

Vplyv zmien v potravnjej ponuke bezstavovcov ako jeden z mechanizmov dopadu intenzifikácie poľnohospodárstva na vtáčie populácie

Changes in invertebrate food supply as one of the mechanisms of agricultural intensification impacts on farmland bird populations

Adriana Hološková¹ & Jiří Reif^{2,3}

¹ Katedra ekologie, Přírodovědecká fakulta, Univerzita Karlova, Praha, Viničná 7, CZ-128 44 Praha 2; e-mail: adriana.holoskova@natur.cuni.cz

² Ústav pro životní prostředí, Přírodovědecká fakulta, Univerzita Karlova, Praha, Benátská 2, CZ-128 01, Praha 2; e-mail: jirireif@natur.cuni.cz

³ Katedra zoologie a ornitologická laboratoř, Přírodovědecká fakulta, Univerzita Palackého v Olomouci, 17. listopadu 50, CZ-771 46 Olomouc

Hološková A. & Reif J. 2020: Vplyv zmien v potravnjej ponuke bezstavovcov ako jeden z mechanizmov dopadu intenzifikácie poľnohospodárstva na vtáčie populácie. *Sylvia* 56: 3–23.

V posledných dekádach došlo k razantnej intenzifikácii poľnohospodárskej výroby a zároveň k úbytku početnosti vtákov poľnohospodárskej krajiny. Spomedzi nich patria medzi najviac ubúdajúce tie, ktoré sa živia hmyzom. Preto je dôležité zhodnotiť, ako sa intenzifikácia poľnohospodárstva prejavuje v zmenách potravnjej ponuky pre tieto druhy a akými mechanizmami tieto zmeny môžu pôsobiť na ich populácie. Takéto zhodnotenie je cieľom tejto literárnej rešerše. Znížená abundancia koristi ovplyvňuje prežívanie aj kondíciu mláďat a úspešnosť hniezdenia. I pri dostatočnej hustote koristi znižuje homogenizácia potravy mláďat hmyzožravých vtákov rýchlosť ich rastu a výslednú veľkosť v dospelosti. Ďalším dôležitým faktorom je prístupnosť potravy predovšetkým v zmysle výšky porastu, ktorá limituje využívanie potravnjej bohatých habitatov. Vplyv obmedzenia potravnjej ponuky na populačný trend bol však presvedčivo preukázaný len u jedného druhu – jarabice poľnej (*Perdix perdix*). U mnohých ďalších druhov sa síce potvrdil vplyv zmien v potravnjej ponuke na rôzne reprodukčné parametre, chýbajú ale informácie o medziročnom prežívaní, a tým aj vysvetlenie vplyvu zmien v potravnjej ponuke na veľkosť populácií. Vo všeobecnosti pochádzajú dostupné informácie predovšetkým zo štúdií zo západnej Európy, naopak štúdie zo strednej a východnej Európy takmer chýbajú. Ako najdôležitejšie menežmentové opatrenia podporujúce populácie insektivorných vtákov poľnohospodárskej krajiny sa javia obmedzovanie používania pesticídov a zvyšovanie heterogenity v rámci agrárnej krajiny, a to prostredníctvom znižovania jednotlivých poľných blokov a zavedením neproduktívnych plôch v podobe trvalých trávnych a bylenných porastov, ktoré slúžia ako potravný a hniezdny habitat.

Populations of insectivorous farmland birds have recently undergone dramatic declines most likely caused by agricultural intensification. It is thus important to assess the impacts of agricultural intensification on food supply for these species and to uncover the links between changes in food supply and abundance of insectivorous farmland birds. Such an assessment was the goal of this review. Homogenization of diet supplied to the nestlings reduces their growth rate resulting in their smaller size at maturity; decreased abundance of prey affects both survival and body condition of the chicks and the overall breeding performance. Food accessibility (in

terms of suitable sward height) is one of the most important factors limiting the use of food-rich habitats. However, the impact of all these factors on population trends has been convincingly shown in a single species – the Grey Partridge (Perdix perdix). While the effect of changes in food supply on the breeding performance was confirmed in many species, subsequent links to the fledgling survival are lacking and the major causes of mortality outside the breeding period remain unclear. In general, there is insufficient information on population consequences of the changes in food supply for farmland birds, particularly in Central and Eastern Europe. Based on the reviewed studies, we recommend the reduction of pesticide use and the increase of farmland habitat heterogeneity to improve the food supply for insectivorous farmland birds.

Keywords: agricultural management, breeding performance, food availability, insectivory, population trend

ÚVOD

Intenzifikácia poľnohospodárskej výroby bola identifikovaná ako jedna z hlavných príčin poklesu biodiverzity v Európe (Fuller et al. 1995, Donald et al. 2006, Stoate et al. 2009, Lichtenberg et al. 2017) aj Severnej Amerike (Stanton et al. 2018). Nedávno uskutočnená metaanalýza týkajúca sa hmyzu ju dokonca dala na prvé miesto spolu s konverziou prírodných biotopov na agroekosystémy (Sánchez-Bayo & Wyckhuys 2019). Negatívny vplyv agrovýroby na bezstavovce sa následne ďalej prenáša aj na ich konzumentov vrátane vtákov (napr. Brickle et al. 2000).

Vtáky tvoria jednu z kľúčových zložiek ekosystémov (Sekercioglu 2006), podieľajú sa napríklad na šírení semien (Herrera et al. 1994) či regulácii populácií bezstavovcov (Holmes et al. 1979, Fowler et al. 1991). V tomto kontexte je úbytok hmyzu ako hlavnej potravy v čase hniezdenia uvádzaný ako faktor, ktorý môže negatívne ovplyvňovať populácie insektivných poľných vtákov (Newton 2004). Prác, ktoré by identifikovali konkrétne mechanizmy stojace za týmto fenoménom, ale nie je mnoho. Popísanie týchto mechanizmov je nevyhnutným prostriedkom k následným návrhom opatrení na zníženie negatívnych vplyvov agrovýroby (Siriwardena et al. 1998).

Zo všetkých druhov vtákov, ktoré využívajú európske agrárne prostredie na hniezdenie a zber potravy sme si pre účely tejto rešerše vybrali tie, ktoré majú veľmi silnú väzbu na agroekosystémy – hniezdia aj potravu zbierajú na zemi. Zároveň ide o druhy, ktoré mláďatá krmia najmä hmyzom, a sú teda v hniezdnom období závislé od prítomnosti bezstavovcov v potravinnej ponuke (Holland et al. 2006). Motiváciou k výberu týchto druhov bolo predovšetkým to, že úbytok vtákov poľnohospodárskej krajiny sa týka predovšetkým insektivorov (Donald et al. 2006). Napr. medzi rokmi 1990 až 2015 klesla početnosť insektivných druhov v Európe v priemere o 13%, zatiaľ čo početnosť omnivorných druhov sa nezmenila; z insektivorov mali najväčšie úbytky druhy vyhľadávajúce potravu na zemi (Bowler et al. 2019). V inej štúdiu porovnávajúcej 43 druhov vtákov poľnohospodárskej krajiny s dvomi typmi hniezdenia – na zemi a v krovinovej vegetácii – v rámci celej Európy vyšlo, že abundancia 68% druhov vtákov hniezdiacich na zemi vykazovala negatívnu odpoveď na zvýšenú intenzitu hospodárenia, naopak pri druhoch hniezdiacich v drevinovej vegetácii to bolo len 17% druhov (Bas et al. 2009).

Táto štúdia si preto dáva za cieľ na základe dostupnej literatúry zhodnotiť (i) k akým zmenám v potravinnej ponu-

ke v súvislosti s intenzifikáciou poľnohospodárstva môže dochádzať, (ii) ktoré aspekty vtácej ekológie tieto zmeny ovplyvňujú, (iii) ako sa to ďalej prejavuje na početnosti vtáčích druhov a (iv) aké praktické odporúčania je možné na základe týchto zistení formulovať.

VPLYV ZMIEN V POTRAVNEJ PONUKE NA VTÁKY POĽNOHOSPODÁRSKEJ KRAJINY

Dostupnosť potravy

Dostupnosť potravy je daná dvoma faktormi: ponukou vhodného potravného habitatu v krajine a množstvom koristi v tomto habitate. Dostupnosť potravy sa následne odráža vo výbere a veľkosti teritórií, v zložení potravy a v konečnom dôsledku v počte a prežívaní mláďat na hniezdach.

Vplyv na výber prostredia a veľkosť teritória

Výber prostredia u vtákov ovplyvňuje väčšie množstvo faktorov zahŕňajúcich napr. aj medzidruhovú kompetíciu či vlastnosti biotopu minimalizujúce riziko predácie, avšak potravná ponuka je v danom prostredí faktorom úplne kľúčovým (Fretwell & Calver 1969).

Výber prostredia je nenáhodný a deje sa na základe ponuky potravných habitatov a množstva potravy v nich (Poulsen et al. 1998). Preferenčné využívanie habitatov bohatších na vybrané skupiny bezstavovcov sa ukázalo napríklad pri strnádke lúčnej (*Emberiza calandra*), ktorá dávala prednosť trávnatým okrajom pred obilím (Brickle et al. 2000), trasochvostovi žltom (*Motacilla flava*), ktorý využíval vodné priekopy a koľaje v plodine viac než plochy s pšenicou a zemiakmi (Gilroy et al. 2009), alebo škovránkovi poľnom (*Alauda arvensis*), ktorý hľadal potravu preferenčne na menežovaných trávnatých okrajoch polí či

úhoroch než na plochách s plodinami (Poulsen et al. 1998, Kuiper et al. 2013)

Výber hniezdného prostredia na základe dostupnosti potravy sa môže meniť v priebehu hniezdnej sezóny, čo bolo študované u trasochvosta žltého vo Veľkej Británii a v Holandsku (Gilroy et al. 2009, 2010, Kragten 2011). Hlavným biotopom boli na začiatku sezóny obilniny, kde sa nachádzalo aj väčšie množstvo potravy, postupom sezóny sa však trasochvosty začali tejto plodine úplne vyhýbať a väčšina hniezd bola v porastoch zemiakov (Gilroy et al. 2009, 2010, Kragten 2011). Zemiakové polia neskôr poskytovali viac potravy a zároveň charakter porastu umožňoval lepší prístup k nej aj k umiestneniu samotného hniezda. V tomto prípade bolo zaujímavé, že sa tento preferovaný hniezdný biotop vyznačoval vyšším obsahom organickej zložky v pôde (Gilroy et al. 2009), čo sa mohlo prejavovať vo väčšom množstve bezstavovcov, aj keď konkrétny mechanizmus nie je známy (Gilroy et al. 2008).

Dostupnosť potravy sa prejavuje aj na veľkosti teritórií študovaných druhov (Brickle et al. 2000). Napr. u škovránka poľného vo Veľkej Británii bola v úhoroch 2–3krát vyššia denzita hniezdiacich párov a polovičná veľkosť teritórií než v obilninách, ktoré boli na hmyz chudobnejšie (Poulsen et al. 1998; totožne aj Murray 2004). Podobne pozitívne sa prejavila prítomnosť bylenných pásov v poliach vo Švédsku, kde sa nachádzalo väčšie množstvo na zemi žijúcich bezstavovcov a zároveň hniezdiacich škovránkov (Josefsson et al. 2013). Tie mali o 30% viac teritórií do vzdialenosti 100 metrov od pásov, čo si autori vysvetľujú práve väčšou potravnou ponukou (Josefsson et al. 2013).

S veľkosťou teritória súvisia aj energetické náklady na zber potravy, kedy vtáky umiestňujú hniezda do potravných

bohatých biotopov tak, aby tieto náklady minimalizovali. Napr. strnádka lúčna vyhladávala potravu do maximálnej vzdialenosti 346 metrov od hniezda, pričom viac ako polovica návštev bola pod 115 metrov, a to v miestach s väčším množstvom bezstavovcov dôležitých v jej potrave (Brickle et al. 2000). Rovnako tomu bolo aj u strnádky trstinovej (*Emberiza schoeniclus*), kedy až 87% zberu hmyzu prebiehalo v miestach do 100 metrov od hniezda (Brickle & Peach 2004). Škovránky poľné museli v jačmeni a silážnej tráve lietať za potravou priemerne o 56 resp. 23 metrov ďalej než v úhoroch. To korešponduje s množstvom potravy v týchto biotopoch, kedy počas sezóny (máj-júl) bolo každý mesiac zaznamenané najmenej množstvo bezstavovcov v jačmeni, na druhom mieste bola opakovane silážna tráva a úhory boli na potravu kontinuálne najbohatšie (Poulsen et al. 1998).

Vplyv na reprodukčné parametre

Vplyv dostupnosti a množstva potravy sa prejavuje na rôznych reprodukčných parametroch - ovplyvňuje počet vajíčok, prežívanie mláďat na hniezde, ich veľkosť a kondíciu (Martin 1987). Zároveň má vplyv na kondíciu rodičov, prostredníctvom ktorej je limitovaný počet a veľkosť znášok za sezónu a teda celková reprodukčná úspešnosť (Martin 1987).

Dostupnosť potravy ovplyvňuje kondíciu a rast vyliahnutých mláďat, ktoré sa typicky vyjadrujú pomocou hmotnosti mláďat nameranej v niektorý konkrétny deň po vyliahnutí. Hmotnosť mláďat škovránka poľného bola ovplyvnená výberom plodiny, kedy bola nižšia spolu s nižšou abundanciou koristi (Kuiper et al. 2015). Nižšia dostupnosť potravy sa prejavila v znížení hmotnosti aj u strnádky lúčnej (Brickle et al. 2000), strnádky obyčajnej (*Emberiza citrinella*; Hart et al. 2006) a strnádky trstinovej, kedy ovplyv-

nila celkovú hmotnosť znášky (Brickle & Peach 2004). V prípade nedostatku potravy nemusia byť rodičia schopní kompenzovať zníženú potravnú ponuku zvýšenou aktivitou. V homogénnom prostredí veľkých polí napr. po aplikácii insekticídov nemôžu z energetických dôvodov lietať ďalej do lepších habitatov (Hart et al. 2006). Zároveň strnádka, ako aj iné na zemi hniezdiace spevavce, pravdepodobne nie sú schopné v čase nedostatku potravy spomaliť vývoj (Newton 1998). To vedie k tomu, že hniezdo opúšťajú mláďatá s nedostatočnou hmotnosťou, čo môže znížiť ich šance na prežitie (Lindström 1999, Naef-Daenzer et al. 2001).

Dostupnosť potravy teda môže následne ovplyvňovať aj celkovú úspešnosť hniezdenia. S narastajúcou dostupnosťou potravy sa zvyšovalo prežívanie mláďat strnádky lúčnej na hniezde (Brickle et al. 2000) aj počet vyletených mláďat škovránka poľného (Poulsen et al. 1998). V prežívaní mláďat bažanta obyčajného (*Phasianus colchicus*) vysvetlovala abundancia potravy 75% variability; miera prežívania bola najvyššia v prípadoch, kedy mláďatá prijali najväčšie množstvo hmyzu (Hill 1985). Potravná ponuka ovplyvňuje aj počet znášok počas hniezdnej sezóny (Martin 1987, Brickle & Harper 2002), ktorý vtáky môžu ľahšie ovplyvňovať než pomerne rigidnú veľkosť znášky. Väčšie množstvo potravy umožňuje rýchlejší priebeh jednotlivých hniezdení a rýchlejšie zhromaždenie energetických a nutričných zdrojov na ďalšiu znášku. Naopak nedostatok potravy sa nemusí prejavíť len v horšej kondícii mláďat, prípadne ich mortalite, ale aj v kondícii rodičov a ovplyvniť tak prípadné ďalšie hniezdenie či prežívanie rodičov (Martin 1987). To predpokladajú Brickle & Harper (2002) napr. u strnádky lúčnej, u ktorej nedostatok nezrelých zŕn a bezstavovcov môže limitovať počet

znášok za sezónu. Strnádky umiestňovali hniezda primárne do areálov s výskytom ozimín a úhorov, kde sa vyskytovali nezrelé semená skôr než v jarných typoch plodín. Potravná ponuka bola v tomto prípade lepším prediktorom časovania hniezdenia než výška porastu. V jarných obilninách sa tak posúva začiatok hniezdenia, čo môže znižovať pravdepodobnosť výskytu úspešnej druhej znášky v sezóne.

Naproti vyššie uvedeným záverom štúdií stojí druhá skupina prác, ktorá vplyv dostupnosti potravy na úspešnosť hniezdenia nezaznamenala. Aj keď sa hmotnosť mláďat líšila medzi rôznymi typmi plôch, prítomnosť bylinných pásov s veľkým množstvom potravy nemala vplyv na hmotnosť mláďat škovránka poľného ani ich prežívanie (Kuiper et al. 2015). V tejto štúdii z Holandska bol jediným faktorom ovplyvňujúcim tieto parametre výber hniezdneho habitatu. Na lúkach bolo prežívanie hniezd nižšie v dôsledku ich ničenia pri kosení, ktoré bolo spolu s predáciou hlavným dôvodom neúspechu hniezdenia. Podobne u trasochvosta žltého nemal na kondíciu jeho mláďat vplyv výber potravného habitatu, ani počasie, od ktorého bola závislá aktivita hmyzu (Gilroy et al. 2009).

Ani ďalšia štúdia z Veľkej Británie nenašla vzťah medzi kondíciou a rýchlosťou rastu mláďat strnádky obyčajnej a škovránka poľného a dostupnosťou habitatov preferenčne využívaných rodičmi na vyhľadávanie potravy (Bradbury et al. 2003). Avšak v tomto prípade nebol robený zber hmyzu v jednotlivých habitatoch, takže je možné, že dostupnosť habitatov sama o sebe nemusí odrážať skutočnú dostupnosť potravy. V prípade týchto dvoch druhov však ani samotné množstvo bezstavovcov v okolí hniezd nemalo vplyv na rýchlosť rastu mláďat (Murray 2004), takže významnejšiu úlohu môžu predstavovať úplne iné faktory.

Tými môžu byť napríklad dážď, teplota a počet hodín slnečného svitu, ktoré boli identifikované ako najdôležitejší faktor ovplyvňujúci kondíciu a rast mláďat škovránka poľného v ďalšej práci z Veľkej Británie (Donald et al. 2001a).

Najdôležitejším faktorom stojacim za neúspešným hniezdením rôznych druhov vtákov vrátane tých, na ktoré sa zameriava táto rešerš, je predácia (napr. Delius 1964, Baines 1990, Crick et al. 1994, Bradbury et al. 2000, Donald et al. 2002, Murray 2004, Gilroy et al. 2011). V súvislosti s poľnohospodárstvom je zaujímavé, že potravná ponuka a predáčný tlak môžu spolu súvisieť (Evans 2004). Mláďatá, ktoré trpia nedostatkom potravy, sa dlhšie a hlasnejšie ozývajú, čo priťahuje predátorov (Haskell 1994). To sa prejavilo u strnádky svrčivej (*Emberiza cirulus*), kedy za neúspech hniezdenia mohla predácia a úhyn mláďat hladom, pričom autori práce predpokladajú, že ak by mláďatá neboli predované, aj tak by uhynuli (Evans et al. 1997). Sú známe i neletálne dopady predácie, kedy rodičia vplyvom zvýšeného rizika predácie obmedzia kŕmenie, čímže sa zníži kondícia mláďat (Bonnington et al. 2013).

Význam poľných okrajov

Z hľadiska potravy pre vtáky poľnohospodárskej krajiny predstavujú kľúčový habitat trávnaté a bylinné okraje polí, ktoré disponujú v rámci poľnohospodárskych plôch najväčšou potravnou ponukou zo všetkých biotopov (Vickery et al. 2002, 2009). V mnohých štúdiách bolo pozorované väčšie množstvo rôznych druhov bezstavovcov na okraji polí, a to v rôznych kombináciách plodín a charaktere okraja. Prevažná väčšina takýchto prác ukazovala výrazné rozdiely v početnosti bezstavovcov (Josefsson et al. 2013, Kuiper et al. 2013, Ottens et al. 2014), pričom tieto biotopy poskytujú zároveň väčšie množstvo druhov tvoria-

cích najdôležitejšiu časť potravy mláďat (Douglas et al. 2009).

Menežované bylinné pásy na okrajoch polí, ktoré sa používajú v rámci agroenvironmentálnych opatrení, sú zdrojom veľkého množstva bezstavovcov, oproti produkčným plochám môže byť rozdiel niekoľkonásobný (Brickle et al. 2000). Väčšie množstvo koristi tu je počas celej sezóny (Ottens et al. 2014, Kuiper et al. 2015), aj keď v neskorších fázach sa rozdiel môže znižovať (Hart et al. 2006), keďže bezstavovce následne počas sezóny migrujú do polí (Marshall & Moonen 2002). Opačný trend zaznamenali Kuiper et al. (2015) na okrajoch polí v Holandsku, kedy na začiatku sezóny nebol rozdiel v abundancii bezstavovcov medzi okrajmi a plodinami, ten sa prejavil až v nasledujúcich zberoch. V tomto prípade to môže byť vplyv štruktúry porastu, kedy na jar je nízka vegetácia v oboch habitatoch alebo efekt insekticídov, kedy je množstvo bezstavovcov cielene regulované a je zamedzené migrácii z okolia aj nárastu početnosti v samotnom poraste plodiny (Kuiper et al. 2015).

Podobný efekt môže nastať aj bez prítomnosti menežovaných okrajov. Josefsson et al. (2013) nenašli rozdiel v množstve bezstavovcov medzi poliami s trávnatými okrajmi a bez nich. Už okraj poľa sám o sebe môže teda poskytovať viac potravy, čo môže byť spôsobené vo všeobecnosti horšou prístupnosťou pre poľnohospodársku techniku počas obrábania daného poľa, to sa v konečnom dôsledku prejaví nižšími dávkami pesticídov, redšie zasiatou plodinou a teda priestorom pre iné druhy, ktoré môžu byť živnými rastlinami väčšieho počtu druhov hmyzu (Frank 1999, Woodcock et al. 2005). Významné sú aj okraje/hranice medzi poliami s rôznymi plodinami. V porovnaní množstva bzdôch (Heteroptera) na okraji na hranici s trva-

lým porastom a uprostred komplexu malých polí v Poľsku nebol zistený rozdiel, naopak vo veľkých poliach bolo menej hmyzu než na ich okraji (Panek 1997). To znamená, že aj heterogenita v plodinách môže mať pozitívny vplyv na veľkosť potravnnej ponuky. V tomto prípade okrem samotnej odlišnosti rastlín, je dôležitejším faktorom to, že k výsevu, ošetrovaniu pesticídmi a hnojivami a následnému zberu jednotlivých plodín dochádza postupne a okolité porasty môžu vždy slúžiť ako refúgium pre bezstavovce, odkiaľ môžu opätovne migrovať do menežovaných plôch (Panek 1997). Môžu teda fungovať rovnako ako porasty na okrajoch polí, ktoré túto funkciu však plnia kontinuálne počas celej sezóny (Ottens et al. 2014).

Pozitívny vplyv okraja poľa pôsobí aj do určitej vzdialenosti od neho. Takto mláďatá jarabice poľnej (*Perdix perdix*) a kuropty červenej (*Alectoris rufa*) vyhľadávali potravu do vzdialenosti 25 m od okraja, miestam nad 50 metrov sa úplne vyhýbali, pričom bol veľký rozdiel v množstve bezstavovcov v porovnaní 5 a 50 m od okraja poľa (Green 1984).

Dopady pesticídov

Riziká pre populácie poľných vtákov spojené s nedostatkom potravy boli skúmané predovšetkým v súvislosti s aplikáciou pesticídov. Aplikácia pesticídov, a z toho predovšetkým insekticídov, má priamy vplyv na množstvo kľúčových druhov bezstavovcov, ktoré slúžia ako potrava pre mláďatá poľných vtákov (Brickle et al. 2000). Efekt prostredníctvom nižšej diverzity rastlín, a teda menšieho počtu druhov živných rastlín pre hmyz, majú však aj herbicídy (Moreby & Southway 1999, Marshall et al. 2001, Taylor et al. 2006); negatívny vplyv na rastliny, bezstavovce a následne aj poľné vtáky sa našiel aj v prípade fungicídov (Geiger et al. 2010).

Dôkazy o negatívnom vplyve pesticídov na vtáčie populácie prostredníctvom zmien v potravnnej ponuke existujú pre viacero druhov: vo Veľkej Británii bol potvrdený tento efekt na strnádku obyčajnú, strnádku lúčnu aj jarabicu poľnú, škovránok poľný a trasochvost žltý boli identifikovaní ako potenciálne ohrození (Central Science Laboratory et al. 2005). Iba v prípade cíbika chochlatého (*Vanellus vanellus*) štúdia nasvedčovala, že pesticídy negatívny efekt na veľkosť populácie nemajú (Central Science Laboratory et al. 2005).

Akým mechanizmom pesticídy pôsobia na vtáky napovedá štúdia o strnádke obyčajnej vo Veľkej Británii (Hart et al. 2006). Na striekaných poliach sa oproti neošetreným plochám nezvyšovala abundancia koristi počas hniezdnej sezóny a tento nedostatok potravy sa následne prejavil na zhoršenej kondícii mláďat (Hart et al. 2006). Strnádky zároveň štyrikrát menej často využívali ku zberu potravy polia striekané počas sezóny než tie ošetrované mimo hniezdneho obdobia (Morris et al. 2005).

Vplyv pesticídov sa našiel aj u jarabice poľnej v experimentálne ošetrovaných plochách. V poliach, na okrajoch ktorých boli ponechané pásy bez aplikácie agrochemikálií, bol väčší počet mláďat a následne aj vyššia úspešnosť hniezdenia. Autori predpokladajú, že toto bolo spôsobené väčšou potravnou ponukou práve na okrajoch, ktoré mláďatá jarabíc najčastejšie využívajú na zber potravy (Rands 1985). V inej štúdii Southwood & Cross (1969) vypočítali vzdialenosť, ktorú musia tieto mláďatá prejsť v rôznych agrárnych biotopoch Británie, aby nazbierali dostatok potravy. V prípade polí ošetrovanými herbicídmi bola táto natoľko veľká, že limitáciou nemusí byť len samotná vzdialenosť, ale aj čas, v zmysle počtu hodín slnečného svitu počas dňa – mláďatá sa takto de facto nestihli

nakrmiť, čo ovplyvňuje ich prežívanie (Southwood & Cross 1969).

Prístupnosť potravy

Prístupnosť potravy vyjadruje, aký majú vtáky fyzický dosah na korisť v jednotlivých potravných habitatoch. Závisí teda od charakteru porastu, predovšetkým od jeho výšky a hustoty, no významný je napr. aj podiel holej pôdy.

Výška rastlín sa behom sezóny zvyšuje v produkčných aj neprodukčných porastoch (Douglas et al. 2009). So zväčšujúcou sa výškou vzrastá množstvo hmyzu, no korisť sa stáva ťažšie rozpoznateľnou, čo znižuje efektivitu lovu koristi, a zároveň znižuje šancu na detekciu predátora (Hoste-Danyłow et al. 2010). To v konečnom dôsledku vedie k tomu, že sa vtáky vyhýbajú miestam s väčším množstvom koristi a preferenčne využívajú chudobnejšie habitaty (Atkinson et al. 2005). Štruktúra vegetácie určujúca prístupnosť potravy teda môže zohrávať významnejšiu úlohu než celkové množstvo potravy. Napr. často diskutovaný prínos okrajov polí ako potravného habitatu pre poľné vtáky sa pri absencii menežmentu, ktorá vedie k vysokému porastu, môže v neskorších fázach sezóny úplne stratiť, aj keď zostáva tento biotop bohatý na bezstavovce (Douglas et al. 2009).

Vysoký porast môže spôsobiť aj opustenie hniezdných teritórií. Akonáhle bol porast tak vysoký, že rastliny poľahli, škovránky opustili teritória aj hniezda (Poulsen et al. 1998). Oblasti, kde dominujú obilniny (ktoré sa vyznačujú vysokým porastom v neskorších fázach sezóny), môžu limitovať aj dĺžku hniezdného obdobia u trasochvosta žltého, vzhľadom na vyhýbanie sa tomuto habitatu od určitej výšky rastlín (Gilroy et al. 2009).

Experimentálne kosené plochy v trávnatých okrajoch boli strnádkami obyčajnými ihneď veľmi hojne využívané (Douglas et al. 2009). Tento typ me-

nežmentu vytvorí mikrohabitaty, v ktorých sa aj malé druhy vtákov ľahko pohybujú, zároveň okolitý porast slúži ako bohatý zdroj bezstavovcov (Atkinson et al. 2005). V predchádzajúcom experimente so strnádkou obyčajnou sa nenašiel rozdiel vo využívaní kosených a nekosených plôch, v tomto prípade to však bolo pravdepodobne spôsobené malou vzorkou (Perkins et al. 2002). Trade-off medzi rizikom predácie a množstvom potravy v prostredí strnádky obyčajnej potvrdzuje aj ďalšia štúdia z Veľkej Británie (Dunn et al. 2010). V nej strnádky volili medzi nízkym a riedkym porastom s menším množstvom potravy, ale vyššou detektabilitou predátorov, a vyšším a hustejším porastom s väčším množstvom hmyzu, v ktorom ale trávili viac času detekciou predátorov. To viedlo nakoniec k tomu, že v čase zvýšených energetických nárokov mláďat sa rodičia museli vystavovať väčšiemu riziku predácie a vyhľadávať potravu prioritne vo vyšších porastov s dostatkom koristi (Dunn et al. 2010).

Otvorené mikrohabitaty s nízkym porastom sú dôležité aj pre škovránka poľného, ako sa zistilo pomocou lokácií jedincov označených vysielacami v Dánsku (Odderskær et al. 1997). Preukázala sa takto silná preferencia vo vyhľadávaní potravy v koľajách od traktorov a na nezasiatych plochách s holou pôdou. V týchto miestach bolo opäť menej hmyzu než v okolitej plodine (Odderskær et al. 1997). Riedky porast a holú pôdu na vyhľadávanie potravy v pšenici využíval škovránok aj v štúdiu z Veľkej Británie (Murray 2004). Preferenciu na vyhľadávanie potravy v koľajách v plodine tu našli Gilroy et al. (2009) aj u trasochvosta žltého. Potravné teritórium tohto druhu boli asociované aj s nízkym riedkym porastom s plochami holej pôdy (Bradbury & Bradter 2004). V tomto prípade bola však dôležitá aj prítomnosť vysokého porastu v rámci

rovnakého poľného bloku, v ktorom trasochvosty umiestňovali hniezda, pravdepodobne z dôvodu lepšej ochrany znášky pred predátormi (Bradbury & Bradter 2004). Vyšší a hustý porast využívali na hniezdenie aj strnádky lúčne (Perkins et al. 2015).

Nízky porast sa počas hniezdnej sezóny udržuje predovšetkým na pasienkoch. Vtáky tu vyhľadávali potravu desaťkrát častejšie, aj keď na lúkach bola 2,5-krát vyššia denzita bezstavovcov. Podľa štúdie z Poľska bola preferencia pasienkov k zberu potravy vtákmi negatívne korelovaná s hmotnosťou tela, pretože menšie druhy majú problém s pohybom v hustej vysokej vegetácii a zároveň v nej majú zhoršenú detekciu predátorov (Romanowski & Zmihorski 2008). Významným parametrom je aj prítomnosť koní na pasienkoch (Hoste-Danyłow et al. 2010). Tie inak predstavovali chudobný porast s malým množstvom hmyzu. Kombinácia nízkeho porastu a prítomnosti zvierat, ktoré atrahujú hmyz, však vytvorila vyhľadávaný habitat na lov koristi.

Nízky porast na lúkach častejšie využívali aj mláďatá cibika chochlateého v štúdiu z Veľkej Británie (Devereux et al. 2004). V tomto prípade sa nelíšilo množstvo bezstavovcov medzi nízkym a vysokým porastom, čo nasvedčuje tomu, že preferencia nízkeho porastu je podmienená jednoduchším pohybom mláďat a prístupnosťou potravy v ňom (Devereux et al. 2004).

Skladba potravy

Zložením potravy nami skúmaných vtáčích druhov sa rozumie pomer živočíšnej a rastlinnej zložky a zastúpenie jednotlivých skupín bezstavovcov. Toto zloženie ďalej determinuje nutričnú hodnotu potravy, a teda jej kvalitu pre konzumentov (Borg & Toft 2000). Na úvod je potrebné spomenúť, že práce skúmajúce zloženie

potravu týchto vtákov ukazujú, že pokiaľ majú k dispozícii široký výber druhov bezstavovcov, využívajú mnoho skupín z nich (Galbraith 1989, Christensen et al. 1996, Wilson et al. 1999, Moreby & Stoaate 2001, Murray 2004, Holland et al. 2012).

Diverzitu potravy ovplyvňuje charakter potravného habitatu. Viaceré taxóny bezstavovcov (Isopoda, Orthoptera, Hymenoptera, Stylommatophora, Heteroptera, Auchenorrhyncha, Opiliones) sa vyskytovali takmer výhradne v menežovaných trávnatých okrajoch, pričom všetky z nich sú súčasťou potravy poľných spevavcov (Ottens et al. 2014). Priemerný počet čeladií a rodov bezstavovcov tvoriacich potravu kŕmených mláďat škovránka poľného je vyšší, pokiaľ rodičia chytajú korisť v trávnatých okrajoch (Ottens et al. 2014), čo sa môže následne odzrkadliť na ich kondícii (Johnston 1993, Borg & Toft 2000). To sa prejavilo v práci Donalda et al. (2001a), v ktorej boli mláďatá škovránkov v horšej kondícii, pokiaľ sa hniezdo nachádzalo na trvalých pasienkoch, ktoré sa vyznačujú nižšou diverzitou hmyzu a následne aj menej variabilnou potravou mláďat (Donald et al. 2001a).

Negatívny vplyv unifikácie zloženia potravy na vývoj mláďat potvrdzujú taktiež Borg & Toft (2000). V experimente s jarabicou poľnou mala zvýšená proporcia vošiek (Aphidoidea) v potrave negatívne dôsledky na rast a vývoj peria. V kontrolnej skupine mláďat, ktorá mala možnosť sama si vyberať potravu, bola prijímaná aj časť vošiek, čo znovu podporuje dôležitosť diverzity potravy (Borg & Toft 2000). Veľké množstvo jedného typu potravy (v tomto prípade vošiek) teda nemôže nahradiť diverzifikovanú potravu a homogenizácia spoločenstva bezstavovcov na poliach môže mať negatívny vplyv na vývoj a tým aj na prežívanie mláďat.

Väčšinu potravy počas hniezdenia tvo-

rí práve živočíšna zložka (Holland et al. 2006), no u viacerých druhov – napr. škovránka poľného (Murray 2004), strnádka obyčajnej (Stoaate et al. 1998) či strnádka lúčnej (Brickle & Harper 1999) – bolo pozorované aj kŕmenie rastlinnou potravou. To môže byť spôsobené nedostatkom vhodnej živočíšnej koristi (Morris et al. 2005, Douglas et al. 2012). Zber rastlinnej potravy je energeticky menej náročný, ale za cenu menšieho prospechu pre mláďatá – napríklad semená obilnín obsahujú menší podiel proteínov (Christensen et al. 1996), čo sa môže v konečnom dôsledku stať limitujúcim faktorom v raste a prežívaní mláďat (Potts 1986). To sa prejavilo napríklad na kondícii mláďat strnádky obyčajnej – priemerná hmotnosť mláďat sa znižovala s vyšším podielom semien obilnín v potrave (Douglas et al. 2012). Mláďatá jarabice poľnej kŕmené vyšším podielom rastlinnej zložky rástli pomalšie, pričom na diéte obsahujúcej len semená neboli schopné prežiť vôbec. Mláďatá, ktoré neboli počas prvých dní života kŕmené hmyzom, boli obzvlášť citlivé voči nízkym teplotám a dažďu (Southwood & Cross 2002).

POPULAČNÉ DÔSLEDKY ZMIEN V POTRAVNEJ PONUKE

Zmeny v početnosti populácií majú obvykle komplexné príčiny a príspevky jednotlivých faktorov nie je jednoduché rozplieť (Newton 1998). K tomu je totiž potrebné zhodnotiť ich vzťahy k jednotlivým demografickým parametrom, ktoré početnosť utvárajú (Sæther & Bakke 2000). Aj keď majú vyššie diskutované zmeny v potravnnej ponuke dokázateľný vplyv na priebeh hniezdenia, kedy pozorujeme ovplyvnenie veľkosti znášky, počtu úspešne vyletených mláďat a ich kondície (Hill 1985, Potts & Aebischer 1994, Poulsen et al. 1998, Brickle et al. 2000, Goławski & Meissner 2008), nemusí

to nutne znamená, že potravná ponuka v hniezdnej dobe bude aj kľúčovým faktorom, ktorý stojí za zistenými dlhodobými trendami početnosti populácií vtákov poľnohospodárskej krajiny. Často chýbajú informácie o príčinách mortality mimo hniezdného obdobia, predovšetkým o prežívaní mláďat (Campbell et al. 1997, Stephens et al. 2003, Central Science Laboratory et al. 2005, Bright et al. 2008).

Zaujímavá súvislosť medzi početnosťou populácie a hniezdnou úspešnosťou a produktivitou bola zistená vo Veľkej Británii (Chamberlain & Crick 1999). Tu populácia škovránka poľného v rokoch 1975–1994 klesla o približne 55 %, no veľkosť znášky, počet vyletených mláďat a ich prežívanie na hniezdach sa medzičasom zlepšovalo. Autori predpokladajú, že zmeny v hniezdnej produktivite neboli zodpovedné za tento úbytok, ako možné faktory navrhli redukciu podielu jedincov zúčastňujúcich sa rozmnožovania, redukciu počtu znášok za sezónu a/alebo zvýšenú mortalitu mimo hniezdného obdobia. Ďalším vysvetlením môže byť, že hniezdna produktivita je hustotne závislá, kedy zníženie populačnej denzity mohlo prostredníctvom zníženej kompetície o zdroje zvýšiť hniezdnú produktivitu (Chamberlain & Crick 1999).

Rovnako bola hniezdna úspešnosť zvýšená aj u strnádky obyčajnej, strnádky lúčnej a strnádky trstinovej v čase zmenšovania ich populácií vo Veľkej Británii (Peach et al. 1999, Siriwardena et al. 2000). Z 12 druhov vtákov poľnohospodárskej krajiny bol dokázaný negatívny vplyv zmien v úspešnosti hniezdenia na populačný trend len pre stehlíka konôpku (*Linaria cannabina*), ktorý kŕmi mláďatá rastlinnou potravou. To môže nasvedčovať tomu, že dôležitejšími faktormi je spomínané prežívanie mláďat po opustení hniezda a/alebo počet znášok za sezónu (Siriwardena et al. 2000). Výsledky práce autorov Brickle

et al. (2000) naznačujú, že práve zmeny v reprodukčnej úspešnosti môžu byť príčinou úbytkov populácií strnádky lúčnej. Počet vyletených mláďat sám o sebe totiž nehovorí nič o tom, v akej kondícii sa vtáky nachádzajú. Ako bolo už spomínané, mláďatá, ktoré boli kŕmené homogénnou stravou či celkovo trpeli nedostatkom potravy, opúšťajú hniezdo s nedostatočnou hmotnosťou, čo sa môže prejavíť na ich následnom prežívaní (Lindström 1999, Naef-Daenzer et al. 2001).

Vzhľadom na tieto nejasné či priamo protichodné vzťahy medzi hniezdnou úspešnosťou a početnosťou populácií sa príčiny úbytku vtákov poľnohospodárskej krajiny hľadajú v iných častiach roku. Ako horúci kandidát sa aspoň vo Veľkej Británii javí vyššia mortalita z dôvodu nedostatku potravy v zimnom období (Siriwardena et al. 2008). V tomto prípade však ide už o potravu rastlinnú, pretože v tomto období roka sú druhy poľnohospodárskej krajiny zimujúce v Európe prevažne granivorné. Znížená abundancia potravy je spôsobená väčšou efektivitou žatvy, uskladnenia obilia a stratou strnísk (Chamberlain & Crick 1999). Tie predstavujú pre mnohé druhy (napr. strnádka obyčajná, s. lúčna, s. trstinová, škovránok poľný, jarabica poľná) preferovaný habitat na vyhľadávanie potravy (Donald & Evans 1994, Donald et al. 2001b, Moorcroft et al. 2002, Geiger et al. 2014). Nedostatok potravy v zimnom období pravdepodobne predstavuje hlavnú príčinu negatívneho trendu v populáciách strnádky trstinovej (Peach et al. 1999), rovnaký vzťah našli Donald & Forrest (1995) aj v prípade strnádky lúčnej.

Na druhú stranu silnú evidenciu o výraznom vplyve zmien v kvalite a kvantite živočišnej potravnjej ponuky na hniezdiace populácie vtákov poľnohospodárskej krajiny poskytol aj jeden z najdlhšie prebiehajúcich výskumov

pochádzajúci zo Škótska (Benton et al. 2002). Kontinuálny zber hmyzu vo vegetačnej sezóne (apríl-október) počas takmer troch desaťročí ukázal zmenu v jeho početnosti, ktorá bola korelovaná s hniezdnou denzitou vtákov, kedy bolo viac vtákov v rokoch, ktoré nasledovali po rokoch bohatých na hmyz. To by nasvedčovalo tomu, že dostupnosť potravy ovplyvnila vtáčie populácie. Zo získaných dát pritom nie je možné zistiť, či sa tak dialo prostredníctvom zmien v hniezdnej produktivite, ktorá mohla byť vyššia v dobe väčšej potravej ponuky, alebo v prežívaní počas zimy, kedy sa väčšie množstvo potravy behom teplej časti roka mohlo pozitívne prejavíť na kondícii jedincov a ich prežití zimy (Benton et al. 2002).

Nakoniec by sme chceli podotknúť, že je nám známy iba jeden prípad, kedy je dokázaný vplyv obmedzenia potravej ponuky na populačný trend – a to pri jarabici poľnej (Potts & Aebischer 1994). Začiatok prudkého poklesu početnosti tohto druhu bol v rokoch 1950–1970 pozorovateľný v celej Európe. Vo Veľkej Británii bolo hlavnou príčinou negatívnych populačných zmien rapídne zníženie prežívania mláďat (Kuijper et al. 2009). To bolo spôsobené nedostatkom vhodnej potravy, pričom to bolo práve v týchto rokoch, kedy sa začali veľkoplošne používať pesticídy (Potts 1986). Aj keď v nasledujúcom období začali vo väčšej miere na populácie pôsobiť ďalšie negatívne faktory (predovšetkým predácia a intenzívny lov), vo Veľkej Británii sa považuje nedostatok živočíšnej potravy v dobe rozmnožovania za hlavnú príčinu začiatku úbytku jarabíc (Kuijper et al. 2009).

ODPORÚČANIA PRE MENEŽMENT

Na základe informácií prezentovaných v tejto štúdiu by sme z pohľadu potravej ponuky bezstavovcov navrhovali nasle-

dovné opatrenia na podporu vtáčích populácií v agrárnej krajine.

Vysievané bylinné pásy

Už v súčasnosti je veľmi často využívaným opatrením vysievanie bylinných pásov na okraje poľí. Na obohatenie trávnych zmesí sa používajú rôzne druhy kvitnúcich bylín, napr. margaréta biela (*Chrysanthemum leucanthemum*), rebríček obyčajný (*Achillea millefolium*), nevädzovec (*Centaurea* spp.), ďatelina (*Trifolium* spp.), ľan siaty (*Linum usitatissimum*), či pohánka (*Fagopyrum* spp.). Takéto pásy sa ukazujú ako vhodný hniezdny habitat (Bradbury et al. 2000, Murray 2004) aj miesto na zber potravy (Vickery et al. 2002, 2009). Ich limitáciou je predovšetkým menežment, ktorý musí byť správne aplikovaný (Westbury et al. 2017). Pokiaľ výška porastu dosiahne určitú úroveň, väčšina vtákov takéto habitaty prestane k zberu potravy využívať aj napriek bohatým zdrojom koristi (Atkinson et al. 2004). Ako veľmi účinný typ menežmentu sa ukazuje vytváranie kosených plôch v rámci bylinného pásu tak, aby sa striedal vysoký a nízky porast. To zabezpečí, že v rámci kosenej plochy majú vtáky ľahší prístup k potrave a okolitý porast slúži ako zdroj koristi (Douglas et al. 2009).

Na druhú stranu niektoré druhy vysoký porast priamo vyžadujú – je dôležitý napríklad pre chrapkáča poľného (*Crex crex*), ktorý ho preferenčne využíva na hniezdenie aj zber potravy (Berg & Gustafson 2007, Berg & Hiron 2011). Vysoký porast plodín aj okrajov využívajú na hniezdenie aj strnádka lúčna a trasochvost žltý. Vzhľadom na to, že oba tieto druhy zároveň využívajú nízke riedke porasty na vyhľadávanie potravy, najefektívnejším riešením je vytvoriť heterogenitu v charaktere porastov na škálach jednotlivých poľí a príľahlých

neprodukčných plôch (Bradbury & Bradter 2004, Perkins et al. 2015).

Zmenšovanie poľných blokov

Ďalším často vyzdvihovaným opatrením je zmenšovanie jednotlivých poľných blokov (Hass et al. 2018, Šálek et al. 2018), ktoré zvyšuje priestorovú heterogenitu plodín aj mimoprodukčných plôch (Benton et al. 2003), čo pozitívne vplýva na množstvo bezstavovcov (Jonsen & Fahrig 1997, Panek 1997). Vzhľadom na rozdielnu výšku a hustotu porastov jednotlivých plodín a načasovania agrotechnických zásahov na poliach, ich diverzita zároveň poskytuje hniezdne a potravné možnosti počas celej sezóny bez toho, aby vtáky museli opustiť svoje teritória (Wilson et al. 1997, Gilroy et al. 2009).

Organické poľnohospodárstvo

Organické poľnohospodárstvo predstavuje ďalší spôsob, ktorý môže zlepšiť podmienky pre vtáky poľnohospodárskej krajiny (Christensen et al. 1996, Chamberlain et al. 1999, Beecher et al. 2002, Kragten et al. 2008, Batáry et al. 2017). Jeho najdôležitejšími prínosmi sú: a) vylúčenie herbicídov – väčšia diverzita rastlín predstavujúcich živné rastliny pre väčší počet druhov hmyzu (Christensen et al. 1996), b) vylúčenie insekticídov – priamy vplyv na množstvo bezstavovcov (Kragten et al. 2011), c) väčšinou väčší podiel mimoprodukčných habitatov na farmu – výskyt na hmyz bohatých miest (napr. bylenné pásy / okraje) (Beecher et al. 2002), d) väčšinou menšie polia – vyššia heterogenita na úrovni krajiny, ktorá môže generovať väčšie množstvo hmyzu (Chamberlain et al. 1999).

Viacere štúdie popisujú, že organické hospodárenie malo najsilnejší efekt na škovránka poľného (Chamberlain et al. 1999, Kragten & de Snoo 2008). Ako u jedného z mála druhov poľných vtákov bolo u neho zaznamenané preferenčné

hniezdenie vo väčších poliach a ďalej od okrajov (Batáry et al. 2010); ako pôvodne druh otvorených stepí sa úplne vyhýba okrajom s drevinovým porastom (Copland et al. 2012). Tým pádom sa dá očakávať, že zlepšenie potravinnej ponuky priamo na produkčných plochách vďaka obmedzeniu pesticídov bude mať u tohto druhu lepšie viditeľný pozitívny efekt ako u druhov, ktoré na zber potravy využívajú iné biotopy.

Úhory, strniská, neintenzívne lúky a pasienky

Úhory, teda poľné plochy ponechané jednu či viac vegetačných sezón ľadom, predstavujú vhodný hniezdny a potravný habitat viacerých druhov vtákov poľnohospodárskej krajiny (Berg 1992, Wilson & Browne 1993, Goławski & Goławska 2008). Vzhľadom na to, že sa na danom poľnom bloku nehospodári, eliminuje sa negatívny vplyv pesticídov aj priama mortalita mláďat spôsobená poľnohospodárskou technikou (Poulsen et al. 1998). Vyššia diverzita rastlín umožňuje prežívanie väčšieho počtu druhov bezstavovcov a zároveň sa tu vytvára bohatšia semenná banka (Kovács-Hostyánszki et al. 2011). Preto sú úhory vyhľadávaným potravným habitatom aj v zimnom období. V tom sa uplatňujú aj strniská, ktoré pod vplyvom prechodu na ozimné typy plodín z krajiny tiež ubúdajú (Moorcroft et al. 2002). Ich zaradenie do dotačných schém by preto prinieslo výrazné zlepšenie potravných možností v hniezdom aj zimnom období (Henderson et al. 2000, Siriwardena et al. 2008). Do istej miery tento nástroj supľujú neobrábané plochy vnútri polí (tzv. *skylark plots*), ktoré je možné vytvárať v rámci agro-environmentálnych opatrení vo Veľkej Británii; záujem o zavedenie tohto nástroja je však medzi poľnohospodármi minimálny (Smith et al. 2009).

Podobný habitat predstavujú aj neintenzívne využívané lúky a pasienky (Poulsen et al. 1998, Berg & Hiron 2012). V prípade lúk je potrebné zabezpečiť menežment so správnym načasovaním kosby, aby sa predišlo zničeniu hniezd a úhynom mláďat, či ponechanie nepokosených plôch (Berg & Gustafson 2007, Perkins et al. 2013). Vzhľadom na to, že na pasienkoch sa činnosťou zvierat vytvárajú plochy s nízkym porastom a samotné zvieratá atrahujú hmyz, tieto predstavujú takisto vhodný habitat pre vtáky poľnohospodárskej krajiny (Hoste-Danyłow et al. 2010). Potrebné je však udržať počty zvierat na relatívne nízkej úrovni, aby nedochádzalo k ničeniu hniezd (Vickery et al. 2001, Sabatier et al. 2015).

ZÁVER

Zmeny v potravnnej ponuke (znižovanie množstva živočíšnej koristi, homogenizácia a nízka prístupnosť potravy) majú preukázateľný negatívny vplyv na rôzne reprodukčné parametre vtákov poľnohospodárskej krajiny. Výsledky dlhodobých monitoringov zároveň ukazujú, že početnosť insektivorných vtákov agrárnej krajiny v Európe kontinuálne klesá. Mechanistický vzťah medzi týmito javmi sa zatiaľ nepodarilo dosť presvedčivo preukázať, naopak z (nemnohých) doterajších štúdií vyplýva, že u klesajúcich populácií produktivita skôr rastie. Tá však nevypovedá o tom, v akej kondícii sa mláďatá nachádzajú a aké je ich prežívanie.

Prostredníctvom vplyvu na úspešnosť hniezdenia, následného prežívania mláďat a mortality v zimnom období môže nedostatok potravy potenciálne predstavovať faktor zodpovedný za negatívne populačné trendy. To sa potvrdilo pri jarabici poľnej, pre ktorú ako pre jediný druh, sú známe kompletne informácie o úspešnosti hniezdenia, ale aj násled-

ného prežívania mláďat. Na základe podrobného monitoringu jej populácií vo Veľkej Británii sa podarilo identifikovať, že dostupnosť a abundancia potravy sú skutočne príčinou prudkých úbytkov. Pri ostatných druhoch insektivorných poľných vtákov chýbajú takéto informácie a je teda momentálne nemožné vyhodnotiť konkrétne príčiny úbytkov početnosti ich populácií. Ďalší výskum by teda mal byť zameraný predovšetkým na ekológiu jednotlivých druhov s cieľom popísať kľúčové mechanizmy znižujúce úspešnosť hniezdenia a prežívanie mláďat aj adultov.

Veľmi málo prác skúmajúcich vtáky poľnohospodárskej krajiny (a to predovšetkým z pohľadu potravnnej ponuky) pochádza zo zemí strednej a východnej Európy, ktoré prešli rozdielnym historickým vývojom než tie na západe. Zároveň v týchto krajinách nastali prudké zmeny v hospodárení smerom k vyššej intenzite po ich vstupe do Európskej únie a prijatí Spoločnej agrárnej politiky. Zmierniť z toho vyplývajúci tlak na vtáčie populácie môžu tzv. agro-environmentálne opatrenia, ktorých pozitívny dopad však závisí od toho, ako dobre jednotlivé opatrenia zodpovedajú podmienkam danej oblasti. S cieľom lepšie nastaviť agro-environmentálne opatrenia slúžiace k podpore biodiverzity a eliminácie negatívnych vplyvov poľnohospodárstva, tu je preto potrebné zintenzívniť výskum a identifikovať mechanizmy, ktoré ovplyvňujú populácie vtákov v kontexte odlišného prostredia, než z ktorého pochádza väčšina zistení v tejto problematike.

POĎAKOVANIE

Ďakujeme M. Paclíkovi a dvom anonymným recenzentom za konštruktívne pripomienky k rukopisu a projektu PRIMUS/17/SCI/16 za podporu.

SUMMARY

Agricultural intensification is one of the key drivers of the decline of European biodiversity. It is particularly detrimental for invertebrates and the negative impacts scale up to higher-level consumers including birds. Although the negative consequences of the limited food supply on bird populations caused by agricultural intensification are widely acknowledged, studies elucidating the exact mechanisms are scarce. At the same time, the knowledge of such mechanisms is essential for the formulation of effective management recommendations.

Here we reviewed studies investigating the links among the intensity of agricultural management, invertebrate food supply for birds and various measures of bird breeding performance, assessing the role of changes in invertebrate food supply as a possible driver of farmland bird population trends. We specifically focused on bird species closely associated with farmland habitats, those breeding and feeding on the ground and preying upon insects at least at the time of rearing their chicks because such species have recently been recognized as those undergoing the steepest population declines.

The changes in the insect food supply can be sorted into three groups: food availability, accessibility, and quality.

1. Concerning the changes in food availability, virtually all focal species preferred habitats with abundant food supply for both feeding and breeding. Availability of such habitats influences the birds' territory size and thus the amount of time spent by parents outside of their nest, which is tightly linked to the predation risk. In general, food quantity and availability is important for breeding performance of farmland birds, whereby food limitation results in the lower number of breeding attempts, as well as in

the reduced offspring development, body condition and survival. Strips of plants sown to improve food supply for birds under some management measures have been found as an important insect-rich habitat.

2. Food accessibility changes seem to be one of the key factors. It is often manifested in increased sward height, making the feeding habitats less frequently visited by birds. Paradoxically, stands of taller herbs are richer in invertebrates than stands of shorter herbs, but less accessible for bird exploitation at the same time. In addition, fields with higher sward are less preferred for breeding which ultimately leads to shortening of the breeding season, as the height increases, and nest site abandonment.

3. In respect to food quality, majority of the focal bird species feed their nestlings by a heterogeneous diet concerning the number of prey species. Homogenization of diet results in the reduced nestling development and, in turn, in smaller body size of the fledglings. Similarly, replacement of animal items in the birds' diet by plants reduces the nestling development and fitness. However, this latter effect is probably not ubiquitous since some proportion of plants in the birds' diet may increase its heterogeneity and thus the spectrum of nutrients taken.

*Although the changes in food supply for birds have an undisputable impact on their breeding performance and survival outside the breeding season, the link to the population changes has been confirmed in the Grey Partridge (*Perdix perdix*) only. Interestingly, breeding productivity was indeed higher in the declining species, suggesting a possible role of survival in shaping the birds' population size. Specifically, mortality during winter is considered as a main driver of the*

decline of farmland songbirds. However, the winter survival may be influenced by the body condition, which is determined by food quality and quantity received during the breeding period. Therefore, we suggest that the changes in food supply may indeed underline the observed population trends to some extent, even though the links are rather indirect.

Based on the reviewed studies, we suggest the following recommendations to improve food supply for farmland birds.

1. Sowing of invertebrate-rich wildflower and grassy strips which provide both foraging and breeding habitats. However, they need to be managed to keep their importance as a foraging habitat.
2. Reducing the field size to increase farmland heterogeneity and thus biodiversity.
3. Establishment of organic farms, set aside land, stubble fields and extensively managed grasslands. For further research, we suggest that the studies should focus on the ecology of particular species with specific emphasis on understanding the mechanisms linking the food availability, breeding performance, survival and population abundance. The studies are particularly lacking in Central and Eastern European countries which underwent a different history of agriculture compared to Western Europe, from where the vast majority of the reviewed studies originate.

LITERATÚRA

- Atkinson P. W., Buckingham D. & Morris A. J. 2004: What factors determine where invertebrate-feeding birds forage in dry agricultural grasslands? *Ibis* 146, Supplement 2: 99–107.
- Atkinson P. W., Fuller R. J., Vickery J. A., Conway G. J., Tallowin J. R. B., Smith R. E. N., Haysom K. A., Ings T. C., Asteraki E. J. & Brown V. K. 2005: Influence of agricultural management, sward structure and food resources on grassland field use by birds in lowland England. *Journal of Applied Ecology* 42: 932–942.
- Baines D. 1990: The roles of predation, food and agricultural practice in determining the breeding success of the Lapwing (*Vanellus vanellus*) on upland grasslands. *Journal of Animal Ecology* 59: 915–929.
- Bas Y., Renard M. & Jiguet F. 2009: Nesting strategy predicts farmland bird response to agricultural intensity. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 134: 143–147.
- Batáry P., Matthiesen T. & Tschardt T. 2010: Landscape-moderated importance of hedges in conserving farmland bird diversity of organic vs. conventional croplands and grasslands. *Biological Conservation* 143: 2020–2027.
- Batáry P., Gallé R., Riesch F., Fischer C., Dormann C. F., Mußhoff O., Császár P., Fusaro S., Gayer C., Happe A.-K., Kurucz K., Molnár D., Rösch V., Wietzke A. & Tschardt T. 2017: The former Iron Curtain still drives biodiversity–profit trade-offs in German agriculture. *Nature Ecology and Evolution* 1: 1279–1284.
- Beecher N. A., Johnson R. J., Brandle J. R., Case R. M. & Young L. J. 2002: Agroecology of birds in organic and nonorganic farmland. *Conservation Biology* 16: 1620–1631.
- Benton T. G., Bryant D. M., Cole L. & Crick H. Q. P. 2002: Linking agricultural practice to insect and bird populations: A historical study over three decades. *Journal of Applied Ecology* 39: 673–687.
- Benton T. G., Vickery J. A. & Wilson J. D. 2003: Farmland biodiversity: Is habitat heterogeneity the key? *Trends in Ecology & Evolution* 18: 182–188.
- Berg Å. 1992: Factors affecting nest-site choice and reproductive success of Curlews *Numenius arquata* on farmland. *Ibis* 134: 44–51.
- Berg Å. & Gustafson T. 2007: Meadow management and occurrence of Corncrake *Crex crex*. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 120: 139–144.
- Berg Å. & Hiron M. 2012: Occurrence of Corncrakes *Crex crex* in mosaic farm-

- land landscapes in south-central Sweden – effects of habitat and landscape structure *Bird Conservation International* 22: 234–245.
- Boag P. T. 1987: Effects of nestling diet on growth and adult size of Zebra Finches (*Poephila guttata*). *Auk* 104: 155–166.
- Bonnington C., Gaston K. J. & Evans K. L. 2013: Fearing the feline: Domestic cats reduce avian fecundity through trait-mediated indirect effects that increase nest predation by other species. *Journal of Animal Ecology* 50: 15–24.
- Borg C. & Toft S. 2000: Importance of insect prey quality for Grey Partridge chicks *Perdix perdix*: A self-selection experiment. *Journal of Applied Ecology* 37: 557–563.
- Bowler D. E., Heldbjerg H., Fox A. D., De Jong M. & Böhning-Gaese K. 2019: Long-term declines of European insectivorous bird populations and potential causes. *Conservation Biology* 33: 1120–1130.
- Bradbury R. B. & Bradter U. 2003: Habitat associations of Yellow Wagtails *Motacilla flava flavissima* on lowland wet grassland. *Ibis* 146: 241–246.
- Bradbury R. B., Kyrkos A., Morris A. J., Clark S. C., Perkins A. J. & Wilson J. D. 2000: Habitat associations and breeding success of Yellowhammers on lowland farmland. *Journal of Applied Ecology* 37: 789–805.
- Bradbury R. B., Wilson J. D., Moorcroft D., Morris A. J. & Perkins A. J. 2003: Habitat and weather are weak correlates of nestling condition and growth rates of four UK farmland passerines. *Ibis* 145: 295–306.
- Brickle N. W. & Harper D. G. C. 1999: Diet of nestling Corn Buntings *Miliaria calandra* in southern England examined by compositional analysis of faeces. *Bird Study* 46: 319–329.
- Brickle N. W. & Harper D. G. C. 2002: Agricultural intensification and the timing of breeding of Corn Buntings *Miliaria calandra*. *Bird Study* 49: 219–228.
- Brickle N. W. & Peach W. J. 2004: The breeding ecology of Reed Buntings *Emberiza schoeniclus* in farmland and wetland habitats in lowland England. *Ibis* 146: S69–S77.
- Brickle N. W., Harper D. G. C., Aebischer N. J. & Cockayne S. H. 2000: Effects of agricultural intensification on the breeding success of Corn Buntings *Miliaria calandra*. *Journal of Applied Ecology* 37: 742–755.
- Bright J. A., Morris A. J. & Winspear R. 2008: *A Review of Indirect Effects of Pesticides on Birds and Mitigating Land-management Practices*. RSPB Research Report 28. The Royal Society for the Protection of Birds, Sandy.
- Campbell L. H., Avery M. I., Donald P., Evans A. D., Green R. E. & Wilson J. D. 1997: *A Review of The Indirect Effect of Pesticides on Birds*. JNCC Report 277. Joint Nature Conservation Committee, Peterborough.
- Central Science Laboratory, Game Conservancy Trust, Royal Society for the Protection of Birds & Department of Zoology, University of Oxford 2005: *Assessing the Indirect Effects of Pesticides on Birds*. PN0925. Final report. http://randd.defra.gov.uk/Document.aspx?Document=PN0925_2486_FRP.pdf Navštíveno 20. 1. 2020.
- Copland A. S., Crowe O., Wilson M. W. & O'Halloran J. 2012: Habitat associations of Eurasian Skylarks *Alauda arvensis* breeding on Irish farmland and implications for agri-environment planning. *Bird Study* 59: 155–165.
- Crick H. Q. P., Dudley C., Evans A. D. & Smith K. W. 1994: Causes of nest failure among buntings in the UK. *Bird Study* 41: 88–94.
- Delius J. D. 1964: A population study of Skylarks *Alauda arvensis*. *Ibis* 107: 466–492.
- Devereux C. L., McKeever C. U., Benton T. G. & Whittingham M. J. 2004: The effect of sward height and drainage on Common Starlings *Sturnus vulgaris* and Northern Lapwings *Vanellus vanellus* foraging in grassland habitats. *Ibis* 146, Supplement 2: 115–122.
- Donald P. F. & Evans A. D. 1994: Habitat selection by Corn Buntings *Miliaria calandra* in winter. *Bird Study* 41: 199–210.
- Donald P. F. & Forrest C. 1995: The effects of agricultural change on population size of Corn Buntings *Miliaria calandra* on individual farms. *Bird Study* 42: 205–215.
- Donald P. F., Muirhead L. B., Buckingham D. L., Evans A. D., Kirby W. B. & Gruar D. J. 2001a: Body condition, growth rates and diet of Skylark *Alauda arvensis* nestlings on lowland farmland. *Ibis* 143: 658–669.

- Donald P. F., Buckingham D. L., Moorcroft D., Muirhead L. B., Evans A. D. & Kirby W. B. 2001b: Habitat use and diet of Skylarks *Alauda arvensis* wintering on lowland farmland in southern Britain. *Journal of Applied Ecology* 38: 536–547.
- Donald P. F., Evans A. D., Muirhead L. B., Buckingham D. L., Kirby W. B. & Schmitt S. I. A. 2002: Survival rates, causes of failure and productivity of Skylark *Alauda arvensis* nests on lowland farmland. *Ibis* 144: 652–664.
- Donald P. F., Sanderson F. J., Burfield I. J. & van Bommel F. P. J. 2006: Further evidence of continent-wide impacts of agricultural intensification on European farmland birds, 1990–2000. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 116: 189–196.
- Douglas D. J. T., Vickery J. A. & Benton T. G. 2009: Improving the value of field margins as foraging habitat for farmland birds. *Journal of Applied Ecology* 46: 353–362.
- Douglas D. J. T., Moreby S. J. & Benton T. G. 2012: Provisioning with cereal grain depresses the body condition of insectivorous Yellowhammer *Emberiza citrinella* nestlings. *Bird Study* 59: 105–109.
- Dunn J. C., Hamer K. C. & Benton T. G. 2010: Nest and foraging-site selection in Yellowhammers *Emberiza citrinella*: Implications for chick provisioning. *Bird Study* 57: 531–539.
- Evans A. D., Smith K. W., Buckingham D. L. & Evans J. 1997: Seasonal variation in breeding performance and nestling diet of Cirl Buntings *Emberiza cirillus* in England. *Bird Study* 44: 66–79.
- Evans K. L. 2004: The potential for interactions between predation and habitat change to cause population declines of farmland birds. *Ibis* 146: 1–13.
- Fowler A. C., Knight R. L., George L. T. & McEwen L. C. 1991: Effects of avian predation on grasshopper populations in North Dakota grasslands. *Ecology* 72: 1775–1781.
- Frank T. 1999: Density of adult hoverflies (Dipt., Syrphidae) in sown weed strips and adjacent fields. *Journal of Applied Entomology* 123: 351–355.
- Fretwell S. D. & Calver J. S. 1969: On territorial behavior and other factors influencing habitat distribution in birds. *Acta Biotheoretica* 19: 37–44.
- Fuller R. J., Gregory R. D., Gibbons D. W., Marchant J. H., Wilson J. D., Baillie S. R. & Carter N. 1995: Population declines and range contractions among lowland farmland birds in Britain. *Conservation Biology* 9: 1425–1441.
- Galbraith H. 1987: The diet of Lapwing *Vanellus vanellus* chicks on Scottish farmland. *Ibis* 131: 80–84.
- Geiger F., Bengtsson J., Berendse F., Weisser W. W., Emmerson M., Morales M. B., Ceryngier P., Liira J., Tschardt T., Winqvist C., Eggers S., Bommarco R., Pärt T., Bretagnolle V., Plantegenest M., Clement L. W., Dennis C., Palmer C., Oñate J. J., Guerrero I., Hawro V., Aavik T., Thies C., Flohre A., Hänke S., Fischer C., Goedhart P. W. & Inchausti P. 2010: Persistent negative effects of pesticides on biodiversity and biological control potential on European farmland. *Basic and Applied Ecology* 11: 97–105.
- Geiger F., Hegemann A., Gleichman M., Flinks H., de Snoo G. R., Prinz S., Tieleman B. I., & Berendse F. 2014: Habitat use and diet of Skylarks (*Alauda arvensis*) wintering in an intensive agricultural landscape of the Netherlands. *Journal of Ornithology* 155: 507–518.
- Gilroy J. J., Anderson G. Q. A., Grice P. V., Vickery J. A., Bray I., Watts P. N. & Sutherland W. J. 2008: Could soil degradation contribute to farmland bird declines? Links between soil penetrability and the abundance of Yellow Wagtails *Motacilla flava* in arable fields. *Biological Conservation* 141: 3116–3126.
- Gilroy J. J., Anderson G. Q. A., Grice P. V., Vickery J. A., Watts P. N. & Sutherland W. J. 2009: Foraging habitat selection, diet and nestling condition in Yellow Wagtails *Motacilla flava* breeding on arable farmland. *Bird Study* 56: 221–232.
- Gilroy J. J., Anderson G. Q. A., Grice P. V., Vickery J. A. & Sutherland W. J. 2010: Mid-season shifts in the habitat associations of Yellow Wagtails *Motacilla flava* breeding in arable farmland. *Ibis* 152: 90–104.
- Gilroy J. J., Anderson G. Q. A., Vickery J. A., Grice P. V. & Sutherland W. J. 2011:

- Identifying mismatches between habitat selection and habitat quality in a ground-nesting farmland bird. *Animal Conservation* 14: 620–629.
- Gołowski A. & Goławska S. 2008: Habitat preference in territories of the Red-backed Shrike *Lanius collurio* and their food richness in an extensive agriculture landscape. *Acta Zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae* 54: 89–97.
- Green R. E. 1984: The feeding ecology and survival of partridge chicks (*Alectoris rufa* and *Perdix perdix*) on arable farmland in East Anglia. *Journal of Applied Ecology* 21: 817–830.
- Hart J. D., Milsom T. P., Fisher G., Wilkins V., Moreby S. J., Murray A. W. A. & Robertson P. A. 2006: The relationship between Yellowhammer breeding performance, arthropod abundance and insecticide applications on arable farmland. *Journal of Applied Ecology* 43: 81–91.
- Haskell D. 1994: Experimental evidence that nestling begging behaviour incurs a cost due to nest predation. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 257: 161–164.
- Hass A. L., Kormann U. G., Tscharnkte T., Clough Y., Baillod A. B., Sirami C., Fahrig L., Martin J.-L., Baudry J., Bertrand C., Bosch J., Brotons L., Burel F., Georges R., Giralt D., Marcos-García M. Á., Ricarte A., Siriwardena G. & Batáry P. 2018: Landscape configurational heterogeneity by small-scale agriculture, not crop diversity, maintains pollinators and plant reproduction in western Europe. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 285: 20172242.
- Henderson I. G., Cooper J., Fuller R. J. & Vickery J. 2000: The relative abundance of birds on set-aside and neighbouring fields in summer. *Journal of Applied Ecology* 37: 335–347.
- Herrera C. M., Jordano P., Lopez-Soria L. & Amat J. A. 1994: Recruitment of a mast-fruiting, bird-dispersed tree: bridging frugivore activity and seedling establishment. *Ecological Monographs* 64: 315–344.
- Hill D. A. 1985: The feeding ecology and survival of pheasant chicks on arable farmland. *Journal of Applied Ecology* 22: 645–654.
- Holland J. M., Hutchison M. A. S., Smith B. & Aebischer N. J. 2006: A review of invertebrates and seed-bearing plants as food for farmland birds in Europe. *Annals of Applied Biology* 148: 49–71.
- Holland J. M., Smith B. M., Birkett T. C. & Southway S. 2012: Farmland bird invertebrate food provision in arable crops. *Annals of Applied Biology* 160: 66–75.
- Holmes R. T., Schultz J. C. & Nothnagle P. 1979: Bird predation on forest insects: An enclosure experiment. *Science* 206: 462–463.
- Hoste-Danylow A., Romanowski J. & Żmihorski M. 2010: Effects of management on invertebrates and birds in extensively used grassland of Poland. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 139: 129–133.
- Chamberlain D. E. & Crick H. Q. P. 1999: Population declines and reproductive performance of Skylarks *Alauda arvensis* in different regions and habitats of the United Kingdom. *Ibis* 141: 38–51.
- Chamberlain D. E., Wilson J. D. & Fuller R. J. 1999: A comparison of bird populations on organic and conventional farm systems in southern Britain. *Biological Conservation* 88: 307–320.
- Christensen K. D., Falk K. & Petersen B. S. 1996: *Feeding Biology of Danish Farmland Birds*. Arbejdsrapport fra Miljøstyrelsen 12/1996. Danish Environmental Protection Agency, Copenhagen.
- Christensen K., Jacobsen E. & Nohr H. 1996: A comparative study of bird faunas in conventionally and organically farmed areas. *Dansk Ornitologisk Forenings Tidsskrift* 90: 21–28.
- Jonsen I. D. & Fahrig L. 1997: Response of generalist and specialist insect herbivores to landscape spatial structure. *Landscape Ecology* 12: 185–197.
- Josefsson J., Berg Å., Hiron M., Pärt T. & Eggers S. 2013: Grass buffer strips benefit invertebrate and breeding skylark numbers in a heterogeneous agricultural landscape. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 181: 101–107.
- Kovács-Hostyánszki A., Kőrösi Á., Orci K. M., Batáry P. & Báldi A. 2011: Set-aside promotes insect and plant diversity in a Central European country. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 141: 296–301.

- Kragten S. 2011: Shift in crop preference during the breeding season by Yellow Wagtails *Motacilla flava flava* on arable farms in The Netherlands. *Journal of Ornithology* 152: 751-757.
- Kragten S. & de Snoo G. R. 2008: Field-breeding birds on organic and conventional arable farms in the Netherlands. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 126: 270-274.
- Kragten S., Trimbos K. B. & de Snoo G. R. 2008: Breeding skylarks (*Alauda arvensis*) on organic and conventional arable farms in The Netherlands. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 126: 163-167.
- Kragten S., Tamis W. L. M., Gertenaar E., Midcap Ramiro S. M., van der Poll R. J., Wang J. & de Snoo G. R. 2011: Abundance of invertebrate prey for birds on organic and conventional arable farms in the Netherlands. *Bird Conservation International* 21: 1-11.
- Krüger H., Väänänen V.-M., Holopainen S. & Nummi P. 2018: The new faces of nest predation in agricultural landscapes – a wildlife camera survey with artificial nests. *European Journal of Wildlife Research* 64: 76.
- Kuijper D. P. J., Oosterveld E. & Wymenga E. 2009: Decline and potential recovery of the European Grey Partridge (*Perdix perdix*) population – a review. *European Journal of Wildlife Research* 55: 455-463.
- Kuiper M. W., Ottens H. J., Cenin L., Schaffers A. P., van Ruijven J., Koks B. J., Berendse F. & de Snoo G. R. 2013: Field margins as foraging habitat for Skylarks (*Alauda arvensis*) in the breeding season. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 170: 10-15.
- Kuiper M. W., Ottens H. J., van Ruijven J., Koks B. J., de Snoo G. R. & Berendse F. 2015: Effects of breeding habitat and field margins on the reproductive performance of Skylarks (*Alauda arvensis*) on intensive farmland. *Journal of Ornithology* 156: 557-568.
- Lichtenberg E. M., Kennedy C. M., Kremen C., Batáry P., Berendse F., Bommarco R., Bosque-Pérez N. A., Carvalheiro L. G., Snyder W. E., Williams N. M., Winfree R., Klatt B. K., Åström S., Benjamin F., Brittain C., Chaplin-Kramer R., Clough Y., Danforth B., Diekötter T., Eigenbrode S. D., Ekroos J., Elle E., Freitas B. M., Fukuda Y., Gaines-Day H. R., Grab H., Gratton C., Holzschuh A., Isaacs R., Isaiia M., Jha S., Jonason D., Jones V. P., Klein A.-M., Krauss J., Letourneau D. K., Macfadyen S., Mallinger R. E., Martin E. A., Martinez E., Memmott J., Morandin L., Neame L., Otieno M., Park M. G., Pfiffner L., Pockock M. J. O., Ponce C., Potts S. G., Poveda K., Ramos M., Rosenheim J. A., Rundlöf M., Sardiñas H., Saunders M. E., Schon N. L., Sciligo A. R., Sidhu C. S., Steffan-Dewenter I., Tschardtke T., Veselý M., Weisser W. W., Wilson J. K. & Crowder D. W. 2017: A global synthesis of the effects of diversified farming systems on arthropod diversity within fields and across agricultural landscapes. *Global Change Biology* 23: 4946-4957.
- Lindström J. 1999: Early development and fitness in birds and mammals. *Trends in Ecology & Evolution* 14: 343-348.
- Marshall E. J. & Moonen A. 2002: Field margins in northern Europe: Their functions and interactions with agriculture. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 89: 5-21.
- Marshall J., Brown V., Boatman N., Lutman P. & Squire G. 2001: *The Impact of Herbicides on Weed Abundance and Biodiversity*. PN0940. A Report for the UK Pesticides Safety Directorate. IACR – Long Ashton Research Station.
- Martin T. E. 1987: Food as a limit on breeding birds: A life-history perspective. *Annual Review of Ecology and Systematics* 18: 453-487.
- Moorcroft D., Whittingham M. J., Bradbury R. B. & Wilson J. D. 2002: The selection of stubble fields by wintering granivorous birds reflects vegetation cover and food abundance. *Journal of Applied Ecology* 39: 535-547.
- Moreby S. & Southway S. E. 1999: Influence of autumn applied herbicides on summer and autumn food available to birds in winter wheat fields in southern England. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 72: 285-297.
- Moreby S. & Stoate C. 2001: Relative abundance of invertebrate taxa in the nestling diet of three farmland passerine species, Dunnock *Prunella modularis*, Whitethroat *Sylvia communis* and Yellowhammer *Emberzia citrinella* in Leicestershire,

- England. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 86: 125–134.
- Morris A. J., Wilson J. D., Whittingham M. J. & Bradbury R. B. 2005: Indirect effects of pesticides on breeding Yellowhammer (*Emberiza citrinella*). *Agriculture, Ecosystems & Environment* 106: 1–16.
- Murray K. A. 2004: *Factors Affecting Foraging by Breeding Farmland Birds*. PhD Thesis. The Open University. <http://oro.open.ac.uk/54449/>. Navštíveno 20. 1. 2020.
- Naef-Daenzer B., Widmer F. & Nuber M. 2001: Differential post-fledging survival of Great and Coal Tits in relation to their condition and fledging date. *Journal of Animal Ecology* 70: 730–738.
- Newton I. 1998: *Population Limitation in Birds*. Academic Press, London.
- Newton I. 2004: The recent declines of farmland bird populations in Britain: An appraisal of causal factors and conservation actions. *Ibis* 146: 579–600.
- Odderskær P., Prang A., Poulsen J. G., Andersen P. N. & Elmegaard N. 1997: Skylark (*Alauda arvensis*) utilisation of micro-habitats in spring barley fields. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 62: 21–29.
- Ottens H. J., Kuiper M. W., Flinks H., Ruijven J., van Siepel H., Koks B. J., Berendse F. & de Snoo G. R. 2014: Do field margins enrich the diet of the Eurasian Skylark *Alauda arvensis* on intensive farmland? *Ardea* 102: 161–174.
- Panek M. 1997: The effect of agricultural landscape structure on food resources and survival of Grey Partridge *Perdix perdix* chicks in Poland. *Journal of Applied Ecology* 34: 787–792.
- Peach W. J., Siriwardena G. M. & Gregory R. D. 1999: Long-term changes in over-winter survival rates explain the decline of Reed Buntings *Emberiza schoeniclus* in Britain. *Journal of Applied Ecology* 36: 798–811.
- Perkins A. J., Maggs H. E. & Wilson J. D. 2015: Crop sward structure explains seasonal variation in nest site selection and informs agri-environment scheme design for a species of high conservation concern: The Corn Bunting *Emberiza calandra*. *Bird Study* 62: 474–485.
- Perkins A. J., Whittingham M. J., Morris A. J. & Bradbury R. B. 2002: Use of field margins by foraging Yellowhammers *Emberiza citrinella*. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 93: 413–420.
- Perkins A. J., Maggs H. E., Wilson J. D. & Watson A. 2013: Delayed mowing increases Corn Bunting *Emberiza calandra* nest success in an agri-environment scheme trial. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 181: 80–89.
- Potts G. R. 1986: *The Partridge. Pesticides, Predation and Conservation*. Collins, London.
- Potts G. R. & Aebischer N. J. 1994: Population dynamics of the Grey Partridge *Perdix perdix* 1793–1993: Monitoring, modelling and management. *Ibis* 137: S29–S37.
- Poulsen J. G., Sotherton N. W. & Aebischer N. J. 1998: Comparative nesting and feeding ecology of Skylarks *Alauda arvensis* on arable farmland in Southern England. *Journal of Applied Ecology* 35: 131–147.
- Rands M. R. W. 1985: Pesticide use on cereals and the survival of Grey Partridge chicks: A field experiment. *Journal of Applied Ecology* 22: 49–54.
- Romanowski J. & Zmihorski M. 2008: Selection of foraging habitat by grassland birds: Effect of prey abundance or availability? *Polish Journal of Ecology* 56: 365–370.
- Sabatier R., Durant D., Ferchichi S., Haranne K., Léger F. & Tichit M. 2015: Effect of cattle trampling on ground nesting birds on pastures: An experiment with artificial nests. *European Journal of Ecology* 1: 5–11.
- Saether B.-E. & Bakke O. 2000: Avian life history variation and contribution of demographic traits to the population growth rate. *Ecology* 81: 642–653.
- Sánchez-Bayo F. & Wyckhuys K. A. G. 2019: Worldwide decline of the entomofauna: A review of its drivers. *Biological Conservation* 232: 8–27.
- Sekercioglu C. H. 2006: Increasing awareness of avian ecological function. *Trends in Ecology & Evolution* 21: 464–471.
- Siriwardena G. M., Baillie S. R., Buckland S. T., Fewster R. M., Marchant J. H. & Wilson J. D. 1998: Trends in the abundance of farmland birds: A quantitative comparison of smoothed Common Birds Census indices. *Journal of Applied Ecology* 35: 24–43.

- Siriwardena G. M., Baillie S. R., Crick H. Q. P. & Wilson J. D. 2000: The importance of variation in the breeding performance of seed-eating birds in determining their population trends on farmland. *Journal of Applied Ecology* 37: 128–148.
- Siriwardena G. M., Calbrade N. A. & Vickery J. A. 2008: Farmland birds and late winter food: Does seed supply fail to meet demand? *Ibis* 150: 585–595.
- Smith B., Holland J., Jones N., Moreby S., Morris A. J. & Southway S. 2009: Enhancing invertebrate food resources for skylarks in cereal ecosystems: How useful are in-crop agri-environment scheme management options? *Journal of Applied Ecology* 46: 692–702.
- Southwood T. R. E. & Cross D. J. 1969: The ecology of the Partridge. *Journal of Animal Ecology* 38: 497–509.
- Southwood T. R. E. & Cross D. J. 2002: Food requirements of Grey Partridge *Perdix perdix* chicks. *Wildlife Biology* 8: 175–183.
- Stanton R. L., Morrissey C. A. & Clark R. G. 2018: Analysis of trends and agricultural drivers of farmland bird declines in North America: A review. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 254: 244–254.
- Stephens P. A., Freckleton R. P., Watkinson A. R. & Sutherland W. J. 2003: Predicting the response of farmland bird populations to changing food supplies. *Journal of Applied Ecology* 40: 970–983.
- Stoate C., Baldi A., Beja P., Boatman N. D., Herzon I., van Doorn A., de Snoo G. R., Rakosy L. & Ramwell C. 2009: Ecological impacts of early 21st century agricultural change in Europe – a review. *Journal of Environmental Management* 91: 22–46.
- Stoate C., Moreby S. J. & Szczur J. 1998: Breeding ecology of farmland Yellowhammers *Emberiza citrinella*. *Bird Study* 45: 109–121.
- Šálek M., Hula V., Kipson M., Daňková R., Niedobová J. & Gamero A. 2018: Bringing diversity back to agriculture: Smaller fields and non-crop elements enhance biodiversity in intensively managed arable farmlands. *Ecological Indicators* 90: 65–73.
- Taylor R. L., Maxwell B. D. & Boik R. J. 2006: Indirect effects of herbicides on bird food resources and beneficial arthropods. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 116: 157–164.
- Vickery J. A., Tallwin J. R., Feber R. E., Asteraki E. J., Atkinson P. W., Fuller R. J. & Brown V. K. 2001: The management of lowland neutral grasslands in Britain: Effects of agricultural practices on birds and their food resources. *Journal of Applied Ecology* 38: 647–664.
- Vickery J., Carter N. & Fuller R. J. 2002: The potential value of managed cereal field margins as foraging habitats for farmland birds in the UK. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 89: 41–52.
- Vickery J. A., Feber R. E. & Fuller R. J. 2009: Arable field margins managed for biodiversity conservation: A review of food resource provision for farmland birds. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 133: 1–13.
- Westbury D. B., Woodcock B. A., Harris S. J., Brown V. K. & Potts S. G. 2017: Buffer strip management to deliver plant and invertebrate resources for farmland birds in agricultural landscapes. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 240: 215–223.
- Wilson J. D. & Browne S. J. 1993: *Habitat Selection and Breeding Success of Skylarks Alauda arvensis on Organic and Conventional Farmland*. BTO Research Report No. 129. British Trust for Ornithology, Thetford.
- Wilson J. D., Evans J., Browne S. J. & King J. R. 1997: Territory distribution and breeding success of Skylarks *Alauda arvensis* on organic and intensive farmland in Southern England. *Journal of Applied Ecology* 34: 1462–1478.
- Wilson J. D., Morris A. J., Arroyo B. E., Clark S. C. & Bradbury R. B. 1999: A review of the abundance and diversity of invertebrate and plant foods of granivorous birds in northern Europe in relation to agricultural change. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 75: 13–30.
- Woodcock B. A., Westbury D. B., Potts S. G., Harris S. J. & Brown V. K. 2005: Establishing field margins to promote beetle conservation in arable farms. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 107: 255–266.

Došlo 27. června 2019, přijato 21. ledna 2020.

Received 27 June 2019, accepted 21 January 2020.