Oba, G., Treydte, A.C., Weladji, R.B., 2010. Role of traditional enclosures on the diversity of herbaceous vegetation in a semi-arid rangeland, southern Ethiopia. *Livestock Research for Rural Development* 22, Article #163. Retrieved April 23, 2014, from <http://www.lrrd.org/lrrd22/9/anga22163.htm>
- Augustine, D.J., McNaughton, S.J., Frank, D.A., 2003. Feedbacks between soil nutrients and large herbivores in a managed savanna ecosystem. *Ecological Applications* 13:1325-1337.
- Augustine, D.J., McNaughton, S.J., 2004. Regulation of shrub dynamics by native browsing ungulates on East African rangeland. *Journal of Applied Ecology* 41: 45-58.
- Avery, R.A., Perkins, C.M., 1989. The use of faecal counts for estimating populations of wall lizards (*Podarcis muralis*). *Journal of Zoology* 217: 73-84.
- Ballou, J.D., Foose, T.J., 1996. Demographic and genetic management of captive populations. In: Wild mammals in captivity. Kleiman, D.G., Lumpkin, S., Allen, M., Harris, H., Thompson, K. (eds), University of Chicago Press, Chicago, USA. 263-283 pp.
- Barnes, R.F.W., 2001. How reliable are dung counts for estimating elephant numbers? *African Journal of Ecology* 39: 1-9.
- Barnes, R.F.W., Blom, A., Alers, M.P.T., Barnes, K.L., 1995. An estimate of the numbers of forest elephants in Gabon. *Journal of Tropical Ecology* 11: 27-37.
- Bergman, C.M., Fryxell, J.M., Gates, C.C., Fortin D., 2001. Ungulate foraging strategies: energy maximizing or time minimizing? *Journal of Animal Ecology* 70: 289-300.
- Birkett, A., Stevens-Wood, B., 2005. Effect of low rainfall and browsing by large herbivores on an enclosed savannah habitat in Kenya. *African Journal of Ecology* 43: 123-130.
- Biru, Y., Bekele, A., 2012. Food habits of African elephant (*Loxodonta Africana*) in Babile Elephant Sanctuary, Ethiopia. *Tropical Ecology* 53: 43-52.
- Bowman, V., Plowman, A. 2002. Captive duiker management at the Duiker and Mini-Antelope Breeding and Research Institute (Dambari), Bulawayo, Zimbabwe. *Zoo Biology* 21: 161-170.

- Bulinski, J., McArthur, C., 2000. Observer error in counts of macropod scats. *Wildlife Research* 27: 277-282.
- Caroline, A.D, Adhiambo, W.K.P.J., 2013. Dietary preference of the Rothschild's giraffes *Giraffa camelopardalis rothschildii*. translocated to Ruma National Park, Kenya. *International Journal of Environmental Science, Management and Engineering Research* 2: 1-23
- Chira, R.M., Kinyamario, J.I., 2009. Growth response of woody species to elephant foraging in Mwea National Reserve, Kenya. *African Journal of Ecology* 47: 598-605.
- Codron, D., Codron, J., Lee-Thorp, J.A., Sponheimer, M., De Ruiter, D., Sealy, J., Grant, R., Fourie, N., 2007. Diets of savanna ungulates from stable carbon isotope composition of faeces. *Journal of Zoology* 273: 21-29.
- Cooper, S.M., Owens, M.K., Cooper, R.M., Ginnett, T.F., 2006. Effect of supplemental feeding on spatial distribution and browse utilization by white-tailed deer in semi-arid rangeland. *Journal of Arid Environments* 66: 716-726.
- Cross, P.C., Edwards, W.H., Scurlock, B.M., Maichak, E.J., Rogerson, J.D., 2007. Effects of management and climate on elk brucellosis in the Greater Yellowstone Ecosystem. *Ecological Applications* 17: 957-964.
- Dahlberg, A.C., 2000. Vegetation diversity and change in relation to land use, soil and rainfall: A case study from North East District, Botswana. *Journal of Arid Environments* 44: 19-40.
- De Garine-Wichatitsky, M., Fritz, H., Gordon, I.J., Illius, A.W., 2004. Bush selection along foraging pathways by sympatric impala and greater kudu. *Oecologia* 141: 66-75.
- Dhillion, S.S., Gustad, G., 2004. Local management practices influence the viability of the baobab (*Adansonia digitata* Linn.) in different land use types, Cinzana, Mali. *Agriculture Ecosystems and Environment* 101: 85-103.
- Dierenfeld, E.S., du Toit, R., Braselton, W.E., 1995. Nutrient composition of selected browses consumed by black rhinoceros (*Diceros bicornis*) in the Zambezi Valley, Zimbabwe. *Journal of Zoo and Wildlife Medicine* 26: 220-230.
- Dorgeloh, W.G., Van Hoven, W., Rethman, N.F.G., 1996. Population growth of roan antelope under different management systems. *South African Journal of Wildlife Research* 26: 113-116.

- Eckhardt, H.C., van Wilgen, B.W., Biggs, H., 2000. Trends in woody vegetation cover in the Kruger National Park, South Africa, between 1940 and 1998. *African Journal of Ecology* 38: 108-115.
- Elliot, G.P., Merton, D.V., Jansen, P.W., 2001. Intensive management of a critically endangered species: the kakapo. *Biological Conservation* 99: 121-133.
- Elser, J.J., Fagan, W.F., Denno, R.F., Dobberfuhl, D.R., Folarin, A., Huberty, A., Interlandi, S., Kilham, S.S., McCauley, E., Schulz, K.L., Siemann, E.H., Sterner, R.W., 2000. Nutritional constraints in terrestrial and freshwater food webs. *Nature* 408: 578-580.
- Foguekem, D., Tchamba, M.N., Gonwouo, L.N., Ngassam, P., Loomis, M., 2011. Nutritional status of forage plants and their use by elephant in Waza national park, Cameroon. *Scientific Research and Essays* 6: 3577-3583.
- Fuller, T.K., 1991. Do pellet counts index white-tailed deer numbers and population change? *The Journal of wildlife management* 55: 393-396.
- Funston, P.J., Frank, L., Stephens, T., Davidson, Z., Loveridge, A., Macdonald, D.M., Durant, S., Packer, C., Mosser, A., Ferreira, S.M., 2010. Substrate and species constraints on the use of track incidences to estimate African large carnivore abundance. *Journal of Zoology* 281: 56-65.
- Fynn, R.W.S., O'Connor, T.G., 2000. Effect of stocking rate and rainfall on rangeland dynamics and cattle performance in a semi-arid savanna, South Africa. *Journal of Applied Ecology* 37: 491-507.
- Gaoue, O.G., Ticktin, T., 2007. Patterns of harvesting foliage and bark from the multipurpose tree *Khaya senegalensis* in Benin: Variation across ecological regions and its impacts on population structure. *Biological Conservation* 137:424-436.
- Glantz, M.H., Orlovsky, N.S., 1983. Desertification: A review of the concept. *Desertification Control Bulletin* 9: 15-22.
- Goudie, A. 2006. The human impact on the natural environment. Blackwell Publishing, Oxford. 6<sup>th</sup> ed., 357 pp. ISBN 978-1-4051-2704-2.
- Grey-Ross, R., Downs, C.T., Kirkman, K., 2009. Reintroduction failure of captive-bred oribi (*Ourebia ourebi*). *South African Journal of Wildlife Research* 39: 34-38.

- Harrison, S., Inouye, B.D., Safford, H.D., 2003. Ecological heterogeneity in the effects of grazing and fire on grassland diversity. *Conservation Biology* 17: 837-845.
- Hejcmanová, P., Hejcmán, M., Camara, A.A., Antonínová, M., 2010a. Exclusion of livestock grazing and wood collection in dryland savannah: an effect on long-term vegetation succession. *African Journal of Ecology* 48: 408-417.
- Hejcmanová, P., Homolka, M., Antonínová, M., Hejcmán, M., Podhájecká, V., 2010b. Diet composition of Western Derby eland (*Taurotragus derbianus derbianus*) in dry season in a natural and a managed habitat in Senegal using faeces analyses. *South African Journal of Wildlife Research* 40: 27-34.
- Hejcmanová, P., Stejskalová, M., Hejcmán, M., 2013. Forage quality of leaf-fodder from main broad-leaved woody species and its possible consequences for the Holocene development of forest vegetation in Central Europe. *Vegetation History and Archeobotany* DOI 10.1007/s00334-013-0414-2
- Higgins, S.I., Shackleton, C.M., Robinson, E.R., 1999. Changes in woody community structure and composition under contrasting landuse systems in a semi-arid savanna, South Africa. *Journal of Biogeography* 26: 619-627.
- Hines, A.M., Ezenwa, V.O., Cross, P., Rogerson, J.D., 2007. Effects of supplemental feeding on gastrointestinal parasite infection in elk (*Cervus elaphus*): Preliminary observations. *Veterinary parasitology* 148: 350-355.
- Holdo, R.M., 2003. Woody plant damage by African elephants in relation to leaf nutrients in western Zimbabwe. *Journal of Tropical Ecology* 19: 189-196.
- Holdo, R.M., Holt, R.D., Fryxell, J.M., 2009. Grazers, browsers, and fire influence the extent and spatial pattern of tree cover in the Serengeti. *Ecological Applications* 19: 95-109.
- Hooimeijer, J.F., Jansen, F.A., de Boer, W.F., Wessels, D., van der Waal, C., de Jong, C.B., Otto, N.D., Knoop, L., 2005. The diet of kudus in a mopane dominated area, South Africa. *Koedoe* 48: 93-102.
- Howard Jr, V.W., 1967. Identifying fecal groups by pH analysis. *The Journal of Wildlife Management* 31: 190-191.
- Hudak, A.T., 1999. Rangeland mismanagement in South Africa: failure to apply ecological knowledge. *Human Ecology* 27: 55-78.

- Ibewuike, J.C., Ogungbamila, F.O., Ogundaini, A.O., Okeke, I.N., Bohlin, L., 1997. Antiinflammatory and antibacterial activities of C-methylflavonols from *Piliostigma thonningii*. *Phytotherapy Research* 11: 281-284.
- IUCN SSC Antelope Specialist Group 2008. *Tragelaphus derbianus* ssp. *derbianus*. In: IUCN 2013. IUCN Red List of Threatened Species. Version 2013.2. <[www.iucnredlist.org](http://www.iucnredlist.org)>. Downloaded on 11 May 2014.
- Jakobsen, S.T., 1993. Interaction between plant Nutrients: III. Antagonism between potassium, magnesium and calcium. *Acta Agriculturae Scandinavica B-Plant Soil Sciences* 43: 1-5.
- Jenkins, K.J., Manly, B.F.J., 2008. A double-observer method for reducing bias in faecal pellet surveys of forest ungulates. *Journal of Applied Ecology* 45: 1339-1348.
- Jeschke, J.M., Tollrian, R., 2005. Predicting herbivore feeding times. *Ethology* 111: 187-206.
- Johnson, C.N., Jarman, P.J., 1987. Macropod studies at Wallaby Creek. VI. Validation of the use of dung-pellet counts for measuring absolute densities of populations of macropodids. *Australian Wildlife Research* 14: 139-145.
- Katjiua, M.L.J., Ward, D., 2006. Resistance and tolerance of *Terminalia sericea* trees to simulated herbivore damage under different soil nutrient and moisture conditions. *Journal of Chemical Ecology* 32: 1431-1443.
- Koláčková, K., Hejcmánková, P., Antonínová, M., Brandl, P., 2011. Population management as a tool in the recovery of the critically endangered Western Derby eland *Taurotragus derbianus* in Senegal, Africa. *Wildlife Biology* 17: 299-310.
- Kowalczyk, R., Taberlet, P., Coissac, E., Valentini, A., Miquel, CH., Kamiński, T., Wojcik, J.M., 2011. Influence of management practices on large herbivore diet - Case of European bison in Białowieża Primeval Forest (Poland). *Forest Ecology and Management* 261: 821-828.
- Kozłowski, T.T., 1997. Responses of woody plants to flooding and salinity. *Tree Physiology Monograph* 1:1-29.
- Kristensen, M., Lykke, A.M., 2003. Informant-based valuation of use and conservation preferences of savanna trees in Burkina Faso. *Economic Botany* 57: 203-217.

- Lambers, H., Brundrett, M.C., Raven, J.A., Hopper, S.D., 2010. Plant mineral nutrition in ancient landscapes: high plant species diversity on infertile soils is linked to functional diversity for nutritional strategies. *Plant and Soil* 334: 11–31.
- Lawesson, J.E., 1995. Studies of woody flora and vegetation in Senegal. *Opera Botanica* 125: 1-172.
- Le Houérou, H.N., 1980. The role of browse in the Sahelian and Sudanian zones. In: Browse of Africa, the current state of knowledge. Le Houérou, H. N. (ed), International Livestock Centre for Africa, Addis Ababa, Ethiopia. 83-100 pp.
- Leriche, H., Le Roux, X., Desnoyers, F., Benest, D., Simioni, G., Abbadie, L., 2003. Grass response to clipping in an African savanna: testing the grazing optimization hypothesis. *Ecological Applications* 13: 1346-1354.
- Lindqvist, S., Tengberg, A., 1993. New evidence of desertification from case studies in northern Burkina Faso. *Geografiska Annaler. Series A. Physical Geography* 75: 127-135.
- López-Bao, J.V., Palomares, F., Rodríguez, A., Delibes, M., 2010. Effects of food supplementation on home-range size, reproductive success, productivity and recruitment in a small population of Iberian lynx. *Animal Conservation* 13: 35-42.
- Lykke, A.M., 1994. The vegetation of Delta du Saloum National Park, Senegal. In AAU Reports n° 33, University of Aarhus, Denmark, 1-88 pp.
- Lykke, A.M., 1998. Assessment of species composition change in savanna vegetation by means of woody plants size class distributions and local information. *Biodiversity & Conservation* 7: 1261-1275.
- Lykke, A.M., 2000. Local perceptions of vegetation change and conservation priorities. *Journal of Environmental Management* 59: 107-120.
- Magurran, A.E., 2004. Measuring Biological Diversity. Blackwell Publishing, Malden, Oxford and Victoria, United Kingdom. 256 pp.
- Manor, R., Saltz, D. 2003. Impact of human nuisance disturbance on vigilance and group size of a social ungulate. *Ecological Applications* 13: 1830-1834.
- Marques, F.F., Buckland, S.T., Goffin, D., Dixon, C.E., Borchers, D.L., Mayle, B.A., Peace, A. J., 2001. Estimating deer abundance from line transect surveys of dung: sika deer in southern Scotland. *Journal of Applied Ecology* 38: 349-363.

- McDougall, P.T., Reale, D., Sol, D., Reader, S.M., 2006. Wildlife conservation and animal temperament: causes and consequences of evolutionary change for captive, reintroduced, and wild populations. *Animal Conservation* 9: 39-48.
- Mortimore, M., Turner, B., 2005. Does the Sahelian smallholder's management of woodland, farm trees, rangeland support the hypothesis of human-induced desertification? *Journal of Arid Environments* 63: 567-595.
- Navarro-Gonzalez, N., Fernández-Llario, P., Pérez-Martín, J.E., Mentaberre, G., López-Martín, J.M., Lavín, S., Serrano, E., 2013. Supplemental feeding drives endoparasite infection in wild boar in Western Spain. *Veterinary parasitology* 196: 114-123.
- Nchanji, A.C., Forboseh, P.F., Powell, J.A., 2008. Estimating the defaecation rate of the African forest elephant (*Loxodonta cyclotis*) in Banyang-Mbo Wildlife Sanctuary, south-western Cameroon. *African journal of ecology* 46: 55-59.
- Neff, D.J., 1968. The pellet-group count technique for big game trend, census, and distribution: a review. *The Journal of Wildlife Management* 32: 597-614.
- Nežerková-Hejcmanová, P., Hejcman, M., Camara, A.A., Antonínová, M., Pavlů, V., Černý, T., Bâ, A.T., 2005. Analysis of the herbaceous undergrowth of the woody savanna in the Fathala Reserve, Delta du Saloum National Park (Senegal). *Belgian Journal of Botany* 138: 119-128.
- Neuwinger, H.D., 1996. African Ethnobotany: poisons and drugs: chemistry, pharmacology, toxicology. Chapman and Hall, Weinheim, Germany.
- Noumi, Z., Touzard, B., Michalet, R., Chaieb, M., 2010. The effects of browsing on the structure of *Acacia tortilis* (Forssk.) Hayne ssp. *raddiana* (Savi) Brenan along a gradient of water availability in arid zones of Tunisia. *Journal of Arid Environments* 74: 625-631.
- Oba, G., Stenseth, N.C., Lusigi, W.J., 2000. New perspectives on sustainable grazing management in arid zones of sub-Saharan Africa. *BioScience* 50: 35-51.
- Orams, M.B., 2002. Feeding wildlife as a tourism attraction: a review of issues and impacts. *Tourism management* 23: 281-293.
- Ouédraogo-Koné, S., Kaboré-Zoungrana, C.Y., Ledin, I., 2006. Behaviour of goats, sheep and cattle on natural pasture in the sub-humid zone of West Africa. *Livestock Science* 105: 244-252.

- Owen-Smith, N., 1993. Evaluating optimal diet models for an African browsing ruminant, kudu: how constraining are the assumed constraints? *Evolutionary Ecology* 7: 499-524.
- Owen-Smith, N., 1994. Foraging responses of kudus to seasonal changes in food resources: elasticity in constraints. *Ecology* 75: 1050-1062.
- Ozer, P., Hountondji, Y.C., Niang, A.J., Karimoune, S., Laminou Manzo, O., Salmon, M., 2010. Désertification au Sahel: Historique et perspectives. *Bulletin de la Société Géographique de Liège* 54: 69-84.
- Paré, S., Savadogo, P., Tigabu, M., Ouadba, J.M., Odén, P.C., 2010a. Consumptive value and local perception of dry forest decline in Burkino Faso, West Africa. *Environment, Development and Sustainability* 12: 277-295.
- Paré, S., Tigabu, M., Savadogo, P., Odén, P.C., Ouadba, J.M., 2010b. Does designation of protected areas ensure conservation of tree diversity in the Sudanian dry forest of Burkina Faso? *African Journal of Ecology* 48: 347-360.
- Parsons, D.A.B., Shackleton, C.M., Scholes, R.J., 1997. Changes in herbaceous layer condition under contrasting land use systems in the semi-arid lowveld, South Africa. *Journal of Arid Environments* 37: 319-329.
- Peignot, P., Charpentier, M.J.E., Bout, N., Bourry, O., Massima, U., Dosimont, O., Terramorsi, R., Wickings, E.J., 2008. Learning from the first release project of captive-bred mandrills *Mandrillus sphinx* in Gabon. *Oryx* 42: 122-131.
- Pretorius, Y., Stigter, J.D., de Boer, W.F., van Wieren, S.E., de Jong, C.B., de Knegt, H.J., Grant, C.C., Heitkönig, I., Knox, N., Kohi, E., Mwakiwa, E., Peel ,M.J.S., Skidmore, A.K., Slotow, R., van der Waal, C., van Langevelde, F., Prins H.H.T., 2012. Diet selection of African elephant over time shows changing optimization currency. *Oikos* 121: 2110-2120.
- Pringle, R.M., Young, T.P., Rubenstein, D.I., McCauley, D.J., 2007. Herbivore-initiated interaction cascades and their modulation by productivity in an African savanna. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 104: 193-197.
- Pringle, R.M., Palmer, T.M., Goheen, J.R., McCauley, D.J., Keesing, F., 2010. Ecological importance of large herbivores in the Ewaso Ecosystem. *Smithsonian Contributions to Zoology* 632: 43–53.

- Picard, N., Guéguen, K., Abdoulaye, H.A., Diariso, D., Karembe, M., Birnbaum, P., Nasi, R., 2005. Tree formations in relation with soil and grasses in a dry savanna in Mali, West Africa. *African Journal of Ecology* 43: 201-207.
- Prins, H.H.T., Reitsma, J.M., 1989. Mammalian biomass in an African equatorial rain forest. *Journal of Animal Ecology* 58: 851-861.
- Prins, H.H.T., van der Jeugd, H.P., 1993. Herbivore population crashes and woodland structure in East Africa. *Journal of Ecology* 81: 305-314.
- Popp, A., Stephanie Domptail, S., Blaum, N., Jeltsch, F., 2009. Landuse experience does qualify for adaptation to climate change. *Ecological Modelling* 220: 694-702.
- Provenza, F.D., 1995. Postingestive feedback as an elementary determinant of food preference and intake in ruminants. *Journal of Range Management* 48: 2-17
- Provenza, F.D., Villalba, J.J., Dziba, L.E., Atwood, S.B., Banner, R.E., 2003. Linking herbivore experience, varied diets, and plant biochemical diversity. *Small Ruminant Research* 49: 257-274.
- Ricketts, R.E., Campbell, J.R., Weinman, D.E., Tumbleson, M.E., 1970. Effect of three calcium: phosphorus ratios on performance of growing holstein steers. *Journal of Dairy Science* 53: 898-903.
- Ruckstuhl, K.E., Festa-Bianchet, M., Jorgenson, J.T., 2003. Bite rates in Rocky Mountain bighorn sheep (*Ovis canadensis*): effects of season, age, sex and reproductive status. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 54: 167-173
- Sanon, H.O., Kaboré-Zoungrana, C., Ledin I., 2007. Behaviour of goats, sheep and cattle and their selection of browse species on natural pasture in a Sahelian area. *Small Ruminant Research* 67: 64-74.
- Schoech, S.J., Bridge, E.S., Boughton, R.K., Reynolds, S.J., Atwell, J.A., Bowman, R., 2008. Food supplementation: a tool to increase reproductive output? A case study in the threatened Florida scrub-jay. *Biological Conservation* 141: 162-173.
- Schumann, K., Wittig, R., Thiombiano, A., Becker, U., Hahn, K., 2010. Impact of land-use type and bark- and leaf-harvesting on population structure and fruit production of the baobab tree (*Adansonia digitata* L.) in a semi-arid savanna, West Africa. *Forest Ecology and Management* 260: 2035-2044.

- Schutz, A.E.N., Bond, W.J., Cramer, M.D., 2011. Defoliation depletes the carbohydrate reserves of resprouting Acacia saplings in an African savanna. *Plant Ecology* 212: 2047-2055.
- Shackleton, C.M., 1993. Fuelwood harvesting and sustainable utilisation in a communal grazing land and protected area of the eastern Transvaal lowveld. *Biological Conservation* 63: 247-254.
- Shackleton, C.M., Griffin, N.J., Banks, D.I., Mavrandonis, J.M., Shackleton, S.E., 1994. Community structure and species composition along a disturbance gradient in a communally managed South African savanna. *Vegetatio* 115: 157-167.
- Shackleton, C.M., 2000. Comparison of plant diversity in protected and communal lands in the Bushbuckridge lowveld savanna, South Africa. *Biological Conservation* 94: 273-285.
- Shackleton, C.M., Scholes, R.J., 2011. Above ground woody community attributes, biomass and carbon stocks along a rainfall gradient in the savannas of the central lowveld, South Africa. *South African Journal of Botany* 77: 184-192.
- Silva, O., Ferreira, E., Pato, M., Caniça, M., Gomes, E.T., 2002. In vitro anti-*Neisseria gonorrhoeae* activity of *Terminalia macroptera* leaves. *FEMS Microbiology Letters* 217: 271-274.
- Skarpe, C., Bergström, R., Bråten, A.L., Danell, K., 2000. Browsing in a heterogeneous savanna. *Ecography* 23: 632-640.
- Smith, B.L., 1994. Out-of-season births of elkcalves in Wyoming. *Prairie Naturalist* 26: 131-136.
- Smith, R.H., 1968. A comparison of several sizes of circular plots for estimating deer pellet-group density. *The Journal of Wildlife Management* 32: 585-591
- Stephens, D.W., Krebs, J.R., 1986. Foraging Theory. Princeton University Press, New Jersey, USA.
- Sterner, R.W., Elser, J.J., 2002. Ecological stoichiometry: the biology of elements from molecules to the biosphere. Princeton University Press, New Jersey, USA
- Teixeira, C.P., Schetini de Azevedo, C., Mendl, M., Cipreste, C.F., Young, R.J., 2007. Revisiting translocation and reintroduction programmes: the importance of considering stress. *Animal Behaviour* 73: 1-13.

- Toutain, B., 1980. The role of browse plants in animal production in the Sudanian zone of West Africa. In: Browse in Africa. Le Houerou, H.N. (ed.), International Livestock Centre for Africa, Addis Ababa, Ethiopia. 103-108 pp.
- Treydte, A.C., Williams, J.B., Bedin, E., Ostrowski, S., Seddon, P.J., Marschall, E.A., Waite, T.A., Ismail, K., 2001. In search of optimal management strategy for Arabian oryx. *Animal Conservation* 4: 239-249.
- Tsegaye, D., Moe, S.R., Haile, M., 2009. Livestock browsing, not water limitations, contributes to recruitment failure of *Dobera glabra* in semiarid Ethiopia. *Rangeland Ecology and Management* 62: 540-549.
- Tsegaye, D., Haile, M., Moe, S.R., 2010a. The effect of land use on the recruitment and population structure of the important food and fodder plant, *Dobera glabra* (Forssk.) Poir., in northern Afar, Ethiopia. *Journal of Arid Environments* 74: 1074-1082.
- Tsegaye, D., Moe, S.R., Vedeld, P., Aynekulu, E., 2010b. Land-use/cover dynamics in Northern Afar rangelands, Ethiopia. *Agriculture, Ecosystems and Environments* 139: 174-180.
- Van Etten, R.C., Bennett Jr, C.L., 1965. Some sources of error in using pellet-group counts for censusing deer. *The Journal of Wildlife Management* 29: 723-729.
- Van Lieverloo, R.J., Schuiling, B.F., de Boer, W.F., Lent, P.C., de Jong, C.B., Brown, D., Prins, H.H.T., 2009. A comparison of faecal analysis with backtracking to determine the diet composition and species preference of the black rhinoceros *Diceros bicornis minor*. *European Journal of Wildlife Research* 55: 505-515.
- Venter, S.M., Witkowski, E.T.F., 2010. Baobab (*Adansonia digitata* L.) density, size-class distribution and population trends between four land-use types in northern Venda, South Africa. *Forest Ecology and Management* 259: 294-300.
- Vermeulen, S.J., 1996. Cutting of trees by local residents in a communal area and an adjacent state forest in Zimbabwe. *Forest Ecology and Management* 81: 101-111.
- Weber, G.E., Jeltsch, F., 2000. Long-term impacts of livestock herbivory on herbaceous and woody vegetation in semiarid savannas. *Basic and Applied Ecology* 1: 13-23.
- Wessels, K.J., Mathieu, R., Erasmus, B.F.N., Asner, G.P., Smit, I.P.J., van Aardt, J.A.N., Main, R., Fisher, J., Marais, W., Kennedy-Bowdoin, T., Knapp, D.E.,

- Emerson, R., Jacobson, J., 2011. Impact of communal land use and conservation on woody vegetation structure in the Lowveld savannas of South Africa. *Forest Ecology and Management* 261: 19-29.
- Westoby, M., Walker, B., Noy-Meir, I., 1989. Opportunistic management for rangelands not at equilibrium. *Journal of Range Management* 42: 266-274.
- Wezel, A., Lykke, A.M., 2006. Woody vegetation change in Sahelian West Africa: evidence from local knowledge. *Environment, Development and Sustainability* 8: 553-567.
- Whitehead, D.C., 1995. Grassland nitrogen. CAB International, Wallingford, UK.
- White, K.S., Berger, J., 2001. Antipredator strategies of Alaskan moose: are maternal trade-offs influenced by offspring activity? *Canadian Journal of Zoology* 79: 2055-2062.
- Wood, D.H., 1988. Estimating rabbit density by counting dung pellets. *Australian Wildlife Research* 15: 665-671.
- Yayneshet, T., Eik, L.O., Moe, S.R., 2008. Influences of fallow age and season on the foraging behaviour and diet selection pattern of goats *Capra hircus* L. *Small Ruminant Research* 77: 25-37.
- Zheng, X., Eltahir, A.B., 1997. The response to deforestation and desertification in a model of West African monsoon. *Geophysical Research Letters* 24: 155-158.