

ČESKÁ ZEMĚDĚLSKÁ UNIVERZITA V PRAZE

FAKULTA ŽIVOTNÍHO PROSTŘEDÍ

KATEDRA EKOLOGIE



FRAGMENTACE A DESTRUKCE MOZAIKY  
V ZEMĚDĚLSKÉ KRAJINĚ

BAKALÁŘSKÁ PRÁCE

Vedoucí práce: Mgr. Tomáš Kadlec, Ph.D.

Bakalant: Jiří Nyklíček

Praha 2012

## **Prohlášení**

Prohlašuji, že jsem tuto bakalářskou práci vypracoval samostatně pod vedením Mgr. Tomáše Kadlece, Ph.D., a že jsem uvedl všechny literární prameny, ze kterých jsem čerpal.

V Praze 30. 4. 2012

Jiří Nyklíček

## **Poděkování**

Děkuji svému školiteli Tomáši Kadlecovi za rady a připomínky při tvorbě této práce. Mé díky patří rodině za podporu, hlavně mé sestře Markétě za pomoc při korekci pravopisu. Dále děkuji Míše a Radkovi a především Jakobovi za odreagování při psaní práce.

V Praze 30. 4. 2012

## **Abstrakt**

Zemědělská krajina je v dnešní době silně ovlivněna intenzifikací, tedy snahou mít co možná nejvyšší výnosy a zisky. Kolektivizace v polovině minulého století a následné využití velkých strojů pro obhospodařování vedlo ke stmelování pozemků v krajině. To zapříčinilo vymizení obrovského množství biotopů (remízky, cesty, meze atd.) a jemnozrné mozaiky historické zemědělské krajiny, která byla osídlována různými druhy živočichů a rostlin. Zánik těchto biotopů vedl k poklesu počtů populací druhů vázaných na tato stanoviště. Často se staly ohroženými, někde dokonce vymřely.

Poslední populace specializovaných druhů, především xerothermních a lesostepních specialistů, přežívá ve fragmentované zemědělské krajině ve zbytcích vhodných biotopů. K přežití potřebují, aby jedinci jednotlivých populací mohly mezi sebou komunikovat, migrovat a obohacovat tak svůj genofond nebo osídlivat nová stanoviště. Často jsou však limitováni vzdáleností mezi biotopy a tím, že okolní krajina jim nedovoluje úspěšnou migraci.

Cílem práce je popsat změny, které zapříčinily fragmentaci krajiny. Pomocí dostupné literatury a studií, které byly prováděny na populacích druhů žijících v zemědělské krajině, zhodnotit jejich potřeby pro přežití a kolonizování nových biotopů. Čím jsou jednotlivé populace ovlivňovány a jaké podmínky pro život jim zemědělská krajina nabízí. Dále uvést možnosti využití různých, dnes opomíjených, krajinných prvků jako náhradních biotopů a vhodných managementových postupů pro uchování biodiverzity v krajině.

### **Klíčová slova:**

biotop, populace, heterogenita, biodiverzita, krajinný prvek

## **Abstract**

The recent agriculture landscape is strongly influenced by intensification of agriculture, effort to have the highest yields and profits. Collectivization in the middle of the last century and the sequential use of large machines for farming led to the connection of lands in the landscape and related decline of huge number of habitats (hedges, roads, bounds, etc.) and destruction of fine-grained mosaic of historical agriculture landscape, which were colonized by different species of animals and plants. Decline of these habitats led to the decrease in number of populations of species, which are tied in with these habitats. They often become endangered, somewhere they even die out.

Last population of specialized species, especially xeric and forest-steppe specialists, survive in the fragmented agriculture landscape in the remnants of suitable habitats. For persistence they need the individuals of particular populations could communicate with each other, migrate and enrich their gene pool or colonize new habitats. But they are often limited by distance between habitats and surrounding landscape, which don't allow them successful migration.

The aim of the bachelor work is described changes, which caused fragmentation of landscape. Using studies, which investigated populations of species living in agriculture landscape, I try to evaluate their needs for persistence and colonization of the new habitats. What influence agriculture landscape has on particular populations and what conditions give them for persistence. Then to describe possibilities of use various, today neglected, landscape elements like alternative habitats and of appropriate managements processes to preserve biodiversity.

### **Key words:**

habitat, population, heterogeneity, biodiversity, landscape element

# Obsah

1. Úvod.....	9
2. Cíle práce.....	10
3. Krajinná struktura .....	11
3.1 Biodiverzita a heterogenita krajiny .....	11
3.2 Fragmentace krajiny, změna hospodaření a úbytek druhů .....	13
4. Metapopulace a krajinná heterogenita .....	18
4.1 Ekologie a vytrvalost druhů .....	19
4.2 Migrační vlastnosti druhů .....	22
4.3 Malé populace .....	22
4.4 Efekt vlastností biotopů na migraci a vytrvalost druhů .....	23
4.4.1 Plocha biotopu .....	23
4.4.2 Vzdálenost mezi biotopy, izolovanost .....	25
4.4.3 Kvalita biotopu, rostlinný pokryv .....	27
4.5 Vliv okolní krajiny .....	28
5. Funkce krajinných prvků jako náhradních biotopů .....	30
5.1 Koridory .....	31
5.2 Náhrada biotopů .....	32
5.2.1 GFM .....	33
6. Management v krajině a ochrana druhů .....	34
6.1 Opuštěné biotopy.....	34
6.2 Pastviny.....	36
6.3 Obnova biotopů a biodiverziy .....	37
7. Diskuse .....	39
8. Závěr .....	42
9. Literatura .....	43

# 1. Úvod

Krajina byla člověkem ovlivňována po celá staletí. Tradiční hospodářské praktiky udržovaly přirozenou různorodost krajiny, ve které prosperovalo mnoho druhů vázaných na xerothermní stepi a lesostepi (Konvička et al. 2005, Schmitt et Rákosy 2007). Takto vznikala jemnozrná heterogenita krajiny, která vhodně doplňovala heterogenitu přírodní (Atauri et de Lucio 2001). K prvním změnám v krajině došlo na přelomu 18. a 19. století se zavedením pěstování nových plodin, což zapříčinilo ukončení hospodaření, zvláště pastevectví, v lesích a na nepřístupných a málo úživných pozemcích. Zásadní změny ale přišly až se zprůmyslněním zemědělství ve 20. století (Robinson et Sutherland 2002, Konvička et al. 2005). Díky tomu se za poslední desetiletí vlivem intenzifikace a kolektivizace zemědělství rychlost změn zvýšila, což vedlo ke ztrátě a fragmentaci přírodních a polopřírodních biotopů (Erhardt 1985, Fischer et Stocklin 1997, Weibull et al. 2000, Krauss et al. 2004, Joshi et al. 2006, Polus et al. 2006, Delattre et al. 2010) a vzniku vcelku uniformní krajiny (Wenzel et al. 2006). Fragmentace biotopů snižovala dostupnou plochu pro dané druhy a vedla k izolaci a k poklesu velikostí zbylých populací rostlin a živočichů (Joshi et al. 2006), zejména biotopových specialistů (Robinson et Sutherland 2002). Důsledkem toho je dnes většina z těchto druhů ohrožená a jejich přežití závisí na reliktních populacích ve fragmentech (Konvička et al. 2005). Je třeba dodat, že zánik a vznik biotopů je přirozený proces. Pro dlouhodobou vytrvalost druhů ale musí být tento proces v rovnováze (Dover et Settele 2009).

Jednotlivé populace vázané na fragmenty jsou významně ovlivněny vlastnostmi fragmentu (Bergman et al. 2004, Delattre et al. 2010, Öckinger et al. 2012) a jejich uspořádáním v krajině (Baguette et al. 2000). Často malé a izolované fragmenty neumožňují jedincům migrovat a posilovat tak své populace, v první řadě obohacením genetické diverzity (Krauss et al. 2004).

Pro zachování biodiverzity v zemědělské krajině je důležité umožnit migraci druhům žijícím ve fragmentech obnovením biotopů nebo propojením stávajících fragmentů (Dover 1996, Delattre et al. 2010). Naskýtá se zde možnost podporovat opuštěné biotopy, které vznikaly tradičním hospodařením (Baguette et Schtickzelle 2003) a krajinné prvky, které jsou v přírodě obvyklé a jedinci je využívají

při migraci. Jedná se především o travnaté meze kolem cest a polí, živé ploty nebo ekotony na rozhraní polí a lesů (Ouin et al. 2004, Konvička et al. 2005, Dover et Settele 2009). V krajině, kde je nedostatek krajinných prvků je třeba doplnit síť fragmentů (Baguette et al. 2000) a vytvořit zcela nové biotopy a koridory pro přežití populací (Delattre et al. 2010). Pro správnou funkci všech výše zmiňovaných prvků je však důležité vhodně zvolený management, který zajistí plnou funkčnost propojení fragmentů (Balmer et Erhardt 2000, Konvička et al. 2005).

## **2. Cíle práce**

Cílem práce je popsat vliv krajiny na rozmístění organismů. Následně uvést působení intenzivního zemědělství na biodiverzitu způsobenou ztrátou krajinné heterogenity a celistvosti biotopů. Zaměřit se na schopnost druhů vytrvat v krajině. Dále popsat charakteristiky fragmentů, jak ovlivňují rozložení populací a schopnost migrace. Uvést možnosti vytvoření náhradních biotopů a propojení izolovaných fragmentů krajinnými prvky a zavedení vhodných managementových postupů pro zachování jejich funkce.



### **3. Krajinná struktura**

Krajina je definována jako rozlehlé území vzájemně se ovlivňujících ekosystémů, které se v podobných formách opakují. Je utvářena dvěma mechanismy, které působí společně. Geomorfologickými procesy a disturbancemi krajinných složek. Disturbance zahrnují jak přírodní pochody, tak lidskou aktivitu (Forman et Gordon 1981).

Krajinnou strukturou je myšleno rozložení energie, látek a druhů ve vztahu k tvarům, velikostem, počtům a k uspořádání krajinných složek a ekosystémů (Forman et Godron, 1981). Krajinnou strukturu určují individuální a skupinové parametry. Individuální parametry se týkají vždy jedné krajinné složky, u které se mohou určit její geometrické vlastnosti, ekologický typ, původ a stáří, vnitřní heterogenita a kvalita. Skupinové parametry vyjadřují celkovou různorodost krajiny, tj. počet, velikost, tvar, rozmanitost a způsob prostorového uspořádání krajinných složek. Tyto parametry krajinné struktury se hodnotí pomocí charakteristik, jako jsou mozaikovitost a zrnitost krajiny, pórovitost a propustnost pro různé druhy organismů, fragmentace a konektivita (Lipský 2002 in Němec 2002). Klíčové otázky krajinné struktury se soustředí na důležitost počtů, druhů a uspořádání ekosystémů (Forman et Godron, 1981).

Struktura krajiny má rozhodující vliv na funkční vlastnosti krajiny, je určujícím faktorem energomateriálových toků. Je velice důležitá pro biodiverzitu, pohyb a rozmístění organismů v krajině (Atauri et de Lucio 2001, Lipský 2002 in Němec 2002).

#### ***3.1 Biodiverzita a heterogenita krajiny***

Pro ochranu biodiverzity je nutné znát vztahy mezi strukturou krajiny a druhovou bohatostí, tedy faktory, které ji ovlivňují (Atauri et de Lucio 2001). Obecně je přijímáno, že bohatost druhů je dána plochou biotopu (MacArthur et Wilson 1967), jeho heterogenitou a dostupnou energií (Konvička et al. 2006). Energie dostupná v ekosystému je z globálního hlediska nejdůležitější faktor určující druhovou diverzitu (Atauri et de Lucio 2001). Zhoršení životních podmínek by tedy mělo zapříčinit ztrátu biodiverzity v regionech chudých na dostupnou energii

(Konvička et al. 2006). Zatímco z lokálního hlediska určuje biodiverzitu vztah mezi množstvím druhů a vnitřní strukturou prostředí. Je-li v krajině dostatek energie, poté hlavním faktorem určujícím biodiverzitu je krajinná heterogenita, popř. typ habitatu, dle toho o jaký druh nebo skupinu druhů se jedná (Atauri et de Lucio 2001).

Vezmou-li se v úvahu ptáci a denní motýli, tak pro tyto skupiny je nejvýznamnějším faktorem krajinná heterogenita. Typ využívání krajiny hraje menší roli (Atauri et de Lucio 2001). I když Öckinger et Smith (2006) a Öckinger et al. (2012) uvádějí, že odlišné typy krajiny významně ovlivňují počet druhů motýlů, především krajina s vyšším podílem polopřirozených travních porostů podporuje druhovou diverzitu. Heterogenní krajina je svou různorodostí, širokou nabídkou biotopů, spjata především s diverzitou pro druhy s větší disperzní schopností, především tedy generalisty (Krauss et al. 2003). Naopak pro plazy a obojživelníky je nejdůležitější přítomnost určitých typů nekrajinné péče, často se vyskytujících společně, a které tvoří jakýsi systém typů krajiny. I zde však platí, že krajinná různorodost je faktorem určujícím bohatost druhů, i když méně podstatným (Atauri et de Lucio 2001).

Topografická a biotopová heterogenita je předpokladem pro vysokou biodiverzitu a zároveň nízkou rychlost vymírání. Topograficky rozdílné areály hostí většinou druhy s omezenou schopností šířit se, často evropské endemity. Druhů, majících rozsáhlé areály, je daleko méně. Je možné, že druhy, které osidlují malé plochy v regionech s heterogenním reliéfem, mají větší šanci vytrvat než druhy obývající velké ale zároveň ohrožené plochy (Konvička et al. 2006).

Heterogenní plochy obsahují různé typy biotopů a zároveň více zdrojů, díky čemuž poskytují útočiště pro odlišné druhy. Dovolují tak formování životaschopných populací. Při dostatečné ploše vhodných biotopů mohou sloužit jako nárazníky proti ztrátě druhů v krajině. V Evropě je vysoká biodiverzita hlavně na jihu a v hornatých státech, které obsahují vysoký počet potenciálních biomů. Nízká je na ostrovech a v zemích ovlivněných čtvrtohorním ledovcem. S tímto souvisí i ztráta druhové diverzity jako souhrn geografické a ekonomické historie. Nízká topografická heterogenita a plochý reliéf byl příhodný pro intenzivní využívání krajiny a pro rozvoj industrializace. Tudíž v topograficky diverzifikovaných státech byly zaznamenány nízké ztráty v motýlí početnosti. Oproti tomu byly zaznamenány vysoké ztráty v brzku industrializovaných státech. Míra vymírání může být

vysvětlena jak geografickými podmínkami, tak historií v dané zemi (Konvička et al. 2006). Pokles diverzity v zemích západní Evropy tak lze vysvětlit velmi rychlým zlepšením situace obyvatelstva, s čímž souvisí i nárůst migrace obyvatel do měst a upuštění od tradičních forem extenzivního hospodaření. Například pokles početnosti okáče skalního (*Chazara briseis*) vydává alarmující signál, že eroze evropské diverzity již ovlivňuje i dříve široce rozšířené druhy (Kadlec et al. 2010).

I když je biodiverzita obecně utvářena především dostupnou energií v ekosystému a jeho heterogenitou, je také ovlivněna zeměpisnou polohou biotopů a s tím souvisejícími klimatickými podmínkami. Konvička et al. (2006) uvádí, že diverzita druhů je spíše určena geografickou polohou než teplotou. Státy jižní Evropy (Řecko, Itálie a Španělsko) mají relativně nízkou průměrnou teplotu, protože je zde hornatý reliéf. Navzdory tomu se zde nachází bohatá biodiverzita. Naopak státy s vysokou průměrnou teplotou (Kypr a Portugalsko) obsahují chudou faunu.

### **3.2 Fragmentace krajiny, změna hospodaření a úbytek druhů**

Jedním z hlavních problémů poklesu biodiverzity a rostoucího počtu ohrožených druhů je vymizení biotopů záborem půdy pro zemědělství, fragmentace (Baguette et al. 2000, Lukášek 2000, Bergman et al. 2004, Krauss et al. 2004, Öckinger et Smith 2006), izolace přirozených stanovišť (Bergman 2004, Joshi et al. 2006, Polus et al. 2006) a zvýšení hustoty obyvatelstva (Konvička et al. 2006). S tím souvisí pozměněný způsob hospodaření v krajině, který má dopad na mnoho druhů (Erhardt 1985, Balmer et Erhardt 2000, Kruess et Tschardt 2002, Rundlöf et al. 2008). Relativně vysoké ztráty biodiverzity byly zjištěny ve státech východní a střední Evropy, kde docházelo ke kolektivizaci zemědělství a následným masivním investicím do státem spravovaného zemědělského sektoru. To podporuje domněnku, že ztráty motýlí diverzity souvisí hlavně s ekonomickou historií dané oblasti (Konvička et al. 2006).

Silně ovlivněné jsou populace druhů, které žijí na okrajích areálů v suboptimálních klimatických podmínkách. Zde se umocňuje vliv fragmentace na přirozených fluktuacích populací, např. poklesu genetické variability zvýšením efektu hrdla láhve, tzv. bottleneck efektem (Krauss et al. 2004). Tudíž se může v těchto oblastech očekávat zvýšená míra vymírání. Tvrzení se shoduje s nízkou

mírou vymírání na ostrovech, které byly kolonizovány nejodolnějšími druhy a v horských státech, kde druhy odpovídaly na měnící se prostředí pohyby dle gradientu (Konvička et al. 2006). Některé vzácné druhy však nemusí být ovlivněny snížením propojenosti fragmentů. To může být díky skutečnosti, že místní populace byly vždy izolované a nefungovaly jako metapopulace (Polus et al. 2006).

Fragmentace habitatů, tedy transformace jednoho velkého a spojeného habitatu do velkého počtu malých a izolovaných biotopů, snižují dostupnou plochu pro druhy a vedou ke změně společenstev. Zpočátku sice stoupá bohatost druhů díky invazi generalistů z okolního matrixu a vlivem okrajového efektu. Dlouhodobě ale vedou k izolaci a poklesu velikosti zbylých populací rostlin a živočichů. Ty mohou trpět zvýšeným rizikem vymírání. Malé izolované populace jsou více citlivé na demografické změny a na redukci genetické mnohotvárnosti. Navíc, efekty habitatové fragmentace na jednotlivé druhy nebo populace mohou vést k přerušení biotických interakcí. Takových jako vzájemné opylení nebo disperze zrn. A proto může ovlivnit i druhy s dřívější stabilní populací. Tyto odlišné procesy mohou nastat společně. Zesílí se tím jejich účinek, což může zapříčinit vznik vymíracího víru (Joshi et al. 2006).

Dříve rozsáhlé vápencové stepi jsou dnes silně redukovány fragmentací a často jsou pozměněny na pastviny. Nutričně chudé pastviny s vápenatým podložím obsahují neobyčejně významné rostlinstvo (Fischer et Stocklin 1997) a živočišstvo (Erhardt 1985, Balmer et Erhardt 2000, Krauss et al. 2004, Schmitt et Rákosy 2007) s mnoha vzácnými druhy a patří mezi habitáty s nejvyšší druhovou bohatostí v Evropě (Fischer et Stocklin 1997). Mnohdy jsou posledními zbytky biotopů vhodných pro přežití velkého množství bezobratlých (Steffan-Dewenter et Tscharrntke 2002). Kultivované louky a pastviny jsou však sekundární habitáty vzniklé činností člověka. Členové těchto biocenóz musí tudíž mít další, přírodní primární habitat. V minulosti se soudilo, že po poslední době ledové v evropské krajině dominovaly především lesy. Protože ale motýly a rostliny se nacházejí v dnešních sekundárních habitatech, znamená to, že nepatřily k floře a fauně lesů. Musely být vázány na areály bezlesí, jako jsou nivy řek, mokřiny, stepní rokliny atd. V subalpínské oblasti mohly být vázány na areály zasažené lavinami nebo na oblasti nad hranicí lesa (Erhardt 1985). Naopak Bergman et al. (2004) uvádí, že motýlí evoluční historie může být spojena se spásáním polootevřených lesních stanovišť

utvořených nyní vymřelými velkými herbivory. V minulosti mohly být tyto habitaty běžné, tudíž fenomén panenského rozsáhlého lesa nejspíše nebyl přítomen, ale byla činností velkých herbivorů a lokálních disturbancí udržována mozaika lesnatých a bezlesích biotopů (Vera 2000, Konvička et al. 2005, Schmitt et Rákosity 2007). To může vysvětlovat spřízněnost mnoha motýlích druhů k lesním holinám a pasekám v krajině. V Evropě žije málo druhů denních motýlů žijících v lesích, jako svých optimálních biotopech. Jsou to např. okáč *Hipparchia syriaca*, okáč jílkový (*Lopinga achine*) nebo okáč *Kirinia roxelana*, kteří ovšem preferují světlejší části porostu nebo rozvolněný lesnatý porost. Ze všech druhů denních motýlů Evropy je schopen ve stinných lesích přežít pouze jeden druh, okáč pýrový (*Pararge aegeria*) (Merckx et Van Dyck 2008). Většinou je ale diverzita motýlů negativně korelována s přítomností lesů, tedy hustotou zalesnění. Několik druhů je vázáno na přechodná stanoviště mezi pastvinami a lesy, např. ostruháček švestkový (*Satyrium pruni*), ostruháček trnkový (*Satyrium spini*), ostruháček jilmový (*Satyrium w-album*), pestrobarvec petrklíčový (*Hamearis lucina*), bělopásek hrachorový (*Neptis sappho*) či bělopásek dvouřadý (*Limenitis camilla*) (Schmitt et Rákosity 2007).

Obecně je diverzita hmyzu, např. motýlů (*Lepidoptera*) (Erhardt 1985, Schneider et Fry 2001, Krauss et al. 2004), kobylek (*Ensifera*) a sarančat (*Caelifera*) (Kruess et Tschardtke 2002), kladně korelována s diverzitou rostlin. Je tedy vysoká na tradičně extenzivně obhospodařovaných pastvinách a dramaticky klesá se zvýšením intenzity hospodaření (Erhardt 1985, Schneider et Fry 2001). Intenzivní pastva skotu na loukách a pastvinách velkou měrou přispívá ke změnám v diverzitě vegetace a doprovodných hmyzích společenstvech. Protože je diverzita rostlin uvážena jako hlavní determinant diverzity na vysokém trofickém stupni, diverzita fytofágního hmyzu a jeho přirozených nepřátel pravděpodobně klesá se zjednodušením vegetace způsobené pasením. Jeden z důvodů je i to, že intenzivní pastva přímo ovlivňuje výšku vegetace a tím pádem také mikroklima (Kruess et Tschardtke 2002). Kruess et Tschardtke (2002) ex Noss (1994) dokonce tvrdí, že skot poškozují přírodní biodiverzitu západu Severní Ameriky více než „všechny řetězové pily a buldozery dohromady“. Přesto na ať už jakkoli spásaných biotopech je diverzita organismů vyšší než na sečených loukách a je na ně vázáno množství ohrožených druhů (Konvička et al. 2005).

Kruess et Tschardtke (2002) rozlišují krátkodobé a dlouhodobé efekty spásání na biodiverzitu pastvin. Krátkodobý efekt je spojen se zjednodušením stavby rostliny, tj. destrukcí krmných nik pro fytofágní hmyz. Dlouhodobý efekt zahrnuje změny ve skladbě rostlinného společenstva a vegetační struktuře. Ve své studii porovnávali tři druhy pastvin. Intenzivně spásané, extenzivně spásané a ty, které krátkodobě nebyly spásány. Výsledky jejich studie ukazují, že heterogenita vegetace byla nejvyšší na nepasených plochách, menší na extenzivně spásaných plochách a nejmenší na intenzivně spásaných plochách. Ve stejném pořadí se následovaly při porovnávání výšky vegetace, počtu druhů (nejpočetnější druhy byly okáči (*Maniola*), babočky (*Aglais*) a bělásci (*Pieris*)), diverzity kobylek (*Ensifera*), průměrného počtu osídlených biotopů, průměrné druhové bohatosti, početnosti dospělých jedinců a housenek motýlů. Abundance jednotlivých druhů byla různá dle specializace na biotop. Avšak druhová bohatost habitatových specialistů, tzv. mezofilních pastvinných druhů, byla významně vyšší na extenzivně pasených plochách a nejmenší na intenzivně pasených plochách. Pouze vegetační charakteristiky jako procento pokryvu vegetací a poměr travin a bylin nevykazovaly významné odlišnosti.

Kladný vztah mezi diverzitou rostlin a hmyzu ovšem neplatí v případě sečení luk. Sečení redukuje populaci motýlů z různých důvodů: vegetace je celoplošně sečena, nezůstanou žádné neposečené plošky, rostliny potřebné pro vývoj a přežití motýlů jsou redukovány, různá sukcesní stádia jsou zničena. Pro motýly je tato disturbance horší než při spásání a sešlapávání dobyt看kem. Na druhou stranu diverzita rostlin na kosených loukách je vyšší než na loukách spásaných (Zschokke et al. 2000). Vyšší diverzitu motýlů můžeme zaznamenat i na pastvinách, na kterých se přestalo hospodařit (Erhardt 1985, Kruess et Tschardtke 2002). Ovšem jen zpočátku. Rapidně klesá s rostoucím zastoupením keřů a stromů (Erhardt 1985).

Redukce extenzivního pastevectví a destrukce habitatů na pastvinách vedly k postupnému poklesu populací motýlích druhů a ke změně jejich druhové skladby (Erhardt 1985, Hill et al. 1996). Stejnou paralelu s motýly vykazují i studie na dalších druzích bezobratlých a obratlovců. Jak v bohatosti druhů, tak i v druhové skladbě (Erhardt 1985). Erhardt (1985) ex Dempster (1971) poukázal na to, že příliš intenzivní nebo naopak příliš extenzivní pasení mohlo vést k vymření populací přástevníka starčkového (*Tyria jacobaea*) ve Velké Británii.

Neblahý důsledek pro druhy žijících na pastvinách mělo také zvýšení intenzity hnojení (Erhardt 1985, Weibull et al. 2000). Při zvýšení hodnot živin v půdě významně vzrostla pravděpodobnost vymření druhů rostlin. Intenzivní hnojení obvykle zapříčinilo vzestup v produktivitě ale pokles v druhové bohatosti rostlin. Na stanovištích se stávaly dominantními ruderní druhy, které vytlačovaly místní rostlinné speciality (Fischer et Stocklin 1997). Na tyto druhy byli často vázáni i bezobratlí, kteří vymizeli společně s nimi (Erhardt 1985) jelikož se snížila dostupnost hostitelských rostlin pro vývoj housenek motýlů (Schneider et Fry 2001). Ukázalo se, že druhy motýlů žijících na oligotrofních biotopech vymírají rychleji než druhy z eutrofických biotopů, pokud jsou ovlivněny zemědělskou intenzifikací a fragmentací biotopů (Steffan-Dewenter et Tschardtke 2002, Bergman et al. 2004). Srovnání nehnojených a hnojených luk jasně ukazuje kritický negativní vliv hnojení a zvýšení frekvence kosení jak na rostliny, tak i na motýly (Erhardt 1985).

Existují ale druhy, které profitují z intenzivního zemědělství. Jsou to především typické druhy eutrofických habitatů, které jsou při migraci schopny uletět velké vzdálenosti, např. bělásek řepkový (*Pieris napi*), bělásek řepový (*Pieris rapae*) a babočka kopřivová (*Aglais urticae*). Nebo to jsou druhy, využívající trávy jako hostitelské rostliny pro jejich housenky, např. okáč prosíčkový (*Aphantopus hyperantus*) a okáč poháňkový (*Coenonympha pamphilus*) (Bergman et al. 2004).

## 4. Metapopulace a krajinná heterogenita

Metapopulace jsou soubory místních populací, které jsou navzájem propojené příležitostnými migracemi. Každá z těchto populací má vlastní charakter populační dynamiky daný rozdílnými podmínkami (re)kolonizace (Hanski 1994). Dynamika těchto populací záleží na několika faktorech. Na lokálních procesech (natalita, mortalita), regionálních procesech (imigrace, emigrace) (Baguette et al. 2000) a na struktuře krajiny (Weibull et al. 2002, Öckinger et Smith 2006). Pro zachování populací je důležitá rovnováha mezi vymíráním a rekolonizací (Öckinger 2006).

Metapopulační struktury se nachází u mnoha skupin organismů: rostliny, savci, ptáci, obojživelníci a hmyz (především u motýlů). Právě na motýlích metapopulacích byly úspěšně testovány teoretické modely o schopnostech vytrvalosti metapopulací v zemědělské krajině (Baguette et al. 2000, Baguette et Schtickzelle 2003). Vzhledem ke skutečnosti, že motýli v krajině vytváří metapopulace, kde skupiny místních populací existují díky rovnováze mezi vymíráním a rekolonizací, je dnes většina evropských motýlů ohrožena. Zejména důsledkem značné fragmentace a rozbití krajinné mozaiky a následnou izolací jednotlivých lokálních subpopulací (Bergman et al. 2004). Motýlí fauna jako celek je dobře adaptována na speciální ekologické poměry vegetačního pokryvu jejich biotopu. Dá se tedy říci, že motýlí společenstva jsou velmi citlivé indikátory změn struktury krajiny v antropogenních oblastech a pravděpodobně také v primárních přírodních vegetacích (Erhardt 1985, Zschokke et al. 2000, Balmer et Erhardt 2002). Jelikož tyto modely testují vliv prostorového uspořádání biotopů na přežití metapopulací, mohou být dobrým vodítkem pro krajinný management. Problémem je využitelnost takovýchto předpovědí u jiných druhů, jelikož byla často použita data specifických druhů. Na druhou stranu není možné provést detailní analýzy na všech druzích žijících v daných habitatech (Baguette et al. 2000). Přesto jsou denní motýli adekvátními indikátory změn v krajině pro většinu suchozemského hmyzu a monitorování motýlí početnosti může být úspěšně aplikováno na ostatní denní skupiny hmyzu (Zschokke et al. 2000, Thomas 2005). Některá schémata mohou být použita i pro ostatní skupiny hmyzu, jako např. pro vážky (*Odonata*). Díky těmto vlastnostem byli denní motýli studováni v mnoha pracech, např. Krauss et al. (2003), Thomas et al. (2004), Öckinger (2006), Polus et al. (2006), Rundlöf et al. (2008) a Öckinger et al. (2012).



#### **4.1 Ekologie a vytrvalost druhů**

Velikost populace je pravděpodobně nejlepší prediktor vytrvalosti a rychlosti vymírání izolovaných populací. Malé populace jsou zranitelné působením náhodných procesů. Tyto procesy zahrnují zejména změny v prostředí a přírodní katastrofy, demografické fluktuace a ztráty genetické variability. Změny v prostředí, zvláště zapříčiněné stoupající fragmentací, se zdají být nejdůležitější pro přežití populací (Fischer et Stocklin 1997). Některé druhy mizí rychleji, klesá-li plocha biotopu (Baguette et Schtickzelle 2003). Naopak početnost, především vzácných druhů, stoupá s rostoucí plochou a menší izolovaností biotopu. Motýlí společenstva v malých a izolovaných travinných biotopech jsou tvořena především hojnými a široce rozšířenými druhy s dobrou schopností letu na větší vzdálenosti (Öckinger et Smith 2006). Pokles genetické variability v malých populacích byl zaznamenán u velkého počtu druhů (Fischer et Stocklin 1997, Krauss et al. 2004). I když ve studii Kadlece et al. (2010) nebyl pokles genetické variability u populací okáče skalního v Českém středohoří zaznamenán. V tomto případě byl pokles populace okáče skalního vlivem fragmentace biotopů tak rychlý, aniž by se projevil v genetické struktuře. Náchylnost k vymření mají také populace druhů rostlin s krátkým životním cyklem, které podstupují větší fluktuace v počtech jedinců. Jsou zranitelnější než rostliny s víceletým životním cyklem nebo klonální druhy, které se množí asexuálně (Fischer et Stocklin 1997). Záleží i na specializovanosti na daná stanoviště (Balmer et Erhardt 2002, Robinson et Sutherland 2002, Steffan-Dewenter et Tschardt 2002, Krauss et al. 2004, Polus et al. 2006). Motýlí (Erhardt 1985) a rostlinní specialisté trpí mnohem větší mírou vymírání ve srovnání s generalisty (Fischer et Stocklin 1997). Obdobné výsledky získal Bibby (1995) ze studie na populacích ptáků. Lokální vymírání bylo nejčastější u specialistů a u populací s malou početností. Joshi et al. (2006) ve své studii došli také ke stejným závěrům. Vytvořili pokusné fragmenty a porovnávali je s kontrolními plochami během sedmi let. Výsledek experimentu potvrdil rychlejší míru vymírání a menší rychlost kolonizace ve fragmentech. Ve srovnání s kontrolními plochami byl počet druhů ve fragmentech poloviční. Počet druhů rostlinných generalistů se během pokusu nezměnil, ale počet specializovaných druhů silně poklesl. Druhy vyžadující k životu daný biotop nemohou jednoduše změnit své nároky a osidlovat zcela jiná stanoviště (Balmer et Erhardt 2000).

Jak ale uvádí Thomas (1998), specializace na daný biotop se může změnit se zeměpisnou šířkou a nadmořskou výškou. Pro příklad modrásek černoskvřinný (*Maculinea arion*) ve Švýcarsku okupuje ranná sukcesní stádia, zatímco v jižní Anglii se nachází na kultivovaných krátkostébelných pastvinách (Balmer et Erhardt 2000).

Vytrvalost zbylých populací rostlinných druhů uvnitř fragmentů závisí na různých faktorech. Stupni izolace, vlastnostech matrixu, velikosti zbývajících populací a na charakteristických vlastnostech druhů. Takových jako je způsob oplození, schopnost šíření rostlin, dormance zrn a dlouhověkost rostlin. Ve spojení s tím působí na populace změněné abiotické podmínky spojené s okrajovým efektem zapříčiněné fragmentací. Všechny tyto faktory mohou vést k vzestupu rychlosti vymírání v habitatových ostrůvcích (Joshi et al. 2006).

Při změnách klimatu se posunuje severní hranice areálu rozšíření druhů více na sever. Opět je zaznamenáno u generalistů, specializované druhy jsou více ovlivněny velikostí biotopu, viz výše. Hranice u druhů motýlů je dána především dostupností rostlin potřebných pro život a typických pro daný druh. Jako tomu je u modráska vikvicového (*Polyommatus coridon*) (Krauss et al. 2004). Změny klimatických podmínek, hlavně zvýšení teplot a srážek, mohou ohrožovat vytrvalost motýlů. Takže i když zůstane biotop nezměněn, početnost se může zmenšovat jako tomu je v případě perleťovce severního (*Boloria aquilonaris*), jehož biotopem jsou rašeliniště. I když se rašeliniště nemění jako důsledek lidské činnosti, tj. úbytkem habitatů, míra vymírání některých motýlů v krajině by mohla být opravdu způsobena klimatickými vlivy (Baguette et Schtickzelle 2003).

Obecně je přijímáno, že populace by měly mít několik tisíc jedinců nezbytných pro dlouhodobou životaschopnost populace. Abundance bude pravděpodobně vyšší u druhů bezobratlých s krátkým životním cyklem a u druhů ovlivněných demografickými fluktuacemi jako tomu je u okáče skalního a okáče voňavkového (*Kanetisa circe*). Tyto druhy okáčů pro přežití používají strategii, kdy se samice líhnou z kulek už s nedozrálými vajíčky a využívají nektar letních rostlin pro jejich dozrání. Kladou s příchodem podzimu. Tato strategie jim dovoluje prosperovat v oblastech střední Evropy a především v jižní Evropě. Zdá se však být maladaptivní v biotopech severních areálů, na hranici severního rozsahu. I když okáč voňavkový současně expanduje na sever. Možná tak reaguje na změnu klimatu. Zároveň také preferuje pastviny s vyšší vegetací. Tedy biotop, jehož plochy

v současnosti stoupají. Okáč skalní naopak není schopen reagovat na měnící se klima, nemá možnost se v krajině pohybovat z důvodů nedostatku vhodných biotopů. Potom může být jeho životní strategie problémem, pokud se nepříznivě změní využití krajiny. Proto by jeho populace měla čítat velké množství jedinců (Kadlec et al. 2010).

Ani velké populace ve velkých fragmentech nejsou ochráněny před možným vymřením vlivem demografických fluktuací, jako tomu bylo v případě perleťovce severního, jehož populace byla silně redukována i ve fragmentu o ploše sedm hektarů. Změny v populační velikosti mohou být zapříčiněny různými faktory. Vedle přímého vlivu počtu samic v populaci je zde přítomen efekt, kdy samice nejsou schopny klást vajíčka při nepříznivém počasí. Samice mohou naklásat v tomto případě jen malý počet vajíček. Dalším faktorem je zvýšený počet parazitů, kteří silně ovlivňují mortalitu u druhů podčeledi perleťovců (*Heliconiinae*) (Baguette et Schtickzelle 2003).

Funkční konektivita mezi lokálními populacemi je nezbytná pro rekolonizaci biotopů při vymírání nebo při změnách v dostupnosti vhodného biotopu. Ve studii Baguette et Schtickzelle (2003) místní populace perleťovce severního vykazovaly silnou demografickou asynchronitu způsobenou hlavně vymíráním ve velkých areálech. Na druhou stranu jednotlivé populace byly funkčně propojeny frekventovanými pohyby až na vzdálenost třináct kilometrů. Navíc jejich biotopy rašeliniště byly umístěny v přírodních oblastech, což předchází jejich destrukci. Všechny tyto okolnosti ukazovaly, že tato metapopulace, díky dobré propojenosti, je relativně ochráněná před vymíráním. I když zde bylo čtrnáct habitatů, což je nejnižší možný počet (Baguette et Schtickzelle 2003 ex Hanski et al. 1996), protože teprve patnáct až dvacet dobře propojených habitatů je dostačující pro dlouhodobé přežití metapopulace. Vhodný biotop přesto nemusí být obsazen. Může to být důsledkem špatné kolonizace, vymřením místní populace z důvodů degradace stanoviště nebo tím, že habitat je nově utvořený a ještě nebyl obsazen. Schopnost populace vytrvat je ohrožena, pokud se jedinci šíří do nevhodných biotopů (Hill et al. 1996).

## **4.2 Migrační vlastnosti druhů**

V habitatových sítích je migrace velice důležitý faktor umožňující komunikaci mezi populacemi. Především je důležitá pro přežívání jednotlivých populací zahrnující hlavně přenos DNA, tedy obohacení jednotlivých populačních genofondů. Toho jsou většinou schopny početné populace s větším počtem dispergujících jedinců (Vandewoestijne et al. 2008). Nedílnou součástí je i osidlování nových nebo opuštěných biotopů (Mortimer et al. 2002, Bergman et al. 2004). Kolonizace na dlouhé vzdálenosti jsou přitom rozhodující pro metapopulační dynamiku, populační vytrvalost a genetickou strukturu (Delattre et al. 2010). Migrace může být přirozená nebo může být podmíněna změnami v biotopu či v okolní obdělávané krajině. Tak je i schopna odrážet intenzitu zemědělství (Erhardt 1985, Dover et al. 2000).

Motýlí druhy schopné letu na dlouhé vzdálenosti s neuzavřenou populací nebývají omezeni nedostatkem úkrytů a mohou využívat efektivněji ty zdroje, které jsou nedostupné jiným druhům. Většinou těm, kteří mají špatnou schopnost letu do vzdálenějších biotopů. Dospělí jedinci mohou najít rychleji vhodný biotop, pokud má daný druh dostatek refugií v okolí. V tomto aspektu se motýli liší od rostlin. Rostliny mohou díky semenům nebo vegetativnímu růstu zůstat po dlouhou dobu na měnícím se habitatu. I v případě, kdy se pro ně stává nevhodným (Erhardt 1985).

Druh okáč luční používá disperzní strategii, která je považována za nejvýhodnější ve fragmentované krajině. Z počátku koncentruje svoji snahu v nejbližším okolí stanoviště. Když nalezne vhodný koridor postupně se pouští do větších vzdáleností. To zabraňuje zbytečným pohybům při disperzi. Na metapopulační úrovni tato strategie vede ke snadnějšímu nalezení nového habitatu. Její efekt na vytrvání metapopulace a fitness jedinců se pravděpodobně mění se stupněm fragmentace a se ztrátou biotopů (Delattre et al. 2010).

## **4.3 Malé populace**

Malé populace jsou více ohroženy vymíráním díky environmentální a demografické stochasticitě (Öckinger 2006). Stejně tak jsou ohroženy genetickými změnami, jako je odkrytí vzácných škodlivých alel nebo snížení heterozygotnosti

(Krauss et al. 2004). Kvůli úbytku habitatů, vyplývající ze změn využívání krajiny, se mohou dokonce některé očividně velké populace rychle zhroutit. Především u krátkověkého a specializovaného hmyzu (Kadlec et al. 2010).

Malá početnost je povětšinou způsobena malou rozlohou biotopu (Öckinger 2006) a stoupající izolací (Krauss et al. 2004), což zapříčiní redukci rychlosti kolonizace a posílení rizika vymření populace (Baguette et Schtickzelle 2003). Populace v malých biotopech budou často udržovány jen imigrací jedinců (Hill et al. 1996).

#### ***4.4 Efekt vlastností biotopů na migraci a vytrvalost druhů***

Jednotlivé populace druhů jsou při různých aktivitách značně ovlivňovány vlastnostmi biotopu, ve kterých žijí nebo jsou jimi kolonizovány. Jedná se o velikost biotopu, vzájemnou vzdálenost mezi biotopy a rostlinný pokryv biotopu. Tyto faktory ve většině případů působí společně (Hill et al. 1996, Baguette et al. 2000, Dover et al. 2000, Bergman et al. 2004, Delattre et al. 2010, Rosin et al. in press, Öckinger et al. 2012). Především velikost a izolace biotopů spolu významně souvisí. Nelze proto tyto dva faktory od sebe jednoznačně oddělit. Nemalý význam nese i tvar biotopu (Dover et Settele 2009). Obecně vzato menší a/nebo izolované habitaty jsou neosídleny a velké a/nebo neizolované habitaty jsou osídleny (Hill et al. 1996, Bergman et al. 2004, Öckinger 2006).

##### **4.4.1 Plocha biotopu**

Zemědělská krajina v dnešní době obsahuje méně než 20 % biotopů vhodných pro motýly (Bergman et al. 2004). Pro osídlení takovýchto biotopů je důležitá především jejich rozloha (Hill et al. 1996, Baguette et al. 2000, Zschokke et al. 2000, Öckinger 2006, Öckinger et al. 2010). Biotopy jsou pravděpodobněji kolonizovány, pokud jsou relativně velké a nachází se blízko velkých už okupovaných biotopů. Výskyt jedinců pohybujících se mezi jednotlivými stanovišti tedy stoupá jak s plochou donorového, tak akceptorového areálu (Hill et al. 1996). Průměrná velikost populace lineárně stoupá se zvětšující se plochou biotopu odrážející víceméně konstantní populační denzitu (MacArthur et Wilson 1967, Joshi

et al. 2006). Dokonce se zde nachází jakási kritická hranice nejmenší velikosti biotopu, za kterou už druhy nemohou existovat (Bergman et al. 2004). Malé rozlohy fragmentů mohou být pro některé druhy jednoduše příliš malé. Wenzel et al. (2006) uvádí, že početnost druhů, které vyžadovaly plochy velké 16 ha, se za 30 let, kdy docházelo k fragmentaci krajiny, výrazně snížila oproti druhům s nízkými požadavky na velikost území. Na druhou stranu zde také existuje hranice ve velikosti, kdy malé zvýšení plochy biotopu má velký efekt na pravděpodobnost osídlení i na druhovou bohatost (Dover et al. 2000).

Větší plochy produkují více emigrantů než menší kvůli jejich větší populační velikosti, přestože mají nižší hodnotu emigračního zlomku vztaženo na jedince. Velké fragmenty také přijímají více imigrantů v absolutním počtu. To je způsobeno nejen tím, že jedinci spíše najdou rozlohou velké plochy, ale také tím, že je pravděpodobnější, že zůstanou ve větších fragmentech, kam dorazili (Hill et al. 1996). Baguette et al. (2000) též zjistil, že velké plochy biotopů silně ovlivňují emigraci u populací druhů běláška nejmenšího (*Cupido minimus*), okáče bojínkového (*Melanargia galanthea*) a běláška ovocného (*Aporia crataegi*). Bergman et al. (2004) ve své studii sice také poukazuje, že většina druhů prokazuje pozitivní vztah mezi velikostí biotopu a pravděpodobností osídlení biotopu, toto tvrzení se ale nedá zevšeobecnit, protože například druh bělásek řepový (*Pieris rapae*) vykazuje opačný efekt. Tedy čím byla plocha biotopu větší, tím nižší byla pravděpodobnost osídlení. Tento efekt u běláška řepového mohl být způsoben patrně tím, že více prosperuje, oproti jiným druhům, v krajině s intenzivním zemědělstvím, kde jako živné rostliny využívá trávy eutrofizovaných ploch kolem polí (Schneider et Fry 2001). Osídlení biotopu je také spjato s plochou sousedních biotopů. Hill et al. (1996) došli k závěru, že pravděpodobnost osídlení stoupala se zvětšující se plochou sousedícího fragmentu, který měl též vhodné podmínky pro přežití. Šest ze sedmi opuštěných ploch mělo nejmenší sousedící fragmenty v okolí.

Naopak rychlost emigrace a imigrace vztažena na jednoho jedince je výrazně vyšší v malých fragmentech. Efekt plochy na emigraci tak může mít zřejmý důsledek na vytrvalost izolovaných populací. Populace v malých izolovaných biotopech bez imigrantů mohou nakonec vymřít jako výsledek jejich vysoké emigrační rychlosti než vlivem náhodných populačních fluktuací. Takto malé populace mohou přežívat jedině když emigrující jedince budou vyrovnávat jedinci imigrující (Hill et al. 1996).

Malé plochy biotopů mají vysoký poměr obvodu ke ploše. Proto existuje větší pravděpodobnost, že jedinci narazí na hranice biotopu, který následně opustí (Baguette et al. 2000). Tato jednoduchá geometrie dobře vysvětluje vysoké emigrační i imigrační rychlosti z plošně malých fragmentů (Hill et al. 1996).

Pro příklad Joshi et al. (2006) ve svém dlouhodobém experimentu uvádí, že z počátku velikosti plošek neměly vliv na rychlost vymírání. Avšak za celkový čas většina přítomných druhů vymřela v malých ploškách, fluktuace druhů ve velkých byla nižší. Tato fluktuace byla vysvětlena tím, že kolonizační rychlost byla negativně korelována s velikostí plošek, protože ve velkých ploškách se již nacházel větší počet druhů a jedinců, tudíž jich mohlo přibýt méně. Tedy v průběhu času měly malé plošky nízkou vytrvalost v druhové skladbě, větší plošky měly vytrvalost vyšší.

Öckinger et Smith (2006) také píše, že vlastnosti krajiny mají větší vliv na druhovou bohatost v malých porostech ve srovnání s velkými. Pro udržení životaschopnosti populace jsou jednotlivé populace závislé na přistěhovalcích z okolních míst. Protože motýlí populace v málo rozlehlých biotopech se skládají hlavně z mobilních, široce rozšířených druhů bez ohledu na krajinnou skladbu. Proto malé habitaty mají nízký podíl sedentárních druhů, zatímco velké biotopy jsou vyrovnanější ve složení vysoce a málo mobilních druhů. Je zajímavé, že obecně nejvytrvalejší druhy jsou málo mobilní, v malých fragmentech tedy perzistují po určitou dobu, ovšem bez přílivu migrantů postupně lokálně vymírají. Proto v malých okrscích dominují povětšinou druhy mobilnější, které tu ale nemohou přežít delší dobu a jsou závislé na imigraci. Velké plochy biotopů pravděpodobněji obsahují přirozenější stanoviště a spíše se zde vyskytují habitatoví specialisté.

#### **4.4.2 Vzdálenost mezi biotopy, izolovanost**

Vzdálenost mezi fragmenty je vedle plochy fragmentu rozhodující faktor, který musí být uvažován spolu s migračními schopnostmi druhů (Baguette et al. 2000). Úspěšnost disperze se totiž se zvětšující se vzdáleností zmenšuje (Delattre et al. 2010) a na izolované biotopy se dostane mnohem méně imigrantů (Hill et al. 1996). Populace v malých plochách fragmentů jsou dobře propojeny v heterogenní krajině, kde jsou blízko sebe, zatímco v krajině s nízkým zastoupením polopřirodních biotopů jsou populace udržovány pouze několika jedinci (Steffan-Dewenter et al.

2002). Lepší schopnost kolonizovat mají především mobilní druhy motýlů ve srovnání s méně létavými druhy. Existuje významná korelace mezi schopností letu na delší vzdálenosti a biotopovou specializací. Mezi druhy s dobrými letovými schopnostmi patří ve velké většině habitatoví generalisté (Öckinger et Smith 2006, Öckinger et al. 2010). I když Krauss et al. (2003) na svém studovaném území vliv izolace na specialisty nebo generalisty nezjistil, což mohlo být zapříčiněno celkově menšími vzdálenostmi mezi fragmenty. Baguette et al. (2000) zjistil, že pravděpodobnost migrace klesala se vzdáleností mezi habitaty u běláška ovocného i okáče bojínkového. Avšak v tomto případě by vzdálenost mezi nejbližšími areály v síti nezabránila rekolonizaci v případě lokálního vymření díky dobré propojenosti habitatů. I když u okáče bojínkového absolutní počet migrantů významně klesal se vzdáleností mezi habitaty. V případě okáče skalního (Kadlec et al. 2010) se pravděpodobnost letů na 10km vzdálenost rovnala hodnotě 0,003. V tomto případě by zdrojová populace musela obsahovat tisíce jedinců, aby alespoň jeden migrující jedinec dosáhl požadované vzdálenosti každý rok. Také u druhu soumráčníka podobného (*Pyrgus armoricanus*) se pravděpodobnost výskytů ve fragmentu snižovala s rostoucí izolací (Öckinger 2006).

Izolace populací má největší vliv na genetickou diverzitu, která slouží jako indikátor populační kondice. Výsledky studie Krauss et al. (2004) ukazují, že v populacích modráška vikvicového byl zaznamenán významný pokles heterozygotů. Tento fenomén může být také pozorován na mezidruhové úrovni, kde druhy s velmi roztroušenými a izolovanými populacemi vykazují vyšší genetické odlišnosti mezi populacemi. Zatímco u široce rozšířených a mobilních druhů se významné odlišnosti nevyskytují.

Stupeň izolace může také ovlivnit zranitelnost populací rostlin. Pokud vymře lokální populace, následná rekolonizace migranty, tj. semeny, je málo pravděpodobná se stoupající vzdáleností od zdrojové populace. Naštěstí opět díky jejich schopnosti rekolonizovat opuštěné habitaty, vzájemně propojené metapopulace mohou být ochráněny před negativními efekty prostředí a jinými nestálostmi (Fischer et Stocklin 1997).



#### 4.4.3 Kvalita biotopu, rostlinný pokryv

Kvalitou habitatu je myšlena především přítomnost rostlin sloužících jako potrava pro juvenilní jedince a následně dospělé (Dover 1996). Druhová diverzita motýlů na pastvinách je kladně spjata s výškou vegetace, s hojností rostlin i s její diverzitou (Kleijn et van Langevelde 2006, Öckinger et Smith 2006, Rosin et al. in press). V některých případech je vysoká kvalita biotopu rozhodující faktor pro přežití populací motýlů, jako tomu je v případě studie Collinge et al. (2003). Jak uvádí Bergman et al. (2004), skupina motýlích druhů perleťovců měla až na jednu výjimku jako hostitelské rostliny violky (*Viola sp.*) v oligotrofních biotopech. Populace nebyly tak závislé na velikosti biotopů, jako na přítomnosti potřebných rostlin v biotopu. V případě hnědáka jitrocelového (*Melitaea athalia*) stoupala pravděpodobnost osídlení, pokud byly v krajině zastoupeny vhodné biotopy mezi 3 % až 10 %. Naopak Öckinger (2006) dokládá ve své studii, že u soumarčnicka podobného se neprokázalo, že by kvalita biotopů měla významný vliv na výskyt jedinců. Dokonce ani v biotopech, kde byl přítomen devaterník penízkovitý (*Helianthemum nummularium*) sloužící jako dodatečný zdroj nektaru. Výskyt byl především ovlivněn plochou a izolací biotopu. Naopak Baguette et al. (2000) zjistil, že u emigrace bělásky ovocného může kvalita biotopu dokonce rušit efekt plochy fragmentu. Početnost rostlin potřebných pro vývoj housenk byla vyšší v menších fragmentech. Kleijn et van Langevelde (2006) ve své studii uvádí, že vysoká abundance rostlin v biotopech měla silný pozitivní vliv na druhovou bohatost včel. Ale stalo se tak především v místech, kde byl malý počet polopřirodních fragmentů v krajině. Díky tomu se zesílil vliv kvality biotopu.

Vegetační pokryv zároveň slouží jako úkryt a ochrana před predátory a okolními vlivy. V první řadě jako ochrana před větrem (Dover 1996), kdy se všechny druhy koncentrují na závětrných stránách biotopu (Dover 1996 ex Lewis 1969). Densita okáčů (Nymphalidae: Satyrinae) v blízkosti zemědělských usedlostí je přímo spojená s možností úkrytu. Zároveň má rostlinstvo vliv na mikroklima biotopu, na teplotu i úživnost půdy. Ve spojení s tím jaký blahodárný vliv má vegetace na motýly, samozřejmě umožňuje prosperovat i škůdcům a predátorům (Dover 1996). Bergman et al. (2004) uvádí, že vyšší zastoupení keřů a zvýšení heterogenity v malém měřítku zajišťuje nejen úkryt, ale také usnadňuje motýlům

disperzi mezi fragmenty. V neposlední řadě s rostoucím podílem keřů a stromů na pastvinách roste bohatost druhů motýlů (Bergman et al. 2004).

Ve své studii Dover (1996) předpokládá, že je-li pro dospělé motýly možnost ukrýt se nejdůležitější faktor ovlivňující jejich šíření, poté zřejmě ty samé hostitelské rostliny sloužící pro kladení vajíček, slouží jako úkryt pro dospělé a poskytují nektar, kterým se živí. I když se nedá říci, že faktory určující šíření a denzitu dospělců budou stejné i u housenek. Ve studii se zabýval biotickými a abiotickými faktory, které mají vliv na šíření okáče prosíčkového, okáče lučního a okáče lipnicového (*Pyronia tithonus*). Faktory nemusí být specifické jen pro druh, ale i pro pohlaví. Pro samce okáče prosíčkového je důležité, aby měl příhodná místa pro slunění. Jako zdroj nektaru využívají obě pohlaví druhy rostlin rodu bodlák (*Carduus*) a majoránka (*Majorana*). Samice okáče lučního vyžadují možnost ukrýt se více než samci. Ti vyžadovali jako zdroj nektaru bodláky. Kdežto samice ostružiníky (*Rubus*), který je velmi žádaný mnoha druhy. Místa pro slunění vyžadovala obě pohlaví. Konečně u samců okáče lipnicového je primárním faktorem nalézt vhodný úkryt. U samic je potom nalezení úkrytu sekundárním faktorem a jako zdrojovou nektarovou rostlinu má ostružiník. Obě pohlaví se živí nektarem z bodláků a plaménků (*Clematis*).

#### **4.5 Vliv okolní krajiny**

Velikost a izolovanost jednotlivých biotopů často nestačí pro předpověď životaschopnosti populací. Proto je vhodné vzít v potaz celou krajinu (Bergman et al. 2004, Dover et al. 2000). Okolní obdělávaná zemědělská krajina má výrazný vliv na početnost a druhovou pestrost místních populací (Zschokke et al. 2000, Öckinger et al. 2012). Dover et al. (2000) uvádí, že pravděpodobnost kolonizace biotopu motýly stoupala od velkých ploch intenzivně obhospodařovaných polí ke krajině s vysokým počtem pastvin a pasek. I krajina s dominantním zastoupením hospodářských lesů má vyšší heterogenitu než orná půda a je tedy pro denní motýly vhodnějším biotopem, jelikož se zde mohou nacházet hostitelské rostliny pro housenky a rostliny jako zdroj nektaru pro dospělé jedince. Ovšem nemusí vždy platit, že lesní biotop je vhodnější než orná půda, jelikož záleží na jednotlivých

druzích motýlů (Öckinger et al. 2012). Nadále plodiny pěstované na polích silně ovlivňují mikroklima při hranicích biotopů, a tím zde rostoucí rostliny (Dover 1996).

Okolní převažující typ krajiny, jinak označován jako matrix, brání migraci a přenosu genetické informace (Krauss et al. 2004), pokud neobsahuje plochy nebo plošky vhodné pro daný druh (Dover et Settele 2009). Denní motýli jsou často ovlivněni lesními porosty či rozšířením otevřených ploch polí. V příkladu z Velké Británie modrásek vikvicový osidloval dva horské hřebeny s různou hustotou habitatů. Ty byly od sebe vzdáleny pět až deset kilometrů. Mezi nimi nebyly žádné vhodné plochy pro tento druh, tj. nivy. Našlo se zde více než 35 % genetických variací mezi populacemi. Menší na západním hřebenu, kde byly biotopy blíže u sebe (Krauss et al. 2004). Pokud se v zemědělské krajině obklopující pastviny vyskytuje dostatek míst sloužících jako přechodná stanoviště, mohou je více či méně mobilní druhy využívat při migraci. Matrix by tak mohl přispívat k vytrvalosti populací (Öckinger et Smith 2006, Dover et Settele 2009, Öckinger et al. 2012). Ovšem to, co některým druhům může napomáhat při migraci, může být naopak pro jiné druhy překážkou (Dover et Settele 2009).

## 5. Funkce krajinných prvků jako náhradních biotopů

V zemědělské krajině existuje navzdory rozsáhle fragmentaci řada krajinných prvků, které mohou ve správném kontextu a managementu sloužit jako náhradní biotopy pro dlouhodobé přežití nebo jako přechodné biotopy při migraci (Ouin et al. 2004, Dover et Settele 2009). Správné uspořádání a funkce takovýchto prvků podporují migraci jedinců a mohou tak sloužit jako „narázníky“ proti demografickým fluktuacím a náhodným událostem v prostředí. Nicméně je důležité brát v potaz, že daný typ krajinného prvku některé druhy podporuje, zatímco pro jiné může být bariérou, jako v případě živých plotů (Dover et Settele 2009). Pro udržení biodiverzity jsou hodnotné zejména travnaté meze a náspy kolem polních cest a mezi poli, živé ploty kolem pastvin ale i malé plošky fragmentů uvnitř krajiny, tzv. stepping stones. Pro jejich funkci je také důležitá větší diverzifikace okrajů polí a pastvin, kde se stýkají s okolními biotopy a nabízí tak vhodná stanoviště, tzv. ekotony, kde mají jednotlivé druhy větší možnost úkrytu a migrace (Dover 1996, Wenzel et al. 2006). Místa kde se jednotlivé krajinné prvky kříží, jsou pokládány za tzv. uzly neboli křižovatky. Obecně je zde větší diverzita flóry i fauny a typické je stálější klima. Populace na těchto místech mají díky tomu větší schopnost vytrvat (Dover et Settele 2009, Delattre et al. 2010). Profitují zde například druhy okáčů. Za základní faktor pro motýlí druhy je považována možnost úkrytu před poryvy větru (Dover 1996). Krajinné prvky jsou přínosem především pro uzavřené populace s malou schopností disperze (Delattre et al. 2010).

Živé ploty a travnaté náspy jsou důležité pro diverzitu motýlů i brouků. Travnaté a křovinaté meze o různé šířce jsou často přehlíženy jako důležitý krajinný element. Poskytují zdroje nektarů, chrání před větrem (Dover 1996). Zároveň zmenšují pravděpodobnost vniknutí agrochemikálií a hnojiv do půdy. Jejich hodnota jako rezervoárů biodiverzity v intenzivně obhospodařované krajině je vysoká (Dover et al. 2000). Pro jejich správnou funkci je proto důležité provádět správný management neboť pásy křovin o šířce 4-15 metrů fungují jako bariéry. Zároveň ale úzké pruhy posečené trávy inhibují pohyb jedinců z míst s vysokou vegetací (Zschokke et al. 2000).

## 5.1 Koridory

Přirozené koridory v krajině slouží především k migraci mezi fragmentovanými stanovišti, umožňující tak posílení malých populací, udržovat genovou diverzitu a rekolonizovat opuštěné fragmenty (Gilbert et al. 1998). Na druhou stranu díky nim se druhy vystavují přenosu nemocí a jsou vystaveni vyšší predaci. Koridory jsou téměř nevýznamné pro druhy s otevřenými populacemi s dobrou schopností disperze, nicméně jim usnadňují pohyb. Ale pro uzavřené populace jsou velice důležité (Dover et al. 2000). Podmínka pro efektivní využití koridorů a pro zvýšení disperzní rychlosti je, aby jedinci opouštěli fragment přes koridor, než jiným způsobem zapříčiněným náhodnými pohyby (Dellatre et al. 2010 ex Rosenberg et al. 1997). Ve výsledku disperzní rychlost stoupá s větším množstvím koridorů. Stoupá tak pravděpodobnost dosažení koridoru a také pravděpodobnost, že v něm jedinec zůstane (Delattre et al. 2010).

Různé studie uvádějí, jak denní motýli využívají krajinné prvky a útvary jako koridory. Např. Baguette et al. (2000) uvádí, že motýlí druhy pastvin mohou využívat jako koridory otevřené travnaté plochy v lesích. Dover et Settele (2009) píše, že motýli málokdy zaletí do míst obdělávaných ploch polí a spíše využívají živé ploty a okraje lesů jako koridory pro migraci. Okáč luční zase užívá jako koridory okraje polí s vyšší vegetací a rychlost jeho disperze stoupá s rostoucí šíří travnatých mezí (Dover 1996).

Koridory, zvláště lineární prvky, mají tendenci ztrácet svůj efekt při větších vzdálenostech mezi fragmenty, protože zde existuje větší pravděpodobnost, že migrující jedinci narazí na jeho hranici. Delší vzdálenosti jsou, oproti každodenním pohybům na krátkou vzdálenost, dosaženy speciálními pohyby, ve kterých jedinci ignorují některé podněty zahrnující hranice biotopu. Tudíž i koridory jsou při větších vzdálenostech méně preferovány. Vyšší efektivnosti lze dosáhnout, když hranici reprezentuje fyzická překážka pro emigraci, tj. otevřený travinný biotop obklopený dřevinami (Delattre et al. 2010). Důležitou roli hraje také vegetační porost, neboť jeli kvalita porostu malá, má nízkou hodnotu pro bezobratlé druhy (Kleijn et van Langevelde 2006).

## 5.2 Náhrada biotopů

Jedním ze způsobů jak zlepšit situaci populací je posílit dostupnost a propojenost izolovaných fragmentů vytvořením koridorů (Dover 1996), krajinných prvků jako suboptimálních biotopů (Ouin et al. 2004), jako jsou například tzv. „nášlapné kameny“, stepping stones (Dover et Settele 2009) nebo travinné meze (Delattre et al. 2010). Funkční propojení krajiny ne vždy vyžaduje přímého propojení koridory, pokud může jedinec snadno přeletět mezeru mezi fragmenty. Poté je krajina svým způsobem pro ně propojena. Proto může být včlenění „stepping stones“ do krajiny vhodnější reakcí na fragmentaci danou praktickými problémy při tvorbě koridorů mezi vzdálenějšími fragmenty (Dover et Settele 2009). Jednou možností jak zlepšit stav v krajině jsou agroenvironmentální programy, které by měly zmírňovat dopad fragmentace krajiny na organismy (Dover et Settele 2009). Je ale nutné, aby tyto programy byly řešeny na úrovni jednotlivých států, nikoliv centrálně vyhlášenými nařízeními. Vhodné náhrady biotopů by tak mohly pomoci ozdravit například populaci okáče skalního v Českém středohoří, neboť ve zdejší krajině je i dostatek vhodných ploch pro tento management (Kadlec et al. 2010). Gilbert et al. (1998) podporuje svou studií význam koridorů, neboť výsledky jeho práce ukazují, že celkový nárůst druhové diverzity je větší v dobře propojeném systému než ve fragmentovaném systému v krajině. Pro jejich správnou funkčnost je v první řadě důležité zařadit správný typ koridoru a „stepping stones“ do krajiny, s vhodným vegetačním pokryvem, který odpovídá místním podmínkám (Baum et al. 2004).

Někdy slouží jako náhradní biotopy místa, která k tomu předem ani nebyla určena. Jedná se hlavně o okolí železničních tratí či náspy cest a dálnic. I když tyto stavby zasahují do krajiny a jsou bariérami hlavně pro velké savce, pro bezobratlé, především motýly, slouží jako plochy, kde mohou přežít a dokonce prosperovat (Konvička et al. 2005). Navíc samotné silnice na většinu druhů motýlů nepůsobí jako významná bariéra. I když mohou ovlivnit pohyb jedinců, nezabrání jim ji překonat. Ovšem záleží také na šíři a velikosti silnice, na zasazení v krajině či na frekvenci dopravy (Dover et Settele 2009). Napomáhají-li však takové stavby k přežití populací bezobratlých, jejich vlastnosti by se neměly opomíjet (Konvička et al. 2005).

### 5.2.1 GFM

GFM je anglická zkratka pro Grassy Field Margins, což jsou travnaté remízky při okraji polí o různé šířce, které mají nahrazovat travinné biotopy a sloužit jako koridory pro pohyb různých lučních druhů mezi loukami a zvyšovat tak biodiverzitu především brouků a motýlů (Delattre et al. 2010).

Ve své studii Delattre et al. (2010) uvádí, že rychlost disperze klesala se vzdáleností mezi biotopy. Avšak pokud byly v krajině přítomny GFM, disperze u studovaného druhu okáče lučního vždy vzrostla. Studie ukázala, že jsou-li biotopy vzdálenější, musí být GFM širší. Tím zajišťují lepší disperzi. Největší efekt mají GFM o šířce 5-10 m. Jejich začlenění mezi biotopy se vyplatí při vzdálenostech větších než 75 m. Při menších vzdálenostech jejich účinek nebyl prokázán. Stejně tak při vzdálenostech větších než 250 m nebyli zaznamenáni žádní migranti. To znamená, že travnaté remízky mohou napomáhat k vytvoření lokálně propojených sítí okrsků pro druhy, které denně opouštějí svá stanoviště při hledání potravy. Vhodné je také umístit podél GFM dřeviny, které sice slouží jako bariéra pro motýly, díky tomu však usměrní jejich pohyb koridorem. Zde je jasné, že travnaté remízky mohou napomáhat disperzi a podporovat metapopulační dynamiku dokonce na vzdálenostech, kde by migrace neexistovala bez koridorů. Ačkoli jsou to nízké efekty, jsou důležité v kontextu fungování metapopulace a její stability, pokud nastane fragmentace krajiny (Delattre et al. 2010).

## 6. Management v krajině a ochrana druhů

Ochrana přírody by neměla znamenat ukončení zásahů člověka do krajiny, ale zachování všech tradičních zemědělských aktivit, které vedly k vyššímu stupni diverzity (Konvička et al. 2005, Schmitt et Rákosy 2007, Rundlöf et al. 2008). Politika ochrany přírody založená na opuštění a nezasahování v dříve extenzivně obhospodařované krajině by vedla ke ztrátě krajinné heterogenity a měla by dalekosáhlé negativní dopady pro ochranu biologické diverzity (Atauri de Lucio 2001 ex. Naveh 1994, Konvička et al. 2005, Joshi et al. 2006). Přítomnost mnoha druhů je vázána na krajiny s tradičním hospodařením. Jelikož přírodní optimální biotopy už nemusí být v krajině přítomny, měl by se tento druh hospodaření stát základem pro přežití mnoha ohrožených druhů (Dover et Settele 2009). Optimální strategií pro ochranu přírody je chránit vyváženou kombinaci všech možných typů vegetace (Erhardt 1985, Rosin et al. in press) a tím i doprovodných druhů motýlů (Wenzel et al. 2006). Důležité je udržovat heterogenní krajinnou strukturu. A to jak ve velkém, tak i v malém měřítku, jelikož obojí je důležité pro udržení vyrovnané biodiverzity (Weibull et al. 2000). Při hospodaření je jednou z takových možností „ekologické“ zemědělství (Rundlöf et al. 2008), jehož vlivy na diverzitu společenstev nejsou ale stále řádně prozkoumány (Weibull et al. 2000).

### 6.1 Opuštěné biotopy

Společenstva motýlů jsou často indikátory kvality biotopu (Erhardt 1985) a jsou v habitatech ovlivňovány okolní krajinou ve velkém prostorovém měřítku, řádově desítkách čtverečných kilometrů. S takto velkým měřítkem je málokdy uvažováno v praktickém managementu. S připojením vlivu nejmenší možné hranice pro osídlení biotopu by se těžiště ochrany a managementu mělo odvrátit od striktního „jednobiopového“ managementu a uvažovat o krajině jako celku. To je důležité při zjišťování hranice, kdy populace vymírají a pro obnovu populací na druhově bohatých polopřírodních pastvinách (Bergman et al. 2004). Ochrana diverzity v čase se musí zabývat dynamikou lokálního vymírání a kolonizace (Fischer et Stocklin 1987). Je důležité si uvědomit, že každý vegetační typ je osídlen charakteristickou faunou. Sukcesní stádia s mladými stromy nebo křovinami, které jsou chudé na druhy motýlů, jsou příznivé habitaty pro savce a ptáky (Erhardt 1985). Balmer



et Erhardt (2000) zkoumali biologickou rozmanitost na různých sukcesních stádiích. Jednotlivé skupiny se od sebe razantně lišily. Staré úhory, opuštěné přibližně 10 let, měly odlišnou motýlí faunu. Především se zde ale nacházel vysoký počet ohrožených druhů oproti extenzivně spásaným pastvinám a plochám nepásaných po tři až čtyři roky, ve studii označovaných jako ranné stupně sukcese. Celkově byly tyto úhory bohatší na druhy a byly více diverzifikované. Srovnáním se odhalilo, že druhová bohatost i heterogenita významně stoupala od prvních stupňů sukcese ke třetímu stupni. Ovšem razantně klesala ke stupni poslednímu, 30 let starému lesu. Mělo by se tedy zabránit postupné sukcesi úhorů na les. Přesto, že jsou úhory tak cenné přitahují nízkou pozornost ochrany přírody. Díky tomu jsou dnes typy těchto biotopů v Evropě vzácné. V této studii se na ploše 1000 km<sup>2</sup> nacházely jen tři biotopy tohoto typu. Zánik jim hrozí postupnou sukcesí na lesy, což vede k zániku motýlí biodiverzity. Paradoxem je, že ačkoli mají lesy vysokou ochrannářskou hodnotu pro další chráněné druhy, v regionu této studie nebyly nijak vzácné oproti jiným typům stanoviště. Je třeba přehodnotit ochrannářské priority. Vyšší sukcesní stádia by měla být zahrnuta ve všech managementových plánech chráněných ploch. Takovýto přístup zahrnující nelesní stanoviště ve stejném čase je velmi důležitý. Pro udržení jednotlivých sukcesních stádií je vhodný střídavý management. Kdy je část stanoviště extenzivně kultivována, část ponechána ladem, avšak zavčasu sečena nebo spásána jako zábrana před sukcesí na lesní biotop. Tento management požaduje sice velké území, je ale méně náročný, protože jednotlivé plochy se mohou ponechat ladem po delší časový úsek. Při nedostatku plochy je důležité zaměřit se na typický sukcesní stupeň, ve kterém se nachází většina místních ohrožených druhů (Konvička et al. 2005).

Fakt, že starší sukcesní stádia hostí více ohrožených druhů neznámá, že všechny extenzivně obhospodařované pastviny by měly být ponechány ladem. Spíše je tím zdůrazněno, že si zaslouží větší pozornost od ochrany přírody. Výsledkem takového managementu by měla být kombinace různých stupňů sukcese (Balmer et Erhardt 2000).

## 6.2 *Pastviny*

Většina ohrožených typů vegetace na pastvinách jsou ty, které se nehnojily, kosily se nebo byly spásány. Dnes se tyto pastviny staly vzácnými a mohou zcela vymizet, jelikož po opuštění nastává proces sukcese. Proto mohou být ochráněny, jestliže se zachovají tradiční zemědělské praktiky. Extenzivně kultivované pastviny a louky jsou vhodnými biotopy pro mnoho specifických a ohrožených druhů (Erhardt 1985, Schneider et Fry 2001). Pro zachování i zvýšení biodiverzity na pastvinách je zásadní redukce intenzivního pastevectví na extenzivní. Vhodnou taktikou je mozaikovitá pastva, kdy se nechají pastviny ladem po několik let (př. 5-10 let) (Kruess et Tschardtke 2002), přičemž je také důležitá volba vhodných druhů (kozy, ovce) a množství spásačů na plochu (Konvička et al. 2005). Obnovením pastvy se zabrání sukcesi na lesní biotop. Tím se nadále podporuje celková diverzita hmyzu a přispívá se ke stabilizaci trofických interakcí (Kruess et Tschardtke 2002). Na pastvinách zvířata spásají selektivně a obvykle nechává tzv. nedopasky. To dovoluje vývoji motýlů na těchto prvotních stanovištích (vajíčka, housenky, kukly). Mozaikovitě sečení při absenci hnojení dává možnost zvýšit pokryv a bohatost druhů bylin, protože vytváří dobře vyvážené podmínky pro konkurenci mezi rostoucími bylinami (Erhardt 1985) a zároveň umožňuje prosperovat populacím motýlů na neposečené vegetaci (Konvička et al. 2005).

Dnes jsou často dříve extenzivně užívané pastviny změněny buď na intenzivní zemědělské půdy, nebo jsou opuštěné a následně změněny na lesy (Erhardt 1985, Balmer et Erhardt 2000). Přirozené znovuoobnovení původních nelesních biotopů po ukončení intenzivního zemědělství je pomalé a může trvat mnoho let, ne-li desetiletí, dokonce v přítomnosti zdrojů semen v okolí. Ochrannářské úsilí by mělo směřovat k managementu extenzivním pastevectvím na větším počtu velkých využívaných pastvin s perspektivou, že pokračující procesy destrukce takovýchto habitatů budou nejen zastaveny, ale budou zde snahy o zlepšení a navrácení původního stavu (Fischer et Stocklin 1997). Navrácení pastvin s sebou nese další úskalí, jako např. odstranění dřevin a předcházení eutrofizace. Problémem může být i názor místních obyvatel, kteří preferují lesní stanoviště nad pastvinami (Kadlec et al. 2010).

S cílem chránit biodiverzitu pastvin vytvořily ochranářské agentury různé programy pro udržení bohatosti druhů na pastvinách s redukcí intenzity pasení. Finančně podporované extenzivní programy k udržení a obnovení tradičního hospodaření mohou hrát důležitou roli v ochraně biologické diverzity pastvin (Kruess et Tschardtke 2002).

### **6.3 Obnova biotopů a biodiverzity**

Obnova vhodných biotopů je nezbytná pro ochranu populací. Zvláště druhů specializovaných, dříve v krajině obvyklých (Kadlec et al. 2010). Pro biologickou ochranu druhů je zcela zásadní založení vhodných habitatových sítí (Baguette et al. 2000, Quin et al. 2004, Dover et Settele 2009). Aby bylo možné navrhnout odpovídající ochranné opatření, je důležité vědět, zda lokální (kvalita stanoviště) a regionální (prostorové uspořádání) faktory jsou nejdůležitější pro stanovení výskytu a životaschopnosti populací (Öckinger 2006). Zároveň vzdálenost mezi habitaty a jejich plocha musí být zvážena spolu s migračními schopnostmi druhů. Tím se určí prostorové měřítko vhodné pro stanovení vhodné biotopové sítě, ve které budou probíhat metapopulační procesy (Baguette et al. 2000). Analýzy životaschopnosti populace (anglická zkratka PVA – Population Viability Analyses) je další velmi užitečný nástroj pro management ohrožených druhů v krajině. Pracuje se dvěma modely. První model reprezentuje všechny místní populace buď jako vymřelé nebo přežívající. Druhý model pracuje se všemi místními populacemi zvlášť (Baguette et Schtickzelle 2003).

Síť biotopů by vždy měla být navržena pro nejzranitelnější druh vyskytující se v krajině (Bagutte et al. 2000). Vytvořením nových biotopů v blízkosti stávajících se tak zvýší metapopulační kapacita krajiny. Vzhledem k tomu, že vytrvalost metapopulace závisí na rovnováze mezi vyhynutím a rekolonizací, musí se počítat i s biotopy, které nebudou obsazeny, ale jsou důležité pro dlouhodobou vytrvalost metapopulace (Öckinger 2006). Toho se může využít nejen při managementu GFMs, kdy budou odlišně organizovány napříč krajinou, aby zlepšili její roli buď jako koridory nebo jako ostrůvky (Delattre et al. 2010).

Pro obnovu biotopů je upřednostňována přirozená kolonizace. Jedná se sice o pomalejší proces, může být však úspěšný, jestliže je v okolí dostatek vhodných

zdrojů a jsou zde aplikovány vhodné managementové postupy. Přirozenou kolonizaci se také předchází znehodnocení místního genotypu organismů zavlečením druhů z jiných areálů (Jones et Hayes 1999). Hlavní omezení při obnově degradovaných biotopů je tedy dostupnost potencionálních kolonistů rostlin a živočichů. Stává se zásadním problémem při obnově druhově bohatých společenstev spojených s pastvinami s tradičními postupy hospodaření (Mortimer et al. 2002).

Obnovení biotopu nemusí jít jen přirozenou cestou. Je možné získat nový vegetační pokryv vysetím semen z místních rostlin nebo přímo přenosem půdy s rostlinami a semeny, jak dokazuje experiment Mortimera et al. (2002). Takto ošetřené biotopy po čase vykazovaly vyšší diverzitu rostlinných druhů a další druhy kolonizovaly tyto biotopy díky příznivým podmínkám. Plochy ponechané volné sukcesi byly často kolonizovány ruderalními rostlinami. Tento problém by měl vyřešit vhodný management (Jones et Hayes 1999, Konvička et al. 2005). Vhodně ošetřené biotopy byly následně kolonizovány lokálními druhy, především doprovodnými druhy rostlin s dobrou disperzní schopností. Za prvé makropterními druhy, které byly schopnější kolonizovat nové biotopy, než mikropterními druhy, které byly vázány na stabilní biotopy. Za druhé byla prvotní kolonizace také limitována hlavně na euryektní druhy. Druhům se slabou disperzní schopností nějaký čas trvalo, než začaly osidlovat nové biotopy, jako např. některým druhům brouků. Přítomnost vegetace sama o sobě ještě nemusí stačit k usnadnění kolonizace. Důležitou roli sehrává věková struktura, fyziologie a prostorové rozložení rostlin (Mortimer et al. 2002). Často se však stává, že na nových pastvinných biotopech je fauna charakterizována typickými druhy zemědělských fragmentů (Mortimer et al. 2002 ex Morris 1990).

Při managementu je vždy důležité zvážit uspořádání krajinných prvků stejně jako jejich rozlohu, tak aby splňovaly danou funkci (Dover et Settele 2009). Zatímco je vcelku jednoduché posílit kolonizaci nových biotopů rostlinnými druhy setím nebo translokací půdy, posílit kolonizaci hmyzími druhy je obtížné. Snaha o obnovu biotopů by měla být zaměřena zpočátku na místa blízko areálů cílových společenstev. Dále by se měly vytvořit koridory, vazby mezi zbývajícími fragmenty, aby zlepšily možnost kolonizace nových biotopů i stenoektními druhy bezobratlých (Mortimer et al. 2002).

## 7. Diskuse

Denní motýli jsou významnou skupinou pro studie vlastností populací, jejichž výsledky jsou dobře aplikovatelné na populace jiných druhů bezobratlých (Hill et al. 1996, Balmer et Erhardt 2000), např. včel (*Apis*), vos (*Vespula*) nebo kobylek (Kruess et Tschardt 2002). Díky nim je možné pochopit řadu procesů, které v krajině probíhají.

Baguette et Mennechez (2004) popisují biotop jako prostorové spojení všech zdrojů potřebných k dokončení životního cyklu. Fragmentace krajiny tak silně ovlivňuje lokální biodiverzitu. Populace jsou značně omezeny většinou malými a po krajině rozestými areály, kde jsou často jen suboptimální podmínky pro přežití. Při migračních pokusech jsou ovlivňovány vlastnostmi fragmentů (Hill et al. 1996, Baguette et al. 2000, Bergman et al. 2004), krajinou, která je obklopuje (Dover et al. 2000, Zschokke et al. 2000, Öckinger et al. 2012) a především migračními vlastnostmi druhů (Baguette et al. 2000, Bergman et al. 2004, Delattre et al. 2010) a jejich specializací na daný biotop (Krauss et al. 2004, Polus et al. 2006, Kadlec et al. 2010). Tomu nepřispívá stav, že ve znalostech o metapopulacích motýlů, zejména o demografických procesech (Baguette et Schtickzelle 2006) a vzájemných vztazích mezi flórou a faunou (Mortimer et al. 2002), jsou stále značné mezery. Každý druh, na kterém byly prováděny jednotlivé studie, má specifické požadavky na stanoviště, což komplikuje studie vlivu fragmentů na lokální populace (Öckinger et Smith 2006). Významnou roli hraje také fakt, že jednotlivé druhy reagují na fragmentaci krajiny jiným způsobem v různých zeměpisných oblastech, jelikož se přizpůsobili místním podmínkám (Thomas 1998, Balmer et Erhardt 2000, Öckinger 2006, Dover et Settele 2009). Bez znalostí významu lokálních a regionálních procesů na populační vytrvalost je obtížné najít vhodná opatření proti ztrátě biodiverzity. Proto by studie neměly být zaměřeny jen na populace motýlů žijících na polopřírodních pastvinách, ale i na fragmenty dochovaných původních travních porostů. V některých případech je složité definovat, která část krajiny je matrixem, a která fragmentem či krajinným prvkem a funguje jako bariéra při migraci. Matice může obsahovat vhodné zdroje pro některé druhy motýlů a ty jim mohou posloužit jako vhodné biotopy (Bergman et al. 2004). Identifikace těchto charakteristik je závislá především na specifických vlastnostech druhu (Baguette et Mennechez 2004,

Dover et Settele 2009), velikosti populací a zjištění, jedná-li se o metapopulace, kdy jsou populace aspoň částečně propojené, nebo o izolované populace (Baguette et Schtickzelle 2003), v závislosti na disperzních schopnostech jedinců (Krauss et al. 2004, Öckinger 2006).

Krauss et al. (2004) uvádí jako významný problém, že většina studií je zaměřena na vliv plochy fragmentů na velikost populací motýlů a jejich genetickou diverzitu, kdežto efekty izolace fragmentů jsou často opomíjené. Ve své studii zjistil, že heterozygotní jedinci motýlů byli negativně spjati s izolovaností fragmentů, zatímco vliv na plochy nebyl prokázán. Efekt hrdla láhve v kombinaci se sníženým tokem genů tak může přispívat k redukci genetické diverzity v izolovaných habitatech. Nejohroženější jsou poté populace, které jsou nejvzdálenější od populací poskytující dostatek migrantů. Tímto jsou ohroženy zejména druhy s nízkou disperzní schopností. Druhy s vysokou schopností disperse jsou ovlivněny až při vyšších vzdálenostech. Naopak populační dynamika rostlin na vápencových pastvinách může být přerušena už při vzdálenosti 5 m (Joshi et al. 2006). Ve všech případech je tedy nutné zajistit dobrou propojenost fragmentů (Delattre et al. 2010).

Pozornost si zalouží plochy krajiny, které mají velký význam pro biodiverzitu, avšak jsou často přehlíženy, jako jsou úhory (Balmer et Erhardt 2000) nebo krajinné prvky v zemědělské krajině (Ouin et al. 2004, Delattre et al. 2010). V případě úhorů je třeba provést více studií jejich vlivu na biodiverzitu i s ohledem na to, že jejich přeměnou na lesní biotopy nebo ornou půdu rychle ubývají (Balmer et Erhardt 2000). Radikální vzestup neobyvatelných ploch, nejen v případě úhorů, vede k ohrožení mnoha druhů bezobratlých. Je potřebné, aby docházelo ke zlepšení kvality fragmentů, jejich nosné kapacity. Důležité je utvoření jak velkých, tak i malých fragmentů, čímž se zabezpečí vytrvalost populací (Kadlec et al. 2010). Jednotlivé fragmenty musí být zároveň funkčně propojeny koridory tak, aby zabezpečily dobrou průchodnost pro migranty (Gilbert et al. 1998). Proto je pro úspěšnou ochranu biodiverzity potřeba brát krajinu jako celek a nesoustředit se na jednotlivé fragmenty (Baguette et Mennechez 2004, Bergman et al. 2004, Konvička et al. 2005).

Vliv krajinné struktury závisí na populaci druhů ale také na měřítku, velikosti studované plochy (Dover et al. 2000, Aauri de Lucio 2001). Výsledky efektu fragmentace se u denních motýlů významně liší dle zvoleného prostorového měřítka,

např. jeli zaměřena na úroveň pastvin nebo jednotlivých fragmentů (Öckinger et Smith 2006). Dobře zvolené měřítko může dostatečně vysvětlit druhovou diverzitu a vlastnosti populací (Krauss et al. 2003). Bergman et al. (2004) ve své studii navrhl kruhovou plochu o velikosti 5 km pro posouzení vlivu fragmentované krajiny na motýlí populace. Avšak taková plocha nemusí být dostačující, jelikož Baguette et Schtickzelle (2003) uvádí, že v jejich studovaném území byl perlet'ovec severní schopen uletět až 13 km. Kadlec et al. (2010) ve své studii na okáči skalním uvádí, že střední migrační vzdálenost byla 400 m u samců a 330 m u samic, ale maximální pozorovaná vzdálenost činila 7,1 km u samce a 6,7 km u samice. Pochopení schopností disperze je důležité pro druhovou vytrvalost. Pozornost ochrany přírody se tak může zaměřit na prostorovou konfiguraci krajinných prvků a koridorů v krajině, díky čemuž se může vytvořit vhodná habitatová síť a zesílí se tak funkční propojenost v krajině (Baguette et Schtickzelle 2003).

Důležitou roli při pozorování vlastností populací hraje délka studie, jelikož data získaná z jednoho roku pozorování nemusí vykazat určité charakteristiky populace a je třeba být střídmy při interpretaci takových dat (Öckinger 2006). Efekt fragmentace biotopů na biodiverzitu může být pozorován až po delší době (Joshi et al. 2006). V nejideálnějším případě by měla být prozkoumána každá populace v krajině po co možná nejdelší dobu. Tento proces je však víceméně neproveditelný.

## 8. Závěr

Vztah mezi lidskou činností a biodiverzitou krajiny je zřejmý. Léta intenzivního obhospodařování změnila strukturu okolní krajiny a ovlivnily tak mnoho druhů žijících v dotčených oblastech. Je třeba si uvědomit, že lidská činnost ale nemusí vést jenom k záhubě organismů. Léty prověřené tradiční hospodářské postupy a znalosti ekologie druhů nám mohou pomoci při ochraně biodiverzity. Ke každému území je však vhodné přistupovat individuálně a s obezřetností. Obnova biotopů společně se změnou hospodaření v daném území by vždy měla projít rozsáhlou diskusí, neboť potřeba intenzivního zemědělství pro obživu lidstva je zřejmá. Výsledkem by měl být žádoucí kompromis. Proto je nadále třeba prohlubovat své znalosti, pracovat na nových studiích a nebránit se novým objevům.

Denní motýli stepí a lesostepí se ukázali býti jako velmi vhodnými druhy pro získávání informací o metapopulacích a vytrvalosti druhů. Svými vlastnostmi a reakcemi na změny kolem sebe nám mohou pomoci porozumět těmto změnám a zvolit vhodná opatření nebo pokračovat v daném úsilí. Výhodou je dobrá aplikovatelnost výsledků na ostatní druhy nacházejících se ve stejném území. Motýli jsou zajímaví nejen svými možnostmi pro studium, ale jsou i mnohdy klenotem naší přírody.

Příroda je všude kolem nás, není izolována jen na chráněná území. Pokud si lidé uvědomí, že jsou její součástí, součástí krajiny, potom každý bude schopen přispět svým dílem k zachování a ochraně přírody.



## 9. Literatura

**Atauri J. A. et de Lucio J. V., 2001:** The role of landscape structure in species richness distribution of birds, amphibians, reptiles and lepidopterans in Mediterranean landscapes. *Landscape Ecology* 16: 147-159.

**Baguette M. et Schtickzelle N., 2003:** Local population dynamics are important to the conservation of metapopulations in highly fragmented landscapes. *Journal of Applied Ecology* 40: 404-412.

**Baguette M. et Mennechez G., 2004:** Resource and habitat patches, landscape ecology and metapopulation biology: a consensual viewpoint. *Oikos* 106/2: 399-403.

**Baguette M., Petit S. et Quéva F., 2000:** Population spatial structure and migration of three butterfly species within the same habitat network: consequences for conservation. *Journal of Applied Ecology* 37: 100-108.

**Balmer O. et Erhardt A., 2000:** Consequences of succession on extensively grazed grasslands for Central European butterfly communities: rethinking conservation practices. *Conservation Biology* 14/3: 746-757.

**Baum K. A., Haynes K. J., Dilleuth F. P. et Cronin J. T., 2004:** The matrix enhances the effectiveness of corridors and stepping stones. *Ecology* 85/10: 2671-2676.

**Bergman K.-O., Askling J., Ekberg O., Ignell H., Wahlman H. et Milberg P. 2004:** Landscape effects on butterfly assemblages in an agricultural region. *Ecography* 27: 619-628.

**Bibby C. J., 1994:** Recent, past and future extinction in birds. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London – Series B: Biological Sciences* 344/1307: 35-40.

**Collinge S. K., Prudic K. L. et Oliver J. C., 2003:** Effects of local habitat characteristics and landscape context on grassland butterfly diversity. *Conservation Biology* 17/1: 178-187.

**Delattre T., Pichancourt J-B., Burel F. et Kindlmann P., 2010:** Grassy field margins as potential corridors for butterflies in agricultural landscapes: A simulation study. *Ecological Modelling* 221: 370-377.

**Dover J. W., 1996:** Factors affecting the distribution of Satyrid butterflies on arable farmland. *Journal of Applied Ecology* 33/4: 723-734.

**Dover J. et Settele J., 2009:** The influence of landscape structure on butterfly distribution and movement: a review. *Journal of Insect Conservation* 13: 3-27.

**Dover J., Sparks T., Clarke S., Gobbett K. et Glossop S., 2000:** Linear features and butterflies: the importance of green lanes. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 80: 227-242.

**Erhardt A., 1985:** Diurnal lepidoptera: Sensitive indicators of cultivated and abandoned grassland. *Journal of Applied Ecology* 22: 849-861.

**Fischer M. et Stöcklin J., 1997:** Local extinctions of plants in remnants of extensively used calcareous grasslands 1950 – 1985. *Conservation Biology* 11/3: 727-737.

**Forman R. T. T. et Godron M., 1981:** Patches and structural components for a landscape ecology. *BioScience* 31: 733-740.

**Gilbert F., Gonzalez A. et Evans-Freke I., 1998:** Corridors maintain species richness in the fragmented landscapes of a microecosystem. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London – Series B: Biological Sciences* 265: 577-582.

**Hanski I., 1994:** A practical model of metapopulation dynamics. *Journal of Animal Ecology* 63: 151-162.

**Hill J.K., Thomas C.D. et Lewis O.T., 1996:** Effects of habitat patch size and isolation on dispersal by *Hesperia comma* butterflies: implications for metapopulation structure. *The Journal of Animal Ecology* 65/6: 725-735.

**Jones A. T. et Hayes M. J., 1998:** Increasing floristic diversity in grassland: the effects of management regime and provenance on species introduction. *Biological Conservation* 87: 381-390.

**Joshi J., Stoll P., Schmid H.-P. R. B., Dolt C. et Baur B., 2006:** Small-scale experimental habitat fragmentation reduces colonization rates in species-rich grasslands. *Oecologia* 148: 144-152.

**Kadlec T., Vrba P., Kepka P., Schmitt T. et Konvička M., 2010:** Tracking the decline of the once-common butterfly: delayed oviposition, demography and population genetics in the hermit *Chazara briseis*. *Animal Conservation* 13: 172-183.

**Kleijn D. et van Langevelde F., 2006:** Interacting effects of landscape context and habitat quality on flower visiting insects in agricultural landscapes. *Basic and Applied Ecology* 7: 201-214.

**Konvička M., Beneš J. et Čížek L., 2005:** Ohrožený hmyz nelesních stanovišť: ochrana a management. *Sagittaria, Olomouc*: 127 s.

**Konvička M., Fric Z. et Beneš J., 2006:** Butterfly extinctions in European states: do socioeconomic conditions matter more than physical geography? *Global Ecology and Biogeography* 15: 82-92.

**Krauss J., Steffan-Dewenter I. et Tschardtke T., 2003:** How does landscape context contribute to effects of habitat fragmentation on diversity and population density of butterflies? *Journal of Biogeography* 30: 889-900.

**Krauss J., Schmitt T., Seitz A., Steffan-Dewenter I. et Tschardtke T., 2004:** Effects of habitat fragmentation on the genetic structure of the monophagous butterfly *Polyommatus coridon* along its northern range margin. *Molecular Ecology* 13: 311-320.

**Kruess J. et Tschardtke T., 2002:** Grazing intensity and the diversity of grasshoppers, butterflies, and trap-nesting bees and wasps. *Conservation Biology* 16/6: 1570-1580.

**Lipský Z., 2002:** Sledování historického vývoje krajinné struktury s využitím starých map. In: **Němec J. (ed.):** Krajina 2002, od poznání k integraci. Ministerstvo životního prostředí, Ústí nad Labem: 44-48.

**Lukášek J., 2000:** Repatriace jasoně červenoookého (*Parnassius apollo* L.) ve Štramberku. *Ochrana přírody* 55/3: 68-72.

**MacArthur R. H. et Wilson E. O., 1967:** The theory of island biogeography. Princeton University press, Princeton: 203 s.

**Merckx T. et Van Dyck H., 2005:** Mate location behaviour of the butterfly *Pararge aegeria* in woodland and fragmented landscapes. *Animal Behaviour* 70: 411-416.

**Mortimer S. R., Booth R. G., Harris S. J. et Brown V. K., 2002:** Effects of initial site management on the Coleoptera assemblages colonising newly established chalk grassland on ex-arable land. *Biological Conservation* 104: 301-313.

**Ouin A., Aviron S., Dover J. et Burel F., 2004:** Complementation/supplementation of resources for butterflies in agricultural landscapes. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 103: 473-479.

**Öckinger E., 2006:** Possible metapopulation structure of the threatened butterfly *Pyrgus armoricanus* in Sweden. *Journal of Insect Conservation* 10: 43-51.

**Öckinger E. et Smith H. G., 2006:** Landscape composition and habitat area affects butterfly species richness in semi-natural grasslands. *Oecologia* 149: 526-534.

**Öckinger E., Schweiger O., Crist T. O., Debinski D. M., Krauss J., Kuussaari M., Petersen J. D., Pöyry J., Settele J., Summerville K. S. et Bommarco R., 2010:** Life-history traits predict species responses to habitat area and isolation: a cross-continental synthesis. *Ecology Letters* 13: 969-979.

**Öckinger E., Bergman K-O., Franzén M., Kadlec T., Krauss J., Kuussaari M., Pöyry J., Smith H. G., Steffan-Dewenter I. et Bommarco R., 2012:** The landscape matrix modifies the effect of habitat fragmentation in grassland butterflies. *Landscape Ecology* 27: 121-131.

**Polus E., Vandewoestijne S., Choutt J. et Baguette M., 2006:** Tracking the effects of one century of habitat loss and fragmentation on calcareous grassland butterfly communities. *Biodiversity and Conservation* 16/12: 3423-3436.

**Robinson R. A. et Sutherland W. J., 2002:** Post-war changes in arable farming and biodiversity in Great Britain. *Journal of Applied Ecology* 39: 157-176.

**Rosin Z. M., Myczko L., Skórka P., Lenda M., Morón D., Sparks T. H., Tryjanowski P., (in press):** Butterfly responses to environmental factors in fragmented calcareous grasslands. *Journal Insect of Conservation*. DOI: 10.1007/s10841-011-9416-5.

**Rundlöf M., Bengtsson J. et Smith H. G., 2008:** Local and landscape effects of organic farming on butterfly species richness and abundance. *Journal of Applied Ecology* 45: 813-820.

**Schmitt T. et Rákosy L., 2007:** Changes of traditional agrarian landscapes and their conservation implications: a case study of butterflies in Romania. *Diversity and Distributions* 13: 855-862.

**Schneider CH. et Fry G. L. A., 2001:** The influence of landscape grain size on butterfly diversity in grasslands. *Journal of Insect Conservation* 5: 163-171.

**Steffan-Dewenter I. et Tschardt T., 2002:** Insect communities and biotic interactions on fragmented calcareous grasslands – a mini review. *Biological Conservation* 104: 275-284.

**Steffan-Dewenter I., Münzenberg U., Bürger Ch., Thies C. et Tschardt T., 2002:** Scale-dependent effects of landscape context on three pollinator guilds. *Ecology* 83/5: 1421-1432.

**Thomas J. A., 2005:** Monitoring change in the abundance and distribution of insects using butterflies and other indicator groups. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London – Series B: Biological Sciences* 360: 339-357.

**Thomas J. A., 1998:** Effects of latitude, altitude and climate on the habitat and conservation of the endangered butterfly *Maculinea arion* and its *Myrmica* ant hosts. *Journal of Insect Conservation* 2: 39-46.

**Vandewoestijne S., Schtickzelle N. et Baguette M., 2008:** Positive correlation between genetic diversity and fitness in a large, well-connected metapopulation. *BMC Biology* 6: 46.

**Vera F. W. M., 2000:** Grazing ecology and forest history. CABI Publishing, Wallingford: 506 s.

**Weibull A-Ch., Bengtsson J. et Nohlgren E., 2000:** Diversity of butterflies in the agriculture landscape: the role of farming system and landscape heterogeneity. *Ecography* 23: 743-750.

**Wenzel M., Schmitt T., Weitzel M., Seitz A., 2006:** The severe decline of butterflies on western German calcareous grasslands during the last 30 years: A conservation problem. *Biological Conservation* 128: 542-552.

**Zschokke S., Rusterholz C. D. H-P., Braschler P. O. B., Lüdin G. H. T. E., Erhardt A. et Baur B., 2000:** Short-term responses of plants and invertebrates to experimental small-scale grassland fragmentation. *Oecologia* 125: 559-572.