

Modelovanie potenciálu distribúcie hmyzovníkov (*Ophrys*) na Devínskej Kobyle

Modelling potential distribution of the members of the genus *Ophrys* on the Devínska Kobyla Mt

DUŠAN SENKO

Botanický ústav SAV, Dúbravská cesta 9, 845 23 Bratislava, dusan.senko@savba.sk

Abstract: Sheep and cattle grazing of thermophilic meadows of the Devínska Kobyla Mt. was abandoned in 20th century. As a consequence, succession of these habitats turned large areas into forest. Due to changes in agricultural practices the extent of calcareous grasslands dramatically decreased and the remaining meadows have become extremely fragmented. Abundance of several graminoid species (e.g. *Bromus erectus*) increased and reduction of their dominance is required. Conservation and restoration of rich-in-species habitats requires appropriate interventions after the traditional forms of management stopped. Like many other orchids, the members of the genus *Ophrys* have been significantly influenced by habitat destruction. The aim of this work is explore methods to predict potential occurrence of the target species to secure their conservation. For this purpose we use distribution algorithms for environmental niche modelling and for its generalised transfer to the future climatic scenarios. The models of the recent and potential spatial expansion allow us to identify localities with an importance for a long-term survival of the observed species, and they help us to plan future strategies of the protection and management of the landscape.

The model of potential recent climatic niche of *Ophrys apifera* points out a lower climate fluctuation typical mainly on plateaus. The model plausibility is verified by the discovery of blooming plants around and in the Waitov lom quarry in 2016. The model of *Ophrys holosericea* refers to a few potential localities where cottages and houses are built now. Several predicted localities are nowadays covered by forest. The model of *Ophrys sphegodes* is focused to the areas of its historical occurrence near Devín. They were destroyed by the development of recreational objects above the foot of the Devínska Kobyla Mt. Regarding future predictions, an increase in the average annual temperature from +0.1 °C (2050) to +2.9 °C (2070) is predicted in the recent localities of *O. apifera*. The most significant change was recorded for *O. holosericea* in 2050 (+1.7 °C or +1.8 °C), and 2070 (+2.4 °C or +3.5 °C). The locality of *O. sphegodes* has a temperature growth from +0.8 °C (2050) to +2.6 °C (2070). The outputs of model for 2050, show a shift of the localities towards higher altitude (to the vicinity of elevation point 514 m a.s.l.). Signs of eventual adaptation of the species to the relatively higher air temperatures, but not arid conditions, are visible. For 2070, there is no optimal climatic similarity with the recent occurrence. Decrease in species distribution potential refers to the combination of lower precipitation and higher temperature in both climatic scenarios 2070. We assume that there is a whole series of restrictions in chosen methodology and initial data (mostly quality and accuracy of the climatic models in the future). We see restrictions in inability to model the evolutionary and phenotype changes, climate change adaptations, and potential changes in the preference of biotope inhabitation. Because of that, the distribution potential might be under/overrated in the future. The approach we used in this work can be used for any species to understand their potential occurrence in order to preserve rare species. It can be a lead for management measures to ease impacts and adapt to climate change.

Key words: calcareous grassland, climate change, environmental niche modelling, habitat suitability modelling, management.

Úvod

Klimatické zmeny a priame využívanie krajiny človekom sú jedny z hlavných príčin straty biodiverzity, pričom ich kombinovaný účinok môže byť väčší ako jeden z týchto faktorov pôsobiaci sám (de Chazal & Rounsevell 2009). Obe pritom znižujú druhové bohatstvo, a to najmä na lokálnej úrovni (Sala et al. 2000). V súvislosti so zmenou klímy sa predpokladajú tri hlavné možnosti ohrozenia druhov: (a) vyhynutie, (b) adaptácia a (c) migrácia do vhodnejších podmienok geografického priestoru (Rosenzweig et al., 2007, Moustakas & Evans 2013). Avšak, klimatická zmena môže byť rýchlejšia ako schopnosť adaptácie a migrácie (Thuiller et al. 2005). Očakávame, že druhy s úzkou ekologickou valenciou a pomerne malou schopnosťou reagovať na relatívne rýchlu zmenu životného prostredia, budú oveľa zraniteľnejšie (Zhu et al. 2012). Predpokladáme, že rastlinné druhy, ktoré sú charakteristické pre konkrétnu lokalitu, budú na klimatickú zmenu reagovať veľmi podobným spôsobom (Berry et al. 2003, Pompe et al. 2010). Distribučné algoritmy sú potenciálne užitočné pre modelovanie ekologickej niky a pre jej zovšeobecnené prenesenie do budúcich klimatických scenárov. Model recentného a potenciálneho priestorového rozšírenia umožňuje identifikovať lokality s osobitným významom pre dlhodobé prežitie sledovaného druhu a pomáha plánovať budúce stratégie ochrany a manažmentu územia.

Poloprirodzené travinno-bylinné spoločenstvá na karbonátovom geologickom podloží a pôdach chudobných na živiny, tvoria druhovo bohaté extrazonálne sucho a teplomilné porasty. Na rozdiel od prirodzeného bezlesia vznikli v priestore strednej Európy po rozsiahlom odlesnení biotopov a niekoľko storočí boli udržiavané tradičnými hospodárskymi činnosťami (pásenie, kosenie, vypaľovanie). Od polovice 20. storočia postupne strácali svoj hospodársky význam. V klimatických podmienkach strednej Európy dochádza na týchto teplomilných lúkach bez zásahov človeka k úspešným zmenám, a to v podobe prenikania mezofilných druhov, postupného zarastania a nástupu lesa. V súčasnosti sú ohrozené najmä sekundárnou sukcesiou, fragmentáciou a izoláciou lokalít (Ryser et al. 1995, Hurst & John 1999, Chytrý 2001, Münzbergová 2001, Kahmen et al. 2002, Poschlod & WallisDeVries 2002, Matthies et al. 2004, Alard et al. 2005, Van Looya et al. 2016).

Rovnako aj na Devínskej Kobyle sa primárne bezlesné plochy rozširovali po opakovanom a rozsiahlom odlesnení územia. Vytvárali sa tak náhradné

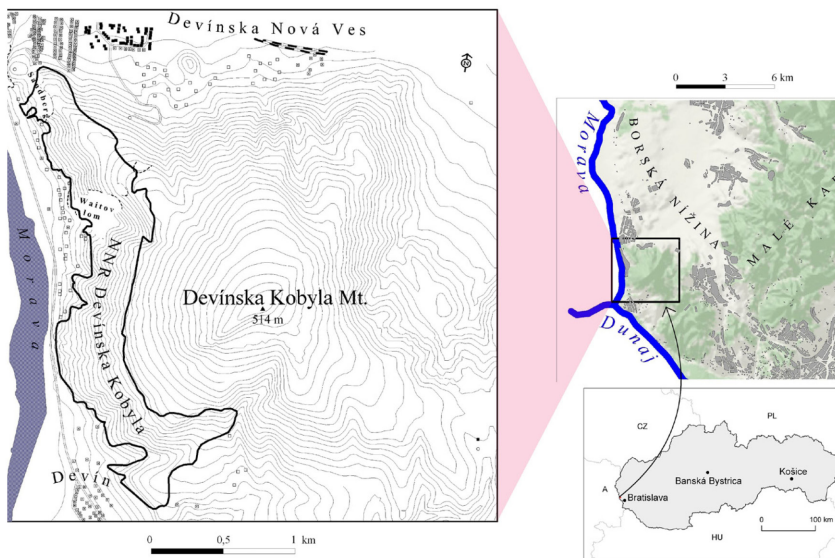
porasty po teplomilných lesoch, dubinách a dubohrabinách (Michalko 1982, Michalko et al. 1986). Človek tu otváral nové možnosti prežiť vzácnym teplomilným druhom. Ich druhové zloženie bolo vyselektované kosením a dlhodobou extenzívnou pastvou hospodárskych zvierat. Po ukončení obhospodarovania však v sekundárnych travinno-bylinných spoločenstvách vzrastá pokrývnosť vysokých druhov, najmä tráv (*Brachypodium pinnatum*, *Bromus erectus*), tým sa redukuje prienik svetla do nižších vrstiev porastu. Následné neodstraňovanie odumretej biomasy má za následok tvorbu hrubej vrstvy stariny, ktorá zabraňuje klíčeniu semien a rastu semenáčikov mnohých druhov rastlín. Druhové bohatstvo v spoločenstvách klesá, mnohé sa z porastov strácajú. Postupne sa zvyšuje pokrývnosť drevín a sukcesia smeruje k lesu (Dzwonko & Loster 1998, Poschlod et al. 1998). Obhospodarovanie lúk bolo na Devínskej Kobyle ukončené v päťdesiatych rokoch minulého storočia. Ochrana ohrozeného biotopu suchých trávnikov a na nich viazaných špecifických rastlinných druhov, patrí v strednej Európe k tradičným a stále aktuálnym témam (Hegg et al. 1992, Poschlod & WallisDeVries 2002, Török et al. 2012).

V práci sa preto zameriavame na modelovanie potenciálu súčasného výskytu a jeho predikciu, či krátky opis manažmentových opatrení. Ako modelové druhy sme si vybrali druhy *Ophrys apifera*, *O. holosericea* a *O. sphegodes*¹. Na Slovensku ide o vzácne druhy, a to najmä vďaka malému počtu lokalít, ktoré navyše patria medzi ohrozené typy travinno-bylinných biotopov (Eliáš et al. 2015). Nomenklatúra taxónov je podľa Marholda & Hindáka (1998). Názvoslovie a systém syntaxónov uvádzame podľa Jarolímeck et al. (2008).

Opis územia a modelových druhov

Študovaným územím je Devínska Kobyla (obr. 1), ktorá je súčasťou Devínskych Karpát. Tie sú v rámci geomorfologického členenia Slovenska (Mazúr & Lukniš 1980) najjužnejším oddielom Malých Karpát. Geografická poloha determinovala pestré fyzickogeografické pomery, odrážajúce sa aj v mimoriadne bohatej flóre. Druhy ako *Artemisia austriaca*, *Conringia austriaca*, *Ononis pussila*, *Orobanche artemisiae-campestris*, *O. teucarii*, *Peucedanum arenarium* a *Rhamnus saxatilis* subsp. *saxatilis* boli zaznamenané v rámci Slovenska len z územia Devínskej Kobyle (Hegedúšová et al. 2010). Na pokraji vyhynutia je *Gypsophila paniculata*, ktorej výskyt je viazaný na piesky okolia Sandbergu. Optimálny sklon georeliéfu, pri ktorom je maximalizovaný

¹ Na Devínskej Kobyle sa na presvetlených miestach a lemoch krovín vyskytuje aj *Ophrys insectifera*, ktorý rastie aj na lokalitách s *Ophrys apifera* a *O. sphegodes*.



Obr. 1. Lokalizácia študovaného územia.

Fig. 1. Localization of the studied area.

energetický zisk zo slnečného žiarenia, je v prípade Slovenska, v rozmedzí 36 – 44 ° (Hofierka & Cebecauer 2007). Priestorová variabilita globálneho slnečného žiarenia je preto na Devínskej Kobyle významný diferenciačný faktor pre vytvorenie teplomilnej vegetácie (Hegedúšová & Senko 2011). Nachádzajú sa tu totiž zlomové svahy s veľkými sklonmi. Na predmetnom výreze 6,36 % pixlov má sklon od 0 ° do 20 °; 0,38 % do 30 °, 72,16 % do 40 ° a 22,10 % nad 40 °. Títo autori z Devínskej Kobyle uvádzajú nasledovné travinno-bylinné spoločenstvá z triedy *Festuco-Brometea*: fytocenózy inklinujúce k asociácii *Poo badensis-Festucetum pallentis* na kamenitých zvetralinách a na plytkých litozemiach, spoločenstvo *Festuco pallentis-Caricetum humilis* na plytkých protorendzinách s kamenitým povrchom, asociáciu *Festuco valesiacae-Stipetum capillatae* na miernejších svahoch a na vrcholových plošinách a asociáciu *Scabioso ochroleucaae-Brachypodietum pinnati* na svahoch a sprašových príkrovoch s hlbšími pôdami. V súčasnosti považujeme za plošne najrozšírenejšie sukcesné štádiá s *Bromus erectus*, ktoré môžeme zaradiť do zväzov *Bromion erecti*, *Cirsio-Brachypodion pinnati* a *Geranion sanguinei*. Približne do polovice 20. storočia tu bolo významným faktorom pre zachovanie xerotermných rastlinných spoločenstiev a ich druhového bohatstva kosenie, vypa-

ľovanie a pastva (Kaleta 1965). Ešte Ptačovský (1959) spomína pasenie veľkých stád oviec, ale aj zorávanie suchých panónskych svahov. Kozy sa pásli výlučne na lúkach pri Devínskej Novej Vsi a kravy do roku 1947 v oblasti Sandbergu. Ovce dominovali najmä pri Devíne a nad vinohradmi okolo vápenky medzi Slovincom a Waitovým lomom. Po roku 1945 bola zavedená spoločná pastva kôz a oviec, ktorá po roku 1965 pozvoľne zanikala (Balážová, Encingerová in verb.). Po vyhlásení ŠPR Devínska Kobyla v roku 1964 bolo v súlade s vtedajšou koncepciou ochrany prírody pasenie, kosenie a eliminácia drevín na území rezervácie zakázané. Ďalším negatívnym zásahom bolo zalesňovanie územia dnešnej NPR, ktoré spomína už Kaleta (1965).

Historický výskyt *Ophrys apifera* sa na Devínskej Kobyle považoval za pravdepodobný a predpokladal sa na jz. svahu (Feráková et al. 1997). Druh tu bol potvrdený až v roku 1999 (Ondrášek & Valenta 2000). Na lokalite s najvyšším počtom kvitnúcich rastlín rastie spoločenstvo *Poo badensis-Festucetum pallentis*, prechode *Geranio sanguinei-Dictamnenum albae*. Nachádza sa na denudačne oddelenom stupni nižšieho pedimentu (poriečna roveň) holocénneho veku. Nadmorská výška zarovnaného povrchu sa pohybuje od 240 až do 255 m n. m. Sklon je od 5 ° až do 7 °. Prevláda sz. až sv. orientácia. Z erózných procesov sa prejavuje rozpúšťanie, splach a veterná erózia. Rastliny sú sústredené prevažne na hranách erózných rýh. V študovanom území kvitne zo všetkých zástupcov rodu *Ophrys* najneskôr, približne začiatkom júna. Druh sa vyznačuje silne nepravidelným kvitnutím. Pričom tieto výkyvy nemusia nutne odrážať populačnú fluktuáciu. Niektoré rastliny (aj na Devínskej Kobyle) dokážu kvitnúť aj dva, či tri roky za sebou (Wells & Cox 1991). V rokoch 2005, 2006, 2010 – 12 a 2014 – 16 sme zaznamenali vyše 150 kvitnúcich rastlín. Po relatívne suchších jarných obdobiach sme v období 1999 až 2004 našli len niekoľko málo kvitnúcich rastlín. Naproti tomu v roku 2016 sa potvrdili ďalšie miesta jeho výskytu, a to vo Waitovom lome a 400 m sz. smerom (3 jed. Devečka in verb., 58 jed., Chrenková in verb.).

Ophrys holosericea bol na Devínskej Kobyle objavený len v roku 1995. Celkovo sme zaznamenali (obdobie rokov 1995 – 2016) na troch lokalitách okolo 20 až 40 kvitnúcich rastlín s porastom prevažne *Polygalo majoris-Brachypodietum pinnati*. Spolu s Vrchnou horou (tisíce kvitnúcich rastlín) ide o dve známe lokality tohto druhu na Slovensku. Lokalitu na Devínskej Kobyle predstavuje menej aktívny zlomovo-denudačný svah kvartérneho veku. Nadmorská výška sa pohybuje od 160 do 170 m n. m. a sklon od 25 ° do 35 °. Prevláda jz a zsz orientácia. Z procesov prevláda pohyb zvetralín, splach a ryhová erózia.

Ophrys sphegodes na Devínskej Kobyle predstavuje v rámci Slovenska jeho severnú hranicu rozšírenia. Druh prvý raz objavil Krapf v roku 1856 (Procházka & Potůček 1999). Považoval sa za vyhynutý, až kým ho v roku 1969 až 1977 na južných svahoch Devínskej Kobyle s porastami medzi *Geranio sanguinei-Dictamnenum albae* a *Polygalo majoris-Brachypodietum pinnati* znovuobjavil Alexander Lux (Lux 1980). Populáciu, až na niekoľko výkyvov (napr. v roku 2005 22 kvitnúcich rastlín), tvorí v závislosti od kosenia a klimatických podmienok menej ako desať kvitnúcich rastlín (2014 tri, 2015 päť a 2016 šesť). Každý rok sú viaceré rastliny vo vegetačnom pokoji, prípadne nekvitnúce. Rastie na svahu úvaliny na zlomovej línii kvartérneho veku. Lokalita bola v minulosti terasovaná a antropogénne zarovnávaná. Nadmorská výška sa pohybuje okolo 160 m n. m. a sklon od 30 ° do 35 °. Prevláda jz a zsz orientácia. Z procesov prevláda splach a rýhová erózia.

Metodika

Základným dátovým podkladom výškových údajov k definovanému polohovému systému boli dáta z fotogrametrického mapovania (3D výškové body a zlomové línie ako polylinie ZM), vyhotovené stereofotogrametricky pri ortorektifikácii leteckých meračských snímok. Z primárneho geomorfometrického parametra (nadmorskej výšky, v metroch) sme cez modul *r.slope.aspect* v prostredí GRASS GIS v 7.1 (GRASS Development Team 2016) odvodili sklon (v) a orientáciu georeliéfu voči svetovým stranám (východ = 0 °, sever = 90 °, západ = 180 °, juh 270 °).

Parametre slnečného žiarenia (priame, difúzne, odrazené a globálne slnečné žiarenie, v $\text{Wh}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{deň}^{-1}$) sme vypočítali v upravenom kóde modulu *r.sun* (programovanie L. Demovič, VS SAV) v prostredí GRASS GIS v 7.1, ktorý umožňoval paralelizovaný výpočet na superpočítači SAV Aurel. Rozlíšenie týchto rastrov sa odvíjalo z rozlíšenia digitálneho modelu (t. j. 2×2 m). Časový prírastok výpočtu pre 365 dní bol zvolený na tri minúty. Rastre Linkeho koeficientu zákalu atmosféry a odrazivosti georeliéfu (albeda), ktoré vstupovali do výpočtu, predstavovali denné dlhodobé priemerné hodnoty, ktoré nám poskytol Solargis (Bratislava). Jednotlivé zložky slnečného žiarenia sme spočítali do mesačných a ročných súm.

Plauzibilita modelovania potenciálu krajiny je determinovaná kvalitou a presnosťou vstupných dát, ako i použitých metód pri ich spracovaní. Teplota vzduchu a zrážky citlivo reagujú na zmeny fyzikogeografických podmienok v topickej dimenzii. Minár et al. (2001) uvádza, že získané výsledky z klimatických staníc sú reprezentatívne len pre analogické typy stanovišť. Preto sme využili aj systém INCA, ktorý je založený na kombinácii posledných dostupných pozorovaní stavu atmosféry a predpovedí atmosférického modelu. Tieto dáta (teplota vzduchu v °C a zrážky v mm) v sebe kombinujú analýzu meteorologických prvkov, ich extrapoláciu na základe štatisticko-fyzikálnych metód, a to v rozlíšení približne 100 m. Zdroje extrapolácie sú: 1) model ALADIN (atmosférický model), 2) pozorovania z meteorologických staníc a zrážkomerných sietí a 3) radarové a satelitné merania. Výsledkom je čo najpresnejší stav počasia v konkrétnej geografickej oblasti za každú hodinu. Získali sme tak pre každý parameter 23 hodnôt za deň. Domnievame sa, že mesačný a ročný priemer je z radu týchto hodnôt pravdepodobnejšie výpovednejší a presnejší ako bežne používaný priemer z meteorologických staníc, ktorý uvažuje len s tromi hodnotami

za deň (o 7, 14 a 21 hod., Suklitsch et al. 2015). Vzhľadom na fyzikálnu podstatu spojito sa meniacich premenných (teploty vzduchu a zrážok) autori Atkinson (2004) a Wang et al. (2016) odporúčajú ich interpoláciu s cieľom priestorového zosúladenia jednotlivých premenných. Rastre boli priestorovo prepočítané na základe korelácie medzi nadmorskou výškou a pluviometrickým gradientom (Ruiz-Arias & et al. 2010, Senko 2010). Tým sme splnili elementárnu podmienku rovnakého počtu riadkov a stĺpcov dátových podkladov, ktoré vstupovali do modelovania (rozlíšenie 2×2 m).

Aby sme minimalizovali skreslenie výsledkov (napr. pod vplyvom priestorovej fluktuácie kvitnutia), ako vstupnú informáciu o výskyte jednotlivých druhov hmyzovníkov sme zvolili polygóny hraníc ich viacročného výskytu za obdobie 1995 až 2016. Pri *O. apifera* to boli štyri plochy o sumárnej veľkosti 104,89 árov, tri plochy pri *O. holosericea* v sume 18,63 árov a pri *O. sphegodes* štyri 18,03 árové plochy. Polygóny sme cez modul *r.to.vect* v prostredí GRASS GIS v 7.1 konvertovali na bodové pole. To sa odvíjalo od priestorového rozlíšenia dát. Výsledkom bola sieť bodov po 2×2 m. Každému bodu sme prostredníctvom modulu *v.what.rast* priradili prekrývajúce sa hodnoty environmentálnych premenných.

Všetky environmentálne parametre boli testované na normálne rozdelenie (distribúciu) a párové korelácie. Na modelovanie recentného potenciálu sme prostredníctvom korelačnej matice modulu *r.covar* v prostredí GRASS GIS v 7.1 vylúčili prediktory s korelačným koeficientom nad 0,7 (boli odstránene silne korelované premenné). Ide o prahovú hodnotu (hraničná hodnota výraznej tesnosti), ktorú sme si zvolili pre odstraňovanie kolineárnych premenných (Dormann et al. 2013). Vnútorne silne pozitívna korelácia bola nájdená medzi mesačnými a ročnými hodnotami teploty vzduchu ($r = 0,96$), zrážok ($r = 0,93$), globálneho slnečného žiarenia ($r = 0,78$) a odrazeného slnečného žiarenia ($r = 0,8$). Aby sa zabránilo multikolinearite, z týchto parametrov boli vybrané iba ročné hodnoty. Vzhľadom na silnú koreláciu globálneho slnečného žiarenia s priemernou ročnou teplotou vzduchu ($r = -0,98$) a odrazeného slnečného žiarenia s difúznym žiarením ($r = 0,96$), boli tieto premenné zo súboru vylúčené. Zostávajúce premenné nevykazovali významný koeficient šikmosti a vzájomnú koreláciu. Do výpočtu sme vďaka tomu zaradili parametre georeliéfu, teplotu vzduchu, zrážky, priame slnečné žiarenie (I., II., VI., XI., XII.) a difúzne slnečné žiarenie (I., II., XI., XII.).

Predikcia potenciálu bola vypočítaná na západnom svahu Devinskej Kobyly na recentných lokalitách (polygóny, hranice populácií) použitím metódy maximálnej entropie (MaxEnt, Phillips et al. 2006). Ukazuje sa, že táto metóda má vyššiu prediktívnu presnosť ako iné metódy vychádzajúce z „presence only“ dát (Elith et al. 2006). Je často používaná práve na modelovanie s malými vzorkami (Hernandez et al. 2006, Wisz et al. 2008). Tento model je založený na dátach prezencií (absencie sa neuvažujú), pričom pokiaľ poznáme niektoré charakteristiky, najpravdepodobnejší tvar daného rozdelenia bude taký, aby splnil požiadavky distribúcie, ktoré poznáme. Metódou „background data“ (Phillips 2010) sme vybrali miesta, kde jednotlivé druhy rodu *Ophrys* nerastú. Tým sme minimalizovali generovanie náhodných „background points“ na bunkách, kde sa *Ophrys* vyskytuje.

Pre vyhodnotenie a porovnanie modelov je najefektívnejšie porovnanie krivky a plochy pod ňou, označovanou ako AUC (Area Under the Receiver Operating Characteristic [ROC], viac pozri v Phillips et al. 2006). Tá interpretuje schopnosť modelu rozlišovať náhodný výber prezencie a pseudoabsencie. Hodnoty AUC $> 0,9$ ukazujú na vysokú úspešnosť modelu (Peterson et al. 2011).

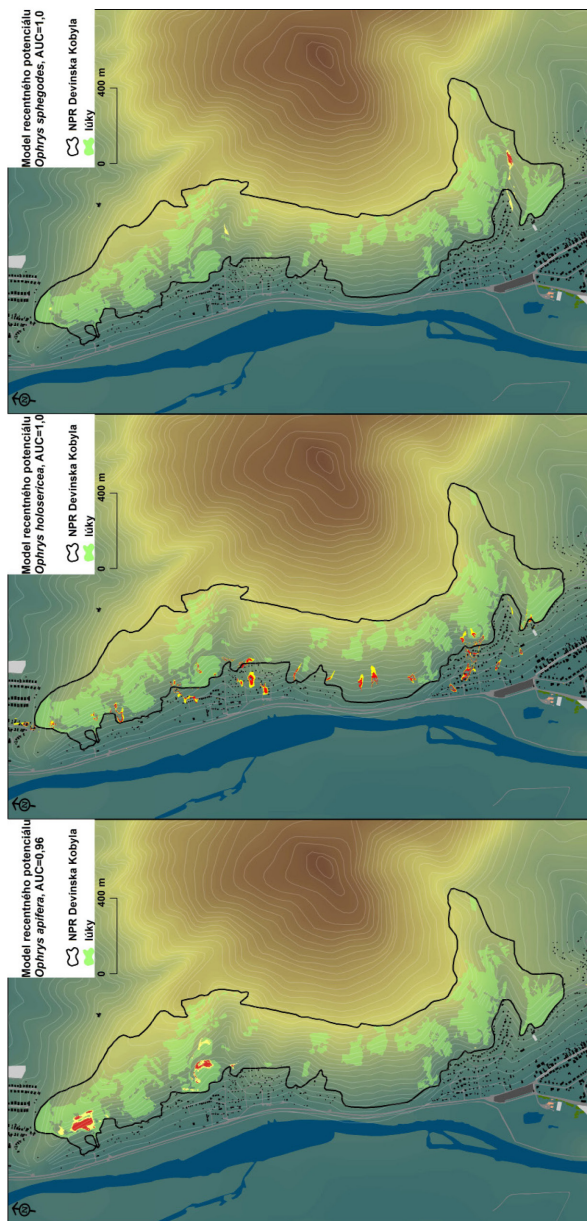
Klimatická nika do budúcnosti bola modelovaná pre rok 2050 (priemer obdobia 2041 – 2060) a 2070 (priemer obdobia 2061 – 2080). Pri výpočte sme použili minimálny a maximálny scenár koncentrácie skleníkových plynov (Representative Concentration Pathways (RCPs): rcp 2,6 a rcp 8,5). Tie opisujú možný budúci vývoj klímy v závislosti na množstve vypúšťaných skleníkových plynov v nadchádzajúcich rokoch (Riahi et al. 2011). Tieto RCPs sú pomenované podľa približného radiačného pôsobenia v roku 2100 v porovnaní s hodnotami pred priemyselnou revolúciou (+2,6 a 8,5 W/m², Weyant et al. 2009). V uvedených rastroch (rozlíšenie ~500 m) sme cez modul *r.mapcalc* hľadali prienik vzájomnej kombinácie rozsahu (min. a max.) recentných hodnôt teploty vzduchu a zrážok.

Výsledky a diskusia

Pre výskyt hmyzovníkov sú optimálne podmienky determinované ako druho-vo chudobné s riedko zapojeným vegetačným porastom, karbonátovým geologickým podložím s nízkou spevnenosťou (piesčité sedimenty s vysokou infiltračnou schopnosťou) a sklonom (koincidencia so slnečným žiarením, cf Delforge 2006).

Model potenciálnej recentnej klimatickej niky (obr. 2) *Ophrys apifera* ukazuje na preferenciu druhu na plošiny. To zodpovedná aj našim pozorovaniam v oblasti Devinskej Kobyle nájdením kvitnúcich rastlín na plošinách pri Sanbergu a vo Waitovom lome v roku 2016. Ide o nové nálezy druhu na oboch lokalitách, ktoré model predpovedal. Na druhej strane je prípustné, že existuje rad faktorov, ktoré mohli tieto nálezy ovplyvniť. Model druhu *Ophrys holosericea* poukazuje na viaceré potenciálne lokality, ktoré sú v súčasnosti zastavané chatami a rodinnými domami (pri Devíne, pod Waitovým lomom a na ulici Slovinec v Devinskej Novej Vsi). Viaceré predikované lokality sú dnes už zalesnené, preto sa domnievame, že jedna z mála vhodných lokalít sa nachádza pri Devíne nad ulicou Stepná cesta nad pásom borovic. Druhá vypočítaná vhodná lokalita je v okolí Modrého náučného chodníka a jeho juv vyústenia z plošiny lomu Sandberg. Tretia lokalita je spolu s *Ophrys apifera* vo Waitovom lome. Pre druh *Ophrys sphegodes* sa model sústreďuje do oblasti jeho historického výskytu pri Devíne nad upätím Devinskej Kobyle. Odkiaľ sa predtým uvádzal najhornejší výskyt. Tieto miesta boli zničené výstavbou rekreačných objektov.

Ak by sledované druhy hmyzovníkov rástli v budúcnosti na tých lokalitách kde dnes, museli by sa pravdepodobne prispôbiť očakávanému nárastu teploty vzduchu. Pri *O. apifera* je predpokladaný nárast priemernej ročnej teploty vzduchu od +0,1 °C (2050, rcp 2,6) až po +2,9 °C (2070, rcp 8,5). Najvýraznejšia zmena sa očakáva na lokalite pri druhu *O. holosericea*, a to +1,7 °C (2050, rcp 2,6), +1,8 °C (2050, rcp 8,5), +2,4 °C (2070, rcp 2,6)



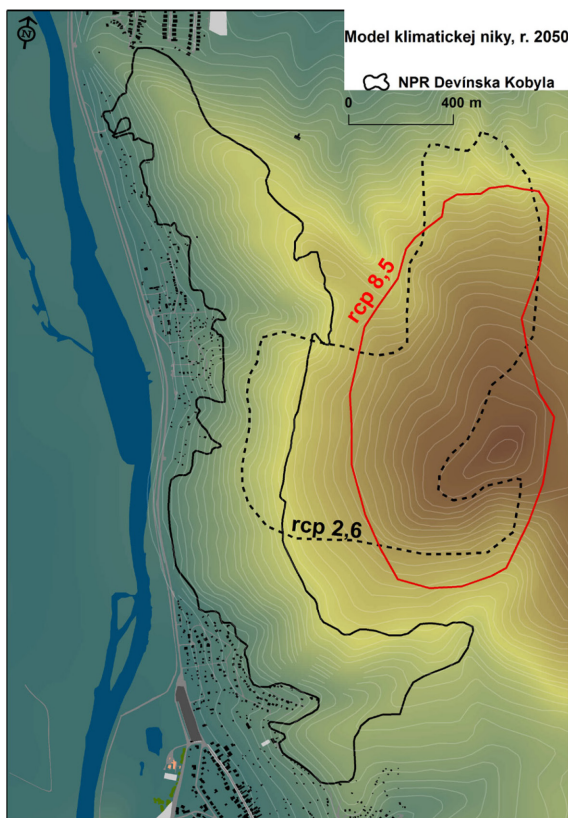
Obr. 2. Model potenciálnej recentnej klimatickej niky.
Fig. 2. The model of potential recent climatic niche.

a +3,5 °C (2070, rcp 8,5). Lokalita s druhom *O. sphegodes* má v rámci modelu nárast teploty od +0,8 °C (2050, rcp 2,6), až po +2,6 °C (2070, rcp 8,5).

Predikcia eventuálneho posunu areálu rozšírenia druhov do budúcnosti vychádzala z prenesenia prieniku niky súčasného rozšírenia s dôrazom na teplotu vzduchu a zrážky. Ten je pri *Ophrys apifera* determinovaný kombináciou sklonu ($\mu = 10,92^\circ$), orientácie voči svetovým stranám ($\mu = 114,22^\circ$), priemernej ročnej teploty vzduchu +12,9 °C (min. +12,5 °C a max. +15,3 °C) a ročnej sume zrážok $\mu = 458,5$ mm (od 431,96 do 468,62 mm). Z parametrov slnečného žiarenia: priame a difúzne pre obdobie XI. – II. (pre hmyzovníky je dôležité asimilovať v zime, Delforge 2006, Pedersen & Faurholdt 2007, Antonopoulos 2009). Dosahujú priemerné hodnoty 26 593,48 W.m⁻².rok⁻¹ a 17 412,4 W.m⁻².rok⁻¹. Pre *Ophrys sphegodes* sú to hodnoty sklonu ($\mu = 19,06^\circ$) a orientácie ($\mu = 157,99^\circ$), priemernej ročnej teploty vzduchu +13,1 °C (min. +12,9 °C a max. +13,5 °C), ročnej sumy zrážok $\mu = 461,05$ mm (od 460,23 do 461,96 mm), priameho 25 313,65 W.m⁻².rok⁻¹ a difúzneho slnečného žiarenia 17 536,56 W.m⁻².rok⁻¹. Pre *Ophrys holosericea* je to sklon ($\mu = 3,53^\circ$), orientácia ($\mu = 160,9^\circ$), zrážky ($\mu = 432,92$ mm) a teplota vzduchu ($\mu = +12,94$ °C). Priemerné priame a difúzne slnečné žiarenie dosahuje 33 086,65 W.m⁻².rok⁻¹, resp. 18 795,2 W.m⁻².rok⁻¹.

Výstupy budúcich klimatických modelov je možné, vďaka rozlíšeniu dát, zovšeobecniť len pre všetky druhy spolu. Model 2050 (obr. 3), ukazuje na posuv lokalít smerom do centrálnej časti rezervácie a vyššej nadmorskej výšky (až do okolia vrcholu kóty 514 m n. m.) a výbežkom približne severným smerom k Devínskej Novej Vsi. Oba varianty (rcp 2,6 a 8,5) zachytávajú približne rovnaké územie. Pesimistickejší model (rcp 8,5) nezachytáva teplejšiu časť západného svahu. Je vidieť aj znaky eventuálneho vyhýbania sa druhov výslnným – kvázi arídnym – podmienkam. Tie sú na Devínskej Kobyle výsledkom vysokého sklonu (~35 °) a orientácie voči svetovým stranám (50,03 % z modelovaného územia má orientáciu od S na J). Pre model 2070 sa na Devínskej Kobyle nenachádza optimálna klimatická podobnosť s recentným výskytom. Zníženie potenciálu druhovej distribúcie poukazuje na kombináciu nižších zrážok a vyššej teploty v oboch klimatických scenároch 2070 (rcp 2,6 a 8,5).

Hmyzovníky sú vysoko ekologicky špecializované rastliny s veľmi malou konkurenčnou schopnosťou (Médail & Verlaque 1997). Relatívne hojne sa vyskytujú v iníciaľných štádiách sukcesie. V strednej Európe, pri postupujúcej sekundárnej sukcesii, však nedokážu konkurovať a sú eliminované. Ubúdanie vhodných lokalít vplyvom postupujúcej sekundárnej sukcesie a nízka početnosť populácií poukazuje na potrebu riešenia vzniknutej situácie. Podmienkou



Obr. 3. Model potenciálneho areálu rozšírenia rodu *Ophrys* do budúcnosti.

Fig. 3. The model of future potential range of the genus *Ophrys*.

prežitia hmyzovníkov je najmä riadená územná ochrana, ktorej cieľom je udržiavať podmienky zodpovedajúce druhovému ekologickému optimu. Pasívna ochrana (bez manažmentových zásahov) má za následok úbytok až vymiznutie rastlín z lokalít. Rizikovým faktorom je však aj zväčša veľmi malá početnosť populácií. V minulosti sa vyskytoval v extenzívne využívaných starých ovocných sadoch (aj vrátane lokalít na Devínskej Kobyle). Hmyzovníky orchideoflóry Devínskej Kobyle rastú len na dlhodobo známých lokalitách (napr. *Ophrys sphegodes* od roku 1856, resp. 1969). Prejavuje sa tým pravdepodobne aj závislosť od mykotrofnej huby (endotrofnej mykorízy). Za vhodný manažmentový režim môžeme považovať obnovenie tradičného spôsobu obhospodarovania, počas ktorého mali spoločenstvá optimálne druhové zloženie a diverzitu. Keďže druhové bohatstvo úzko súvisí s redukciami dominancie pre-

vládajúcich druhov vysokosteblových tráv, je potrebné prihliadať aj na skutočnosť, ktorý druh dominuje. Extenzívne spásanie je na Devínskej Kobyle – okolie Waitovho lomu – obnovené od júna 2013 so stádom 55 kôz. Prepása sa 15 až 25 ha. Pri Devíne (v okolí Geologického múzea) sa pasie od jesene 2015 so stádom 75 kôz na približne 15 ha až 25 ha. Tam, kde nie je možné zabezpečiť pasenie, navrhujeme porasty kosieť, ktoré z dlhodobého hľadiska nie je vhodné (zvyšuje sa podiel tráv, porast sa homogenizuje). Kosenie (a odstraňovanie pokosenej biomasy) je vhodné realizovať po dozretí semien hmyzovníkov a pred vysemenením druhov tráv, ktorých šírenie je nežiadúce. Vzhľadom na fenologické cykly sledovaných druhov navrhujeme tieto termíny kosenia: koniec júna pre lokalitu s *Ophrys sphegodes* a koniec júla pre lokalitu s *O. holosericea*. Lokalita s *Ophrys apifera* vďaka plytkej pôde – litozem – a vegetácii, ktorá je blízka k asociácii *Poo badensis-Festucetum pallentis* nevyžaduje manažment. Ďalšou alternatívou, ak nebude možné realizovať kosenie v uvedených termínoch, navrhujeme porasty s dominanciou druhu *Bromus erectus* pokosiť v októbri, čo sa osvedčilo k redukcii dominancie tohto druhu (Ryser et al. 1995, Köhler et al. 2005). Rovnako je nevyhnutné zabrániť aj náletu drevín. Ich úplné odstránenie však nie je vhodné, nakoľko *Ophrys sphegodes* rastie na okraji lúk v blízkosti krovín a stromov. Správa CHKO viaceré lokality kosí. Lúku s výskytom *Ophrys sphegodes* pokosila od roku 1995 do 2015 14-krát (druhú lokalitu 13-krát). Lokalitu s *Ophrys holosericea* pokosili len päťkrát, pričom poslednýkrát ešte v roku 2003. Lúky s *Ophrys apifera* CHKO nekosi. V rámci manažmentu neziskovými organizáciami Daphne a BROZ sa od začiatku novembra 2015 do konca februára 2016 vyčistilo 58 ha teplomilných porastov. Boli odstraňované najmä hlohy, trnky, svíby, vtáčí zob, borovice lesné a čierne.

Zriedkavé a málo početné druhy sú obzvlášť dôležité pri modelovaní ich potenciálneho výskytu (Raxworthy et al. 2003, Engler et al. 2004). Modelovanie založené na nízkom počte vzoriek môže byť užitočné pri stanovovaní priorít ďalšieho výskumu, či ochrany (Guisan et al. 2006). Avšak pri použití malého počtu vzoriek ($n < 30$) treba mať na pamäti obmedzenie tohto modelu (Wisz et al. 2008). Jeho výpovednosť a interpretovateľnosť je vzhľadom na dynamiku samotného biotopu pomerne zložitá (Essl et al. 2012). Okrem veľkosti dostupného dátového súboru existuje celý rad ďalších obmedzení. Tie sa týkajú napr. aj dátových podkladov (najmä kvalita a presnosť klimatických modelov do budúcnosti). Do analýz sme nezahrnuli absentujúce plošné informácie o vlastnostiach pôdy a priestorového rozšírenia mykotrofnej huby (rast semena, ktoré je bez zásobných látok s nedokonale vyvinutým embryom, je

závislý od vzniku endotrofnej mykorízy). Fyzikálno-chemické vlastnosti pôdy na vápencoch pravdepodobne nezohrávajú pri väčšine druhov európskych orchideí kľúčovú úlohu (Ors et al. 2010). Ďalej sa domnievame, že mykorízne huby nepredstavujú pre šírenie hmyzovníkov bariéru. Navyše Pecoraro et al. (2015) uvádzajú spektrum húb, ktoré sú schopné tejto symbiózy. Výsledky naznačujú, že kľúčovú informáciu zohráva čeľaď *Tulasnellaceae*. Väčšina orchideí môže používať rôzne huby, a to aj v rámci tej istej populácie a rôzne huby aj v rôznych častiach roka (Devey et al. 2008). Ak je to nutné, vedľa si nájst' vhodného symbiotického partnera, ktorý je na lokalite prítomný (Bateman 2012). Rovnako do modelovania nevieme zahrnúť aj kompetíciu počas fázy asimilácie listovej ružice (v našich podmienkach od októbra do apríla, Kull & Hutchings 2006). Distribučné modely sú stále viac využívané na predikciu priestorového posunu pod vplyvom klimatickej zmeny a využívania krajiny (Thomas et al. 2004). Žiadny algoritmus však nie je v týchto predpovediach (pri rôznych druhoch a regiónoch) dôsledný. Niektoré modely sa javia byť schopné robiť takéto predpovede (Hijmans & Graham 2006), aj napriek tomu ostávajú výsledky distribúcie v budúcnosti aj naďalej diskutabilné (Thuiller 2004).

Recentný model kvantifikuje realizovanú ekologickú niku (Pellissier et al. 2013), pričom sú ignorované biotické interakcie (Matias et al. 2014). Obmedzenia vidíme aj vzhľadom na neschopnosť modelovať evolučné a fenotypové zmeny, adaptácie na zmenu klímy a potenciálne zmeny v preferencii osídľovania biotopov. Preto môže byť distribučný potenciál v budúcnosti pod- resp. nadhodnotený. Rovnako aj hodnoty AUC, ukazujúce na vhodnosť použitej techniky, boli vo viacerých prácach spochybnené (napr. Lobo et al. 2008). Modelovanie na malom území nevedie k zovšeobecneným trendom a realistické odhady sa dajú získať len komplexnosťou štúdia a veľkosti územia, v ktorom sú realizované (Evans et al. 2014). Výpovedná hodnota oboch modelov (recentný a potenciálny areál rozšírenia druhu do budúcnosti) je preto diskutabilná. Rovnako je otáznava aj výpovedná hodnota vzorkovacej úrovne prepočítanej teploty vzduchu a zrážok. Tieto parametre sme preinterpolovali s cieľom homogenizácie vstupných dátových podkladov, pričom neprišlo k spresneniu plošnej hodnoty. Nakoľko ide o komplexnú otázku zahŕňajúcu napr. ekologickú plasticitu, schopnosť prispôbiť sa suboptimálnym podmienkam, či osídľovať nové areály (Guisan & Thuiller 2005, Austin & Van Niel 2011). Treba zdôrazniť, že cieľom oboch modelov nie je a nemôže byť zobrazenie presnej hranice rozšírenia areálov. V práci sme sa pokúsili na základe dostupných plošných ekologických charakteristík identifikovať envi-

ronmentálne faktory, ktoré výskyt študovaných druhov ovplyvňujú. Na základe vytvorených modelov sme hľadali lokality ich hypotetického výskytu. Výsledky preto môžeme do istej miery označiť len „prieskumnou analýzou“ a nie regulárnym modelom. Na základe historických záznamov a terénnych pozorovaní sa však aj napriek tomu domnievame, že uvedené modely sú z určitej časti plauzibilné.

Obnova teplomilných poloprirodných vápnitých trávnatých lúk si v posledných rokoch získala značnú pozornosť. Tieto ekosystémy sú považované za jedny z najbohatších v miernom pásme (Prendergast et al. 1993, WallisDeVries et al. 2002, Chytrý et al. 2015) a majú najvyššiu druhovú bohatosť na svete v malom meradle < 10 m² (Willems 2001).

Na Devinskej Kobyle je dominantným druhom *Bromus erectus*. Baláž (1994) konštatuje, že kosením nedochádza k redukcii tohto druhu a na jeho potlačenie sa najlepšie uplatňuje pastva. Willems et al. (1993) považujú extenzívnu pastvu za najprirodzenejší spôsob udržania poloprirodných lúk, ktorý rezultuje do najväčšieho druhového bohatstva a výskytu najväčšieho počtu charakteristických druhov. Za vhodný spôsob alternatívneho manažmentu považujú viacerí autori aj kosenie (napr. Bobbink et al. 1987, Kull & Zobel 1991, Kahmen et al. 2002, Moog et al. 2002). Napr. Willems (1983) uvádza z lokality, po zanechaní tradičného obhospodarovania po 11 rokoch pravidelného kosenia, nárast počtu fanerogamov na trvalej ploche z 28 na 40 druhov. Ryser et al. (1995) a Köhler et al. (2005) uvádzajú, že na redukcii dominancie druhu *Bromus erectus* je vhodné kosenie raz ročne v októbri².

Teplomilné lúky, ktoré pre nás pôsobia exoticky, boli pre našich otcov krajinou domova. Je to krajina, ktorú u nás zabudlo minulé storočie. Po ukončení tradičných foriem hospodárenia a zarastaniu lokalít vymizol aj kus ducha vidieka. Hmyzovníky sú súčasťou tejto pamäti. Výsledky, ktoré sme uviedli v tejto práci, je možné využiť pre pochopenie potenciálneho výskytu pre dlhodobé uchovanie vzácnych druhov rastlín. Môžu byť vodítkom pre manažmentové opatrenia na zmiernenie dopadov spôsobených zmenami klímy.

Pod'akovanie

Táto publikácia bola vytvorená realizáciou projektu „*Centrum excelentnosti pre ochranu a využívanie krajiny a biodiverzitu (ŠF OPVaV 26240120014)*“, na základe podpory operačného programu Výskum a vývoj financovaného z Európskeho fondu regionálneho rozvoja. Pod'akovanie patrí aj Danielovi Dítěmu, PhD. za cenné pripomienky, Jozefovi Vivodovi, PhD. (SHMÚ) za po-

² V článku sme neuvažovali o manažmente predikovaných lokalít v budúcnosti, prípadne takých, kde je v súčasnosti les.

skytnutie dát systému INCA a Ing. Eve Senkovej, Mgr. Kataríne Senkovej Baldaufovej a Mgr. Matúšovi Kempovi za pomoc v teréne. Recenzentom by sme radi vyjadrili našu vďaku za podrobné a kvalitné recenzie a kritické pripomienky k pôvodnej verzii článku.

Literatúra

- Alard D., Chabrierie O., Dutoit T., Roche P. & Langlois E. 2005. Patterns of secondary succession in chalk grasslands: can we distinguish the influence of former land uses from vegetation present data? *Basic and Applied Ecology* 6:161–173.
- Antonopoulos, Z. 2009. The bee orchids of Greece. Mediterranean Edition, Rethymno, Crete.
- Atkinson, P. M. 2004. Geoinformatics. *Encyclopaedia of Life Support Systems*. Oxford, UK.
- Austin, M. P. & van Niel, K. P. 2011. Improving species distribution models for climate change studies: Variable selection and scale. *J. Biogeogr.* 38: 1–8.
- Baláz, D. 1994. Sukcesia xerothermných spoločenstiev na Devínskej Kobyle a ich praktická ochrana. *Daphne, Bratislava: Daphne, Inštitút aplikovanej ekológie* 2: 6–7.
- Bateman, R. M. 2012. Circumscribing species in the European orchid flora: Multiple datasets interpreted in the context of speciation mechanisms. *Ber. Arbeitskrs. Heim. Orchid. Beiheft* 8: 160–212.
- Berry, P. M., Dawson, T. P., Harrison, P. A., Pearson, R., & Butt, N. 2003. The sensitivity and vulnerability of terrestrial habitats and species in Britain and Ireland to climate change. *Journal for Nature Conservation* 11: 15–23.
- Bobbink, R., During, H. J., Schreurs, J., Willems, J. & Zielman, R. 1987. Effects of selective clipping and mowing time on species diversity in chalk grassland. *Folia Geobotanica et Phytotaxonomica* 22: 363–376.
- Delforge, P. 2006. *Orchids of Europe, North Africa and the Middle East*. AC Black Publishers, London, UK.
- De Chazal, J. & Rounsevell, M. D. A. 2009. Land-use and climate change within assessments of biodiversity change: A review. *Global Environmental Change* 19, 306–315.
- Devey, D. S., Bateman, R. M., Fay, M. F. & Hawkins J. A. 2008. Friends or relatives? Phylogenetics and species delimitation in the controversial European orchid genus *Ophrys*. *Ann. Bot. (Oxford)* 101/3: 385–402.
- Dormann, C. F., Elith, J., Bacher, S., Buchmann, C., Carl, G., Carré, G., Marquéz, J. R. G., Gruber, B., Lafourcade, B., Leitão, P. J., Münkemüller, T., McClean, C., Osborne, P. E., Reineking, B., Schröder, B., Skidmore, A. K., Zurell, D. & Lautenbach, S. 2013. Collinearity: a review of methods to deal with it and a simulation study evaluating their performance. *Ecography* 36: 27–46.
- Dzwonko, Z. & Loster, S. 1998. Dynamics of species richness and composition in limestone grasslands restored after tree cutting. In: *Journal of Vegetation Science* 9: 387–394.
- Eliáš, P. jun., Dítě, D., Kliment, J., Hrivnák, R. & Feráková, V. 2015. Red list of ferns and flowering plants of Slovakia, 5th edition (October 2014). *Biologia* 70/2: 218–228.
- Elith, J., Graham, C. H., Anderson, R. P., Dudík, M., Ferrier, S., Guisan, A., Hijmans, R. J., Huettmann, F., Leathwick, J. R., Lehmann, A., Li, J., Lohmann, L. G., Loiselle, B. A., Manion, G., Moritz, C., Nakamura, M., Nakazawa, Y., Overton, J. McC., Peterson, A. T., Phillips, S. J., Richardson, K. S., Scachetti-Pereira, R., Schapire, R. E., Soberón, J., Williams, S., Wisz, M. S. & Zimmermann, N. E. 2006. Novel methods improve prediction of species' distributions from occurrence data. *Ecography* 29: 129–151.

- Engler, R., Guisan, A. & Rechsteiner, L. 2004. An improved approach for predicting the distribution of rare and endangered species from occurrence and pseudo-absence data. *J. Appl. Ecol.* 41: 263–274.
- Essl, F., Dullinger, S., Moser, D., Rabitsch, W. & Kleinbauer, I. 2012. Vulnerability of mires under climate change: Implications for nature conservation and climate change adaptation. *Biodivers. & Conservation* 21: 655–669.
- Evans, M. R., Benton, T. G., Grimm, V., Lessells, C. M., O'Malley, M. A., Moustakas, A. & Weisberg, M. 2014. Data availability and model complexity, generality, and utility: a reply to Lonergan. *Trends in Ecology & Evolution* 29: 302–303.
- Feráková, V., Kochjarová, J., Králik, T., Schwarzová, T. & Záborský, J. 1997. Cievnaté rastliny. In: Feráková, V. & Kocianová, E. (eds), *Flóra, geológia a paleontológia Devínskej Kobyle*. Bratislava: Litera pre APOP, p. 86–156.
- GRASS Development Team. 2016. Geographic Resources Analysis Support System (GRASS) Software, Version 7.1. Open Source Geospatial Foundation. <http://grass.osgeo.org>
- Guisan, A., Broennimann, O., Engler, R., Vust, M., Yoccoz, N. G., Lehmann, A. & Zimmermann, N. E. 2006. Using niche-based models to improve the sampling of rare species. *Conservation Biology* 20: 501–511.
- Guisan, A. & Thuiller, W. 2005. Predicting species distribution: Offering more than simple habitat models. *Ecology Letters* 8: 993–1009.
- Hegedúšová, K. & Senko D. 2011. Successional changes of dry grasslands in south-western Slovakia after 46 years of abandonment. *Pl. Biosystems* 145/3: 666–687.
- Hegedúšová, K., Senko, D. & Feráková, V. 2010. Devínska Kobyla and Sandberg National Nature Reserve and Protected Site. In 7th European Dry Grassland Meeting Succession, management and restoration of dry grasslands: 27-31 May 2010 Smolenice Congress Centre, Slovak Republic. Edited by Monika Janišová, Monika Budzáková & Mária Petrášová. Bratislava: Institute of Botany: European Dry Grassland Group: DAPHNE, p. 112–122.
- Hegg, O., Béguin, C. & Zoller, H. 1992. Atlas schutzwürdiger Vegetationstypen in der Schweiz. Bern: BUWAL.
- Hernandez, P. A., Graham, C. H., Master, L. L., Albert, D. L., & The, A. D. L. 2006. The effect of sample size and species characteristics on performance of different species distribution modeling methods, 5(June), p. 773–785.
- Hijmans, R. J. & Graham, C. H. 2006. The ability of climate envelope models to predict the effect of climate change on species distributions. *Global Change Biology* 12: 2272–2281.
- Hofierka, J. & Cebecauer, T. 2007. Priestorová a časová distribúcia snečného žiarenia na georeliéfe Slovenska. *Bioclimatology and natural hazards*. Bratislava: Slovak Bioclimatological Society at the Slovak Academy of Sciences.
- Hurst, A. & John, E. 1999. The biotic and abiotic changes associated with *Brachypodium pinnatum* dominance in chalk grassland in south-east England. *Biodivers. & Conservation* 88: 75–84.
- Chytrý, M. 2001. Suché trávniky. In: Chytrý, M., Kučera, T. & Kočí, M. (eds.): *Katalog biotopů České republiky*. Agentura ochrany přírody a krajiny ČR, Praha, p. 129–140.
- Chytrý, M., Dražil, T., Hájek, M., Kalníková, V., Preislerová, Z., Šibík, J., Ujházy, K., Axmanová, I., Bernátová, D., Blanár, D., Dančák, M., Dřevojan, P., Fajmon, K., Galvánek, D., Hájková, P., Herben, T., Hrivnák, R., Janeček, Š., Janišová, M., Jiráská, Š., Kliment, J., Kochjarová, J., Lepš, J., Leskovjanská, A., Merunková, K., Mládek, J., Slezák, M., Šeffler, J., Šefflerová, V., Škodová, I., Uhlířová, J., Ujházyová, M. & Vymazalová, M. 2015. The most species-rich

- plant communities in the Czech Republic and Slovakia (with new world records). *Preslia* 87: 217–278.
- Jarolímek, I., Šibík, J., Hegedúšová, K., Janišová, M., Kliment, J., Kučera, P., Májeková, J., Michálková, D., Sadloňová, J., Šibíková, I., Škodová, I., Uhlířová, J., Ujházy, K., Ujházyová, M., Valachovič, M. & Zalíberová, M. 2008. Diagnostic, constant and dominant species of the higher vegetation units of Slovakia. Veda, Bratislava.
- Kahmen, S., Poschlod, P. & Schreiber K. F. 2002. Conservation management of calcareous grasslands. Changes in plant species composition and response of functional traits during 25 years. *Biodivers. & Conservation* 104: 319–328.
- Kaleta, M. 1965. Vegetačné pomery Devínskej Kobyly. Bratislava: Diplomová práca, msc., depon. in Prírodovedecká fakulta UK, Bratislava.
- Köhler, B., Gigon, A., Edwards, P., J., Krüsi, B., Langenauer, R., Lüscher, A. & Ryser, P. 2005. Changes in the species composition and conservation value of limestone grasslands in Northern Switzerland after 22 years of contrasting managements. *Perspect. Plant Ecol. Evol. Syst.* Elsevier 7: 51–67.
- Kull, T. & Hutchings, M. J. 2006. A comparative analysis of decline in the distribution ranges of orchid species in Estonia and the United Kingdom. *Biol. Conservation* 129: 31–39.
- Kull, K. & Zobel, M. 1991. High species richness in an Estonian wooded meadow. *Journal of Vegetation Science* 2: 11–14.
- Lobo, J. M., Jiménez-Valverde, A. & Real, R. 2008. AUC: a misleading measure of the performance of predictive distribution models. *Global Ecology and Biogeography* 17: 145–151.
- Lux, A. 1980. Ešte kvitne Devínska Kobyla. *Živa, Praha* 27: 127–128.
- Marhold, K. & Hindák, F. (eds). 1998. Zoznam nižších a vyšších rastlín Slovenska. Veda, Bratislava.
- Matias, M. G., Gravel, D., Guilhaumon, F., Desjardins-Proulx, P., Loreau, M., Münkemüller, T. & Mouquet, N. 2014. Estimates of species extinctions from species–area relationships strongly depend on ecological context. *Ecography* 37: 431–442.
- Matthies, D., Brauer, I., Maibom, W. & Tschamtko T. 2004. Population size and the risk of local extinction: empirical evidence from rare plants. *Oikos* 105: 481–488.
- Mazúr, E. & Lukniš, M. 1980. Geomorfologické jednotky. In Mazúr, E. (ed.). Atlas Slovenskej socialistickej republiky. SAV, SÚGK, Bratislava, p. 54–55.
- Médail, F. & Verlaque, R. 1997. Ecological characteristics and rarity of endemic plants from southeast France and Corsica: implications for biodiversity conservation. *Biol. Conservation* 80/3: 269–281.
- Michalko, J. 1982. Potenciálna prirodzená vegetácia. In Atlas SSR. Textová časť. zost. E. Mazúr, J. Jakál. VEDA, vydavateľstvo Slovenskej akadémie vied, Bratislava, p. 53–54.
- Michalko, J. (ved. aut. kol.), Berta, J. & Magic, D. 1986. Geobotanická mapa ČSSR. Slovenská socialistická republika. Textová časť a mapy. VEDA, vydavateľstvo Slovenskej akadémie vied, Bratislava.
- Mínár, J., Barka, T., Bonk, R., Bizubová, M., Čerňanský, J., Falt'an, V., Gašpárek, J., Kolény, M., Kožuch, M., Kusendová, D., Machová, Z., Mičian, L., Mičietová, E., Michalka, R., Novotný, J., Ružek, I., Švec, P., Tremboš, P., Trizna, M. & Zatl'ko, M. 2001. Geoeologický (komplexný fyzickogeografický) výskum a mapovanie vo veľkých mierkach. In: Geografické spektrum, Bratislava: Geografika: 3.

- Moog, D., Poschlod, P., Kahmen, S. & Schreiber, K. F. 2002. Comparison of species composition between different grassland management treatment after 25 years. *Applied Vegetation Science* 5: 99–106.
- Moustakas, A. & Evans, M. R. 2013. Integrating Evolution into Ecological Modelling: Accommodating Phenotypic Changes in Agent Based Models. *PLoS ONE* 8(8): e71125. doi:10.1371/journal.pone.0071125.
- Münzbergová, Z. 2001. Obnova druhově bohatých xerothermních trávníků na příkladu rezervaci Stráně u Splavu a Stráně u Chroustova. *Příroda* (Brunn, Mährisch-Ostrau, & Prague) 19: 101–121.
- Ondrášek, I. & Valenta, V. 2000. Doplnky ku kvetene Devínskej Kobyly II. *Bulletin Slovenskej botanickej spoločnosti*. Bratislava 22: 141–144.
- Ors, S., Sahin, U., Ercisli, S. & Esitken, A. 2010. Physical and chemical soil properties of orchid growing areas in Eastern Turkey. *Journal of Animal & Plant Sciences* 8/3: 1044–1050.
- Pecoraro, L., Girlanda, M., Liu, Z.-J. & Huang, L. & Perotto, S. 2015. Molecular analysis of fungi associated with the Mediterranean orchid *Ophrys bertolonii* Mor. *Ann Microbiol.* 65: 2001–2007.
- Pedersen, A. E. & Faurholdt, N. 2007. *Ophrys - the bee orchids of Europe*. Kew Publishing, Royal Botanic Gardens, Kew.
- Pellissier, L., Bräthen, K., A., Vittoz, P., Yoccoz, N., G., Dubuis, A., Meier, E., S., Zimmermann, N., E., Randin, C., F., Thuiller, W. & Garraud, L. 2013. Thermal niches are more conserved at cold than warm limits in arctic-alpine plant species. *Global Ecol. & Biogeog.* 22: 933–941.
- Peterson, A. T., Soberon, J., Pearson, R. G., Anderson, R. P., Martinez-Meyer, E., Nakamura, M. & Araujo, M. B. 2011. *Ecological niches and geographic distributions*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey, USA.
- Phillips, S. 2010. A Brief Tutorial on Maxent. Center for Biodiversity and Conservation of the American Museum of Natural History, p. 107–135.
- Phillips, S. J., Anderson, R. P. & Schapire, R. E. 2006. Maximum entropy modeling of species geographic distributions. *Ecological Modelling* 190: 231–259.
- Pompe, S., Hanspach, J., Badeck, F. W., Klotz, S., Bruelheide H. & Kühn, I. 2010. Investigating habitat-specific plant species pools under climate change. *Basic and Applied Ecology* 11: 603–611.
- Poschlod, P., Kiefer, S., Tränkle, U., Fischer, S. & Bonn, S. 1998. Plant species richness in calcareous grasslands as affected by dispersability in space and time. *Applied Vegetation Science* 1: 75–90.
- Poschlod, P. & WallisDeVries, M., F. 2002. The historical and socioeconomic perspective of calcareous grasslands -lesson from the distant and recent past. *Biodivers. & Conservation*. 104: 361–376.
- Prendergast, J. R., Quinn, R., M., Lawton, J., H., Eversham, B., C. & Gibbons, D., W. 1993. Rare species, the coincidence of diversity hotspots and conservation strategies. *Nature* 365, 335±337.
- Procházka & Potůček, O. 1999. *Ophrys sphegodes* Mill. In: Čerovský, J., Feráková, V., Holub, J., Maglocký, Š., Procházka, F. Červená kniha ohrozených a vzácných druhov rastlín a živočíchov SR a ČR. Vol. 5. Vyššie rastliny. *Příroda*, Bratislava, p. 260.
- Ptačovský, K. 1959. Poznámky ke květeně bratislavského okolí. *Biol. Práce* 5: 1–87.

- Raxworthy, C. J., Martinez-Meyer, E., Horning, N., Nussbaum, R., A., Schneider, G. E., Ortega-Huerta, M. A. & Peterson, A. T. 2003. Predicting distributions of known and unknown reptile-species in Madagascar. *Nature* 426: 837–841.
- Riahi, K., Rao, S., Krey, V., Cho, Ch., Chirkov, V., Fischer, G., Kindermann, G., Nakicenovic, N. & Rafaj, P. 2011. RCP8.5 – A scenario of comparatively high greenhouse gas emissions. *Climatic Change* 109: 33–57.
- Rosenzweig, C., Casassa, G., Karoly, D. J., Imeson, A., Liu, C., Menzel, A., Rawlins, S., Root, T. L., Seguin, B. & Tryjanowski, P. 2007. Assessment of observed changes and responses in natural and managed systems, In Parry, M. L., Canziani, O. F., Palutikof, J., P., Linden, P. J. V. D. & Hanson, C. E. *Climate Change 2007: Impacts, Adaptation and Vulnerability Contribution of Working Group II to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. Cambridge University Press, Cambridge, UK, p. 79–131.
- Ruiz-Arias, J. A., Cebeaquer, T., Tovar-Pescador, J. & Šúri, M. 2010. Spatial disaggregation of satellite-derived irradiance using a high-resolution digital elevation model. *Solar Energy*. 84/9: 1644–1657.
- Ryser, P., Langenauer, R. & Gigon, A. 1995. Species richness and vegetation structure in a limestone grassland after 15 years management with six biomass removal regimes. *Folia Geobot. Phytotax. Praha*. 30: 157–167.
- Sala, O., E., Chapin, F., S., Armesto, J., J., Berlow, E., Bloomfield, J., Dirzo, R., Huber-Sanwald, E., Huenneke, L., F., Jackson, R., B., Kinzig, A., Leemans, R., Lodge, D., M. Mooney, H., A., Oesterheld, M., LeRoy Poff, N., Sykes, M., T., Walker, B., H., Walker, M. & Wall, D., H. 2000. Global Biodiversity Scenarios for the Year 2100. *Science*: 287(5459), p. 1770–1774.
- Senko, D. 2010. Aplikácia metód modelovania oslnenia georeliéfu, topoklímy a výmofovej erózie v prostredí GIS (na príklade Devinskej Kobyly). *Bulletin Slovenskej botanickej spoločnosti*. Bratislava 32/2: 253–273.
- Suklitsch, M., Kann, A. & Bica, B. 2015. Towards an integrated probabilistic nowcasting system (En-INCA). *Adv. Sci. Res.* 12: 51–55.
- Thomas, C. D., Cameron, A., Green, R. E., Bakkenes, M., Beaumont, L. J., Collingham, Y. C., Erasmus, B. F. N., de Siqueira, M. F., Grainger, A., Hannah, L., Hughes, L., Huntley, B., van Jaarsveld, A. S., Midgley, G. F., Miles, L., Ortega-Huerta, M. A., Peterson, A. T., Phillips, O. L. & Williams, S. E. 2004. Extinction risk from climate change. *Nature*: 427, 145–148.
- Thuiller, W. 2004. Patterns and uncertainties of species' rangeshifts under climate change. *Global Change Biology* 10: 2020–2027.
- Thuiller, W., Lavorel, S., Araújo, M. B., Sykes, M. T. & Prentice, I. C. 2005. Climate change threats to plant diversity in Europe. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 102/23: 8245–8250.
- Török, P., Miglécz, T., Valkó, O., Kelemen, A., Tóth, K., Lengyel, S. & Tóthmérész, B. 2012. Fast restoration of grassland vegetation by a combination of seed mixture sowing and low-diversity hay transfer. *Ecological Engineering* 44: 133–138.
- Van Looya, K., Lejeuneb, M. & Verbekec, W. 2016. Indicators and mechanisms of stability and resilience to climatic and landscape changes in a remnant calcareous grassland. *Ecological Indicators* 70: 498–506.
- WallisDeVries, M. F., Poschlod, P. & Willems, J. H. 2002. Challenges for the conservation of calcareous grasslands in Northwestern Europe: integrating the requirements of flora and fauna. *Biol. Conserv.* 104: 265–273.

- Wang, Q., Shi, W., Atkinson, P. M. & Pardo-Igúzquiza, E. 2016. A new geostatistical solution to remote sensing image downscaling. *IEEE Transactions on Geoscience and Remote Sensing*. 54/1: 386–396.
- Wells, T. C. E. & Cox, R. 1991. Demographic and biological studies on *Ophrys apifera*; some results from a 10 year study. In Wells, T. C. E. & Willems, J. H. (eds.). *Population ecology of terrestrial orchids*. SPB Academic Publishing, The Hague, p. 7–61.
- Weyant, J., Azar, C., Kainuma, M., Kejun, J., Nakicenovic, N., Shukla, P. R., La Rovere, E. & Yohe, G. 2009. Report of 2.6 versus 2.9 Watts/m² RCPP Evaluation Panel. Intergovernmental Panel on Climate Change Secretariat, Geneva, Switzerland.
- Willems, J. H. 1983. Species composition and above-ground phytomass in chalk grassland with different management. *Vegetatio* 52: 171–180.
- Willems, J. H. 2001. Problems, approaches, and results in restoration of Dutch calcareous grassland during the last 30 years. *Restor. Ecol.* 9: 147–154.
- Willems, J. H., Peet, R. K. & Bik, L. 1993. Changes in chalk-grassland structure and species richness resulting from selective nutrient additions. *Journal of Vegetation Science* 4: 203–212.
- Wisz, M. S., Hijmans, R. J., Li, J., Peterson, A. T. & Graham, C. H. 2008. Effects of sample size on the performance of species distribution models. *Divers. Distrib.* 14: 763–773.
- Zhu, K., Woodall, C. W. & Clark, J. S. 2012. Failure to migrate: lack of tree range expansion in response to climate change. *Global Change Biology* 18: 1042–1052.

Došlo 29. 6. 2016

Prijaté 8. 8. 2016