

**Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích**  
**Přírodovědecká fakulta**

**Variabilita v párovacím chování samců ohroženého motýla  
hnědáška chrastavcového (*Euphydryas aurinia*)**

Bakalářská práce

**David Žíla**

Školitel: doc. Mgr. Martin Konvička, Ph.D.

*České Budějovice 2023*

## Bibliografické údaje

Žíla D., 2023: Variabilita v párovacím chování ohroženého motýla hnědáška chrastavcového (*Euphydryas aurinia*). [Variability in the mating behavior of the endangered marsh fritillary (*Euphydryas aurinia*). Bc. Thesis, in Czech.] – 41p., Faculty of Science, University of South Bohemia, České Budějovice, Czech republic.

### Anotace:

This thesis analyses two types of male's mate-locating activities, perching and patrolling, existing in the Marsh fritillary butterfly (*Euphydryas aurinia*). I used data from five seasons, 2002 – 2006, collected as a by-product of a mark-recapture studies, documented that the two activities can opportunistically alternate in the same individuals, and then related the activity records to the time of day, flight time, wing wear, density of females, cloudiness and wind. Using regression analyses, I document that patrolling is most frequent early in the daytime and early in flight period, whereas perching peaks at mid-days and increases towards late flight period. I also investigated the diversity of the mate-locating behaviors within the genus *Euphydryas*. Both behaviors probably occurred in an ancestral state, and patrolling was repeatedly lost in species specialized on woodland habitats.

Prohlašuji, že svoji bakalářskou práci jsem vypracoval samostatně pouze s použitím pramenů a literatury uvedených v seznamu citované literatury.

V Českých Budějovicích dne .....

Podpis studenta .....

## Poděkování

Poděkování patří především mému školiteli Martinu Konvičkovi za odbornou pomoc a za trpělivost při psaní mé bakalářské práce. Terénní data zpravovaná v této práci vznikla společným úsilím školitele a Veroniky Čihákové, Zdeňka Faltýnka Frice, Vladimíra Huly, Petra Vlašánka, Kamila Zimmermanna, za což jim také děkuji. Dále bych chtěl poděkovat rodině za podporu během studia.

# Obsah

1 Teoretická část .....	6
1.1 Úvod.....	6
1.2 Cíle práce .....	11
2 Materiál a metodika.....	12
2.1 Studovaný druh a lokalita.....	12
2.2 Získání dat .....	13
2.3 Analýzy .....	15
2.4 Fylogenetický signál v párovacím chování .....	17
3 Výsledky .....	18
3.1 Střídání párovacího chování u jedince.....	18
3.2 Výskyt párovacího chování.....	19
3.3 Patrolling a perching oproti všem ostatním chování.....	24
3.4 Patrolling a perching proti sobě.....	30
3.5 Test Fylogenetického signálu.....	34
4 Diskuse .....	35
5 Závěr .....	40
Seznam literatury .....	41

# Teoretická část

## Úvod

Získání partnera je klíčový děj v reprodukci živočichů, i různých skupin se vyvinuly různé mate-locating strategies. Obě pohlaví si svého partnera vybírají. U samců je typická kompetice, zatímco samice si svého partnera vybírají na základě jeho snažení. Existuje mnoho způsobů, jak samci lákají samice. Mohou to provádět akusticky, vizuálně, nebo například pomocí feromonů. Ohledně párovacího chování živočichů existuje mnoho publikací, avšak variabilita a případná změna párovací strategie v závislosti na okolních podmínkách není hojně studována. V rámci denních motýlů, oblíbené modelové skupiny pro etologii hmyzu, stojí párovací strategie motýlů již dávno ve středu pozornosti badatelů (Tinbergen et al. 1942, Obara 1970, Scott 1974, Rutowski 1982). V 70. letech rozlišil Scott (1974) dva základní typy, patrolling (česky patrolování), kdy jedinci poletují nad vegetací i na velké vzdálenosti a aktivně vyhledávají samice, a perching (vyčkávání), kdy samci střeží svá teritoria na dominantních bodech vegetace a čekají na prolétávající samice. Jde samozřejmě o hraniční typy, na jejichž výskyt může mít vliv sezóna, denní doba, teplota, dostupnost samic připravených na oplození či struktura krajiny (Shreeve 1984, Rutowski 1996, Van Dyck a Matthysen 1998, Stutt a Willmer 1998, Kemp a Rutowski 2001, Ide 2004, Merckx a Van Dyck 2005).

Pro pochopení evoluce výhodnosti párovacích strategií jsou zásadní ty druhy, u nichž se vyskytuje více typů párovacích chování. Jedním z druhů, kde byla diverzita párovacích chování zpozorována už dávno, je hnědásek chrastavcový, *Euphydryas aurinia* (Rottemburg, 1775) (Nymphalidae: Melitaenini). Tento polymorfní palearktický druh je v Evropě zastoupen v různých biotopech a vykazuje v různých oblastech různé potravní specializace. Populace *E. aurinia* a jeho poddruhů obývají území od mediteránních oblastí (Munguira et al., 1997) až po jižní Skandinávii (Meister et al. 2015) a ostrovy Spojeného království (Lavery, 1993). Ačkoliv se tento druh vyskytuje i ve středomořských nížinách, existují i podruhy osidlující subalpínské nadmořské výšky v Alpách (Pinzari, 2019). Jelikož osídluje více typů biotopů, tak musí využívat více druhů živných rostlin, k nimž patří mimo jiné zimolezy (*Lonicera* spp.) ve Středomoří (Munguira et al., 1997), hlaváč *Scabiosa tschiliensis* Grün v Číně (Liu et al. 2006), hořec tolitový na předhůří Alp (Anthes et al. 2003) nebo nízké velkokvěté hořce vysoko v Alpách (Junker et al. 2010). V rámci areálu ale různé

populace vykazují potravní specializaci (Singer et al. 2002). V České republice, stejně jako ve většině střední a západní Evropy, motýl využívá pouze jednu hostitelskou rostlinu, čertkus luční *Succisa pratensis* (Moench, 1794).

Druh je intenzívně zkoumán, což souvisí s jeho ohrožením ve většině severní a střední Evropy (Van Swaay & Warren 1999; Van Swaay et al. 2010, Bonelli et al. 2018). Příčinou ohrožení je především degradace jeho přirozeného prostředí, vesměs související se změnami hospodaření a například v Nizozemsku motýl již vyhynul (Van Swaay & Warren 1999, Lavery 1993, Bulman 2001, Warren et al. 2001, Sigaard 2008, Casacci 2015). V České republice je výskyt omezen na západní Čechy, konkrétně na Karlovarsko, Sokolovsko a Chebsko (Junker et al. 2021). Zdejší populace byly předmětem intenzívního výzkumu (Hula et al. 2004, Zimmermann et al. 2011a, b, Junker et al. 2021), který se dosud zaměřoval hlavně na biotopové nároky larev (Konvička et al. 2003), populační strukturu a mobilitu dospělců (Zimmermann et al. 2011a,b), metapopulační genetiku (Junker et al. 2021) a nejnověji chování dospělců (Konvička et al. 2023).

Chování dospělců, včetně párovacího, bylo mnohokrát popsáno, přičemž autoři (např. Klemetti a Wahlberg 1997, Wahlberg 2000, Wahlberg et al. 2002, Casacci et al. 2015, Konvička et al. 2023) se shodují, že samci i v rámci jediné populace vykazují oba typy chování, tedy perching i patrolling. Wahlberg (2000) pozoroval chování pěti druhů motýlů, hnědáška kostkovaného *Melitaea cinxia* (Linnaeus, 1758), h. černýšového *M. diamina* (Lang, 1789), h. jitrocelového *M. athalia* (Rottemburg, 1775), h. osikového *Euphydryas maturna* (Linnaeus, 1758) a *E. aurinia* (Rottemburg, 1775), přičemž samci *E. maturna* používali výhradně perching, samci *M. diamina* a *M. athalia* používali výhradně patrolling, zatímco samci *E. aurinia* a *M. cinxia* využívali obě strategie tedy perching i patrolling. Dále bylo podle Wahlberg et al. (2002) prokázáno, že jedinci hnědášků používající patrolling mají větší tendenci opouštět lokality, zatímco perchující jedinci mají tyto sklony k migraci výrazně menší. Nevyřešenou otázkou však zůstává, za jakých okolností samci zaujímají kterou strategii. Jsou v zásadě dvě možnosti: 1) Konkrétní jedinci mají tu nebo onu strategii po celý život, nebo 2) jde o oportunistus, a samci tyto dvě strategie volí v závislosti na podmínkách prostředí. Čiháková (2006) ve své diplomové práci obhájené na Jihočeské Universitě testovala hypotézu, že tyto strategie jsou individuální a jedinci s různými strategiemi se liší morfologicky, a sice vlastnostmi, které souvisejí s mechanikou letu. Tato hypotéza souvisí s tělními proporcemi, tudíž s odlišnostmi v délce křídel či velikostí hrudníku u patrolujících a

perchujících samců (Van Dyck et al. 1997, Fric et al. 2006, Francini et al. 2017). Hypotézu autorka zamítla a naopak ukázala, že oba typy chování se vyskytují u totožných jedinců. Jde tudíž o oportunistus.

Podle oportunistické hypotézy (Dennis 1998, Rutowski 1991, Wahlberg 2002) platí, že perchující samci si pro své pozorování okolí vybírají vyvýšená místa, jako například vyšší vegetaci nebo svěšené větve stromů či keřů. Odtud mají dobrý výhled na okolí svého teritoria a dokážou reagovat na vnější vjemy. Ze svého stanoviště vyráží ve chvíli, kdy se objeví jiný hmyz zbarvením a velikostí podobný samicím *E. aurinia*. Pokud při tomto výpadu narazí na vetřelce ve svém dosahu (nejčastěji se jedná o jiného samce, tedy o kompetitora), dochází k spirálovitým soubojům mezi samci. Přestože není známá přesná situace u *E. aurinia*, lze předpokládat, že jako u jiných motýlů ve většině případů z boje vyjde vítězně původní vlastník tohoto teritoria (Davies 1978, Stutt a Wilmer 1998). Pokud se jedná o prolétávající samici, samec se jí začne dvořit a v nejlepším případě dojde ke kopulaci. Naopak patrolující samci pomalu prolétávají vegetací a aktivně vyhledávají samice ke kopulaci (Rutowski 1991, Wahlberg 2002). Tyto dvě párovací strategie a jejich variabilita jsou přizpůsobeny následujícím.

Denzita samic. Z úvahy autorů Odendaal et al. (1985), kteří se zabývali se vlivem dostupnosti samic na párovací chování severoamerických hnědásků *Euphydryas editha* (Biosduval, 1852) a *E. chalcidona* (Doubleday, 1847) vyplývá, že denzita samic má na chování samců přímý vliv. Stejně tak Scott (1974) usuzoval, že při nízké denzitě samic je energeticky náročné patrolovat a je tedy výhodnější vyčkávání na místě, dokud se samice sami neobjeví. Čerstvě vylíhnuté samice nelítají na velké vzdálenosti a často se zdržují poblíž místa, kde se vylíhly z kukel. Toho využijí samci a více patrolují těsně po vylíhnutí samic. Naopak již oplozené samice se spíše zdržují v místech s nízkou denzitou samců (Ehrlich a Wheye 1984), kde mohou nabírat energii sáním nektaru nebo hledají hostitelské rostliny, kde nakladou vajíčka. Samci by tedy měli patrolovat nevíce těsně po období líhnutí samic, jelikož je největší pravděpodobnost kopulace s neoplozenou a čerstvě vylíhnutou samicí. Naopak ke konci párovacího období, kdy se oplozené samice vzdalují od míst s výskytem samců a hledají živnou rostlinu pro naklazení vajec, by mělo být pro samce energeticky výhodnější provozovat perching. Časování patrollingu a perchingu může záviset na denzitě samic. Perching u svého teritoria navíc dává samcům exkluzivní právo se pářit

s prolétávající samicí (Rutowski 1984), jelikož při narušení teritoria jiným samcem vyjde jako vítěz většinou původní samec.

Stáří a kondice samců. Stáří či kondice dospělých motýlů je standardně zjišťována podle olétanosti křídel (Fisher et al. 2008). Předpokládá se, že čerstvě vylíhnutí samci nemají poničená křídla a mohou tak výkonněji patrolovat, zatímco v pozdější době mohou mít samci svá křídla poškozená (např. predátory nebo silným větrem), a tedy spíše perchovat. Scott (1974) ve své práci potvrdil, že migrující motýli v mládí více patrolují a s větší olétaností mají tendenci k perchingu. Stejně tak potvrdil, že i staří samice má na chování samců vliv. Starší samice mají sníženou produkci feromonů a samci za nimi tedy tolik nepatrolují. Na příkladu babočky *Hypolimnas bolina* (Linnaeus, 1758) se ukázalo, že starší samci častěji perchují (Kemp 2000) a také jsou, na rozdíl od mladších samců, věrni svému „teritoriu“ (Kemp 2001). Druh *H. bolina* si agresivně hlídá své perchovací „teritorium“ a často se dostanou do souboje s jinými samci. V naprosté většině případů se potvrdilo, že starší samci vyhrávají nad mladšími a obsazují perchovací oblast.

Teplota a solární radiace. I tyto faktory hrají zásadní roli ve variabilitě párovacího chování (Heindrich 1986). Scott (1974) ve své práci uvedl, že patrolling je výhodnější v chladnějších oblastech, neboť pro samce funguje jako zahřívací mechanismus. Podle autorů Van Dyck a Matthysen (1998) se počet patrolujících jedinců okáže pýrového, *Pararge aegeria* (Linnaeus, 1758), zvyšuje s vyšší teplotou a klesá s nižšími teplotami, kdy naopak přibývá perchujících jedinců. Perchující jedinci sedí na svém stanovišti a mohou si vyhřívat hrudník s létacími svaly. To jim umožňuje rychlý výpad v momentě, kdy jejich teritorium prolétává samice, nebo konkurent (Van Dyck a Matthysen 1998, Pivnick a McNail 1986, Rutowski et al. 1994). To může být jeden z důvodů, proč si perchující samci ve většině případů ubrání svá teritoria před patrolujícími samci. Vlivem slunečných míst a variabilitou v párovacím chování samců *P. aegeria* v závislosti na teplotě se zabývali Stutt a Wilmer (1998). Potvrdili, že samci perchující na slunných místech mají vyšší tělesnou teplotu než samci patrolující. Další studie Marckx a Van Dyck (2005) zabývající se párovacím chováním *P. aegeria* dokonce prokázala, že právě slunná místa jsou rozhodujícím faktorem ve výběru chování jedince. Tento druh se tedy rozhoduje, zda bude perchovat na jediném slunném místě, nebo zda bude patrolovat mezi více lokacemi. Stejně jako teplotou je chování samců ovlivněno i větrem (Kemp 1998).



Existují i další faktory, které mají vliv na chování samců. Jedním z nich je struktura krajiny. Touto problematikou se zabýval Kemp (2001) při studiu babočky *Hypolimnas bolina*. Došel k závěru, že pokud se v krajině nacházejí viditelné překážky (kopce nebo překážky vytvořené lidmi), tak samci mají větší tendenci k patrollingu, tedy přelétání mezi biotopovými ploškami. Pokud je však krajina otevřená (často se jedná o louky) samci v této oblasti spíše perchují. Stejně tak je perching výhodný u populací, které obývají pouze malý areál. Samci mohou perchovat v rozdílných vertikálních segmentech biotopu, a tudíž se vyhnou interakcím s jinými samci (Scott 1974).

Párovací chování hnědáka chrastavcového je potenciálně zajímavé i z fylogenetického hlediska. Fylogeneze hnědáků na globální úrovni je dobře známá (Wahlberg a Zimmermann 2000). V rámci rodu *Euphydryas* (Scudder, 1872) který je ostatním hnědákům sesterský, najdeme například u druhu *E. maturna* perching (Wahlberg 2000, Konvicka et al. 2005). Američtí *E. editha* (Boisduval, 1852) a *E. anicia* (Doubleday, 1847) používají obě strategie, ale zdá se, že různé strategie se objevují v různých populacích (Boggs a Nieminen 2004, Bennett et al. 2012). Podobná diverzita párovacích strategií existuje i u vzdáleněji příbuzného rodu *Melitaea* (Fabricius, 1807), kde samci *M. cinxia* využívají obě strategie, samci *M. diamina* a *M. athalia* patrolují (Wahlberg 2000).

V předložené práci nejdříve ukážu, že se obě chování mohou objevit u stejných jedinců, a dále prozkoumám situace, kdy k jednotlivým párovacím chováním dochází.

## Cíle práce

- 1) Zpracovat velký soubor dat, který o chování dospělců hnědáka chrastavcového sebral školitel se spolupracovníky – poznat tak úskalí práce s archivními daty.
- 2) Na řečených datech prozkoumat, za jakých okolností se samci hnědáka chrastavcového zabývají patrolováním, a za jakých preferují perchování.
- 3) Získat zběhlost v pokročilých regresních metodách a testování hypotéz na velkých souborech; připravit podklady pro sepsání vědeckého článku.

# Materiál a metodika

## Studovaný druh a lokalita

Hnědásek chrastavcový tvoří jedinou generaci ročně. Samci se líhnou několik dnů před samicemi, zpravidla na konci května (Zimmermann et al. 2011). Zatímco dospělé samice tráví většinu času buď sáním nektaru, nebo snášením vajíček, samci investují mnoho energie do vyhledávání partnera (Konvička et al. 2023). Samci buď patrolují nad luční vegetací, často poblíž porostů živné rostliny, nebo provozují perching při okrajích luk, na vyšší bylinné vegetaci, keřích nebo svěšených větvích stromů. Při perchingu samci nastaví svojí dorsální stranu těla směrem ke slunci a křídla mají roztažena směrem k zemi (Pinzari et al. 2019). Vajíčka jsou kladena v několika vrstvách na spodní stranu listů čertkusu, který v době letu tvoří jen přízemní listové růžice (Konvička et al., 2003). Housenky žijí do hibernace pospolitě, v tzv. larválních hnízdech na rostlinách čertkusu. Sčítání podzimních larválních hnízd na přelomu srpna a září je využíváno k monitoringu stanovišť (Dennis et al. 1988, Anthes et al. 2003, Dennis et al. 2004, Hula et al. 2004, Porter et al. 2011). Na jaře se housenky dokrmují jednotlivě, často se sluní na vegetaci, a začátkem května se kuklí. Stadium kukly trvá přibližně tři týdny.

Terénní data pocházejí ze studií týmu školitele, konaných v letech 2002–2006. Tehdy byla populace h. chrastavcového sledována metodou zpětných odchytů. Lokalitou byla síť vlhkých polopřirozených luk poblíž Bochova u Karlových Varů, Karlovarský kraj (50°9'N, 13°2'E, nadmořská výška 650 m), na kopcovitém podhůří vulkanických Doupovských hor. Pracovalo se v systému šesti vlhkých luk, oddělených od sebe jezírky, křovinatými živými ploty a lesíky. Celá širší oblast je obývána velkým počtem motýlů vlhkých podhorských luk (Fric et al. 2010). Jako většina středoevropských populací zde *E. aurinia* využívá čertkus luční, *Succisa pratensis*.

## Získání dat

Při zpětných odchycích v letech 2002–2006 (přehled materiálu: Tabulka 1) byl každý jedinec označen unikátním kódem a vypuštěn na místě odchytu. Pro každého označeného či zpětně odchyceného jedince byly zaznamenávány: kód, pohlaví, datum, nejbližší hodina, oblačnost (škála 1–3, od plného osvitů po zataženo), vítr (1–3, od bezvětří po větrno), olétanost (škála 1–4, od čerstvého po silně poničeného) a chování před vyrušením. Kategorie chování byly: let

(tj. přímý, nepřerušovaný); kopulace; ovipozice (jen u samic); patrolling (jen u samců: klikatý a pomalý, nad vegetací); perching (jen u samců: motýl sedí, často s polootevřenými křídly, na prominentní struktuře nad vegetací); slunění (rozevřená křídla, na přímém slunci); resting.

**Tabulka 1.**

Přehled materiálu k analýzám párovacího chování samců hnědáka chrastavcového, získaného při zpětných odchytech (viz Zimmermann et al. 2011) v letech 2002–2006.

Legenda: „označ.“ jsou počty označených jedinců, a „zpět. odchyc.“ jsou zpětně odchycení jedinci, hodnoty „odchytů“, „perch.“ a „patrol.“ se týkají každého jednotlivého odchytu. „Odhadnuto“ pak je odhad celkové velikosti populace v daném roce.

	<b>značeno od – do</b>	<b>♂♂ označ.</b>	<b>♀♀ označ.</b>	<b>♂♂ odchytů</b>	<b>♀♀ odchytů</b>	<b>♂♂ zpět. odchyc.</b>	<b>♀♀ zpět. odchyc.</b>	<b>♂♂ perch.</b>	<b>% perch.</b>	<b>♂♂ patrol.</b>	<b>% patrol.</b>	<b>♂♂ odhadnuto</b>	<b>♀♀ odhadnuto</b>	<b>♂♀ odhadnuto</b>
<b>2002</b>	24.v.– 28.vi.	654	207	1189	318	289	63	359	30.2	394	33.1	2145 ±171	575 ±70	2720
<b>2003</b>	28.v. – 17.vi.	705	358	1663	678	412	166	579	34.8	445	26.8	1410 ±73	710 ±43	2120
<b>2004</b>	27.v.- 15.vii.	1051	142	2308	214	614	63	327	14.2	843	36.5	3050 ±248	280 ±22	3330
<b>2005</b>	27.v.- 26.vi.	624	160	1732	261	413	57	510	29.4	351	20.3	905 ±29	360 ±34	1265
<b>2006</b>	6.vi- 6.vii.	461	167	1103	277	304	74	342	31.0	324	29.4	700 ±38	325 ±38	1025
<b>Σ/ Ø</b>		3495	1034	7995	1748	2032	423	2117	27.9 ±7.9	2357	29.2 ±6.2	1642 ±559	2250 ±248	2092±766

Data o pohlaví, oblačnosti, větrnosti a olétanosti vstupovala do analýz, jak byla sebrána. Vliv denní doby jsem testoval lineárně, jako polynom 2. řádu, a jako faktor se třemi stavy: dopoledne (do 12. hodiny včetně), poledne (do 15. hodiny včetně) a odpoledne (od 15. hodiny). Vliv sezónního aspektu jsem kódoval jednak lineárně, tj. jako pořadový den (tj., den s prvním odchylem v daném roce = 1), jednak jako faktor se třemi stavy, tj. začátek, střed a konec doby letu (tj. rozdělená na třetiny, podle kalendářních dnů).

Za lokální denzitu samic jsem pokládal podíl samic, přítomných v daný den na konkrétní louce, proti všem jedincům hnědáka přítomným v celém systému luk.

1. Počet všech hnědáků pro každý chytací den odhadli Zimmermann et al. (2011) Jolly-Seberovou metodou v programu MARK v.10.x. Metoda odhaduje, separátně pro obě pohlaví, demografické parametry pro otevřenou populaci s imigrací, emigrací, natalitou a mortalitou, a poskytne odhady počtu jedinců v jednotlivých dnech.
2. Z primárních terénních dat jsem získal počty samic odchycených pro každý den na každé ze šesti luk. Denzita samic pro louku  $l$  a den  $D$ , vztažená k počtu samic pro všechny louky  $c$ , pak je:  $\frac{\text{odchyty } \text{♀}_{D,l}}{\text{odchyty } \text{♀}_{D,c}} \times \text{odhad } \text{♀}_{D,c}$

Data o denzitě samic jsem před výpočty převedl na přirozené logaritmy  $\ln(x+1)$ , čímž jsem se rovněž vyhnul situacím, kdy byla odhadnutá denzita nulová.

## Analýzy

Z datového souboru, kde jednotlivé řádky představovaly odchyty motýlů včetně pozorovaných chování, jsem nejdříve vyfiltroval data pro samce. Dále jsem pro jednotlivé roky spočetl počty samců (unikátních kódů) odchycených více než jednou a zastižených při patrollingu, perchingu, či obou aktivitách, čímž jsem zodpověděl otázku, zda samci obě chování střídají, nebo ne.

Frekvence opakovaně odchycených samců patřících do kategorií „jen perching“, „jen patrolling“, „obě aktivity“ jsem dále porovnal mezi roky loglineárním modelem pro frekvenční tabulky. Jedná se vlastně o mnohorozměrný  $\chi^2$ , či přesněji zobecněný lineární

model, kam vstupují pouze faktoriální prediktory. Těmi byly rok a jednotlivé kategorie samců podle zjištěného párovacího chování. Závislou proměnnou pak byly jejich frekvence.

Dále jsem, na základě teorie shrnuté v Úvodu práce, předpokládal, že o obou chováních mohou rozhodovat:

Perching ~ oblačnost + větrnost, denní doba, sezonní aspekt, olétanost, denzita samic

Patrolling ~ oblačnost + větrnost, denní doba, sezonní aspekt, olétanost, denzita samic

Analýzy jsem postavil na regresích, kde závislou proměnnou byl zkoumaný typ chování, tedy perching (kódováno 1/0) a patrolling (1/0). Jednalo se tedy o binomické regrese, zkoumající otázku, za jakých okolností jedinec perchoval či patroloval, proti jakýmkoli jiným chováním.

Výpočty jsem prováděl v programu R-studio, verze 2022.12.0+353, a to nejprve v rámci jednotlivých let, a dále společně pro všechny roky. V obou případech jsem nejprve definoval nulový model (*zkoumané chování* ~ +1), k němuž jsem vztahoval další modely. Dále jsem definoval jednocestné regrese (s jediným prediktorem). Pro denní dobu a sezonní aspekt jsem vždy vyzkoušel tři varianty vysvětlující proměnné: lineární tvar (frekvence perchingu či patrollingu klesá či vzrůstá s hodinou či dnem sezony), polynom druhého stupně (*zkoumané chování* reaguje na prediktor „hrbem“, případně křivkou tvaru U), a faktoriální odpověď (hodiny během dne, respektive začátek, střed a konec doby letu, zadány jako faktory). O vhodném tvaru jsem rozhodoval na základě Akaikova informačního kritéria (*AIC*), které váží přesnost jejich složitostí.

V rámci jednotlivých let jsem použil základní knihovnu programů, kde jsem regrese fitoval jako zobecněné lineární modely (*glm*) s binomickým rozdělením chyb (*family binomial*). Následně jsem zkonstruoval vícenásobný regresní model (multiple regression model), který zahrnoval všechny prediktory, které v jednocestných regresích snížily *AIC* nulového modelu o  $\approx 2,0$ . Tento model jsem postupně zjednodušoval pomocí funkce *drop1*, přičemž jsem se řídil pomocí *AIC*-hodnot zjednodušeného modelu. Výsledný vícecestný model jsem též vždy kontroloval pomocí funkce *anova*, kterou jsem zjišťoval, že se všechny parametry modelu od sebe statisticky významně liší.

Při konstrukci modelů napříč roky jsem použil smíšené zobecněné lineární modely, obsažené v knihovně *lme4*. Distribuce chyb byla opět binomial, přičemž rok (ve faktoriálním tvaru) byl definován jako náhodný faktor, tj. *zkoumané chování* ~  $x + 1/\text{rok}$ . Jinak jsem postupoval shodně s modely pro jednotlivé roky.

Při vlastním modelování jsem postupoval ve třech krocích:

1. Nejprve jsem se ptal, za jakých podmínek vůbec dochází k párovacímu chování samců, které jsem si definoval jako párování, čili sjednocení perching  $\cup$  patrolling  $\cup$  mating. Výskyt párování oproti všem ostatním chováním (faktoriální proměnná, párování = 1, ostatní chování = 0) jsem nejprve pomocí *glm* prozkoumal jednocestnými testy v rámci let, vytvořil vícecestné modely v rámci let, a pak pomocí *lme4* vytvořil jednocestné modely a vícecestný model napříč roky.

2. Dále jsem se ptal, kdy se vyskytuje perching, nebo naopak patrolling oproti všem ostatním chováním. Výpočetní postup byl stejný, jako v předchozím případě, ale závislé proměnné byly perching (1) proti všem ostatním chováním (0), respektive patrolling (1) oproti všem ostatním chováním.

3. Konečně jsem modeloval pouze patrolling (1) proti perchingu (0). Pro tuto sérii analýz (postup jako v předchozích případech) jsem z dat vyřadil řádky s odchylky při všech ostatních chováních. Cílem bylo ověřit, zda takto redukovaná data ukazují podobné patrnosti, jako data obsahující i odchylky při ostatních chováních.

## **Fylogenetický signál v párovacím chování**

Výskyt párovacího chování rodu *Euphydryas* jsem mapoval na známou fylogenezi (Wahlberg a Zimmermann 2000). K tomu jsem použil *library(phytools)* (Revell 2012). Zde jsem vytvořil ultrametrický strom a zobrazil jsem na něm z literatury získanou biotopovou vazbu (kódováno 0 – bezlesá stanoviště, 0.5 – smíšená situace, 1 – lesní stanoviště) a výskyt patrollingu (kódováno 1 / 0, protože perching se vyskytuje u všech příslušníků rodu). Poté jsem spočet hodnoty Blombergova  $K$  a Pagelovy  $\lambda$  (Blomberg 2003). Tyto statistické testy srovnávají pozorovanou distribuci znaků s modelem náhodné fylogeneze. V obou případech hodnoty  $\approx 0$

odpovídají náhodné nebo konvergentní evoluci, zatímco  $\approx 1$  (v obou případech) nebo  $>1$  (Blombergovo  $K$ ) indikují fylogenetickou závislost.

## Výsledky

Dostupná data shrnuje Tabulka 1. Plyne z ní, že v letech 2002–2006 bylo na sledované lokalitě označeno  $\approx 3500$  samců (roční průměr  $699. \pm 216.9$  SD) a přes 1000 samic ( $207 \pm 87.8$  SD) hnědáka chrastavcového při téměř 8000 (průměr  $1599 \pm 484.4$  SD) a 1748 ( $350 \pm 187.3$ ) odchytů. Odhadnutá velikost populace kolísala mezi 1025 jedinci roce 2006, a 3330 v roce 2004. Celkem 2117 odchytů se týkalo perchingu (roční průměr  $423 \pm 113.8$  SD, rozsah 342–579) a 2357 odchytů při patrollingu (roční průměr  $471 \pm 212.7$ , rozsah 324–843). Protože perching tvořil v meziročním průměru 27.9 % a patrolling 29.2 % všech odchytů, lze tvrdit, že nějaké párovací chování bylo zaznamenáno při  $\approx 60$  % všech odchytů samců (vlastních páření je v záznamech málo a lze je v této práci zanedbat).

### Střídání párovacího chování u jedince

Ve všech letech byli zaznamenáni jedinci, kteří pouze perchovali, pouze patrolovali a vykazovali obě chování (Tabulka 2). Z porovnání získaných hodnot (Obr.1.) vidíme, že frekvence jednotlivých chování byly v různých letech různé. Mezi roky 2002 a 2006 zdánlivě přibývalo jedinců, zaznamenaných při obou chováních, proti jedincům vykazujícím jen jedno z nich. V roce 2004 též bylo nápadně málo samců, kteří jen perchovali, zatímco v letech 2003 a 2005 nápadně málo samců jen patrolovalo.

Porovnání frekvencí samců vykazujících jedno, druhé či obě chování loglineárním modelem pro frekvenční tabulky podpořilo pozorování, že jednotlivé roky se lišily ve frekvencích chování (rozdíly mezi roky, parciální  $\chi^2 = 57.1$ , 4 df,  $p < 0.001$ ), a frekvence chování nebyly shodné (frekvence, parciální  $\chi^2 = 32.4$ , 2 df,  $p < 0.001$ ) (test dobré shody modelu s daty:  $\chi^2 = 0.0$ ,  $p = 1.0$ ).

Lze tedy uzavřít, že ve všech letech se objevovali samci vykazující oba typy chování, což podporuje oportunistickou hypotézu.



## Tabulka 2.

Přehled samců chycených více než 1x, kteří vykazovali jedno ze tří chování Pouze perchovali / Pouze patrolovali / Obě aktivity.

	<b>Pouze perch.</b>	<b>Pouze patrol.</b>	<b>Obě aktivity</b>	<b>Celkem</b>
2002	101 (39.6 %)	113 (44.3 %)	41 (16.1 %)	255
2003	45 (36.0 %)	18 (44.4 %)	62 (49.6 %)	125
2004	8 (8.3 %)	79 (52.7 %)	63 (42.0 %)	150
2005	48 (34.0 %)	14 (9.9 %)	79 (56.0 %)	141
2006	27 (15.7 %)	31 (18.0 %)	114 (66.3 %)	172

## Výskyt párovacího chování

V jednocestných modelech párování proti všem ostatním chováním (Tabulka 3) se ukázalo, že k párovacímu dochází spíše v dopoledních hodinách, na začátku doby letu (s výjimkou roku 2002, kdy frekvence párovacího chování znovu narostla koncem doby letu) a u olétanějších samců. Oblačnost a vítr frekvence párovacího chování snižovaly. Pouze v roce 2003 nebyla zjištěna žádná statistická závislost. Vícenásobné modely (Tabulka 4) podpořily pokles párovacího chování s denní dobou (roky 2002, 2005 a 2006), ukázaly na variabilní vztah k době letu (pokles 2002 a 2006, vzestup 2004, obrácené „U“ 2005), vzestup s olétaností (2002 a 2006), vzestup s denzitou samic (2004) a pokles s oblačností a větrností (napříč roky).

### Tabulka 3.

Výsledky jednocestných zobecněných lineálních modelů, modelujících proměnnou párování (faktoriální proměnná) proti všem ostatním typům chování samců hnědáka chrastavcového během zpětných odchytů v letech 2002–6. Coefs jsou hodnoty koeficientů fitovaného modelu, uváděny jen pro regrese snižující *AIC* oproti nulovému modelu, *df* jsou reziduální stupně volnosti, *dev.* je reziduální deviance fitovaného modelu, *AIC* je hodnota Akaiikova informačního kritéria. Hodnoty označené **tučným písmem** dosáhly nejlepší kombinace vysvětlené deviance a *AIC*.

	2002				2003				2004				2005				2006			
	Coefs.	<i>df</i>	<i>dev</i>	<i>AIC</i>	Coefs	<i>df</i>	<i>dev</i>	<i>AIC</i>	Coefs	<i>df</i>	<i>dev</i>	<i>AIC</i>	Coefs	<i>df</i>	<i>dev</i>	<i>AIC</i>	Coefs	<i>df</i>	<i>dev</i>	<i>AIC</i>
<b>Nulový model</b>		1511	2095	2097		1665	2185	2187		2310	3183	3185		1727	2395	2397		1104	1479	1481
Denní doba																				
Hod	-0.16	1510	2069	2073	1664	2185	2189	<b>-0.06</b>	<b>2309</b>	<b>3176</b>	<b>3180</b>	-0.09	1726	2382	2386	-0.08	1103	1473	1477	
Hod <sup>2</sup>	<b>-10.55</b>	<b>1509</b>	<b>2054</b>	<b>2060</b>	1663	2184	2190	-5.48	2308	3175	3181	<b>-7.35</b>	<b>1725</b>	<b>2372</b>	<b>2378</b>	<b>-4.75</b>	<b>1102</b>	<b>1470</b>	<b>1476</b>	
	<b>-8.21<sup>2</sup></b>							+0.39				<b>-6.45</b>				<b>-3.46</b>				
Den. doba	D>P>O	1509	2056	2062	1663	2185	2191		2308	3179	3185	D<P>O	1725	2375	2381	D>P>O	1102	1471	1477	
Letová doba																				
Den		1510	2095	2099	1664	2183	2187	-0.04	2309	3161	3165	+0.03	1726	2372	2376	+0.04	1103	1470	1474	
Den <sup>2</sup>	+1.72	1509	2082	2088	1663	2183	2189	-9.66	2308	3154	3160	<b>+9.71</b>	<b>1725</b>	<b>2361</b>	<b>2367</b>	<b>+6.30</b>	<b>1102</b>	<b>1390</b>	<b>1396</b>	
	+7.40							-5.68				<b>+6.75</b>				<b>-19.63</b>				
Let. doba	<b>Z&gt;S&lt;K</b>	<b>1509</b>	<b>2058</b>	<b>2064</b>	1663	2181	2187	<b>Z&gt;S&gt;K</b>	<b>2308</b>	<b>3140</b>	<b>3146</b>	Z<S<K	1725	2365	2371	Z<S>K	1102	1443	1449	
Olétnost	<b>+0.16</b>	<b>1510</b>	<b>2086</b>	<b>2090</b>	1664	2185	2189		2309	3182	3186	<b>+0.21</b>	<b>1726</b>	<b>2374</b>	<b>2378</b>	<b>+0.30</b>	<b>1103</b>	<b>1456</b>	<b>1460</b>	
Denzita ♀♀		1510	2094	2098	1664	2185	2189	<b>-0.08</b>	<b>2309</b>	<b>3178</b>	<b>3182</b>		1726	2393	2397		1103	1479	1483	
Oblačnost	<b>-0.68</b>	<b>1510</b>	<b>2046</b>	<b>2050</b>	1664	2183	2187	<b>-0.27</b>	<b>2309</b>	<b>3167</b>	<b>3171</b>	<b>-1.01</b>	<b>1726</b>	<b>2223</b>	<b>2227</b>	<b>-0.63</b>	<b>1103</b>	<b>1447</b>	<b>1451</b>	
Vítr	<b>-0.49</b>	<b>1510</b>	<b>2063</b>	<b>2067</b>	1664	2183	2187		2309	3182	3186	<b>-0.24</b>	<b>1726</b>	<b>2383</b>	<b>2387</b>	<b>-0.28</b>	<b>1103</b>	<b>1472</b>	<b>1476</b>	

Vysvětlující proměnné: Hod – hodina, Den.doba – denní doba (D – dopoledne, P – poledne, O – odpoledne), Den – pořadový den odchytu, Let.doba – letová doba (Z – začátek, S – střed, K –konec), Olétanost – kondice samců, Denzita ♀♀ – denzita samic

Jednocestné smíšené modely s rokem jako náhodným faktorem souhlasily s poklesem párovacího chování s denní dobou (Tabulka 4). Letová doba nejlépe odpovídala faktoriálnímu vztahu, s vyšší frekvencí párování na začátku a konci doby letu a poklesem uprostřed doby letu. S olétaností samců párovací aktivity stoupaly, s větrností a oblačností klesaly. Vícenásobný model (Tabulka 5) s těmito patrnostmi souhlasil. Párovací chování klesá s denní dobou, má kvadratický (obrácené U) vztah k době letu, je častější u olétaných samců, a klesá s větrem a oblačností.

#### Tabulka 4.

Jednocestné modely s proměnnou párování a rokem jako náhodným faktorem, použité pro výběr proměnných do finálních lineárních modelů. Tučně jsou opět závislosti, použité při dalším modelování. *Coefs* jsou hodnoty koeficientů fitovaného modelu, uváděny jen pro regrese snižující *AIC* oproti nulovému modelu, *df* jsou reziduální stupně volnosti, *dev.* je reziduální deviance fitovaného modelu, *AIC* je hodnota Akaikova informačního kritéria. Hodnoty označené **tučným písmem** dosáhly nejlepší kombinace vysvětlené deviance a *AIC*.

	SD náhodného faktoru	<i>Coefs.</i>	<i>df</i>	<i>dev</i>	<i>AIC</i>
<b>Nulový m.</b>	0.206		8320	11354.4	11358.4
Denní doba					
Hod	0.226	-0.07	8319	11317.5	11323.5
Hod <sup>2</sup>	<b>0.230</b>	<b>-12.5 -5.27<sup>2</sup></b>	<b>8 318</b>	<b>11310.8</b>	<b>11318.8</b>
Den. Doba	0.219	D>P>O	8318	11317.4	11325.4
Letová doba					
Den	0.213		8319	11352.4	11358.4
Den <sup>2</sup>	0.208		8318	11350.3	11358.3
Let. doba	<b>0.216</b>	<b>Z&gt;S&lt;K</b>	<b>8318</b>	<b>11347.8</b>	<b>11355.8</b>
Olétanost	<b>0.187</b>	<b>+0.13</b>	<b>8319</b>	<b>11322.2</b>	<b>11328.2</b>
Denzita ♀♀	0.205		8319	11354.0	11360.0
Oblačnost	<b>0.189</b>	<b>-0.51</b>	<b>8319</b>	<b>11158.4</b>	<b>11164.4</b>
Vítr	<b>0.194</b>	<b>-0.22</b>	<b>8319</b>	<b>11314.6</b>	<b>11320.6</b>

Vysvětlující proměnné: Hod–hodina, Den. doba–denní doba (D – dopoledne, P – poledne, O – odpoledne), Den – pořadový den odchyty, Let. Doba – letová doba (Z – začátek, S – střed, K – konec), Olétanost – kondice samců, Denzita ♀♀ – denzita samic

**Tabulka 5.**

Výsledky mnohocestných zobecněných lineárních modelů a smíšených zobecněných lineárních modelů modelujících faktoriální proměnnou párování proti všem ostatním typům chování samců hnědáka chřastavcového během zpětných odchytů v letech 2002–6. Struktura modelu popisuje rovnici výsledného modelu včetně koeficientů, SD náhodného faktoru je směrodatná odchylka náhodného efektu „rok“, *df* je počet reziduálních stupňů volnosti, *dev.* je reziduální deviance, *AIC* je hodnota Akaiikova informačního kritéria.

	Coefs.	SD náhodného faktoru	<i>Df</i>	<i>dev.</i>	<i>AIC</i>
2002	-12.53(Hod) -12.70(Hod) <sup>2</sup> - 0.60(Den) - 0.08(Den) <sup>2</sup> +0.34(Olétanost) - 0.70(Oblačnost) -0.49(Vítr)		1504	1929.0	1945.0
2003	–				
2004	+0.85(Den) +1.27(Den) <sup>2</sup> +0.06(Denzita ♀♀) -0.25(Oblačnost)		2306	3124.0	3134.0
2005	-0.21(Hod) -7.76(Hod) <sup>2</sup> +8.82(Den) - 1.66(Den) <sup>2</sup> -1.04(Oblačnost) -0.09(Vítr)		1721	2188.0	2202.0
2006	-5.33(Hod) -4.75 (Hod) <sup>2</sup> -0.04(Den) -18.43(Den) <sup>2</sup> +0.27(Olétanost) -0.50(Oblačnost)		1098	1352.0	1366.0
<b>Nulový model</b>		0.206	8320	<b>11354.4</b>	<b>11358.4</b>
Výsledný model	-7.597 -7.995(Hod) <sup>2</sup> +0.127(Den) +0.287(Den) <sup>2</sup> +0.202(Olétanost) -0.490(Oblačnost) -0.208(Vítr)	0.181	8313	11051.7	11069.7

Vysvětlující proměnné: Hod–hodina, Den. doba–denní doba (D – dopoledne, P – poledne, O – odpoledne), Den – pořadový den odchytu, Let. Doba – letová doba (Z – začátek, S – střed, K – konec), Olétanost – kondice samců, Denzita ♀♀ – denzita samic

## Patrolling a perching oproti všem ostatním chováním

V jednocestných modelech v rámci jednotlivých let (Tabulka 6) ovlivnily výskyt perchingu denní doba (2x kódováno faktoriálně, 3x jako kvadratická funkce hodiny); letová doba (všechny roky kromě 2003, jednou jako lineární funkce, dvakrát jako kvadratická funkce, a jednou jako faktoriální vztah); olétanost (všechny roky kromě 2004); a oblačnost a vítr (ve všech letech kromě 2003 a 2006). Výskyt patrollingu byl ovlivněn denní dobou (2002 a 2004, v obou případech jako kvadratická funkce); letovou dobou (ve všech letech, dvakrát jako faktoriální a třikrát jako kvadratická funkce); olétaností (2003); denzitou samic (všechny roky), oblačností (všechny roky); a větrností (v letech 2002 a 2006).

Vícecestné modely pro situaci v jednotlivých letech (Tabulka 7) se lišily v počtech parametrů, ale vykazovaly společné rysy. Perching měl ve všech letech kromě 2006 vztah k denní době. S touto kvadraticky klesal (2003), kvadraticky stoupal (2005), nebo stoupal v poledních a odpoledních hodinách. Vztah k době letu platil pro všechny roky s výjimkou 2003. Perching s dobou letu rostl (2002, 2004, 2006), nebo byl nejvyšší v jejím středu (2004). Vztah k olétanosti klesal roku 2003 a stoupal v letech 2005 a 2006. S denzitou samic pravděpodobnost perchingu klesala v roce 2002. K větru a/nebo oblačnosti měl perching negativní vztah, s výjimkou let 2003 a 2006.

Patrolling (Tabulka 7) vykazoval vztah k denní době v letech 2002 (nečastější dopoledne) a 2004 (kvadratický vztah). Ve všech letech klesal s dobou letu. Olétanost samic jej ovlivnila jen v roce 2003, a to záporně. Ve všech letech klesala frekvence patrollingu s denzitou samic. Pokles s větrem a/nebo oblačností se týkal všech let.

Smíšené modely s rokem jako náhodným faktorem (Tabulka 8.) ukázaly, že výskyt perchingu (Obr. 2) závisel na denní době (klesal k odpoledním hodinám), době letu (kvadratická funkce s maximem ve středu) a olétanosti (lineární vzestup). Klesal též s oblačností a větrem. Výskyt patrollingu (Obr. 3) naopak klesal v poledních hodinách (kvadratická U-funkce s minimem ve středu), klesal ke konci doby letu (faktoriální funkce), a klesal s oblačností. Mnohonásobné modely s rokem jako náhodným faktorem (Tabulka 7) pak ukázaly, že výskyt perchování klesal s denní dobou (klesající kvadratická funkce), lineárně stoupl s dobou letu, stoupal s olétaností, a klesal s oblačností a větrností. Výskyt patrolování klesal s denní dobou a dobou letu, klesnul s olétaností, a stoupal s oblačností a větrem. Regresní diagnostika obou modelů ukázala, že modely neporušily předpoklady tohoto typu regresí (Obr. 4).

## Tabulka 6.

Výsledky jednocestných zobecněných lineálních modelů, modelujících proměně Patrolling a Perching (faktoriální proměnné) proti všem ostatním typům chování samců hnědáka chrastavcového během zpětných odchytů v letech 2002–6. Coefs jsou hodnoty koeficientů fitovaného modelu, uváděny jen pro regrese snižující *AIC* oproti nulovému modelu, *df* jsou reziduální stupně volnosti, *dev.* je reziduální deviance fitovaného modelu, *AIC* je hodnota Akaikova informačního kritéria. Hodnoty označené **tučným písmem** dosáhly nejlepší kombinace vysvětlené deviance a *AIC*.

	2002				2003				2004				2005				2006				
	Coefs.	<i>df</i>	<i>dev.</i>	<i>AIC</i>	Coefs.	<i>df</i>	<i>dev.</i>	<i>AIC</i>	Coefs.	<i>Df</i>	<i>dev.</i>	<i>AIC</i>	Coefs.	<i>Df</i>	<i>dev.</i>	<i>AIC</i>	Coefs.	<i>df</i>	<i>dev.</i>	<i>AIC</i>	
<b>Perching</b>																					
Nulový m.		1511	1657	1659		1665	2152	2154		2310	1888	1890		1727	2097	2099		1104	1337	1339	
Denní doba																					
Hod	-0.12	1510	1648	1652		1664	2152	2156		2309	1888	1892	-0.09	1726	2087	2091		1103	1335	1339	
Hod <sup>2</sup>	-8.84	1509	1634	1640	<b>-1.12</b>	<b>1663</b>	<b>2146</b>	<b>2152</b>	+1.47	2308	1873	1879	<b>-8.58</b>	<b>1725</b>	<b>2071</b>	<b>2077</b>		1102	1329	1335	
Den.doba	-9.59				<b>-5.41</b>				-11.84				<b>-9.73</b>								
Letová doba	<b>D&lt;P&gt;O</b>	<b>1509</b>	<b>1632</b>	<b>1638</b>		1663	2150	2156	<b>D&lt;P&gt;O</b>	<b>2308</b>	<b>1869</b>	<b>1875</b>	D<P>O	1725	2075	2081		1102	1333	1339	
Den	<b>+0.06</b>	<b>1510</b>	<b>1622</b>	<b>1626</b>		1664	2149	2153		2309	1883	1887	+0.04	1726	2053	2057	+0.05	1103	1327	1331	
Den <sup>2</sup>		1509	1620	1626		1663	2147	2153	<b>-9.27</b>	<b>2308</b>	<b>1876</b>	<b>1882</b>	+14.25	1725	2051	2057	<b>+7.89</b>	<b>1102</b>	<b>1315</b>	<b>1321</b>	
Let.doba	Z<S<K	1509	1629	1635		1663	2150	2156	<b>-9.63</b>	Z<S>K	2308	1879	1885	<b>Z&lt;S&lt;K</b>	<b>1725</b>	<b>2049</b>	<b>2055</b>	Z<S>K	1102	1326	1332
Olétnost	<b>+0.27</b>	<b>1510</b>	<b>1638</b>	<b>1642</b>	<b>+0.15</b>	<b>1664</b>	<b>2143</b>	<b>2147</b>		2309	1887	1891	<b>+0.32</b>	<b>1726</b>	<b>2059</b>	<b>2063</b>	<b>+0.27</b>	<b>1103</b>	<b>1322</b>	<b>1326</b>	
Denzita ♀♀		1510	1657	1661		1664	2152	2156		2309	1885	1889		1726	2094	2098		1103	1335	1339	
Oblačnost	<b>-0.39</b>	<b>1510</b>	<b>1645</b>	<b>1649</b>		1664	2152	2156	<b>-0.48</b>	<b>2309</b>	<b>1865</b>	<b>1869</b>	<b>-0.81</b>	<b>1726</b>	<b>2015</b>	<b>2019</b>		1103	1334	1338	
Vítr	<b>-0.27</b>	<b>1510</b>	<b>1651</b>	<b>1655</b>		1664	2152	2156	<b>-0.32</b>	<b>2309</b>	<b>1878</b>	<b>1882</b>	<b>-0.39</b>	<b>1726</b>	<b>2072</b>	<b>2076</b>		1103	1337	1341	
<b>Patrolling</b>																					
Nulový m.		1511	1735	1737		1665	1934	1936		2310	3033	3035		1727	1744	1746		1104	1367	1369	
Denní doba																					
Hod	-0.12	1510	1724	1728		1664	1932	1936	-0.14	2309	2999	3003		1726	1742	1746		1103	1365	1369	
Hod <sup>2</sup>		1509	1722	1728		1663	1931	1937	<b>-12.00</b>	<b>2308</b>	<b>2996</b>	<b>3002</b>		1725	1741	1747		1102	1365	1371	
Den.doba	<b>D&lt;P&gt;O</b>	<b>1509</b>	<b>1721</b>	<b>1727</b>		1663	1932	1938	<b>+3.63</b>	<b>D&gt;P&lt;O</b>	<b>2308</b>	<b>3002</b>	<b>3008</b>		1725	1744	1750		1102	1365	1371
Letová doba																					
Den	-0.05	1510	1704	1708	<b>-0.05</b>	<b>1664</b>	<b>1917</b>	<b>1921</b>	-0.04	2309	3009	3013		1726	1741	1745		1103	1367	1371	
Den <sup>2</sup>	-12.45	1509	1701	1707	-8.94	1663	1916	1922	-10.83	2308	3008	3014	<b>-4.53</b>	<b>1725</b>	<b>1734</b>	<b>1740</b>	<b>-0.72</b>	<b>1102</b>	<b>1324</b>	<b>1330</b>	
Let.doba	+4.48				+2.77				-2.024				<b>+6.61</b>								
Let.doba	<b>Z&gt;S&gt;K</b>	<b>1509</b>	<b>1698</b>	<b>1704</b>	Z>S>K	1663	1918	1924	<b>Z&gt;S&gt;K</b>	<b>2308</b>	<b>2966</b>	<b>2972</b>		1725	1741	1747	Z<S>K	1102	1357	1363	
Olétnost		1509	1734	1738	<b>-0.19</b>	<b>1664</b>	<b>1921</b>	<b>1925</b>		2309	3031	3035		1726	1742	1746		1103	1366	1370	
Denzita ♀♀	<b>-0.01</b>	<b>1510</b>	<b>1732</b>	<b>1736</b>	<b>-0.01</b>	<b>1664</b>	<b>1930</b>	<b>1934</b>	<b>-0.02</b>	<b>2309</b>	<b>3026</b>	<b>3030</b>	<b>-0.003</b>	<b>1726</b>	<b>1744</b>	<b>1748</b>	<b>-0.02</b>	<b>1003</b>	<b>1355</b>	<b>1359</b>	
Oblačnost	<b>-0.53</b>	<b>1510</b>	<b>1711</b>	<b>1715</b>		<b>1664</b>	<b>1931</b>	<b>1935</b>	<b>-0.39</b>	<b>2309</b>	<b>3001</b>	<b>3005</b>	<b>-0.64</b>	<b>1726</b>	<b>1704</b>	<b>1708</b>	<b>-0.62</b>	<b>1103</b>	<b>1345</b>	<b>1349</b>	
Vítr	<b>-0.36</b>	<b>1510</b>	<b>1722</b>	<b>1726</b>		1664	1934	1938		2309	3032	3036		1726	1743	1747	<b>-0.28</b>	<b>1103</b>	<b>1361</b>	<b>1365</b>	

Vysvětlující proměnné: Hod–hodina, Den. doba–denní doba (D – dopoledne, P – poledne, O – odpoledne), Den – pořadový den odchyty, Let. Doba – letová doba (Z – začátek, S – střed, K – konec), Olétanost – kondice samců, Denzita ♀♀ – denzita samic

### Tabulka 8.

Jednocestné modely s rokem jako náhodným faktorem, použité pro výběr proměnných do finálních lineárních modelů. SD náhodného faktoru je směrodatná odchylka náhodného efektu „rok“, Coefs jsou hodnoty koeficientů fitovaného modelu, uváděny jen pro regrese snižující AIC oproti nulovému modelu, *df* jsou reziduální stupně volnosti, *dev.* je reziduální deviance fitovaného modelu, AIC je hodnota Akaikova informačního kritéria. Hodnoty označené **tučným písmem** dosáhly nejlepší kombinace vysvětlené deviance a AIC.

	Perching						Patroling					
	SD náhodného faktoru	Coefs.	<i>df</i>	<i>dev.</i>	% <i>dev.</i>	AIC	SD náhodného faktoru	Coefs.	<i>df</i>	<i>dev.</i>	% <i>dev.</i>	AIC
Nulový m.	<b>0.399</b>		<b>8320</b>	<b>9155.7</b>		<b>9159.7</b>	<b>0.265</b>		<b>8320</b>	<b>9833.5</b>		9837.5
Denní doba												
Hod	0.409	-0.05	8319	9145.3	0.11	9151.3	0.265	-0.09	8319	9792.2	0.42	9798.2
Hod <sup>2</sup>	<b>0.416</b>	<b>-8.25</b> <b>-14.53</b>	<b>8318</b>	<b>9109.9</b>	<b>0.50</b>	<b>9117.9</b>	<b>0.266</b>	<b>-14.55</b> <b>+3.38</b>	<b>8318</b>	<b>9790.0</b>	<b>0.44</b>	<b>9798</b>
Den. doba	0.410	D<P>O	8318	9121.9	0.37	9129.9	0.259	D<P>O	8318	9800.2	0.34	9808.2
Letová doba												
Den	0.425	0.03	8319	9097.9	0.63	9103.9	0.263	-0.03	8319	9778.4	0.56	9784.4
Den <sup>2</sup>	<b>0.427</b>	<b>+17.85</b> <b>-2.66</b>	<b>8318</b>	<b>9096.7</b>	<b>0.64</b>	<b>9104.7</b>	0.261	-17.75 - 0.51	8318	9778.4	0.56	9786.4
Let. doba	0.369	Z<S>K	8318	9111.7	0.48	9119.7	<b>0.267</b>	<b>Z&gt;S&gt;K</b>	<b>8318</b>	<b>9771.9</b>	<b>0.63</b>	<b>9779.9</b>
Olétanost	<b>0.375</b>	<b>+0.20</b>	<b>8319</b>	<b>9096.9</b>	<b>0.64</b>	<b>9102.9</b>	0.264		8319	9831.4	0.02	9837.4
Denzita ♀♀	0.396		8319	9155.5	0.00	9161.5	0.263		8319	9830.6	0.03	9836.6
Oblačnost	<b>0.386</b>	<b>-0.40</b>	<b>8319</b>	<b>9072.6</b>	<b>0.91</b>	<b>9078.6</b>	<b>0.281</b>	<b>-0.42</b>	<b>8319</b>	<b>9729.7</b>	<b>1.06</b>	<b>9735.7</b>
Vítr	<b>0.377</b>	<b>-0.22</b>	<b>8319</b>	<b>9126.6</b>	<b>0.32</b>	<b>9132.2</b>	0.268		8319	9831.9	0.02	9837.9

Vysvětlující proměnné: Hod–hodina, Den. doba–denní doba (D – dopoledne, P – poledne, O – odpoledne), Den – pořadový den odchyty, Let. Doba – letová doba (Z – začátek, S – střed, K – konec), Olétanost – kondice samců, Denzita ♀♀ – denzita samic

### Tabulka 7.

Výsledky mnohocestných zobecněných lineárních modelů a smíšených zobecněných lineárních modelů modelujících faktoriální proměnné Perch a Patrol proti všem ostatním typům chování samců hnědáka chrastavcového během zpětných odchytů v letech 2002–6. Struktura modelů popisuje rovnici výsledného modelu včetně koeficientů, SD náhodného faktoru je směrodatná odchylka náhodného efektu „rok“, Coefs jsou hodnoty koeficientů fitovaného modelu, uváděny jen pro regrese snižující AIC oproti nulovému modelu, *df* jsou reziduální stupně volnosti, *dev.* je reziduální deviance fitovaného modelu, AIC je hodnota Akaikeova informačního kritéria.

	Coefs.	SD náhodného faktoru	Df	dev.	AIC
<b>Perch</b>					
2002	+0.05(Den) -1.08(Den) <sup>2</sup> -0.031(Denzita♀♀) -0.779(Oblačnost) -0.429(Vítr)		1505	1540	1554
2003	-1.113(Hod) -5.320(Hod) <sup>2</sup> - 0.147(Olétanost)		1162	2137	2145
2004	+0.74(Hod) +0.27(Hod) <sup>2</sup> -14.07(Den) -8.94(Den) <sup>2</sup> -0.61(Oblačnost) -0.26(Vítr)		2304	1812	1826
2005	-1.53(Hod) -10.87(Hod) <sup>2</sup> - 0.42(Den) +0.01(Den) <sup>2</sup> +0.14(Olétanost) -0.80(Oblačnost) - 0.35(Vítr)		1720	1943	1959
2006	+0.25(Den) +0.01(Olétanost)		1100	1305	1315
<b>Patrol</b>					
2002	-0.06(Hod) -0.99(Hod) <sup>2</sup> +0.91(Den) -0.05(Den) <sup>2</sup> +0.02(Denzita♀♀) -0.29(Oblačnost) -0.19(Vítr)		1504	1648	1664
2003	-0.05 (Den)		1665	1917	1921



2004	-5.18(Hod) +0.57(Hod) <sup>2</sup> +1.36(Den) +0.73(Den) <sup>2</sup> +0.01 (Denzita♀♀) -0.32 (Oblačnost)	2304	2930	2944
2005	-4.87(Den) +1.71 (Den) <sup>2</sup> -0.62(Oblačnost)	1724	1700	1708
2006	+5.25(Den) -14.24(Den) <sup>2</sup> -0.01(Denzita♀♀) -0.467(Oblačnost)	1102	1322	1328
		<b>SD náhodného faktoru</b>	<b>Df</b>	<b>def.</b>
				<b>AIC</b>
Nulový m. perch.		<b>0.399</b>	<b>8320</b>	<b>9155.7</b>
<b>Výsledný model</b>	-3.42(Hod) -15.50(Hod) <sup>2</sup> +0.03(Den) +0.14(Olétanost) -0.41(Oblačnost) -0.23(Vítr)	<b>0.406</b>	<b>8313</b>	<b>8910.8</b>
Nulový m. patrol.		<b>0.265</b>	<b>8320</b>	<b>9833.5</b>
<b>Výsledný model</b>	-0.07(Hod) -0.05(Den) -0.14(Olétanost) +0.08(Vítr) +0.38(Oblačnost)	<b>0.309</b>	<b>8315</b>	<b>9630.3</b>

Vysvětlující proměnné: Hod–hodina, Den. doba–denní doba (D – dopoledne, P – poledne, O – odpoledne), Den – pořadový den odchyty, Let. Doba – letová doba (Z – začátek, S – střed, K – konec), Olétanost – kondice samců, Denzita ♀♀ – denzita samic

## Patrolling a perching proti sobě

V modelech, kde jsem postavil pouze perching proti patrollingu, se některé vztahy změnilly. V jednocestných modelech (Tabulka 9) patrolling dále klesal s denní dobou a dobou letu, klesal však i s olétaností, a roku 2006 stoupal v denzitou samic. Vztahy k perchingu byly přesně zrcadlové. Ve vícecestných modelech (Tabulka 10) se objevily vztahy k denní době (2002, 2004, 2005), letové době (též 2002, 2004 a 2005) a překvapivě kladný vztah k větru (2004 a 2005). S olétaností frekvence patrollingu klesala roku 2003. V jednocestných smíšených modelech napříč roky (Tabulka 11) pokles patrollingu s denní dobou a dobou letu. Kvadratické U-vztahy k denní době a době letu přetrvaly i ve smíšeném mnohocestném modelu (Tabulka 10).

### Tabulka 11.

Jednocestné modely s rokem jako náhodným faktorem, použité pro výběr proměnných do finálních lineárních modelů (pouze pro patrolling). SD náhodného faktoru je směrodatná odchylka náhodného efektu „rok“, Coefs jsou hodnoty koeficientů fitovaného modelu, uváděny jen pro regrese snižující AIC oproti nulovému modelu, *df* jsou reziduální stupně volnosti, *dev.* je reziduální deviance fitovaného modelu, AIC je hodnota Akaiikova informačního kritéria.

	SD náhodného faktoru	Coefs.	<i>df</i>	<i>dev.</i>	AIC
<b>Nulový m.</b>	<b>0.459</b>		<b>4473</b>	<b>5944</b>	<b>5948.0</b>
Denní doba					
Hod	0.454		4472	5941.6	5947.6
Hod <sup>2</sup>	<b>0.460</b>	<b>-3.28 +9.26</b>	<b>4471</b>	<b>5920.0</b>	<b>5929.9</b>
Den. doba	0.461	D>P<O	4471	5927.3	5935.3
Letová doba					
Den	0.464		4472	5877.0	5882.9
Den <sup>2</sup>	<b>0.476</b>	<b>-17.22 +3.49</b>	<b>4471</b>	<b>5874.6</b>	<b>5882.6</b>
Let. doba		Z>S>K	4471	5889.5	5897.5
Olétnost	<b>0.442</b>	<b>-0.17</b>	<b>4472</b>	<b>5914.0</b>	<b>5919.9</b>
Denzita ♀♀	0.453		4472	5943.2	5949.2
Oblačnost	0.459		4472	5943.9	5949.9
Vítr	<b>0.447</b>	<b>0.13</b>	<b>4472</b>	<b>5937.3</b>	<b>5943.3</b>

Vysvětlující proměnné: Hod–hodina, Den. doba–denní doba (D – dopoledne, P – poledne, O – odpoledne), Den – pořadový den odchyty, Let. Doba – letová doba (Z – začátek, S – střed, K – konec), Olétanost – kondice samců, Denzita ♀♀ – denzita samic



### Tabulka 9.

Výsledky jednocestných zobecněných lineálních modelů, modelujících proměnnou Patrol (faktoriální proměnná) pouze proti Perchovacímu chování samců hnědáka chrastavcového během zpětných odchytů v letech 2002–6. Coefs jsou hodnoty koeficientů fitovaného modelu, uváděny jen pro regrese snižující AIC oproti nulovému modelu, *df* jsou reziduální stupně volnosti, *dev.* je reziduální deviance fitovaného modelu, AIC je hodnota Akaiikova informačního kritéria. Hodnoty označené **tučným písmem** dosáhly nejlepší kombinace vysvětlené deviance a AIC.

	2002			2003			2004			2005			2006							
	Coefs.	<i>df</i>	<i>dev.</i>	AIC	Coefs	<i>Df</i>	<i>dev.</i>	AIC	Coefs	<i>df</i>	<i>dev.</i>	AIC	Coefs	<i>df</i>	<i>dev.</i>	AIC	Coefs	<i>df</i>	<i>dev.</i>	AIC
Patrol																				
Nulový m.		752	1042	1044		1023	1402	1404		1170	1389	1391		860	1164	1166		665	922.8	924.8
Denní doba																				
Hod		751	1042	1046		1022	1402	1406	-0.11	1169	1380	1384		859	1164	1168		664	922.8	926.8
Hod <sup>2</sup>		750	1040	1046		1021	1398	1404	-7.28 +8.32	1168	1368	1374	<b>+1.25</b> <b>+5.19</b>	<b>858</b>	<b>1157</b>	<b>1163</b>		663	920.3	926.3
Den. doba	<b>D&gt;P&lt;O</b>	<b>750</b>	<b>1036</b>	<b>1042</b>		1021	1400	1406	<b>D&gt;P&lt;O</b>	<b>1168</b>	<b>1363</b>	<b>1369</b>		858	1159	1165		663	921.5	927.5
Letová doba																				
Den	<b>-0.08</b>	<b>751</b>	<b>996.5</b>	<b>1001</b>	<b>-0.05</b>	<b>1022</b>	<b>1389</b>	<b>1393</b>		1169	1389	1393	<b>-0.04</b>	<b>859</b>	<b>1142</b>	<b>1146</b>	-0.04	664	918.3	922.3
Den <sup>2</sup>	-13.85 +2.87	750	994.7	1001	-7.17 +3.08	1021	1387	1393		1168	1386	1392	-9.55 +1.55	858	1142	1148	<b>-4.39</b> <b>-3.73</b>	<b>663</b>	<b>915</b>	<b>921</b>
Let. doba	Z>S>K	750	1014	1020	Z>S<K	1021	1392	1398	<b>Z&gt;S&lt;K</b>	<b>1168</b>	<b>1376</b>	<b>1382</b>	Z<S>K	858	1143	1149		663	921.4	927.4
Olétnost	<b>-0.23</b>	<b>751</b>	<b>1032</b>	<b>1036</b>	<b>-0.24</b>	<b>1022</b>	<b>1387</b>	<b>1391</b>		1169	1388	1392	<b>-0.28</b>	<b>859</b>	<b>1146</b>	<b>1150</b>		664	919.9	923.9
Denzita ♀♀		751	1041	1045		1022	1402	1406		1169	1387	1391		859	1163	1167	<b>-0.21</b>	<b>664</b>	<b>910.9</b>	<b>914.9</b>
Oblačnost		751	1042	1046		1022	1401	1405		1169	1387	1391		859	1164	1168		664	918.9	922.9
Vítr		751	1042	1046		1022	1402	1406	<b>0.36</b>	<b>1169</b>	<b>1380</b>	<b>1384</b>	<b>0.36</b>	<b>859</b>	<b>1152</b>	<b>1156</b>		664	921.2	925.2

Vysvětlující proměnné: Hod–hodina, Den. doba–denní doba (D – dopoledne, P – poledne, O – odpoledne), Den – pořadový den odchytu, Let. Doba – letová doba (Z – začátek, S – střed, K – konec), Olétanost – kondice samců, Denzita ♀♀ – denzita samic

**Tabulka 10.**

Výsledky mnohocestných zobecněných lineárních modelů a smíšených zobecněných lineárních modelů modelujících faktoriální proměnnou Patrol pouze proti perchovacím chování samců hnědáka chrastavcového během zpětných odchytů v letech 2002–6. Struktura modelu popisuje rovnici výsledného modelu včetně koeficientů (Coefs.), SD náhodný faktor je směrodatná odchylka náhodného efektu „rok“, *df* je počet reziduálních stupňů volnosti, *dev.* je reziduální deviance, *AIC* je hodnota Akaikova informačního kritéria.

Struktura modelu	Coefs.	SD náhodný faktor	<i>df</i>	<i>dev.</i>	<i>AIC</i>
Patrol 2002	-0.49(Den. doba) -0.34(Den. doba) <sup>2</sup> -0.10(Den)+0.20(Olétanost)		748	987.4	997.4
2003	-0.24(Olétanost)		1022	1387	1391
2004	-0.60(Den. doba) -0.26(Den. doba) <sup>2</sup> -0.24(Let. doba) -0.53(Let. doba) <sup>2</sup> +0.24(Vítr)		1165	1352	1364
2005	-1.02(Hod) +5.99(Hod) <sup>2</sup> -0.04(Den) +0.48(Vítr)		856	1118	1128
2006	-0.21(Denzita ♀♀)		664	910.9	914.9
	GLMER pro všechny roky				
<b>Nulový model</b>		<b>0.459</b>	<b>4473</b>	<b>5944</b>	<b>5948</b>
<b>Výsledný model</b>	-3.67(Hod) +9.35(Hod) <sup>2</sup> -17.39(Den)+ 9.79(Den) <sup>2</sup> +0.18(Vítr)	<b>0.466</b>	<b>4468</b>	<b>5842.4</b>	<b>5856.4</b>

Vysvětlující proměnné: Hod–hodina, Den. doba–denní doba (D – dopoledne, P – poledne, O – odpoledne), Den – pořadový den odchytu, Let. Doba – letová doba (Z – začátek, S – střed, K – konec), Olétanost – kondice samců, Denzita ♀♀ – denzita samic

## 5. Test fylogenetického signálu

Z literatury o biologii rodu *Euphydryas* jsem údaje o biotopové vazbě získal pro všechny druhy. Údaje o párovacím chování chybělo u druhů *E. desfontainii*, *E. cynthia* a *E. iduna* (Tabulka 12).

**Tabulka 12.** Přehled literárních údajů o párovacím chování a biotopové vazbě hnědásků rodu *Euphydryas*.

Druh	párovací chování	Biotop	Biotop 1/0*	literatura
<i>E. editha</i>	Obojí	Trávníky a křoviny různého druhu	0.5	Ehrlich and Wheye ,1986
<i>E. phaeton</i>	Perching	Světlé listnaté lesy, louky	1	Durkin P. M., 2005, Gilchrist G. W., 1990
<i>E. chalcedona</i>	Obojí	Polopouštní křoviny	0	Rutowski et al. 1988
<i>E. colon</i>	Obojí	Světliny v horských lesích	0.5	Rutowski 1991
<i>E. anicia</i>	Perching	Vysokohorské louky	0	Odendaal F. J. et al., 1988
<i>E. aurinia</i>	Obojí	Nejrůznější, od luk po řídké lesy	0	Tato práce
<i>E. desfontainii</i>	Neznámé	Středomořské trávníky	0	Pennekamp F. et al., 2013
<i>E. cynthia</i>	Neznámé	Alpínská tundra	0	Zimmermann M. et al., 2000
<i>E. gillettii</i>	Obojí	Řídké horské lesy	1	Boggs et al., 2006
<i>E. iduna</i>	Neznáme	Tundra	0	Татаринов А. Г. Et al., 2010
<i>E. intermedia</i>	Perching	Křoviny při hranici lesa	1	Адаховский Д. А., 2015
<i>E. maturna</i>	Perching	Řídké temperátní lesy	1	Čížek O. & Konvička M., 2005

\*: 1 jsou lesní biotopy, 0 nelesní biotopy.

Z mapování biotopové vazby na kladogram (Obr. 5) není jasné, jaké byly ancestrální biotopy. Víme však, že druhy *E. maturna*, *E. intermedia* a *E. phaeton* osídlily lesní biotopy.

Z mapování chování vidíme, že patrolling se ztratil u druhů *E. maturna* a *E. intermedia* v jedné větvi a u *E. anicia* a *E. phaeton* ve druhé větvi.

Blombergovo  $K$  pro evoluci biotopové vazby bylo 0.66,  $p=0.148$ , což by ukazovalo na nesignifikantní fylogenetický signál, zatímco Pagelova  $\lambda$  byla  $\ll 0.001$ ,  $p=1.0$ , což ukazuje na absenci fylogenetického signálu. V případě evoluce patrollingu  $K = 0.06$ ,  $p=0.219$ , a  $\lambda \ll 0.001$ ,  $p=1.0$ , což ukazuje na absenci fylogenetického signálu.

## Diskuse

Na rozsáhlých datech získaných při zpětných odchycích hnědáka chrastavcového v letech 2002 – 2006 jsem zjišťoval, za jakých podmínek se u samců hnědáka chrastavcového dva typy párovacího chování, perching a patrolling. Ukázalo se, že obě chování se objevují u totožných jedinců, motýli je střídají. Poté jsem ukázal, že motýli se obecně věnují párovacímu chování především začátkem dne, tj. v dopoledních hodinách, a že párovací chování se projevuje u starších olétanějších samců. Párovací aktivita naopak klesá při větší oblačnosti a větru. Když jsem pak každé párovací chování oproti všem ostatním typům chování, ukázalo se, že samci perchují nejčastěji vprostřed denní doby letu, tedy v poledních hodinách. Patrolování naopak klesá s denní dobou, tj. objevuje spíše dopoledne a v poledne, než v odpoledních hodinách. S postupující letovou dobou perching stoupá, kdežto patrolling klesá. Oblačnost a vítr má na perching negativní vliv zatímco na patrolling pozitivní. Uvedená zjištění jsem ještě podpořil, když jsem v modelech postavil obě párovací chování proti sobě.

Časové vzorce výskytu perchingu a patrollingu, ale jen pro léta 2002–2004, ukázali na shodných datech Konvička et al. (2023). Jejich studie si ale kladla jinou otázku – jak je aktivita motýlů svázána se strukturou vegetace – a autoři se nevěnovali otázce, zda se perchování a patrolování vyskytují u stejných jedinců.

Práce s daty z většího počtu sezón na jedné straně umožnila pracovat s robustním datovým souborem, na druhé straně může představovat problémem. Žádné dvě sezony nejsou stejné například v tom, jaký byl během doby letu motýla průběh počasí, kdy začaly zpětné odchycy s ohledem fenologii druhu, nebo jak byly denzity motýlů ovlivněny hospodařením na

lokalitách. Ze studie Zimmermann et al. (2011), která analyzuje shodná data z hlediska demografie, je vidět, že práce v některých letech začaly, když byli samci v plném letu (v roce 2006 sběr dat od 6.vi.), kdežto v jiných doba letu teprve začínala (v roce 2002 sběr dat od 24.v.). Konvička et al. (2023) ukázali, že *E. aurinia* vykazuje různé aktivity v různých formách vegetace (patrolování nad nízkám porostem, perchování u skupin keřů). Podobná zjištění u téhož druhu učinili i Anthes et al. (2003), Betzholtz et al. (2007), Munguira et al. (1997). Popovic a Nowicki (2023) experimentálně prokázali zvýšenou emigraci modrásků očkovaných, *Phengaris teleius* (Bergsträsser, 1779), z posečených luk. Během pěti let též mohlo dojít k nekonzistencím v zápisech párovacích aktivit mezi jednotlivými pracovníky. Abych předešel uvedeným problémům, analyzoval jsem data nejprve po jednotlivých letech, a pak, uplatněním náhodného faktoru „rok“, napříč roky. Za spolehlivé pokládám ty zjištěné patrnosti, které se objevovaly v rámci let i mezi lety.

Nejprve mě zajímalo, zda vůbec samci hnědáka chrastavcového střídají své párovací chování. Zjistil jsem, že ve všech letech byli někteří jedinci zastiženi pouze při perchování, jiní pouze při patrolování a jiní při obou aktivitách (Obr.2). Vidíme zde značnou variabilitu v perchování a patrolování napříč roky, nejspíše zapříčiněnou rozdílnými podmínkami při sběru dat. V roce 2004 provozovalo pouze perching jen 8 samců, což může souviset s velikostí populace. Ze všech let právě v roce 2004 byla populace nejpočetnější a málo perchujících jedinců. To podporuje tvrzení Scott (1974) a Wilmer (1991), že s rostoucí populací (a tudíž i s denzitou samic) je u motýlů výhodnější provozovat patrolling. Konečně počet samců, kteří projevovali střídání mezi strategiemi, měl tendenci se v průběhu let zvyšovat. To mohlo být dáno intenzivnějším značením v posledních letech. V každém roce však nalezneme všechny typy párovacích strategií, jak střídání perchingu a patrollingu, tak samostatný perching a samostatný patrolling.

Intenzivně zkoumaným druhem, u kterého se též objevují oba typy chování, je okáč pýrový, *Pararge aegeria*. Studie týkající se teploty a sluneční radiace (viz Shreeve 1984, Mercx et al. 2005) ukazují, že párovací chování samců okáče pýrového je pozitivně ovlivněno teplotou, kdy samci perchují na jednom slunném místě a patrolují mezi různými osluněnými místy. Vlivem teploty na párovací chování *P. aegeria* se též zabýval Wickam (1985, 1988), který tvrdí, že samci více perchují při nízkých teplotách, a naopak při teplotách vyšších patrolují. Teplotou je stejně tak ovlivněno i párovací chování *E. aurinia*, kdy se samci projevují jakékoliv párovací chování více při menší oblačnosti a slabšímu větru. Dalším



druhem, u kterého je známo střídání perchingu a patrollingu je ohniváček černokřídlý *L. phlaeas* (Linnaeus, 1761). Ide a Jun-Ya (2010) ve své práci o jeho párovacím chování zkoumali podmínky, za kterých samci své chování střídají. Stejně jako u *P. aegeria* samci více perchují při nižších teplotách. Navíc bylo u *L. phlaeas* pozorován vliv denní doby na párovací chování. Perching provozují samci *L. phlaeas* během celého dne, avšak nejvíce v ranních a v odpoledních hodinách, zatímco patrolling byl pozorován nejvíce kolem poledne. Vliv denní doby na párovací chování *L. phlaeas* a *E. aurinia* se shoduje, tedy že samci patrolují nad vegetací nejvíce v poledních hodinách.

Když jsem si položil otázku, za jakých podmínek vůbec samci hnědáka chrastavcového vykazují jakékoliv párovací chování, ukázalo se, že v jednotlivých letech projevovali samci párovací chování hlavně v dopoledních hodinách. Stejně tak měli větší tendenci k párování již olétaní tj. starší samci. Naopak při vyšší oblačnosti a větru se frekvence párovacího chování snižovala. Jen v roce 2004 se ukázalo, že samci zvyšují párovací chování při vyšší denzitě samic. Párovací chování tudíž převažuje během dopoledních hodin, starších samců, při slunném a nevětrném počasí. Vliv letové doby byl mezi roky variabilní a výsledný model ukazuje, že jakékoliv párovací chování vykazují samci spíše v pozdějším období. Dalším vlivem zvyšujícím perching *E. aurinia* byla vyšší olétanost samců. Toto tvrzení jsou v rozporu s úvahou Odendaal et al. (1985), jejíž autoři teoretizovali, že samci by měli vykazovat párovací chování na začátku letové doby, jelikož páření s čerstvě vylíhlou samicí zvyšuje fitness samce. Tento rozpor však je jen zdánlivý. Když totiž srovnám výsledky modelů pro chování se sezónními vzorci početnosti motýla na lokalitě, které na stejných datech analyzovali Zimmermann et al. (2011), ukáže se, že samice objevují několik dnů po samcích, opožděn je i vrchol jejich početnosti. Z toho plyne, že úplně čerství samci na začátku doby letu nemohli párovací chování provozovat, protože žádné samice nebyly na lokalitě k dispozici.

Výsledky jsou v souladu se studií Fisher et al. (2008), kteří v laboratorních podmínkách zjišťovali vliv stáří samců afrického lesního okáče *Bicyclus anyana* (Butler, 1879) na párovací chování. Ukazuje se, že starší samci jsou více agresivní v obou párovacích chováních a například perchující samci si oproti mladým samcům více brání své „teritorium“, stejně tak patrolující samci mají vyšší tendenci k odhánění mladších samců v jejich blízkosti. Vliv stáří samců se také shoduje s Kemp (2000), kdy u babočky *Hypolimnas bolina* bylo

potvrzeno, že starší samci mají silnější báze křídel a to jim umožňuje vyhrávat spirální souboje s mladšími samci a zvyšuje tedy pravděpodobnost spáření.

Když jsem pak na každou párovací analyzoval strategii zvlášť (Perching / Patrolling) (Tab.6), jednotlivé vlivy se pro perching v různých letech lišily v detailech, avšak ve všech letech platil velmi podobný vzorec. Perching byl nejvíce ovlivňován denní dobou, letovou dobou, oblačností a větrem. V některých byl také ovlivněn kondicí samců a v roce 2002 denzitou samic. Výsledný model prokázal pokles perchování s denní dobou, vzestup perchování s letovou dobou a olétaností samců a nakonec pokles perchování s oblačností a větrem. Na patrolování měla v různých letech opět největší vliv denní doba, letová doba a oblačnost. Výsledný model prokázal pokles patrolování s denní dobou a oblačností, stejně jako u perchingu, avšak narozdíl od perchingu patrolování klesalo s letovou dobou. Více patrolovali olétaní samci při vyšší denzitě samic (Tab.7).

Poslední výpočty srovnávaly pouze patrollingu proti perchingu, výsledky tudíž měly zrcadlové hodnoty, proto jsem v Tabulce 9 ponechal pouze zjištění pro patrolling. Vliv denní doby a letové doby vykazují tvar „U“ což podporuje výsledky z předešlé otázky, kdy párovací chování probíhá spíše dopoledne a poté ke konci letové doby, což souvisí se vzrůstem párování s horší kondicí samců.

Při studiu literatury mě zaujalo, jak málo studií se zabývalo denními a sezónními změnami v párovacím chování motýlů. Zvlášť nápadné to bylo u jinak intenzívně zkoumaných hnědásků. Typické studie se soustředily na teplotní podmínky (Van Dyck 1988, Wickman et al. 1998, Ide & Yun-ya 2010), kondici jedinců (Fisher et al. 2008), denzitu druhého pohlaví (Odendaal et al. 1985, Kemp et al. 2001) nebo kondici živých rostlin (Dennis et al. 1988, Betzholtz et al. 2007, Konvicka et al. 2003 ). Výslovným hledáním denních vzorců se napříč vícero druhy, včetně hnědásků, zabývá vlastně Vlašánek et al. (2018). Vysvětlují si to tak, že klasické etologické přístupy (měření teplot, manipulace teorií, různé přivazování samců či samic, atd.) nevyžadují pobyt badatelů na lokalitách po celou dobu letu, a tak nemusí a často neberou v potaz sezónní, někdy ani denní změny. Pracují jednoduše „za vhodného počasí“. Naopak badatelé, kteří sledují populační parametry zpětnými odchytami, se snaží zkoumané populace sledovat po celou dobu letu. Sezónní a denní změny chování je tudíž zaujmou.

Ostatních příslušníků rodu *Euphydryas* je v dostupných kladistických analýzách uváděno dvanáct (Wahlberg a Zimmermann 2000, Wahlberg et al. 2000) (chybí v nich asi tři druhy z ruské Sibíře, které však jsou velmi blízce příbuzné *E. aurinia*, srov. Korb et al. 2016). Z těchto dvanácti druhů najdeme u čtyř pouze perching, u dalších 4–5 obě chování (příčemž u *E. colon* je situace nejistá) a u třech jsem nenašel příslušné informace. Mapování těchto stavů na kladogram ukazuje, že v průběhu fylogeneze se patrolling opakovaně u některých druhů ztrácel. Stav u *E. aurinia* však neukazuje na ztrátu patrollingu. Vztáhneme-li párovací chování k typu stanoviště, zdá se, že obě chování se vyskytují u druhů, obývajících širokou škálu stanovišť – což je jednoznačně případ *E. aurinia*, ale i severoamerického *E. editha* (Ehrlich and Wheye 1986). Zdá se, že schopnost patrolovat zmizela u lesních druhů, a to dvakrát, jednou na linii, kam patří *E. aurinia* (ztratili *E. maturna* a *E. intermedia*), jednou na linii, vedoucí k *E. editha* (ztratil ji *E. phaeton*). Ve druhé z linií se patrolování pravděpodobně též ztratilo u vysokohorského *E. anicia*. Vysokohorský a tundrový druh najdeme i v linii vedoucí k *E. aurinia*, jsou jimi *E. cynthia* a *E. iduna*, pro ně však nejsou k dispozici informace o párovacím chování. Z výše uvedeného bych velmi spekulativně navrhl, že patrolování se ztrácí v lesních či křovitých stanovištích bez travnatých partií, zejména když jsou živými rostlinami keře či mladé stromy (*E. maturna*, *E. phaeton* i subalpínská *E. intermedia*). Důvodem by mohlo být, že mezi křovinami či mladými stromy by samci museli patrolovat horizontálně i vertikálně, což musí být energeticky velmi náročné, zejména pokud by patrolovali poblíž živých rostlin (Davies 1978) – výhodnější zjevně je obsadit na živých rostlinách perchovací stanoviště. Druhou situací, kde se patrolování ztrácí, by byly vysokohorské louky (*E. anicia* z linie vedoucí *E. editha*). Ve větrném a proměnlivém počasí musí být patrolování riskantnější, než perching někde v osluněném závětrí. Neznámými díly skládačky pak jsou chování alpínského *E. cynthia* a tundrového *E. iduna*, ještě více pak chování vysokohorských populací, respektive poddruhů, *E. aurinia*, jmenovitě alpského *E. aurinia debilis* (Oberthür, 1909). K podpoře hypotézy, že patrolování se ztrácí v lesních a vysokohorských biotopech, je třeba prozkoumat párovací chování těchto druhů.

## Závěr

V bakalářské práci jsem ukázal, že dva typy párovacího chování samců ohroženého motýla hnědáka chrastavcového se vyskytuje u stejných jedinců a zjistil jsem, jakými vlivy je

způsobeno střídání mezi nimi. Obecně motýli projevují párovací chování na začátku dne, stoupá s letovou dobou a se stářím samců a klesá s oblačností a větrem. Perching se vzhledem k denní době nejvíce objevuje v poledních hodinách, stoupá s pořadovým dnem letu, mírně stoupá s olátaností samců a výrazně klesá s oblačností a větrem. Patrolling se vyskytuje v dopoledních hodinách, na začátku letové doby, mírně klesá s olátaností a stoupá s oblačností a větrem. Zjistil jsem také, že ve fylogenezi neznáme ancestrální stav párovacího chování pro rod *Euphydryas*. Avšak víme, že během fylogeneze došlo dvakrát ke ztrátě patrollingu u druhů obývajících lesní prostředí.

Všechny vytyčené cíle v této práci byly splněny. Práce s archivními daty z let 2002 – 2006 byla obtížná i z toho hlediska, že sběry dat provádělo více pracovníků a mezi roky se mírně lišili způsoby zapisování dat. Podobná data by bylo vhodné na v budoucnu získat i u jiných evropských populací a porovnat případné rozdíly s našimi populacemi.

## Seznam literatury

Anthes, N., Fartmann T., Hermann G., Kaule, G. *Combining larval habitat quality and metapopulation structure – the key for successful management of pre-alpine Euphydryas aurinia colonies*. Journal of Insect Conservation 7, 175–185 (2003).

Bennett, V. J., Smith, W. P., Betts, M. G. *Evidence for mate guarding behavior in the Taylor's checkerspot butterfly*. Journal of Insect Behavior 25, 183–196 (2012).

Betzholtz P. E., Ehrig A., Lindeborg M., Dinnétz P. *Food plant density, patch isolation and vegetation height determine occurrence in a Swedish metapopulation of the marsh fritillary Euphydryas aurinia (Rottemburg, 1775) (Lepidoptera, Nymphalidae)*. Journal of Insect Conservation 11, 343–350 (2007).

Blomberg S.P., Garland T., Ives A.R. *Testing for phylogenetic signal in comparative data: Behavioral traits are more labile*. Evolution 57, 717–745 (2003).

Boggs C.L., Holdren C.E., KulaHCI I.G., Bonebrake T.C., Inouye B.D., Fay J.P., McMillan A.N.N., Williams E.H. and Ehrlich P.R. *Delayed population explosion of an introduced butterfly*. Journal of Animal Ecology, 75, 466–475 (2006).

Boggs C.L., Nieminen M. *Checkerspot reproductive biology*. In: Ehrlich PR, Hanski I (eds) *On the wings of checkerspots: a model system for population biology*. Oxford University Press, New York, 92–111 (2004).

Bonelli S., Casacci L. P., Barbero F., Cerrato C., Dapporto L., Sbordoni V. *The first red list of Italian butterflies*. *Insect Conservation and Diversity* 11.5, 506–521 (2018).

Bulman, C. R. *Conservation biology of the marsh fritillary butterfly Euphydryas aurinia*. Diss. University of Leeds (2001).

Casacci L. P., Cereato C., Barbero F., Bosso L., Ghidotti S., Paveto M. *Dispersal and connectivity effects at different altitudes in the Euphydryas aurinia complex*. *Journal of Insect Conservation* 19, 265–277 (2015).

Davies N.B. *Territorial defence in the speckled wood butterfly (Pararge aegeria): the resident always wins*. *Animal Behaviour* 26, 138–147 (1978).

Dennis R. L. H., Shreeve G. *Hostplant-habitat structure and the evolution of butterfly mate-locating behaviour*. *Zoological Journal of the Linnean Society* 94, 301–318 (1988).

Dennis R. L., Hodgson J. G., Grenyer R., Shreeve T. G., Roy D. B. *Host plants and butterfly biology. Do host-plant strategies drive butterfly status?* *Ecological Entomology* 29, 12–26 (2004).

Ehrlich P. R., Wheye D. *"Nonadaptive" hilltopping behavior in male checkerspot butterflies (Euphydryas editha)*. *The American Naturalist* 127, 477–483 (1986).

Fischer K., Perlick J., Galetz T. *Residual reproductive value and male mating success: older males do better*. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 275, 1517–1524 (2008).

Francini R. B., Sobral-Souza T. *Trade-off between mass allocation and perching behavior in the pierid butterfly Archonias brassolis tereas (Godart, 1819) (Lepidoptera: Pieridae: Pierinae)*. *Journal of Entomology and Zoology Studies* 5, 602–608 (2017).

Fric Z., Klimova M., Konvicka M. *Mechanical design indicates differences in mobility among butterfly generations*. *Evolutionary Ecology Research* 8, 1511–1522 (2006).

Gilchrist G.W. *The consequences of sexual dimorphism in body size for butterfly flight and thermoregulation*. *Functional Ecology* 475–487 (1990).

Hula V., Konvička M., Pavlicko A., Fric Z. *Marsh Fritillary (Euphydryas aurinia) in the Czech Republic: monitoring, metapopulation structure, and conservation of an endangered butterfly*. *Entomologica Fennica* 15, 231–241 (2004).

- Ide, J. Y. *Weather factors affecting the male mate-locating tactics of the small copper butterfly (Lepidoptera: Lycaenidae)*. European Journal of Entomology 107 (2010).
- Junker M., Konvicka M., Zimmermann K., Schmitt T. *Gene-flow within a butterfly metapopulation: the marsh fritillary Euphydryas aurinia in western Bohemia (Czech Republic)*. Journal of Insect Conservation 25, 585–596 (2021).
- Junker M., Wagner S., Gros P., Schmitt T. *Changing demography and dispersal behaviour: ecological adaptations in an alpine butterfly*. Oecologia 164, 971–980 (2010).
- Kemp D. J., Rutowski R. J. *Spatial and temporal patterns of territorial mate locating behaviour in Hypolimnas bolina (L.) (Lepidoptera: Nymphalidae)*. Journal of Natural History 35, 1399–1411 (2001).
- Klemetti T., Wahlberg N. *Punakeltaverkkoperho-sen (Euphydryas aurinia) ekologia ja populaatiorak-enne Suomessa*. Baptria 22, 87–93 (1997).
- Konvicka M., Hula V., Fric Z. *Habitat of pre-hibernating larvae of the endangered butterfly Euphydryas aurinia (Lepidoptera: Nymphalidae): What can be learned from vegetation composition and architecture?*. European Journal of Entomology 100, 313–322 (2003).
- Korb S.K., Bolshakov L.V., Fric Z.F., Bartonova A. *Cluster biodiversity as a multidimensional structure evolution strategy: checkerspot butterflies of the group Euphydryas aurinia (Rottemburg, 1775) (Lepidoptera: Nymphalidae)*. Systematic Entomology 41, 441–457 (2016).
- Lavery T. A. *A review of the distribution, ecology and status of the marsh fritillary Euphydryas aurinia Rottemburg, 1775 (Lepidoptera: Nymphalidae) in Ireland*. The Irish Naturalists' Journal, 1993, 192–199 (1993).
- Liu W., Wang Y., Xu R. *Habitat utilization by ovipositing females and larvae of the Marsh fritillary (Euphydryas aurinia) in a mosaic of meadows and croplands*. Journal of Insect Conservation 10, 351–360 (2006).
- Mattoni R., Pratt G. F., Longcore T. R., Emmel J. F., George J. N. *The endangered quino checkerspot butterfly, Euphydryas editha quino (Lepidoptera: Nymphalidae)*. Journal of Research on the Lepidoptera 34, 99–118 (1997).
- Meister H., Ly L., Tammaru T. *Testing for local monophagy in the regionally oligophagous Euphydryas aurinia (Lepidoptera: Nymphalidae)*. Journal of Insect Conservation 19, 691–702 (2015).

- Merckx T., Van Dyck H. *Mate location behaviour of the butterfly Pararge aegeria in woodland and fragmented landscapes*. *Animal Behaviour* 70, 411–416 (2005).
- Munguira M. L., Martín J., García-Barros E., Viejo J. L. *Use of space and resources in a Mediterranean population of the butterfly Euphydryas aurinia*. *Acta Oecologica* 18, 597–612 (1997).
- Obara Y. *Studies on the mating behavior of the White Cabbage Butterfly, Pieris rapae crucivora Boisduval: III. Near-ultra-violet reflection as the signal of intraspecific communication*. *Zeitschrift für vergleichende Physiologie* 69, 99–116 (1970).
- Odendaal F.J., Iwasa Y., Ehrlich P.R. *Duration of female availability and its effect on butterfly mating systems*. *The American Naturalist* 125, 673–678 (1985).
- Odendaal F.J., Jones K.N., Stermitz F.R. *Mating Behavior and Male Investment in Euphydryas anicia (Lepidoptera: Nymphalidae)*. *Journal of Research on the Lepidoptera* 28,1–13 (1989).
- Odendaal F. J., Turchin P., Stermitz F. R. *An incidental-effect hypothesis explaining aggregation of males in a population of Euphydryas anicia*. *The American Naturalist* 132, 735–749 (1988).
- Pennekamp F., Garcia-Pereira P., Schmitt T. *Habitat requirements and dispersal ability of the Spanish Fritillary (Euphydryas desfontainii) in southern Portugal: evidence-based conservation suggestions for an endangered taxon*. *Journal of insect conservation* 18, 497–508 (2014).
- Pinzari M., Sbordoni V. *Make it simple: mating behaviour of Euphydryas aurinia provincialis (Lepidoptera: Nymphalidae)*. *The European Zoological Journal* 86, 220–232 (2019).
- Popovič M., Nowicki P. *Movement of Specialist Butterfly in Relation to Mowing Management of Its Habitat Patches*. *Biology* 12, 344 (2023).
- Revell L.J. *phytools: an R package for phylogenetic comparative biology (and other things)*. *Methods in Ecology and Evolution* 3, 217–223 (2012).
- Robertson S.M., Baltosser W.H. *The Ozark Baltimore Checkerspot, Euphydryas phaeton ozarkae (Nymphalidae): Life History in Northern Arkansas*. *The Journal of the Lepidopterists' Society* 70, 229–237 (2016).

Rutowski R. L. *Mate choice and lepidopteran mating behavior*. The Florida Entomologist 65, 72–82 (1982).

Rutowski R. L., Gilchrist G. W. *Courtship, copulation and oviposition in the chalcedon checkerspot, Euphydryas chalcedona (Lepidoptera: Nymphalidae)*. Journal of Natural History 21, 1109–1117 (1987).

Rutowski R. L., Demlong M. J., Terkanian B. *Seasonal variation in mate-locating activity in the desert hackberry butterfly (Asterocampa leilia; Lepidoptera: Nymphalidae)*. Journal of insect behavior 9, 921–931 (1996).

Rutowski R.L., Gilchrist G. W., Terkanian B. *Male mate-locating behavior in Euphydryas chalcedona (Lepidoptera: Nymphalidae) related to pupation site preferences*. Journal of Insect Behavior volume 1, 277–289 (1988)

Scott J. A. *Mate-locating behavior of butterflies*. American Midland Naturalist 103–117 (1974).

Shreeve T. G. *Habitat selection, mate location, and microclimatic constraints on the activity of the speckled wood butterfly Pararge aegeria*. Oikos 371–377 (1984).

Sigaard P., Pertoldi C., Madsen A. B., Søgaard B., Loeschcke V. *Patterns of genetic variation in isolated Danish populations of the endangered butterfly Euphydryas aurinia*. Biological Journal of the Linnean Society 95, 677–687 (2008).

Singer M. C., Stefanescu C., Pen I. *When random sampling does not work: standard design falsely indicates maladaptive host preferences in a butterfly*. Ecology Letters 5, 1–6 (2002).

Stutt A. D, Willmer. *Territorial defence in speckled wood butterflies: do the hottest males always win?* Animal Behaviour 55, 1341–1347 (1998).

Takeuchi T. *Mate-locating behavior of the butterfly Lethe diana (Lepidoptera: Satyridae): do males diurnally or seasonally change their mating strategy?* Zoological science 27, 821–825 (2010).

Tinbergen N., Meeuse B. J. D., Boerema L. K., Varossieau W. W. *Die Balz des Samtfalters, Eumenis (=Satyrus) semele (L.)*. Z. Tierpsychol. 5, 182–226 (1942).

Van Dyck H., Matthysen E. *Thermoregulatory differences between phenotypes in the speckled wood butterfly: hot perchers and cold patrollers?* Oecologia 114 326–334 (1998).



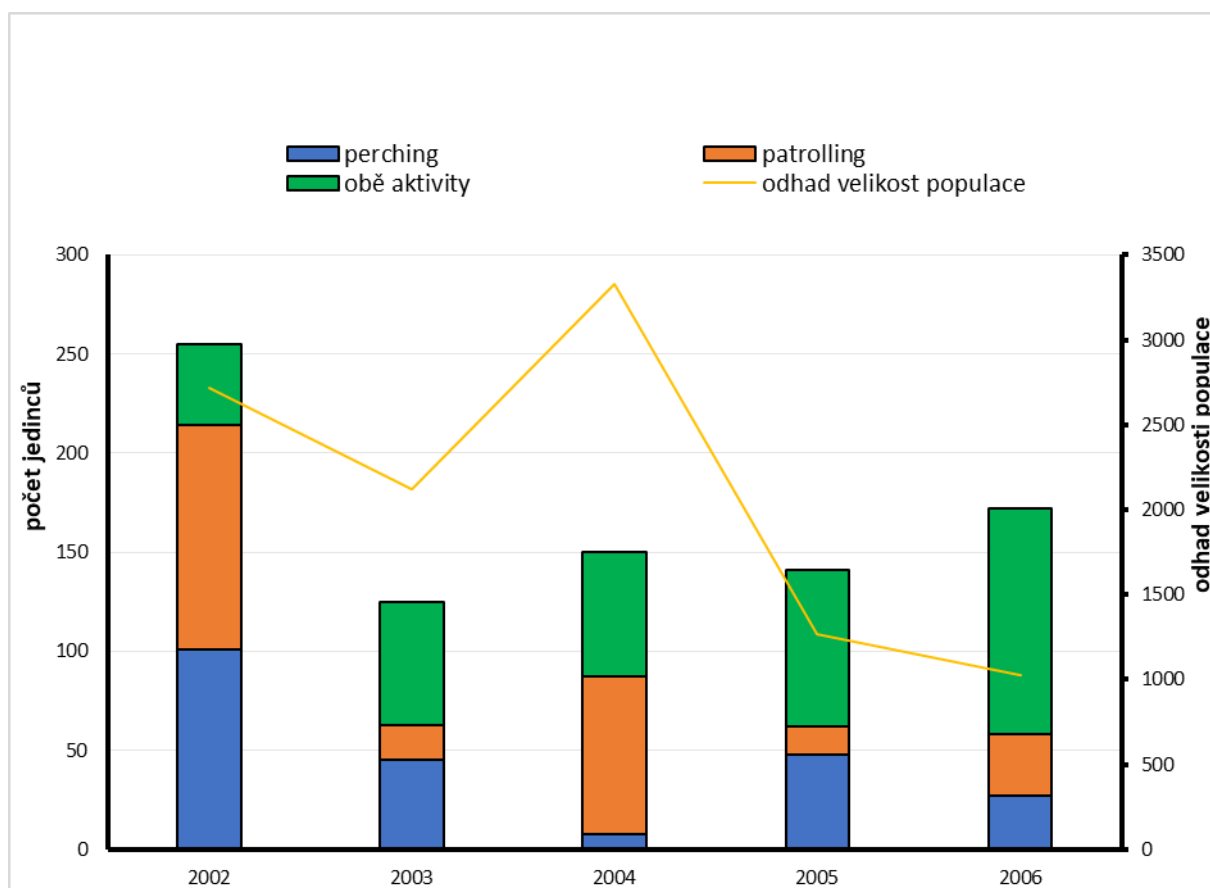
- Van Dyck H., Matthysen E., Dhont A. *Mate-locating strategies are related to relative body length and wing colour in the speckled wood butterfly Pararge aegeria*. *Ecological Entomology* 22, 116–120 (1997).
- Van Swaay C., Cuttelod A., Collins S., Maes D., Manguira M., Šašič M., Settele J., Verovnik R., Verstrael T., Warren M., Wiemers M., Wynhof I. *European Red List of Butterflies Luxembourg*. Publications Office of the European Union (2010).
- Vlašánek P., Fric Z.F., Zimmermann K., Novotný D., Čížek O., Klečková I., Vrba P., Kadlec T., Konvička M. *Do butterfly activity data from mark-recapture surveys reflect temporal patterns?* *Journal of Insect Behavior* 31, 385–401 (2018).
- Wahlberg N. *Comparative descriptions of the immature stages and ecology of five Finnish melitaeine butterfly species (Lepidoptera: Nymphalidae)*. *Entomologica Fennica* 11, 167–174 (2000).
- Wahlberg N., Klemetti T., Selonen V., Hanski I. *Metapopulation structure and movements in five species of checkerspot butterflies*. *Oecologia* 33–43 (2002).
- Wahlberg N., Zimmermann M. *Pattern of phylogenetic relationships among members of the tribe Melitaeini (Lepidoptera: Nymphalidae) inferred from mitochondrial DNA sequences*. *Cladistics* 16, 347–363 (2000).
- Warren M. S., Hill J. K., Thomas J. A., Asher J., Fox R., Huntley B., Roy D. B., Telfer M. G., Jeffcoate S., Harding P., Jeffcoate H, Willis S. G., Greatorex-Davies J. N., Moss D., Thomas C. D. *Rapid responses of British butterflies to opposing forces of climate and habitat change*. *Nature* 414, 65–69(2001).
- Wickman P. O. *Dynamics of mate-searching behaviour in a hilltopping butterfly, Lasiommata megera (L.): the effects of weather and male density*. *Zoological Journal of the Linnean Society* 93, 357–377 (1998).
- Williams E. H. *Habitat and range of Euphydryas gillettii (Nymphalidae)*. *Journal of Lepidopterists' Society* 42, 37–45 (1988).
- Williams E.H. *Population loss and gain in the rare butterfly Euphydryas gillettii (Nymphalidae)*. *Journal of the Lepidopterists' Society* 66, 147–155 (2012).
- Willmer, P. *Thermal biology and mate acquisition in ectotherms*. *Trends in Ecology & Evolution* 6, 396–399 (1991).

Zimmermann M., Wahlberg N., Descimon H. *Phylogeny of Euphydryas checkerspot butterflies (Lepidoptera: Nymphalidae) based on mitochondrial DNA sequence data*. Annals of the Entomological Society of America 93, 347-355 (2000).

Zimmermann K., Blazkova P., Cizek O., Fric Z., Hula V., Kepka P., Novotny D., Slamova I., Konvicka M. *Demography of adults of the Marsh fritillary butterfly, Euphydryas aurinia (Lepidoptera: Nymphalidae) in the Czech Republic: Patterns across sites and seasons*. European Journal of Entomology 108 (2011).

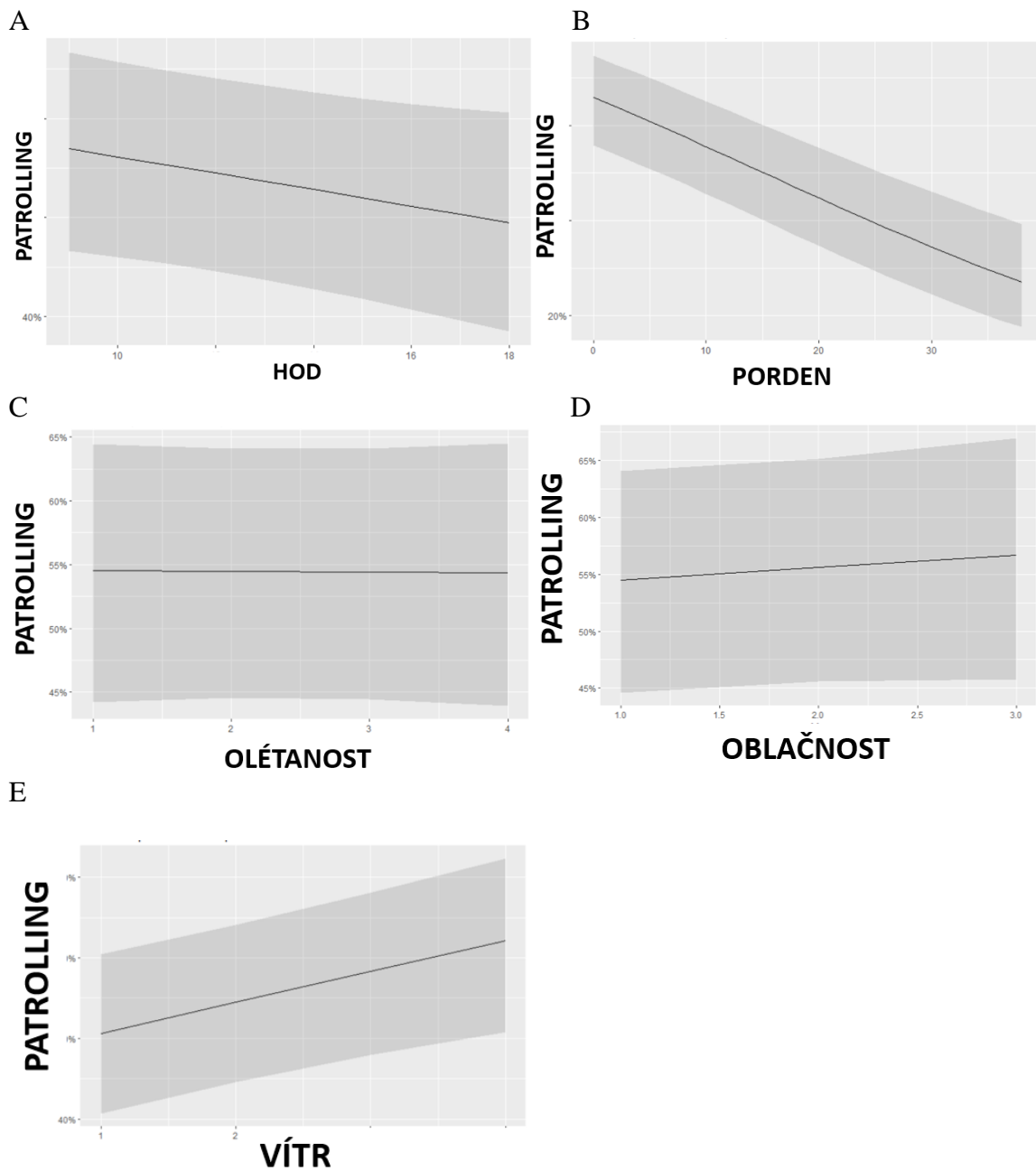
## Přílohy

**Obr. 1.** Počty jedinců samců hnědáka *E. aurinia* odchycených více než 1x, kteří během zpětných odchytů vykazovali jeden ze tří stavů párovacích aktivit (Perch/Patrol/Obě aktivity), vztažené k celkové velikosti populace v příslušných letech.



**Obr. 2.**

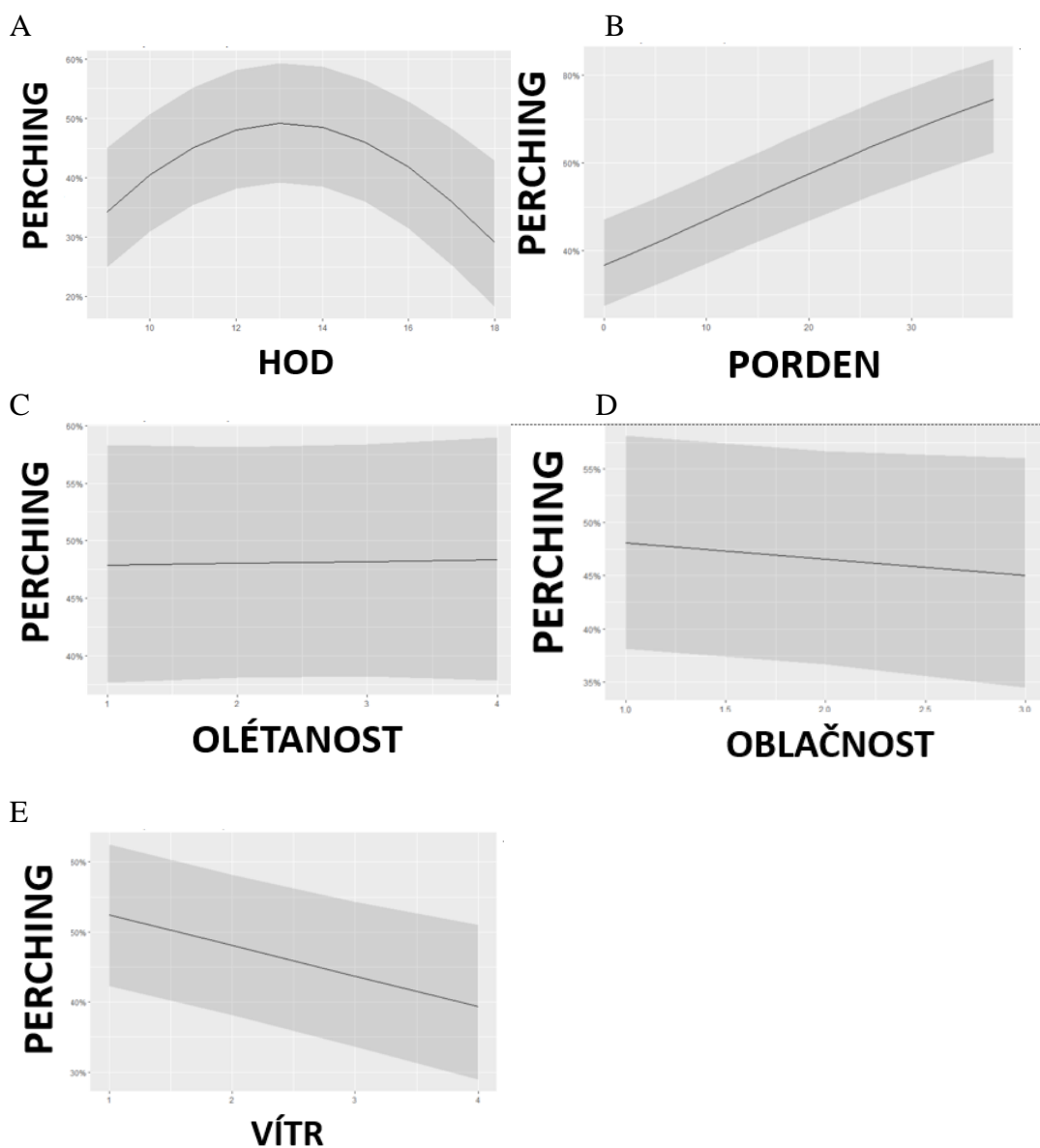
Predikované hodnoty všech složek smíšeného lineárního modelu pro výskyt patrolování u samců hnědáška *E. aurinia* v letech 2002 – 2006.



A – vliv hodiny na patrolling, B – vliv pořadového dne na patrolling, C – vliv olétanosti na patrolling, D – vliv oblačnosti na patrolling, E – vliv větru na patrolling

**Obr. 3.**

Predikované hodnoty všech složek smíšeného lineárního modelu pro výskyt perchování u samců hnědáka *E. aurinia* v letech 2002 – 2006.

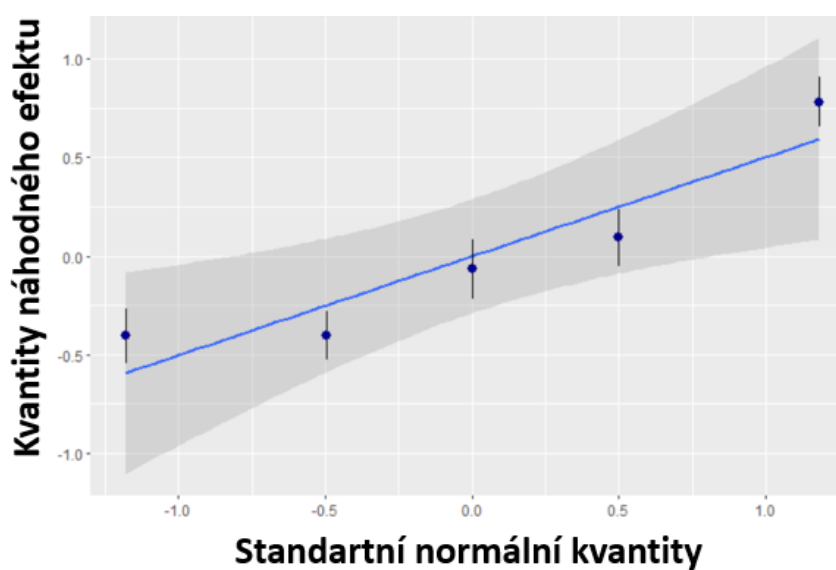


A – vliv hodiny na perchung, B – vliv pořadového dne na perchung, C – vliv olétanosti na perchung, D – vliv oblačnosti na perchung, E – vliv větru na perchung

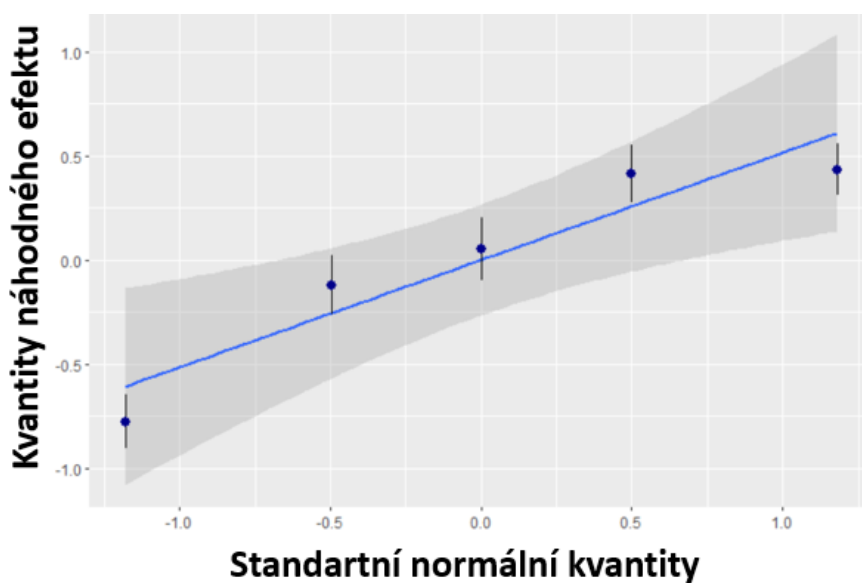
**Obr. 4.**

Regresní diagnostika smíšených lineárních modelů pro výskyt párovacích aktivit samců hnědáška *E. aurinia* v letech 2002 – 2006, včetně koeficientů náhodného faktoru rok.

A – diagnostika modelů pro perching

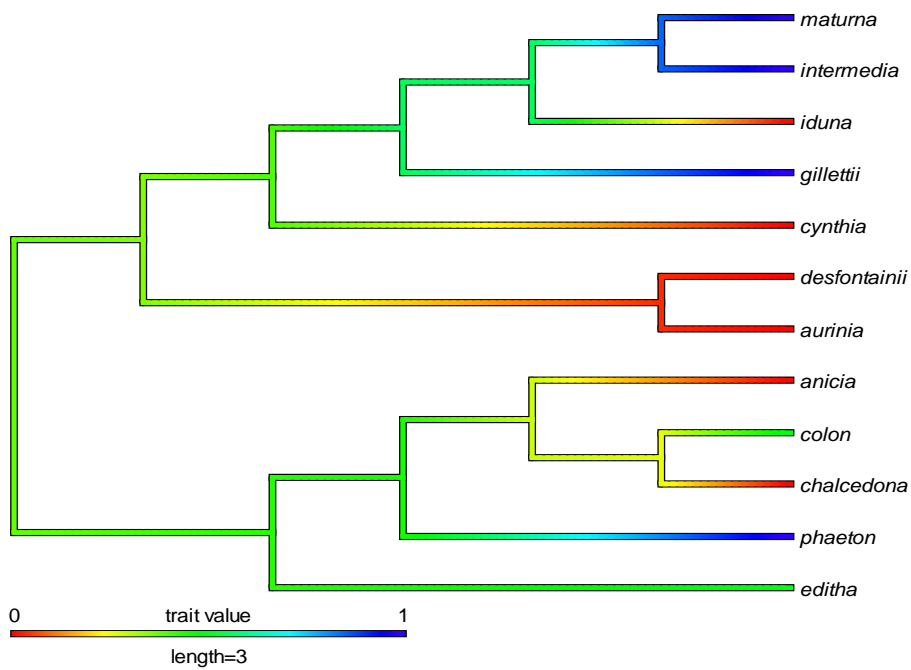


B – diagnostika modelů pro patrolling

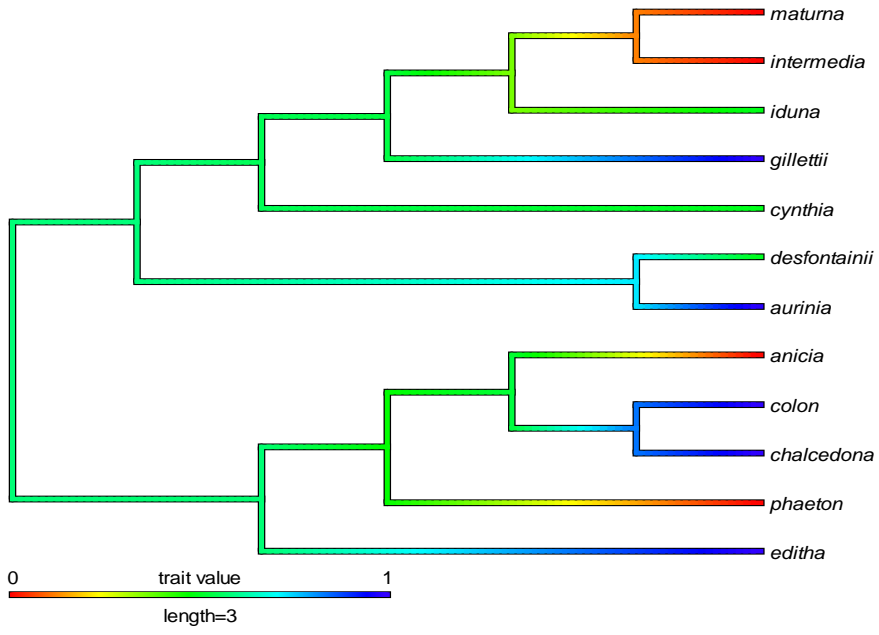


**Obr. 5.**

Mapování biotopové vazby „Obr. A“ (0: otevřená stanoviště, 1: lesní stanoviště) a typu párovacích aktivit „Obr. B“ (0: perching, 1: patrolling) na kladogram popisující evoluci rodu *Euphydryas*.



**Obr. A**



**Obr. B**





