

GEOGRAFICKÝ ČASOPIS

47

1995

2

*Martin Mimra**

HODNOCENÍ PROSTOROVÉ HETEROGENITY KRAJINY Z HLEDISKA JEJÍ BIOTICKÉ ROZMANITOSTI

Martin Mimra: Evaluation of spatial heterogeneity of landscape from the point of view of its biotic richness. Geogr. čas., 47, 1995, 2, 1 fig., 38 refs.

Presented contribution evaluates ways of quantitative determination of the spatial heterogeneity especially of man-dominated country. Its typical pattern is that of fragmented landscape mosaics of "island" elements in agro-urban matrix. From the point of view of biotic diversity heterogeneity of the landscape mosaic can be defined as a quantity that might be objectively expressed by a synthetic date on number, rate and richness of the links between its elements, differing from each other in type of the corresponding ecosystem and in area. This definition is transformed into mathematical expression. Way of quantitative determination of area heterogeneity of real landscape mosaic is illustrated on a particular example of man-dominated landscape in central Czechia.

Key words: landscape ecology, spatial heterogeneity, biotic diversity, man-dominated landscape, landscape mosaic, habitat island.

Prostorová heterogenita (rozmanitost, pestrost, diverzita) krajiny je dnes všeobecně považována za jeden z rozhodujících faktorů druhové (biotické) rozmanitosti (biodiverzity) a někdy tudíž i ekologické stability krajinného ekosystému. Akcelerované procesy krajinných změn jsou v současnosti provázány většinou zásadním ochuzováním původní bioty v jejich kvantitativních i kvalitativních ukazatelích. Proto jim je po zásluze věnována globální pozornost, stejně jako je tomu u dalších klíčových

*Katedra biotechnických úprav krajiny, Lesnická fakulta VŠZ, 165 21 Praha 6 - Suchdol, Česká republika

procesů, jakými jsou např. kontaminace biosféry cizorodými látkami a klimatické změny vyvolané člověkem.

Krajinná heterogenita je explicitně sledována krajinnou ekologií (Naveh a Lieberman 1984; Forman a Godron 1981, 1986; Turner, ed. 1987; Kovář 1987; Petch a Kolečka 1990). Kvantitativní hodnocení a s tím spojené hlubší chápání příslušných souvislostí je sice záležitostí ryze současnou (Romme 1982; Romme a Knight 1982), avšak v jiných odvětvích, zejména v obecné ekologii a v geografii, se postupy připravující půdu pro celostní postižení rozmanitosti na úrovni krajiny objevují přinejmenším od 70. let (Pielou 1975; Odum 1977; Paulov 1975; Michal 1988).

Prostorovou heterogenitu krajiny (p.h.k.) možno nahlížet v zásadě ze čtyř hledisek:

1. p.h.k. jako obecná vlastnost daného systému (smyslem je zde základní metodické "uchopení" různorodé krajinné mozaiky);

2. p.h.k. jako aplikovaný geografický/statistický ukazatel různorodosti krajiny jakožto části zemského povrchu a jejího vývoje v čase, bez ohledu na charakter a účel diferenciací jednotlivých krajinných součástí (viz např. Kolečka 1982);

3. p.h.k. jako parametr více či méně bezprostředně vztahovaný k biotické diverzitě krajiny (viz dále);

4. p.h.k. jako veličina konceptuálně napomáhající aplikovanému výzkumu a realizaci opatření především ve sféře ochrany přírody a krajiny, s uvážením jejich nejnepohodnějších živých složek, t.j. konkrétních druhů; viz např. Picton a Mackie (1980); Mimra (1992).

Krajinná ekologie v současnosti operuje zejména s třetím, méně se čtvrtým hlediskem; postupný horizontální i vertikální růst disciplíny pak znamená její přechod od empirických základů (Forman et al. 1976; Hansson 1977) k obecnější teorii (Forman a Godron 1986) a dále k pochopení mechanismu vztahů.

Prostorovou heterogenitu na úrovni krajiny vidí krajinná ekologie (sensu Forman a Godron 1986) jako kvantifikovatelnou rozmanitost typů přítomných krajinných elementů (ekosystémů sensu Forman a Godron 1981) v jejich plošném uspořádání v rámci dané krajiny. Tento důraz na horizontální obraz krajiny však nikterak nevyklučuje souběžnou kvantifikaci vertikální struktury příslušných elementů, naopak. V každém případě však platí, že prostorová heterogenita je jen jedním (byť patrně nejdůležitějším) z parametrů krajinné struktury, stojícím vedle dalších, jimiž jsou "typové" charakteristiky krajinných elementů, jejich rozloha a vzájemná propojenost a příp. i další.

1 SOUČASNÝ STAV ŘEŠENÉ PROBLEMATIKY

Zkoumajíce biotickou diverzitu v závislosti na vlastnostech prostředí (viz třetí hledisko shora uvedeného výčtu), předložili Forman a Godron (1986) pro obecný krajinný element tuto formulaci:

$S = f (+ \text{heterogenita prostředí, } \pm \text{ disturbance, } + \text{ rozloha, } + \text{ stáří, } + \text{ heterogenita okolí (matrix), } - \text{ izolovanost, } - \text{ ostrost přechodu z matrix do elementu}),$

kde S je druhová rozmanitost, znaménka plus, resp. mínus znamenají pozitivní, resp. negativní vliv na tuto rozmanitost; jednotlivé faktory jsou přitom řazeny sestupně v pravděpodobném pořadí významnosti. Krajinnou matrix se v tomto případě rozumí odlišné okolí konkrétního krajinného elementu, obecněji je matrix definována (Forman

a Godron 1986) jako plošně převládající, případně nejspojitější a funkčně rozhodující krajinný element.

Uvedená závislost vychází z důsledné verifikace principů teorie ostrovní biogeografie (MacArthur a Wilson 1967) v pevninském prostředí. Tzv. ostrovní charakteristiky (velikost, izolovanost) zde totiž nebudou mít takový význam jako charakteristiky či procesy obecné krajinné mozaiky.

Rudis a Ek (1981) převedli uvedenou kvalitativní závislost do kvantitativní podoby a výsledný matematický vztah uplatnili při studiu biotické rozmanitosti dřevin a keřů jednotlivých zbytkových enkláv lesního mezického ekosystému v prostředí agro-urbaní matrix ve Wisconsinu (USA). Autoři uvažují konkrétně význam rozlohy, heterogenity, sukcesního stáří, disturbance a vzájemných vzdáleností jednotlivých enkláv, a to vztahem

$$S' = b_1 (A \cdot T)^{b_2} + b_3 \cdot W + b_4 \cdot I + c,$$

kde S' je počet druhů dřevin a keřů enklávy, A průměrná rozloha enklávy během jejího individuálního vývoje, T heterogenita prostředí enklávy, W společný ukazatel sukcesního stáří a disturbance, I interakční potenciál enklávy vzhledem k jejímu postavení k dalším okolním enklávám (obě veličiny jsou opět průměrovány podle jejich změn v čase), b_1 , b_2 , b_3 , b_4 a c jsou místní součinitele. Průměrování veličin A , W a I je založeno na skutečnosti, že současný počet druhů S' je dán počtem druhů existujících v enklávě v minulosti (semena i mateřské exempláře přežívají určitý čas i po změně vlastností enklávy např. v důsledku těžby dřeva a pastvy, takže uvedené veličiny jsou geometrickými průměry, v nichž větší váhy byly dány časově vzdálenějším údajům). Sukcesní stáří, resp. disturbance byly oceněny podle výšky, resp. hustoty porostu, interakční potenciál byl určen pomocí tzv. gravitačního modelu (Forman a Godron 1986; Whitcomb et al. 1981; Mimra 1991).

Zatímco dosud popsané vztahy platí pro "samostatné" krajinné elementy (enklávy), při studiu krajiny (jakožto holistického součtu jednotlivých elementů) je nezbytné zabývat se současně celým komplexem jejich znaků, nikoliv odděleně vlastnostmi jednotlivých jejich součástí (Forman a Godron 1986). To je zvláště obtížné, jsou-li vyšetřovány fragmentované soustavy krajinných mozaik, např. v kulturní krajině.

Metodologicky lze potom zaměření studia heterogenity krajiny diferencovat na základě:

1. taxonomického nebo ekologického určení té skupiny organismů, o než za dané situace jde; heterogenita prostředí producentů bude záviset na různorodosti především abiocénu, zatímco z hlediska konzumentů lze heterogenitu prostředí definovat rozmanitostí fytocentricky klasifikovaných elementů (ekosystémů);

2. rozlohy studovaného (zájmového) území; heterogenita stanoviště bude patrně vysvětlena kvalitativně odlišným způsobem při srovnání s interpretací heterogenity např. pevninského poloostrova či většího pohoří;

3. chápání daného prostoru; někdy je vhodné prostorovou heterogenitu chápat jako rozmanitost vertikálního uspořádání daného ekosystému (obecně v případě souvislejších a plošně "izotropních" porostů, např. lesů), jindy, zejména v prostorově "roztříštěné" otevřené kulturní krajině, je nutné dát přednost horizontálnímu vyjádření heterogenity, při zanedbání dat o vertikálním členění jednotlivých elementů; v tomto případě však často existuje souvislost mezi akcentováním té či oné roviny a rozlohou

sledovaného území;

4. účelu hodnocení území; fytoцентриcké a lesnické klasifikační systémy (podle jednotlivých škol či autorů), jež se uplatní např. při přírodovědeckém mapování území, budou méně vhodné až nepoužitelné v inženýrských disciplínách, které si často sestavují jednoduché ad hoc klasifikační aparáty.

Nejčastěji je krajinná heterogenita chápána jako stupeň pestrosti přítomných typů prostředí ("habitat"). Toto pojetí je běžné i ve stěžejních pracích principiálně operujících s tímto pojmem v souvislostech krajinné ekologie či geografie (MacArthur a Wilson 1967; Forman a Godron 1986). Krajinná heterogenita je potom dána jednoduše počtem zastoupených typů elementů (či ekosystémů sensu Forman a Godron 1981). Reed (1983) takto dokonce explicitně definoval heterogenitu pro potřeby své práce a prokázal její těsnou závislost na rozloze daného území. Jiní autoři obdobně vyjádřili krajinnou heterogenitu prostým údajem o počtu vertikálně (tj. podle nadmožské výšky) diferencovaných ploch, počtu okrsků vylišených na základě půdní typologie a nebo počtu přítomných rostlinných druhů. Ve všech těchto případech sloužily tyto údaje jako statistická kritéria druhové rozmanitosti určitých skupin flóry a fauny (viz Boecklen 1986). Takto jednoduché způsoby vystižení heterogenity území však jen částečně korelují s vlastnostmi vícerozměrných nik zejména živočišných druhů, např. i ptáků (Boecklen l.c.). Buckley (1986) sice vyšel při studiu druhové rozmanitosti flóry na malých ostrůvcích archipelagu při severozápadním pobřeží Austrálie také z principu rozdělení území na jistý počet odlišných biotopů, avšak ve svém přístupu ("habitat - unit model" využil určité apriorní znalosti ekologických nároků konkrétních přítomných druhů. Na rozdíl od ostatních modelů pracuje tedy "habitat - unit model" s prvkem determinismu, což jej činí, v porovnání se stochastickými modely, méně použitelným při výzkumu rozsáhlejších a silně heterogenních území. Navíc, je poměrně snadné striktně definovat nároky rostlinných druhů, zatímco u živočichů, zejména pohyblivějších taxonů, není dnes možné ekologické nároky v prostorově proměnlivém prostředí přesněji vymezit. Kromě předchozí veličiny však, zejména v "ostrovním" prostředí, hrají značnou roli počet elementů jako takových a relativní početnost jednotlivých typů v rámci souboru všech těchto elementů. Relativní početnost (kvantitativní složka, daná číselnou vyrovnaností zastoupení jednotlivých typů elementů) a "typová" rozmanitost (kvalitativní složka) jsou syntetizovány v tzv. indexu diverzity, kde

$$H = - \sum_{i=1}^n p_i \cdot \log p_i$$

přičemž H je index diverzity, p_i je podíl počtu elementů i -tého typu ku celkovému počtu elementů zastoupených v n typech (ve vzorci se podle okolností používají logaritmy s různým základem). Při posuzování heterogenity krajiny lze místo relativních početností za p_i dosazovat, je-li to vhodné či nutné, také jiné veličiny významnosti daného typu, např. jeho relativní rozlohu a pod. Index diverzity není údajně příliš citlivý na velikost studovaného území (Odum 1977), a tudíž ani na počet krajinných elementů (na němž naopak, při "neměnném" indexu H , biotická rozmanitost dosti silně závisí), na druhé straně je však citlivý na počet typů elementů n . Index diverzity, jakkoliv byl převzat z teorie informace (při čistě formální shodě použitelnosti ve dvou

zásadně odlišných disciplínách, Naveh a Lieberman 1984), je v ekologii obecně velmi široce uplatňován (viz např. Pielou 1975, 1977) a je možno jej považovat za univerzální východisko při popisu heterogenity libovolného ekologického souboru/systému. Také v geografii je tento ukazatel využíván (Paulov 1975; Michal 1988); v krajinné ekologii z něj vyšli Forman a Godron (1986).

Např. MacArthur a MacArthur (1961) zkoumali druhovou rozmanitost ptáků (vyjádřenou indexem diverzity) na 13 územích různých typů prostředí na rozličných místech severoamerického kontinentu. Všechna sledovaná území měla stejnou rozlohu (5 akrů). Autoři zjistili, že druhová diverzita ptáků je lineárně závislá na indexu diverzity hustoty listové hmoty daného porostu ve vertikální rovině, a to bez ohledu na druhové složení vegetace. Jinými slovy, z výsledku vyplynulo, že druhová rozmanitost ptáků je přímo úměrná úplnosti a rovnoměrnosti zastoupení třech hlavních pater vegetace (bylinného, křovinného a stromového); současně byla podána ekologická interpretace těchto zjištění. Na druhé straně však, pro biotickou rozmanitost jiných skupin organismů (zejména primárních konzumentů) bude druhová skladba porostu také velmi důležitá (Forman a Godron 1986). Freemark a Merriam (1986) při studiu vztahů mezi atributy ptačí synuzie a rozlohou, resp. prostorovou heterogenitou 21 lesních ostrovů (3 ÷ 7 260 ha) v zemědělské krajině poblíž Ottawy uplatnili podobný přístup, přičemž jejich modifikovaný index diverzity integroval parametry druhového složení vegetace a její struktury v trojrozměrném prostoru.

Zde je třeba říci, že i relativně homogenní krajinný element má svoji "vnitřní" prostorovou heterogenitu. Ta je dána zejména různým vertikálním uspořádáním, ale má i svou horizontální složku. Forman a Godron (1986) označují nejmenší homogenní jednotku rozlišitelnou v rámci elementu v prostorovém měřítku krajiny termínem "tessera". Význam těchto "subelementárních" jednotek indikuje Kovář (1987), jenž uvádí, že i v rozsáhlých kontinentálních lesích vyžadují ptačí druhy jakousi heterogenitu; zdá se proto, že závislost organismů na rozmanitosti prostředí je obecným jevem. Podobně může být důležitá člověkem řízená diferenciacce zdánlivě velmi homogenní matrix v zemědělské krajině s převahou orných půd. V již citované práci Rudis a Ek (1981) sestavili další ukazatel heterogenity prostředí, tzv. index topografické diverzity T, kde

$$T = - \sum_{i=1}^n p'_i \cdot \log p'_i,$$

přičemž p'_i je zde podíl plochy uzavřené mezi sousedními vrstevnicemi ku ploše celého lesního ostrova a n celkový počet vrstevnic konstituujících jeho vertikální uspořádání; vysoká hodnota indexu T naznačuje bioticky relevantní topografickou variabilitu území ostrova v případě nadprůměrných hustot vrstevnic (indikace rozmanitých xerických podmínek) a v případě existence místních sníženin (známka heterogenních poměrů vyšší vlhkosti půdy). Součin hodnot T.A (kde A je rozloha lesního ostrova) je autory označován jako míra komplexnosti prostředí. Hodnota indexu T je současně funkcí rozlohy ostrova A.

Romme (1982), chápe krajinnou heterogenitu jako kvantitativní rozmanitost přítomných rostlinných společenstev, studoval rozsáhlejší území (73 km²) sukcesně heterogenní mozaiky přírodního lesa v Yellowstonském národním parku. Její hetero-

genitu vyjadřoval třemi vzájemně na sobě více či méně nezávislými indexy, a to indexem pestrosti ("richness"), vyrovnanosti ("evenness") a mozaikovitostí ("patchiness"). První index je dán prostým počtem zastoupených společenstev, druhý stupněm shody jejich relativních ploch a třetí stupněm plošné roztříštěnosti území (v závislosti na velikosti "kaménků" mozaiky a jejich strukturálním kontrastu s bezprostředním okolím). Jelikož autor vyvinul tyto indexy pro účely popisu časových změn jediné krajiny, vyjádřil je v relativních hodnotách, tj. vztažené k jejich maximální možné velikosti. Kromě toho autor použil Shannon-Wienerův index diverzity, při započtení relativních ploch jednotlivých společenstev. Pro sledované území vykazuje průměr uvedených tří relativních indexů prakticky totožný chod s hodnotou indexu diverzity. Na základě znalosti vývoje heterogenity tohoto území pokusili se Romme a Knight (1982) odhadnout velikosti populací tří indikačně významných druhů pěvců (drozd *Sialia currucoides*, králíček *Regulus calendula* a pěnice *Dendroica auduboni*); první z nich vyhledává sukcesně mladé porosty a otevřená místa s padlými kmeny, druhý vyspělé lesy a třetí je v dané mozaice generalistou bez zvláštních nároků. Trendy početnosti těchto druhů byly v souladu s očekáváním; odhad celkového počtu hnízdicích párů všech přítomných druhů ptáků ukázal pozitivní korelaci s ukazateli krajinné heterogenity.

Kromě metod stanovujících prostorovou heterogenitu pomocí původního či různě modifikovaného informačního indexu diverzity existují pro tyto cíle také různé přístupy statistické, známé mj. z geografie a podmíněně použitelné i při studiu heterogenity krajiny (Mimra 1991). Statistické přístupy však, pokud pracují jen s nejběžnějšími charakteristikami, ignorují rozsah analyzovaných souborů/systémů, a proto nejsou patrně nejvhodnější (Mimra 1992).

Roth (1976) použil statistický pohled při zkoumání heterogenity relativně homogenního prostředí mozaik (25 ha) lokálních křovinných útvarů v travnaté krajině Texasu. Vyšel z domněnky, že dokonale pravidelná plošná distribuce elementů křovin či stromů (tj. jednotlivých rostlin), známá např. ze sadů, bude z hlediska bioty (konkrétně ptáků) nejméně vhodná, neboť nebude obsahovat žádný znak plošné rozmanitosti či bioticky relevantní vzor uspořádání mozaiky. Jakmile se však v tomto prostředí objeví proměnlivost vzájemných vzdáleností mezi těmito elementy (čili jakmile vzniknou plošky s diferencovanými hustotami elementů), dojde vlastně k vytvoření jakýchsi samostatných enkláv využitelných určitými druhy v závislosti na jejich nárocích. Pro vyjádření plošné heterogenity tohoto ekosystému využil autor jednoduchý výraz ("index heterogenity") určený podílem směrodatné odchylky vzdálenosti z pomyslného středu sledovaného území k jednotlivým jedincům keřů a aritmetického průměru těchto vzdáleností (jde tedy o koeficient variace vzájemných vzdáleností). Mezi hodnotami tohoto výrazu a druhovou diverzitou ptáků existoval pro vybraná místa lineární vztah; ten naopak nebyl nalezen v případě lesního prostředí (kde významněji než horizontální se uplatní vertikální složka heterogenity, tj. různá vertikální členitost porostu). Soudím, že v měřítku krajiny by tento přístup neobstál, neboť údaj o rovnoměrnosti plošného uspořádání elementů v této dimenzi jednak ztrácí na významu, jednak eliminuje další významnou charakteristiku, a to počet elementů. Dále, Roth (l.c.) dovozuje, že ukazatele plošné (horizontální) heterogenity je třeba ve vhodné formě kombinovat s ukazateli vertikální heterogenity. Ve své rešerši autor cituje výsledky, podle nichž horizontální heterogenita (mozaikovitost) ovlivňuje druhovou

diverzitu ptáků významněji než stratifikace porostu.

Jakkoliv jsou přímé výzkumy biotické rozmanitosti krajiny nepochybně důležitější než nepřímé odhady prostřednictvím určování její prostorové heterogenity, má i tento druhý přístup, zejména v inženýrských disciplínách, své nezastupitelné místo. Jeho opodstatnění podtrhují např. Meentmeyer a Box (1987).

Zde prezentovaný přehled ukazatelů prostorové heterogenity se vesměs týkal kontinuálního prostředí ekosystémů různé rozlohy, byť jimi byly i lesní ostrovy ve kvalitativně odlišné matrix. V zásadě jsou všechny použitelné i v měřítku krajiny; avšak v prostoru *kulturních* krajin, kde je zapotřebí studovat celý heterogenní systém fragmentárních elementů mozaiky, je nutno vzít na zřetel především intenzitu a "pestrost" interakcí mezi těmito elementy, s tím, že rozhodujícím rysem tohoto prostředí je existence bioticky principiálně méněcenné matrix obklopující ve větším či menším rozsahu každý z elementů.

Tuto zvláštnost bere v potaz metoda odhadu biotického významu krajinné mozaiky popsáná v druhé části této práce.

V literatuře je popisován minimálně jeden přístup principiálně využitelný při studiu takových mozaik. Boecklen (1986) vybral 34 různých lesních elementů ($5,6 \div 23,9$ ha) ležících ve východní části USA, pro něž bylo předtím přesně zjištěno druhové složení avifauny. Každý z těchto elementů podrobil detailní analýze, při níž zkoumal 10 charakteristik struktury jejich vegetace. Kombinací těchto elementů získal autor celkem 561 dvojic souborů strukturálních charakteristik, z nichž každý příslušel určitému elementu. Pro každou z těchto dvojic bylo možné matematickou cestou stanovit míru jejich shody, tj. míru podobnosti příslušných elementů. Takový pomyslně "dvouelementový" systém byl pochopitelně celkově tím heterogennější, čím byla míra podobnosti elementů menší. Při známé rozloze a druhové rozmanitosti elementů bylo následně možno pro každou dvojici zjistit velikost součinitelů c a z ve vztahu $S = c A^z$ (kde S je počet zastoupených druhů, A rozloha, c , z místní součinitele). Tímto způsobem autor dále zjistil prokazatelný růst hodnot obou součinitelů s růstem heterogenity daného systému. Odhlédneme-li od formální obtížnosti určování strukturálních charakteristik, lze tomuto přístupu vytknout to, že vytvořením pouze pomyslných, tj. nikoliv reálně existujících systémů byl zcela zanedbán jejich prostorový kontext, tj. funkční souvislost jejich jednotlivých elementů, a že tedy do výpočtů byly zahrnuty i druhy, které sice hnízdí přímo v daných elementech, ale z určitých důvodů vyžadují i elementy okolní, do výpočtů nezařazené. Jinými slovy, na heterogenitě mozaiky v širším pojetí tohoto termínu se podílejí nejen rozmanitost jejich elementů, ale také charakteristiky prostorového uspořádání těchto elementů. Nicméně kvantitativní vyjádření vztahu mezi heterogenitou a biotickou rozmanitostí vzorcem $S = f(A)$, jak to učinil Boecklen (l.c.), by bylo žádoucí. To by totiž usnadnilo využít vzorce jako nástroje předpovědi druhových rozmanitostí těch území/mozaik, odkud by byly empirické údaje o součinitelích c a z , resp. jejich hodnotách ve vztahu k prostorové heterogenitě. Nejnovější přístupy ke studiu prostorové heterogenity krajiny jakožto faktoru její biotické rozmanitosti lze přiblížit jako procesy ověřování, zpřesňování a prohlubování koncepce ostrovní biogeografie v podmínkách pevninských ekosystémů (Brown 1971; Simberloff a Abele 1976; Butcher et al. 1981; Ringler a Heinzlmann 1986), s uvážením dynamiky vlastních "ostrovů" v krajinné matrix (Levin a Paine 1974; Pickett a Thompson 1978; Pickett 1980 ex Forman a Godron 1986). Okolnosti

a význam kombinace obou koncepcí shrnuji v jiné práci (Mimra 1993a). Z pozice studia *kulturní krajiny* nutno upozornit na potřebu sledovat celý heterogenní systém fragmentárních elementů mozaiky, zejména intenzitu a "pestrost" jejich vzájemných interakcí. Rozhodujícím rysem tohoto prostředí je přítom existence principiálně méněcenné matrix obklopující ve větším či menším rozsahu každý z elementů.

2 HODNOCENÍ PROSTOROVÉ HETEROGENITY KULTURNÍ KRAJINY (Mimra 1993b)

Termínem "kulturní krajina" rozumím v této práci krajinu, jejímž plošně převládajícím a nejspojitějším elementem (matrix) jsou intenzivně zemědělsky využívané (tj. převážně orné) a příp. sídelní plochy - relativně drobné a tvarově kompaktní enklávy obcí; matrix tak vykazuje relativně nezřetelné znaky heterogenity. V ní jsou rozprostřeny elementy více či méně fragmentovaného systému tzv. krajinných mozaik.

Krajinnou mozaiku - jakožto reprezentativní příklad kulturní krajiny - pak zde chápu jako celostní systém rozmanitých přirozených a přírodě více či méně blízkých krajinných elementů rozprostřených po způsobu krajinných ostrovů v matrix.

Ekologicky relevantní popis krajinné heterogenity by i zde měl vyhovovat požadavku korelovat ji s veličinou biotické rozmanitosti konkrétně *živočišných* druhů daného území, jíž je možno považovat za jeden z klíčových atributů struktury a následně i fungování krajiny. Komplexní zhodnocení heterogenní krajiny (mj. i z hledisek geografického, autekologického či demekologického) by současně mělo být založeno na postupu univerzálně využitelném v libolné heterogenní mozaice, tedy vlastně v každé krajině. Tento postup zahrnuje kvalitativní (ekosystémová pestrost) i kvantitativní (počet, rozloha) vlastnosti krajinných elementů i mozaiky jakožto celku.

Výpočtové schéma pro kvantitativní určování prostorové heterogenity krajinné mozaiky je pak založeno na syntéze těchto bioticky relevantních atributů krajiny:

- počet a rozloha krajinných elementů mozaiky,
- hustota těchto krajinných elementů,
- celková rozloha krajinné mozaiky (včetně matrix v jejím obvodu),
- typová diverzita zastoupených elementů/ekosystémů v mozaice.

Prostorová heterogenita krajinné mozaiky je potom dána vztahem

$$V = \frac{N}{\sqrt{A}} \cdot \frac{H}{H'}$$

vztahujícím se pouze k biotické rozmanitosti druhů tzv. okrajového prostředí, resp. vztahem

$$V = \frac{F}{\sqrt{A}} \cdot \frac{H}{H'}$$

vztahujícím se naopak k biotické rozmanitosti druhů tzv. vnitřního prostředí. Přitom V je prostorová heterogenita krajinné mozaiky, N je počet elementů okrajového prostředí, F celková rozloha elementů vnitřního prostředí, A je celková rozloha mozaiky, H skutečná ekosystémová pestrost elementů, H' potenciální ekosystémová pestrost elementů. Okrajové prostředí bývá definováno jako ta část elementu, jehož maximální šířka měřená od obvodu elementu nepřesahuje určitou, pro daný typ

elementu specifickou, hranici. Zbývající část elementu (tj. dále směrem k jeho středu) je konvenčně chápána jako prostředí vnitřní.

Vzorci je možno použít i při studiu heterogenity kontinuálního (např. lesního) prostředí, bez ohledu na jeho rozlohu; potom $F=A$, takže

$$V = \frac{\sqrt{A} \cdot H}{H}.$$

Veličinu V je možno chápat jako potenciální biotický význam mozaiky, neboť v příslušném vzorci nejsou uplatňovány další činitele biotické diverzity, zejména disturbance.

Ekosystémová diverzita H se určuje jako Shannon-Wienerův index diverzity přítomné množiny elementů, tj. reálných kombinací určitých vlastností jejich vertikální struktury a hydricity (viz Ambros 1990). Tak se docíluje toho, aby kvantitativní vyjadřování heterogenity sdružovalo jak její horizontální, tak i její vertikální složku. Jako méně vhodná, avšak v určitých případech oprávněná se jeví diferenciacce typů ekosystémů podle jiných kritérií a přístupů. Relativní význam daného typu ekosystému v souboru všech elementů mozaiky je v případě elementů okrajového prostředí dán jeho poměrným početním zastoupením, v případě elementů vnitřního prostředí jeho poměrným plošným zastoupením. Potenciální typová diverzita H' závisí výhradně na rozsahu zvoleného nebo sestaveného klasifikačního systému. Za předpokladu, že veličiny N a F jsou lineární funkcí plochy A a že relativní pestrost H/H' roste s druhou odmocninou této plochy, lze V formálně vyjádřit v jednotkách plochy. Proto se nabízí prověření vztahu $S = bV^y + k$, který je modifikací základního vztahu ostrovní teorie (MacArthur a Wilson 1967; b , y jsou místní konstanty, k je opravný součinitel pro biotickou diverzitu prostředí s "nulovou" heterogenitou).

Ve smyslu struktury uvedených vztahů lze tedy prostorovou heterogenitu kulturní krajiny/mozaiky definovat jako takovou vlastnost (krajinného) systému, jejíž míru lze objektivně vyjádřit syntetickým údajem o počtu, intenzitě a pestrosti vazeb mezi jeho součástmi (elementy), lišícími se navzájem zejména co do typu příslušného ekosystému a co do rozlohy. Tato definice obecně platí i v reálném měřítku "velkých" krajin, kde je při určování prostorové heterogenity vhodné nahradit individuální elementy jejich funkčními soubory ("clusters"), submozaikami, tvořícími hierarchicky mezistupeň k rozměrům elementu a krajiny. Tuto modifikaci základních vztahů lze zdůvodnit skutečností, že reálné kombinace prostorově spjatých ekosystémů (ve shlucích) jsou z hlediska bioty (alespoň živočichů) vždy nadřazeny jakýmkoliv ekosystémům. Pro výpočet prostorové heterogenity/potenciální biotické významnosti krajinné mozaiky lze potom uplatnit vztah

$$V = \frac{F'}{\sqrt{A}} \cdot H,$$

přičemž F' je celková rozloha vymezených souborů/shluků ekosystémů a H je jejich pestrost vyjádřená s ohledem na relativní plošné zastoupení každého z typů shluků. A je opět celková rozloha sledovaného území (krajiny), tj. součet rozloh shluků ekosystémů a (obvykle agro-urbánní) matrix.

Takto modifikovaný výpočet má oproti dříve popsanému postupu několik výhod. Především zlomek v součinnu přímo indikuje stupeň dominance krajinné matrix, hrající zásadní roli v dynamice krajiny, tj. v tocích druhů, hmot a energií. Celková rozloha

submozaik, nahrazující údaje o počtu a rozloze elementů, může mít ve srovnání s nimi i větší vypovídací valenci: uvědomme si např., že masivní krajinné změny, ke kterým u nás v posledních desetiletích došlo a u nichž se všeobecně předpokládají negativní důsledky, se zdaleka nejvýrazněji projeví ve zvýšení podílu zorněných ploch, čili v dalším zintenzivnění vlivů ekologicky méněcenné matrix; prostá změna hodnot však zde může skrývat daleko závažnější skutečnost kvalitativní změny povahy matrix (např. z TTP na orné půdy), neboť prvním kritériem určování matrix je její plošná převaha nad ostatními typy elementů. Další výhodnou skutečností při této podobě výpočtu je to, že výsledek spíše než kvantitativní stránku krajinné heterogenity (souvisějící s celkovou druhovou rozmanitostí S) ilustruje její kvalitativní aspekty (souvisějící s druhovou rozmanitostí ekologicky náročnějších a tudíž ze sosiekologického hlediska klíčových a hodnotnějších druhů), takže je použitelný i jako ukazatel krajinné heterogenity jakožto abstraktního fenoménu, jak ji může chápat statistika, geografie i jiné disciplíny. Konečně, při zachování určitých pravidel vymezení submozaik (týkajících se zvláště jejich rozlohy, typicky řádově v desítkách hektarů) může být jejich typová diference relativně snadnou a rutinně opakovatelnou záležitostí, jednodušší než diference samotných elementů, a tudíž nevyžadující sestavování úplných klíčů jejich možných typů. Ostatně, úplnou škálu možných typů submozaik kulturní krajiny patrně nebude možné vůbec sestavit, vzhledem k obrovskému počtu možných kombinací jejich ekosystémů; jednotlivé krajiny nanejvýš budou vykazovat typickou přítomnost té či oné kombinace, více či méně jedinečné ve srovnání s krajinami ostatními (viz např. typické kombinace prostorově závislých mokřadních elementů v rybníčních soustavách jižních Čech).

Popsaný postup lze ilustrovat na příkladu nelesní enklávy (1718 ha) obklopené rozsáhlými lesy v pahorkatinné CHKO Křivoklátsko. Tuto enklávu lze hodnotit jako samostatnou krajinnou jednotku, splňující vzhledem k její rozloze, utváření a heterogenitě podmínky vyplývající z definice krajiny (sensu Forman a Godron 1986). V zájmovém území enklávy (Obr. 1) bylo vylíšeno celkem 12 shluků ekosystémů (submozaik) v 10 samostatných typech. Typová diference shluků/submozaik je zřejmá z obrázku. Celková rozloha submozaik je $F' = 554$ ha, zbývající plocha enklávy (mozaiky) činí 1164 ha a je tvořena prostředím agro-urbánní matrix. Vzhledem k vysoké rozmanitosti a relativní plošné vyrovnanosti submozaik činí $H = 0,924$, přičemž výpočet byl proveden podle klasického vztahu pro stanovení indexu diverzity H uvedeného v první části této práce, s dekadickým logaritmem. Kvantitativní vyjádření prostorové heterogenity mozaiky ($V = 12,35$) je podle mého názoru vhodným nepřímým indikátorem biotické diverzity sledovaného území a zároveň přiměřeným ukazatelem kvality daného krajinného prostoru jako takového.

ZÁVĚR

V kontextu pojednávané problematiky a s ohledem na principiální význam krajinné heterogenity pro biotickou diverzitu (jak byl až dosud podchycen v současné literatuře krajinné ekologie) se jeví jako účelné prohlubovat při studiu tohoto fenoménu kvantitativní přístupy, založené na číselném vyhodnocování míry heterogenity té které krajiny. Tyto přístupy totiž navíc poskytují i základ hlubšího kvalitativního chápání souvislostí, tj. poznání mechanismu vztahů mezi biotou a jejím prostředím.



Obr. 1. Situace zájmového území v CHKO Křivoklátsko.
Na obrázku je znázorněna poloha jednotlivých submozaik; jejich typová diferenciacie je vyjádřena odlišným grafickým značením jejich ploch.

Za perspektivní považují zvláště další zkoumání prostorové heterogenity *kulturní krajiny*, jejíž biota reflektuje nejen strukturní znaky krajinného prostoru (přičemž ty jsou ve více či méně podstatné míře dané záměrnou činností člověka, zejména zemědělce), ale i další ekologické faktory, podmíněné antropogenními vlivy. Domnívám se, že kvantitativní chápání této vztažnosti může právě v tomto typu krajiny přinést podstatné a užitečné poznatky.

LITERATÚRA

- AMBROS, Z. (1990). Charakteristika abiotického prostředí ekosystému chorické dimenze jako podklad pro hodnocení stavu a vývoje životního prostředí krajiny. *Závěrečná zpráva VÚ II-7-4-01-03/1990*. Brno (VŠZ).
- BOECKLEN, W.J. (1986). Effects of habitat heterogeneity on the species - area relationship of forest birds. *Journal of Biogeography*, 13, 59-68.
- BROWN, J.H. (1971). Mammals on mountaintops: Nonequilibrium insular biogeography. *The American Naturalist*, 105, 467-478.
- BUCKLEY, R. (1982). The habitat-unit model of island biogeography. *Journal of Biogeography*, 9, 339-344.
- BUTCHER, G.S., NIERING, W.A., BARRY, N.J. a GOODWIN, R.H. (1981). Equilibrium biogeography and the size of nature preserves: An avian case study. *Oecologia*, 49, 29-37.
- FORMAN, R.T.T., GALLI, A.E., LECK, C.F. (1976). Forest size and avian diversity in New Jersey woodlots with some land use implications. *Oecologia*, 26, 1-8.
- FORMAN, R.T.T., GODRON, M. (1981). Patches and structural components for a landscape ecology. *BioScience*, 31, 733-740.
- FORMAN, R.T.T., GODRON, M. (1986). *Landscape Ecology*. New York (Wiley).
- FREEMARK, K.E., MERRIAM, H.G. (1986). Importance of area and habitat heterogeneity to bird assemblages in temperate forests fragments. *Biological Conservation*, 36, 115-141.
- HANSSON, L. (1977). Landscape ecology and stability of populations. *Landscape Planning*, 4, 85-93.
- KOLEJKA, J. (1982). Exaktizace hodnocení změn krajiny. *Sborník Československé geografické společnosti*, 87.
- KOVÁŘ, P. (1987). O co jde v krajinné ekologii? *Živa*, 35, 162-165.
- LEVIN, S.A., PAINE R.T. (1974). Disturbance, patch formation and community structure (spatial heterogeneity/intertidal zone). *Proceedings of National Academy of Sciences USA*, 71, 2744-2747.
- MACARTHUR, R.H., MACARTHUR, J.W. (1961). On bird species diversity. *Ecology*, 42, 594-598.
- MACARTHUR, R.H., WILSON, E.O. (1967). *The Theory of Island Biogeography*. Princeton (Princeton University Press).
- MICHAL, P. (1988). Geografické usporiadanie pôdneho krytu. *Geografický časopis*, 40, 209-219.
- MEENTMAYER, V., BOX, E.O. (1987). Scale effects in landscape studies. In Turner, M.G., ed. *Landscape Heterogeneity and Disturbance. Ecological Studies*, 64. New York (Springer).
- MIMRA, M. (1991). Využívání hydrologických hledisek v krajinné ekologii. In *Sborník konference Ekologické konflikty ve vodním hospodářství*, Kostelec nad Černými lesy (IAE).
- MIMRA, M. (1992). *Hodnocení funkce a významu povrchových vod v krajinné ekologii*. Písemný referát k odborné zkoušce, Vysoká škola zemědělská, Praha.
- MIMRA, M. (1993a). Druhová ochrana v krajinné a její předpoklady. *Vesmír*, 72, 273-275.
- MIMRA, M. (1993b). *Hodnocení prostorové heterogenity kulturní krajiny*. Kandidátská dizertační práce, Vysoká škola zemědělská, Praha.
- NAVEH, Z., LIEBERMAN, A.S. (1984). *Landscape Ecology. Theory and Application*. New York (Springer).
- ODUM, E.P. (1977). *Základy ekologie*. Praha (Academia).
- PAULOV, J. (1975). Entrópia a priestorová štruktúra. *Geografický časopis*, 27, 52-60.
- PETCH, J.R., KOLEJKA, J. (1990). The tradition of landscape ecology in Czechoslovakia. In Zonneveld, I.S., Forman, R.T.T., eds. *Changing Landscapes: An Ecological Perspective*. New York (Springer).

- PICKETT, S.T.A., THOMPSON, J.N. (1978). Patch dynamics and the design of nature reserves. *Biological Conservation*, 13, 27-37.
- PICTON, H., MACKIE, R.J. (1980). Single species island biogeography and Montana mule deer. *Biological Conservation*, 19, 41-49.
- PIELOU, E.C. (1975). *Ecological Diversity*. New York (Wiley).
- PIELOU, E.C. (1977). *Mathematical Ecology*. New York (Wiley).
- REED, T.M. (1983). The role of species - area relationships in reserve choice: A British example. *Biological Conservation*, 25, 263-271.
- RINGLER, A., HEINZELMANN, F. (1986). State of knowledge about the equilibrium theory of island biogeography and planning of nature reserves. In *Sborník konference Biotop - Verbung in der Landschaft*. Laufen/Salzach.
- ROMME, W.H. (1982). Fire and landscape diversity in subalpine forests of Yellowstone National Park. *Ecological Monographs*, 52, 199-221.
- ROMME, W.H., KNIGHT, D.H. (1982). Landscape diversity: The concept applied to Yellowstone Park. *BioScience*, 32, 664-670.
- ROTH, R.R. (1976). Spatial heterogeneity and bird species diversity. *Ecology*, 57, 773-782.
- RUDIS, V.A., EK, A.R. (1981). Optimization of forest island spatial patterns: Methodology for analysis of landscape pattern. In Burgess, R.L., Sharpe, D.M., eds. *Forest Island Dynamics in Man - dominated Landscapes*. New York (Springer).
- SIMBERLOFF, D.S., ABELE, L.G. (1976). Island biogeography: theory and conservation practice. *Science*, 191, 285-286.
- TURNER, M.G., ed. (1987). Landscape Heterogeneity and Disturbance. *Ecological Studies*, 64. New York (Springer).
- WHITCOMB, R.F., ROBBINS, C.S., LYNCH, J.F., WHITCOMB, B.L., KLIMKIEWICZ, M.K., BYSTRAK, D. (1981). Effects of forest fragmentation on avifauna of the Eastern deciduous forest. In Burgess, R.L., Sharpe, D.M., eds. *Forest Island Dynamics in Man - Dominated Landscapes*. New York (Springer), pp. 125-206.

Martin Mimra

EVALUATION OF SPATIAL HETEROGENEITY OF LANDSCAPE FROM THE POINT OF VIEW OF ITS BIOTIC RICHNESS

Spatial heterogeneity of the landscape is generally considered one of the determining factors of species (biotic) diversity (biodiversity) of landscape ecosystem. Study of landscape heterogeneity falls in the sphere of interest of landscape ecology that defines it (in the sense of Forman and Godron 1986) as quantifiable type diversity of the present landscape elements (ecosystems) in their horizontal arrangement within the given landscape.

Dependence of biotic diversity on landscape heterogeneity is given by general relations between biotic diversity and ecological properties of the general landscape element. Besides environmental heterogeneity especially disturbance is of a principal significance here and less the remaining properties of element and its environment. The mentioned relations were translated also to quantitative expression.

While studying the landscape heterogeneity as a holistic sum of its single elements it is necessary to deal with not only separated properties of its individual parts but simultaneously with the whole complex of their traits. Then the landscape heterogeneity can be interpreted as a degree of diversity of the present types of environment - habitats. For its expression numerous relevant criteria were elaborated in dependence on intention and purpose of the study, as well as on the pattern of the observed biota group: spatial factors of species diversity of animals (especially of big and moving species) are of more comprehensive nature in comparison with the factors of plant

biodiversity. Besides simpler indices of landscape heterogeneity (number of represented habitats) Shannon-Wiener diversity index in various modifications and statistic quantities of landscape horizontal arrangement are used.

A specific trait of the man-dominated landscape is the fragmentary nature of the system of landscape mosaic where the decisive feature is the existence of biota hostile matrix surrounding its elements. This situation can be studied by means of application of the theory of island biogeography considering dynamism of "island" elements in landscape matrix.

In presented contribution I propose the way of quantitative evaluation of spatial heterogeneity of landscape mosaics, defined as a holistic system of diverse natural and semi-natural landscape elements/"islands" distributed in agro-urban matrix of man-dominated landscape.

I then define heterogeneity of landscape mosaic as a quantity that can be objectively expressed by a synthetic date on number, rate and richness of links between its parts (elements) differing in type of the corresponding ecosystem and in area. I simultaneously translate this definition into mathematical formulation.

Its basic form is principally effective also in real scale of "large" landscapes, where in spatial heterogeneity their functional sets (clusters, sub-mosaics) are applied rather than the individual elements. Real combinations of spatial clustered ecosystems (in clusters) are from the point of view of biota, especially animals, functionally superior to any isolated elements. I illustrate this situation on a particular case of man-dominated landscape in the Protected Landscape Region Křivoklátsko.

Quantitative approaches to the evaluation of landscape heterogeneity seem to be also an adequate tool for understanding qualitative relationships, especially and precisely in man-dominated landscape with intense anthropogenic disturbance.

Translated by H. C o n t r e r a s o v á