

**UNIVERZITA PALACKÉHO V OLOMOUCI**

**Přírodovědecká fakulta**

Katedra ekologie a životního prostředí

Diplomová práce

**Stanovení faktorů ovlivňujících kladení samic a přežívání  
gregarických larev kriticky ohroženého hnědáka osikového  
(*Euphydryas maturna*)**



**Alena Štemberková**

**Vedoucí práce: RNDr. Tomáš Kuras, Ph.D.**

**Olomouc 2009**

## **Poděkování**

**Prohlašuji, že jsem diplomovou práci vypracovala samostatně za použití citované literatury, pod vedením RNDr. Tomáše Kurase, Ph.D. Za cenné rady a konzultace bych chtěla poděkovat svému externímu školiteli, Mgr. Oldřichu Čížkovi a za hodnotné konzultace k programu R, Mgr. Janu Šipošovi. Dále bych chtěla poděkovat svým blízkým za podporu. Výzkum byl finančně podpořen Grantovou agenturou České Republiky (526/04/0417) a Agenturou ochrany přírody a krajiny.**

# Obsah

1 Úvod	4
1.1 Cíle práce.....	9
<b>2. Charakteristika druhu.....</b>	<b>10</b>
2. 1 Zařazení do systému.....	10
2. 2 Areál rozšíření.....	10
2. 3 Biotopové nároky.....	10
2. 4. 1 Bionomie a ekologie.....	12
2. 4. 2 Gregarický způsob života.....	13
2. 5 Struktura populací a populační dynamika.....	14
2.5:1. Situace v ČR.....	15
2. 6 Příčiny ohrožení.....	17
<b>3. Metodika.....</b>	<b>19</b>
3. 1 Lokalita.....	19
3. 2 Sběr dat.....	20
3. 3 Úpravy dat.....	22
3. 4 Analýza dat.....	22
3. 4. 1 Deskriptivní statistika.....	23
3. 4. 2 Regresní analýzy.....	23
3. 4. 3 Mnohorozměrná analýza dat.....	25
3. 4. 4 Analýzy přežívání.....	27
<b>4. Výsledky.....</b>	<b>28</b>
4. 1 Deskriptivní statistika.....	28
4. 2 Regresní analýzy.....	32
4. 3 Canonické analýzy.....	40
4. 4 Analýzy přežívání.....	50
<b>5 Diskuse a závěr.....</b>	<b>52</b>
5. 1 Diskuse.....	52
5. 2 Závěr.....	56
<b>6 Literatura.....</b>	<b>59</b>
<b>7 Přílohy.....</b>	<b>66</b>

## Abstrakt

The last surviving population of the Scarce Fritillary *Euphydryas maturna* (L., 1758) (Lepidoptera, Nymphalidae) in Czech Republic, was studied by annual censuses of larval nests. This population inhabits forest in the middle reach of the river Elbe in a densely populated landscape. Current management on locality is commercial high-standard forestry, that offers highly restricted living space to the butterfly. The reproduction of butterflies depends on early successional woodland clearings. The objective of this study was to find the parameters that affect the preference of the female species for laying egg batches in reference to habitat and microhabitat. Next objective was to analyze survival of the pre-hibernation larvae and determine the related environmental factors. It was found, that female prefers the ash tree (*Fraxinus excelsior*) up to 6 meters high. Egg batches are laid lowly above the vegetation, most frequently up to the height of 3 meters. The probability of laying the egg batch is increasing with higher average of tree-top in the height of 2 m, integration of the trees in underbrush and with higher intensity of insolation. Trees with higher diversity and lower density of the underbrush are preferred. Egg batches are laid mostly on the trees on the edges of the forest. They are laid less on the clearings. The butterfly is probably able to detect diversity of the underbrush surrounding the trees and therefore it lays egg batches more likely there. Thus the trees on the edges with higher diversity of herb layer are preferred more than trees on the clearings with indigent secondary herb layer without nectariferous plants. Females lay less egg batches in open-canopy, but they are more numerous than layers of egg batches on the edge and in the clearings. The probability of mortality of egg nests is lower in open-canopy than on the edge and on the clearing. Open-canopy seems to be proper habitat. This population inhabits commercial high standard forest, which can't satisfy habitat requirements of the species. It offers much smaller areas with suitable ashes than coppiced forest. Long term survival of the species on this locality is unlikely without change of the forest management from high standard forestry to coppicing with standards forestry.

## 1 Úvod

Hnědásek osikový (*Euphydryas maturna*; Linnaeus, 1758), patří v současnosti k nejhroženějším motýlům ve střední a západní Evropě (VAN SWAAY & WARREN,

1999; KUDRNA, 2002; BENEŠ et al., 2002). Jeho výskyt byl ve střední a západní Evropě vždy lokální, ale během posledních desetiletí druh dramaticky ustoupil a je omezen na několik široce oddělených lesů. Tato situace vedla k jeho vyhynutí již v několika státech, a to v Belgii, Dánsku a Lucembursku a silnému úbytku v dalších dvanácti státech, včetně států sousedících s Českou republikou: v Německu, Polsku, Rakousku a Slovensku (SCHILLER & GRAUL, 2000; HÖTTINGER & PENNERSTORFER, 1999; FREESE et al., 2006). Stabilní a příznivá situace se zdá být pouze ve Finsku, v některých pobaltských zemích a v části Pannonské oblasti (FREESE et al., 2006).

Situace v České republice je velmi kritická. Ještě v polovině 20. století žil tento pestrý motýl na jižní a střední Moravě, v Polabí, v Podorličí, o něco dříve i v moravském Slezku (BENEŠ et al., 2002). Po roce 2000 zbyla poslední přežívající populace na lokalitě ve Středním Polabí, jejíž součástí je PR Dománovický les. Avšak její početnost se pohybuje pod hranicí umožňující dlouhodobé přežití druhu (ČÍŽEK et al., 2005a; ČÍŽEK et al., 2005b; KONVIČKA et al., 2005). Vzhledem k početnosti populace, nemá za současného managementu, vysokokmenného hospodaření na lokalitě, velké naděje na přežití.

Co vedlo k tak dramatickému ústupu tohoto dříve poměrně rozšířeného motýla? Problém je hlavně ve vymizení stanovišť, které by splňovaly jeho biotopové nároky (KONVIČKA et al., 2004; ČÍŽEK et al., 2005c; KONVIČKA et al., 2005; FREESE et al., 2006). Ke svému vývojovému cyklu potřebuje motýl osluněné mladé jasany, vlhčí stanoviště s pestrým bylinným patrem a samozřejmě dostatek nektaru pro imaga (BENEŠ et al., 2002; ČÍŽEK et al., 2005c; KONVIČKA et al., 2005; FREESE et al., 2006). I když je motýl označován za lesní druh, je z jeho nároků zřejmé, že v hustém lese žít nemůže. Poslední lokality hnědáška odpovídají lesům, kde se hospodařilo výmladkovým způsobem. Tento způsob hospodaření, který byl v minulosti velmi rozšířen, dával vznik nízkým a středním (sdruženým) lesům. Zvláště les střední dobře splňoval nároky hnědáška (KONVIČKA et al., 2004; ČÍŽEK et al., 2005c). Jedná se o hospodářský tvar lesa, v němž je zastoupeno 3-5 věkových kategorií v jednom porostu a to v kombinaci stromů jak semenného tak výmladkového původu. Obmýtní doba spodní etáže kolísala obvykle od 15 do 50 let podle charakteru stanoviště a potřeby palivového dřeva, které produkovala. V horních etážích bylo zastoupeno oproti současným vysokokmenným porostům méně stromů, přibližně mezi 20-80 stromy na hektar. Tento tradiční způsob hospodaření se již v České republice prakticky nevyskytuje (KONVIČKA et al., 2004). Se zvyšující se spotřebou stavebního dříví docházelo postupně k převodům středního lesa na

vysokokmenné porosty. Právě přeměna tradičního hospodaření prováděná intenzivně v průběhu druhé poloviny 20. století znamenala pro rostliny a živočichy světlých listnatých lesů, tedy i pro hnědáka osikového katastrofu, která způsobila zánik mnoha jeho stanovišť a odsoudila jej k postupnému vymírání (KONVIČKA et al., 2004; ČÍŽEK et al., 2005a; ČÍŽEK et al., 2005c). Hnědásek sice dokáže “stopovat” nově vznikající paseky, ale paseka je vhodná pro vývoj motýla jen několik let během její existence. I kdybychom modifikovali stávající vysokokmenné hospodaření v lese s poslední populací, tedy například neeliminovali jasan a neničili bylinné patro naoráváním, je pouze otázkou času kdy při obmýtní době 100 let a relativně malé rozloze tohoto lesa, nastane doba, kdy se v lese nebudou vyskytovat vhodné paseky, případně budou tyto paseky z hlediska disperzních schopností motýla v porostu nevhodně distribuovány. Tato skutečnost je umocněna tím, že ne každé místo a paseka je vhodná (KONVIČKA et al., 2005; ČÍŽEK & KONVIČKA 2006; FREESE et al., 2006).

Poslední populace našla útočiště na cestách a především na pasekách. Avšak ze stavu populace a osudu dalších populací, je zřejmé, že na takovýchto místech není přežití druhu dlouhodobě udržitelné. Druh obývá pouze cca 200 ha lesa, z čehož ale obývatelné světliny tvoří pouze 6 ha (ČÍŽEK et al., 2005a). To, že tato populace hnědáka přežila, je z velké části dáno především náhodou. Pravděpodobně se na přežití podílí charakter lokality a její minulost. Před melioračními úpravami byla tato lokalita silně podmáčená a tedy nepřístupná pro těžkou techniku. Obnovné zásahy byly uplatňovány pouze v malém měřítku a spíše v kratších intervalech, což dalo vzniknout drobným pasekám ve větším počtu, než se nacházelo v okolních lesích, kde byly mýceny za použití techniky velké paseky, jež byly následně velkoplošně zalesněny, což zapříčinilo tamější vyhynutí hnědáka (ČÍŽEK et al., 2005c).

Odborná veřejnost je si již desetiletí vědoma, že pouze legislativní ochrana druhu, přinášející s sebou většinou pouhé „zakonzervování“ stanoviště nedokáže oddálit jeho postupné vymírání. Avšak cesta od publikovaných dat k jejich praktickému využití je zdoluhavá. Ne jinak je tomu s hnědáskem osikovým. V České republice je ze zákona chráněn Vyhláškou 395/1992 jako kriticky ohrožený druh. Také v Červené knize evropských motýlů je zařazen do kategorie kriticky ohrožený a situace je obdobná prakticky v celé Evropě (van SWAAY & WARREN, 1999). Druh je proto uveden i v Červené knize Světového svazu ochrany přírody (IUCN). V neposlední řadě je zařazen do směrnice 92/43/EEC (VAN HELSDINGEN, WILLEMSE & SPEIGHT, 1996), tzv.

NATURA 2000. Tento dokument zavazuje členské státy Evropské unie k jeho důsledné ochraně a stanovuje sankce za případné zanedbání managementu druhu.

Pro záchranu motýla v ČR je nutné radikálně změnit management na lokalitě. To znamená přeměnit stávající vysokokmenný porost, ve kterém je hnědásek nucen obývat světliny a paseky, na střední les. Jelikož se vlastně jedná o vytvoření nového stanoviště, je třeba detailně znát ekologické nároky, biologii a bionomii *E. maturna* v této populaci. Jedině pak můžeme vytvořit habitat, který bude splňovat požadavky tohoto motýla s vyhraněnými nároky na prostorovou a věkovou strukturu porostů (BENEŠ et al., 2002; ČÍŽEK et al., 2005a; KONVIČKA et al., 2005), přičemž takováto stanoviště musí být v disperzních možnostech motýla, což znamená že musí na sebe navíc buď navazovat anebo být propojeny průseky (ČÍŽEK et al., 2005a; KONVIČKA et al., 2005; ČÍŽEK & KONVIČKA 2006). Tyto požadavky v sobě zohledňuje Záchranný program hnědáška osikového (ČÍŽEK et al., 2005a), který je v současné době ve fázi schvalování na MŽP. V první fázi navrhuje postupný převod území, kde druh žije, tedy cca 200ha lesa, na les střední. Jedná se o část Dománovického a část 2 km vzdáleného Žiželického lesa (hostí jednu subpopulaci). Cílem převodu je vytvořit na stanovišti podmínky, které umožní výrazné zvýšení velikosti populace. Při navrhovaných zásazích je brána v úvahu stávající struktura lesa. Prioritní jsou nároky hnědáška osikového, ale důležité jsou i nároky ostatních organismů, které zde žijí. V druhé fázi by se management výmladkového hospodaření měl rozšířit do čtyř okolních lesních komplexů s doloženým historickým rozšířením motýla. Jedná se o Libický luh, Veltrubský luh, Žehuňskou oboru a Chlumecký les. Motýl z posílené původní populace by se měl spontánně rozšířit do takto upravených vhodných biotopů. Došlo by k vytvoření pěti na sobě nezávislých populací, jejichž náhlé vymření není tak pravděpodobné jako vymření jediné populace (ČÍŽEK et al., 2005a).

V lesích, pro které je navrhována změna hospodaření a převod na střední lesy, roste a žije celá řada chráněných druhů rostlin a živočichů. Například v PR Dománovický les stojí za zmínku z 11 chráněných druhů rostlin, které zde rostou především *Cypripedium calceolus*, *Orchis militaris* a *Orchis purpurea*. Z 5 chráněných druhů bezobratlých se jedná kromě *E. maturna* především o *Lucanus cervus* (PIVNIČKOVÁ, 1978; ČÍŽEK et al., 2005b). Tyto druhy, které zde přežívají nebo lépe řečeno zvolna vymírají, jsou vázány na světlé listnaté lesy (KONVIČKA et al., 2004). V Polabí jsou jimi velmi spolehlivě indikovány lesy, ve kterých se hospodařilo

výmrladkovým způsobem. Návratem k tomuto typu lesa jim tedy neublížíme, naopak těmto druhům velmi pomůžeme (KONVIČKA et al., 2004; ČÍŽEK et al., 2005b).

Při záchraně jednoho denního motýla - hnědáka osikového - bychom změnou hospodaření zlepšili podmínky pro celou řadu dalších chráněných organismů, ale také organismů, které ač nejsou legislativně chráněné, jsou díky vymizení biotopů - světlých listnatých lesů - ohrožené. Prostorová, věková i druhová heterogenita porostů se promítne do zvýšené druhové heterogenity i dalších skupin organismů. Například diverzita hnízdících ptáků v nízkých a zejména středních lesích je mnohem vyšší než ve vysokých lesích. Střední lesy se spodní etáží starou 5-10 let jsou na ptactvo nejbohatšími lesními biotopy vůbec (FULLER & GREEN, 1998).

Při vývoji motýla je několik kritických fází, kdy dochází ke zvýšené mortalitě. V první řadě se jedná o první instary larvální části vývoje, kdy jsou housenky snadno ohrožitelné klimatickými podmínkami a predací (FREESE et al., 2006; DOLEK et al., 2007). S touto částí souvisí i ovipozice samice. Místo, které samice vybere, patrně hraje klíčovou roli pro zdárný vývoj housenek, které se z vajíček vylíhnou. Při změně managementu na lokalitě by se mohlo stát, že nebude dostatečná nabídka jasanů vhodných pro ovipozici samic. Proto je nutné, před samotným zahájením převodu porostů znát ovipoziční nároky samic na jasaný. Tyto znalosti pak umožní modifikovat zásahy na konkrétních místech s cílem zabránit absenci vhodných jasanů.

Ze současných poznatků ovipozice plyne (ČÍŽEK et al., 2005a; ČÍŽEK nepublikovaná data; FREESE et al. 2006), že hlavní roli pro kladení samice hraje, jak je strom rostlý, jeho výška, zapojení do porostu, místo na kterém strom roste, tedy vlhkost stanoviště, jeho oslunění a větrnost. Budeme-li uvažovat dále, je třeba zjistit optimální pestrost a hustotu podrostu v místě kladené snůšky, protože jarní housenka potřebuje podle literatury (TOLMAN & LEWINGTON, 1998; Wahlberg, 2000; FREESE et al., 2006) k úspěšnému dokončení vývoje pestré bylinné patro.

Na všechny tyto parametry je nutné brát zřetel. Dokážeme-li detailně popsat, které stromy samice při kladení preferují, můžeme pak vhodně i jen s malými úpravami vytvářet co nejlepší podmínky pro nakladení snůšky. Neméně důležité je popsat stanoviště, které zajistí zdárné vylíhnutí a přežití housenek v gregarické fázi vývoje, která je velmi kritickým obdobím v životě motýla. Podaří-li se tato zjištění realizovat, jsme schopni zajistit zvýšení početnosti populace a zachránit tak tento druh před vyhynutím.



## 1.1 Cíle práce

Bylo zvoleno několik základních cílů této studie, které jsou zaměřené na kritické fáze vývoje druhu:

- stanovit parametry ovlivňující preference samic při kladení vajíček ve vztahu ke stanovišti a mikrostanovišti.
- analyzovat přežívání housenek v gregarické fázi a stanovit enviromentální faktory, které jej ovlivňují.

## **2. Charakteristika druhu**

### **2. 1 Zařazení do systému**

*Euphydryas maturna* (Linnaeus, 1758) je motýl rodu *Euphydryas*, z podčeledi Melitaeinae, čeledi babočkovitých (Nymphalidae). Ta je zařazena do nadčeledi denních motýlů (Papilionoidea), kteří jsou spolu s nočními motýly (Hesperioidea) řazeni do řádu motýli (Lepidoptera).

### **2. 2 Areál rozšíření**

*Euphydryas maturna* je rozšířen od Francie přes střední a východní Evropu na Sibiř až do Mongolska (BENEŠ et al., 2002; FREESE et al., 2006). V Evropě bylo jeho rozšíření vždy lokální (VOGLER, 1980; ESSAYAN, 1999). Během posledních několika desetiletí dramaticky ustupuje a je omezen na několik málo široce oddělených lesů. To vedlo k jeho vyhynutí v Belgii, Dánsku a Lucembursku a dramatickému úbytku v Německu, Francii, Švédsku, České republice a Rakousku (VAN SWAAY & WARREN, 1999; FREESE et al., 2006). Pouze ve Finsku a v některých pobaltských zemích je v současné době situace příznivá (WAHLBERG, 2001a). Zde se však ekologické nároky hnědáka od západní a střední Evropy liší.

### **2. 3 Biotopové nároky**

Hnědásek osikový je druh světlých listnatých lesů, jehož historický biotop býval v lesích s výmladkovým hospodařením. Ty svým bohatým zastoupením otevřených struktur dokázaly uspokojit hnědáskovy stanovištní nároky. V současné době je vytlačen na okraje lesních cest, průseky a paseky, které mu může poskytnout vysokokmenný komerční les (BENEŠ et al., 2002; ČÍŽEK et al., 2005a; ČÍŽEK et al., 2005c).

Pro uskutečnění úspěšného larválního vývoje, má *E. maturna* úzce vyhraněné nároky. Ve střední a západní Evropě samička vybírá k naklazení snůšky mladé (cca 1,5 – 4 m vysoké) osluněné jasany, velmi zřídka klade i na ptačí zob, *Ligustrum* sp. (BENEŠ et al., 2002; ČÍŽEK et al., 2005a; ČÍŽEK et al., 2005c; FREESE et al., 2006). Vytvořující se larva potřebuje ke svému přežití dostatek slunečního záření (Porter, 1984; WEISS et al., 1988; OSBORNE & REDAK, 2000), avšak s příliš vysokým příjmem sluneční energie se snižuje přežívání larev (DOLEK et al., 2007). Tato skutečnost naznačuje, že pro ně existuje horní mez přiměřeného slunečního záření. Jeho přesné množství neznáme, ale je pravděpodobné, že se mění s geografickou šířkou. ELIASSON (2001) uvádí, že samička u švédských populací si vybírá ke kladení vajíček místa vystavená nepřetržitě minimálně šest hodin slunci, z čehož vyplývá, že motýl vyžaduje více slunění ve Švédsku než ve střední Evropě.

Motýl též vyžaduje pro svůj vývoj relativně vysokou vlhkost a dále proti větru chráněná stanoviště. Citlivě tak reaguje na mikroklima stanoviště, což se pravděpodobně odráží ve vertikálním umístění larválních hnízd (FREESE et al., 2006). Kromě mikroklimatu by distribuce larválních hnízd mohla být limitována floristickým složením bylinného patra, na kterém je závislá jarní larva. Ta se před vyrašením listů jasanů, na nichž svůj vývoj dokončuje, zaměřuje na byliny časného jara. Rozsah hostitelských rostlin v předjaří pravděpodobně odráží složení místního rostlinného společenstva. Vysoce přísné mikroklimatické požadavky pro larvální vývoj mohou vysvětlovat, proč motýl nikdy neobývá osamělé jasany rostoucí vně lesa. To také naznačuje, že rozsáhlé pravidelné staré paseky typické pro vysokokmenný porost jsou méně vhodné oproti jemnozrnným mozaikám vytvářející slunné, polostinné a stinné podmínky, jaké byly udržované výmladkovým hospodařením (ČÍŽEK et al., 2005a; FREESE et al., 2006). Jak již bylo řečeno, ekologie *E. maturna* ve střední a západní Evropě se podstatně liší od ekologie severských populací. Například ve Finsku je hlavní larvální hostitelskou rostlinou *Melampyrum pratense* (*Orobanchaceae*), která je ve Finsku běžná. Výskyt *Euphydryas maturna* je omezen na jižní okraje lesů. Ty se svým různým ekotonem poskytují teplý mikrohabitat, který larva potřebuje ke svému rychlému jarnímu růstu. Tyto přirozené okraje lesů jsou vytvořené odkrytými skalnatými výchozy, jež jsou v jihovýchodním Finsku časté. Distribuce hnědáka se shoduje s těmito oblastmi. Druh má též prospěch z odlesněných pasek vytvořených v lesích a není v současné době ve Finsku ohrožený (WAHLBERG, 2001a).

## 2. 4. 1 Bionomie a ekologie

Jedná se o jednogeneračního motýla s letem dospělců od pozdního května až do začátku července. Imaga se zdržují na závětrných osluněných či polostinných místech s bohatým bylinným a keřovým patrem a dostatkem nízkých keřů či převislých větví (ve výšce 3-5 m). Zde si samci zřizují dočasné teritoriální posedy (KOMONEN 1997, SELONEN 1997, FREESE et al., 2006), které brání proti jiným samcům. Je známo, že reagují pouze na letící samice, kdežto sedící samičky ignorují (ELIASSON, 1991). Samičky po spáření vyhledávají živnou rostlinu, na kterou kladou vajíčka. Tou je u středoevropských populací jasan ztepilý (*Fraxinus exelsior*), který musí ovšem splňovat určité požadavky motýla (FREESE et al., 2006). Jedná se většinou o osluněné mladé jedince jasanu, rostoucí na vlhčích závětrných stanovištích. Vajíčka jsou kladena do kupiček v jedné až třech vrstvách. Nejprve jsou žlutá, později ztmavnou. Snůška obsahuje několik desítek až stovek vajíček. Od poloviny července se z nich líhnou housenky, které žijí pospolitě v pavučinovitých zámotcích. Gregarické housenky opřádají nejprve lístek jasanu, na který byla snůška nakladena, později opřádají celý list a vytvářejí tzv. primární hnízdo (BENEŠ et al., 2002; ČÍŽEK et al., 2005a). V tomto stadiu jsou často ohroženy predací, zejména blanokřídlým hmyzem a plošticemi (BENEŠ et al., 2002; DOLEK et al., 2007). Po zkonsumování listu se housenky přesouvají na další listy. Na jednom jasanu může být nakladeno několik snůšek. Housenky z různých snůšek se někdy mísí a opřádají další vhodnou větev a vytvářejí tak tzv. sekundární hnízdo. V průběhu srpna housenky hnízdo opouští a přezimují soliterně v podrostu přízemní vegetace. Na jaře se v ČR živí zpočátku plicníkem, violami nebo ptačím zobem. Po vyrašení jasanů na nich svůj vývoj dokončují a začátkem května se kuklí hlavou dolů, často při patě stromu (BENEŠ et al., 2002; FREESE et al., 2006), ale i na jiných místech jako například na keřích, bylinách a kmenech stromů a to až do výše dvou metrů (ČÍŽEK ústní sdělení). Dospělci sají nektar z květenství keřů ptačího zobu obecného (*Ligustrum vulgare*), svídy krvavé (*Swida sanguinea*), mrkvovitých bylin (*Apiaceae*) a dalších právě kvetoucích rostlin. (FREESE et al., 2006; ČÍŽEK ústní sdělení). Byly zaznamenány zákonitosti ve výběru jiné hostitelské rostliny než jasanu. Konzumované rostliny byly z pohledu systematického blízko *Fraxinus exelsior* například *Ligustrum*, nebo sdílely s jasanem obsah iridoid glykosidu (*Plantago*, *Pulmonaria*) (FREESE et al., 2006). WAHLBERG (2001b) prokázal, že volba hostitelské rostliny u Melitaeinae je ovlivněna chemickými vlastnostmi rostlin. Není zcela objasněno, zda larva na jednotlivých lokalitách skutečně preferuje jinou rostlinu,

než je jasan, nebo zda se živí podle předchozího klíče jakýmkoliv rostlinami, které jsou k dispozici. Tuto teorii podporuje skutečnost, že potravní spektrum jarních housenek se v jednotlivých evropských populacích značně liší. Ve Finsku konzumují po celou dobu vývoje černýš luční (*Melampyrum pratense*) a rozrazil dlouholistý (*Veronica longifolia*), ve Švédsku kalinu planou (*Viburnum opulus*) a zimolez obecný (*Lonicera xylosteum*), v Maďarsku pak ptačí zob obecný (*Ligustrum vulgare*) a jasan, v Německu jasan v kombinaci s violkami (*Viola* spp.), jitrocelem (*Plantago lanceolata*) a jinými bylinami z čeledi krtičníkovitých (*Scrophulariaceae*) (EBERT A RENNWALD, 1991; ELIASSON, 1991, 2001; ELIASSON & SHAW, 2003; FREESE et al., 2006). Můžeme se domnívat, že množství rostlin, na kterých mohou housenky dokončit vývoj, může být i v ČR rozsáhlejší (ČÍŽEK et al., 2005a; FREESE et al., 2006).

#### 2. 4. 2 Gregarický způsob života

Evoluce gregarického způsobu života u řádu *Lepidoptera* není plně vysvětlená strategie přežívání (CLARK & FAETH, 1997; READER & HOCHULI, 2003). Může být důsledkem toho, že samice neklade vajíčka jednotlivě, ale společně do snůšek (READER & HOCHULI, 2003). Tento způsob života s sebou přináší jak výhody, tak nevýhody (GIRALDEAU & CARACO, 2000; KRAUSE & RUXTON, 2002). Z hlavních nevýhod zmiňme například, že zvyšuje intraspecifickou kompetici (CHARNOV et al., 1976; DAMMAN, 1991) a usnadňuje přenos nemocí (HOCHBERG, 1991; BROWN et al., 2001), což může vést k vymření celé kolonie. Na druhou stranu, tato široce zastoupená strategie mnoha druhů rodu *Lepidoptera*, zjevně přináší větší ochranu housenkám žijícím ve společném hnízdě a zajišťuje úspěšnější produkci potomstva, než by tomu bylo, kdyby mladé housenky žili soliterně (STAMP, 1980; FITZGERALD, 1993; COSTA&PIERCE, 1997; HUNTER, 2000). Život v jednom společném hnízdě přináší též výhody z modifikace lokálního mikroklimatu (STAMP & BOWERS, 1990; KLOK & CHOWN, 1999; BRYANT et al., 2000). Hustě seskupené larvy jsou zvýhodněny vyšší teplotou a humiditou v hnízdě a vyvíjejí se tak rychleji (JOOS et al., 1988; KLOK & CHOWN, 1999).

Také stavba „pavučinového“ hnízda, vytváří příznivé lokální mikroklima, kterým je urychlen vývoj prvních instarů. „Pavučina“ plní i další úlohu, například u rodu *Eriogaster* (Lasiocampsidae) vytváří účinnou bariéru proti predátorům. Predátoři nebyli nikdy pozorováni uvnitř „pavučinového hnízda“ a čekali, dokud housenky neopustily

hnízdo, teprve poté zaútočili (RUF & FIEDLER, 2005). U hnědáka není struktura ‚pavučinového hnízda‘ tak odolná a predátoři ho zřejmě mohou porušit. Zřejmě však mladým, ještě bezbranným housenkám, poskytuje určitou ochranu (DOLEK et al., 2007).

Na druhou stranu v ‚pavučinovém hnízdě‘ se zvyšuje kompetice mezi housenkami vyšších instarů, které mají větší poptávku po potravních zdrojích (HOCHBERG, 1991; DAMMAN, 1991; DESPLAND & LE HUU, 2007).

Další výhodou gregarického způsobu života je obrana proti nepříteli. Housenky žijící ve větší skupině ho účinněji zaženou. Při vyrušení se postaví na zadní část těla a třesou synchronicky hlavou ze strany na stranu. Predátor je tak může omylem považovat za jeden organismus a vyhodnotit, že kořist je příliš velká, než aby na ni útočil (CORNELL et al., 1987; READER & HOCHULI 2003).

Můžeme tak shrnout, že přes rizika, které s sebou gregarický způsob života přináší, je tato strategie, zvláště v prvních instarech výhodná. Housenky se vyvíjejí rychleji, než kdyby žili soliterně a dokonce byla nalezena pozitivní závislost mezi velikostí gregarické skupiny housenek a rychlostí vývoje housenek, což je nejspíš následek facilitace (LAWRENCE, 1990; STAMP & BOWERS, 1990; CLARK & FAETH, 1997; DENNO & BENREY, 1997; READER & HOCHULI 2003).

Jak se larvy vyvíjejí, tak se se zvyšujícím instarem snižují nároky na termoregulaci. Klesá také potřeba obrany ve skupině proti predátorům a parazitoidům a naopak se zvyšuje spotřeba potravy (COSTA, 1993; REAVEY, 1993). Také s postupující sezónou se zvyšuje riziko nedostatku potravy a stoupá selekční tlak (FITZGERALD, 1993), což je nejspíš příčinou, proč housenky vyšších instarů opouštějí gregarický způsob života a začínají žít soliterně (FITZGERALD, 1995; DENNO & BENREY, 1997; COSTA et al., 2003; READER & HOCHULI 2003).

## **2. 5 Struktura populací a populační dynamika**

Tento motýl světlých listnatých lesů patří mezi metapopulační organismy a tak jako např. jasoň dymnivkový stopuje raně sukcesní stádia. Tyto druhy se nevyskytují plošně, ale jsou omezeny plochami vhodných habitatů, kde vytváří nestabilní lokální populace s asynchronní dynamikou, z nichž málokterá může přežít samostatně. Metapopulační dynamika závisí na fluktuaci populace v jednotlivých ploškách, na vymření lokálních populací a opětovné rekolonizaci plošek. Přežití lokálních populací

zajišťuje migrace jedinců mezi ploškami. Jednotlivé populace pak mohou být zdrojovými, což jsou ty, ze kterých jedinci migrují a osidlují další plošky nebo propadovými, do kterých je směřována migrace jedinců. Tyto populace ale mohou i vyhynout. Ne všechny plošky jsou v rámci lokality vzájemně dobře propojeny, a proto může být většina lokálních populací závislá na přeletěch jedinců z ohniskové populace. Na úspěšnost migrace jedinců má velký vliv prostorová heterogenita plošek a stupeň izolovanosti jejich metapopulace (HANSKI, 1999; HANSKI & OVASKAINEN, 2003).

Variabilita lokálních populací je ohrožena mnoha vlivy. Demografická stochasticita je příčinou nevhodné věkové či pohlavní struktury jedinců a může způsobit, že se jedinci opačného pohlaví nepotkají. Environmentální stochasticitu způsobují výkyvy v počasí, v nabídce potravy, či disturbancí plošek. Dále jsou ohroženi genetickou stochasticitou, kdy u izolovaných populací dochází v jednotlivých generacích ke ztrátě variability. To vede ke ztrátě alel, které nemohou být využity k adaptaci při změnách prostředí, celkově vede ke ztrátě evolučního potenciálu organismů. Inbreeding je příčinou fixace škodlivých alel a ztrátě genetického potenciálu (HANSKI & GILPIN, 1997). Jednotlivé plošky se liší velikostí a konektivitou. Zvětší-li se velikost, kvalita a propojenost plošek, zvětší se i velikost metapopulace. Naopak celá populace může vyhynout, klesne-li velikost a propojenost jednotlivých plošek pod určitou mez. Máme-li populaci, která obývá malé plošky s lokálními populacemi náchylnými k vyhynutí, potřebovali bychom nejméně 15 až 20 plošek v migračním rozsahu druhu, abychom snížili pravděpodobnost vymření metapopulace (HANSKI, 1999; HANSKI & OVASKAINEN, 2003).

### **2. 5. 1 Situace v ČR**

Vzhledem ke specifickému charakteru české lokality vysokokmenného lesa, který může motýlovi za vhodné plošky poskytnout pouze roztroušené plochy pasek a světlin, musíme brát v úvahu dynamiku plošek, které se vlivem sukcese a náhodnou disturbancí mění ve své distribuci a kvalitě (HASTINGS, 2003; ELLNER & FUSSMAN, 2003). Motýl je nucen soustředit se na tyto plošky. Zde vytváří shluky lokálních populací, které jsou mezi sebou propojeny přelety jedinců, přičemž přežití lokálních populací závisí jednak na faktorech ovlivňujících jednotlivé kolonie, jednak na dynamice vznikání a zanikání světlin. Zanikne-li kolonie (tím, že zaroste světlina, vlivem nepřízně počasí, či

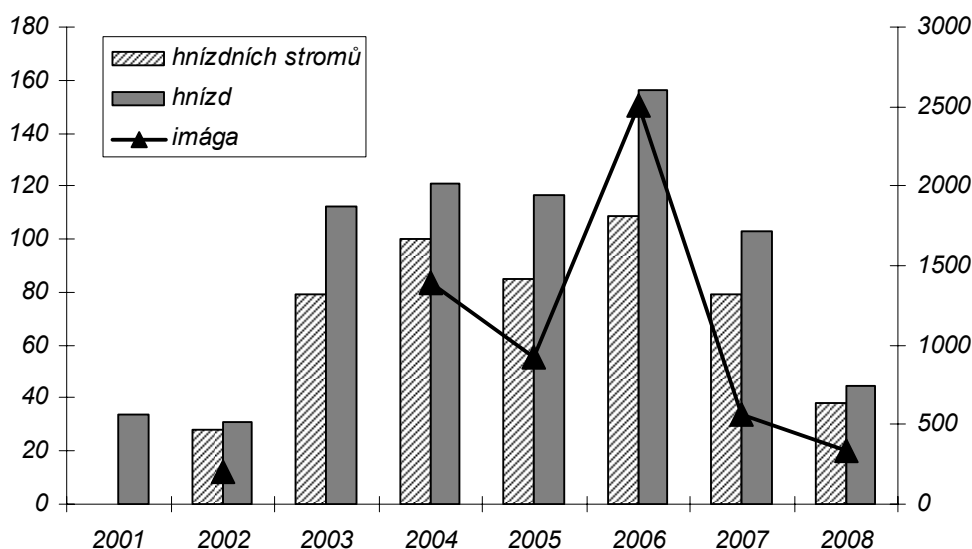
působením predátorů a parazitoidů (FREESE et al., 2006)), není populace ohrožena, jsou-li v blízkosti jiné světliny. Problém nastává, když se počet světlin rapidně sníží. Tím se pro celou metapopulaci zvýší poměrný význam každé zbývající světliny a lokální nepřízeň podmínek bude mít daleko drastičtější vliv. Zánikem většího počtu světlin vzrostou také vzdálenosti mezi zbývajících koloniemi, a jelikož je schopnost motýla překonávat větší vzdálenosti značně omezená (přelety jedinců klesají exponenciálně se vzdáleností, zatímco 500 m překoná 8% motýlů obou pohlaví, 1 km je schopno překonat pouhé procento), při příliš velkých vzdálenostech migrující jedinci zahynou, aniž by našli nová stanoviště k osídlení. (ČÍŽEK et al., 2005c; ČÍŽEK & KONVIČKA, 2006; FREESE et al., 2006).

Velikost populace v roce 2002, která byla zjišťována intenzivním studiem metodou zpětných odchytů, čítala méně než 200 jedinců, což je extrémně málo. Počty hnízd za osmileté pozorování dokazují značnou fluktuaci ve velikosti populace v jednotlivých letech: 34 hnízd (2001), 31 (2002), 139 (2003), 138 (2004), 117 (2005), 156 (2006), 103 (2007), 45 (2008). Zatímco v roce 2001 byla početnost populace přibližně stejná jako v 2002, v letech 2003 a 2004 abundance výrazně stoupla. V roce 2004 činila 1160 až 1400 imág (hrubý odhad s použitím parametrů z r. 2002). V roce 2005 probíhal opět intenzivní odchyt imág metodou zpětných odchytů. Odhad velikosti populace byl 930 až 1100 imág. Od tohoto roku abundance populace opět klesá. Je nutno zmínit, že během doby sledování se nijak zásadně nezměnila rozloha pasek v oblasti výskytu! (ČÍŽEK et al., 2005a; KONVIČKA et al., 2005).

Takováto fluktuace ve velikosti populace je známý fenomén i u jiných motýlů rodu *Euphydryas*. Toto kolísání může být způsobeno počasím, parazitoidy případně i predátory. Další příčinou může být změna kvality stanoviště (ELIASSON & SHAW, 2003; KONVIČKA et al., 2005).



**Graf 1.** Počty imág, hnízdních stromů, hnízd a počtu zapředených listů v jednotlivých letech (v roce 2003 neprobíhalo značení mág).



Odhadneme-li však geneticky efektivní velikost české populace jako harmonický průměr ze sedmi let monitoringu, dostaneme se k číslu 503 jedinců. Hranice 500 jedinců je udávána jako minimální počet postačující pro uchování genetické diverzity populací (REED et al., 2003). Budeme-li chtít dosáhnout tzv. environmentální stochasticity, (která zaručuje odolnost jednotlivých populací hmyzu proti fluktuacím abiotických podmínek) měla by jejich početnost dle empirických zjištění dosahovat okolo 5000 jedinců v každé generaci. Musíme tedy konstatovat, že naše poslední populace hnědáška osikového je díky své velmi malé početnosti bezprostředně ohrožená jak genetickými vlivy, tak i stochastickými výkyvy prostředí (ČÍŽEK et al., 2005a; KONVIČKA et al., 2005; FREESE et al., 2006).

## 2. 6 Příčiny ohrožení

Dramatický ústup motýla v západní a střední Evropě je důsledkem zániku jeho přirozených stanovišť. Jak již bylo uvedeno, hnědáskovy nároky na stanoviště jsou velmi vyhraněné. Jelikož ke svému rozšíření potřebuje dostatek mladých osluněných jasanů se specifickým mikrohabitatem pro raná larvální stádia, bohaté bylinné patro pro jarní housenky a dostatek nektaru pro imaga, je zřejmé, že naše populace je redukována malou oblastí, kterou druh může obývat. Vzhledem k izolovanosti stanoviště, je bez

vhodného managementu, tedy převodu vysokokmenného porostu na lokalitě na střední les, tato populace odsouzena k zániku. (KONVIČKA et al., 2004; ČÍŽEK et al., 2005a; ČÍŽEK et al., 2005c).

Od ranného středověku po 20. století přežíval hnědásek v krajinně fragmentované především vlivy velkých býložravců a přírodními "katastrofami". Vliv člověka spočíval zejména v projevu vysokých nároků na palivové dříví a pastvu, tedy ve výmladkovém hospodaření v lesích nízkých a středních (SÁDLO et al., 2005). Ještě ve 20. letech minulého století zaujímaly aktivně obhospodařované nízké a střední lesy přes 6% rozlohy lesů v Čechách a na Moravě, zatímco dnes tvoří nízký les 0,1% všech lesů a les střední jako hospodářský útvar u nás již oficiálně neexistuje (KONVIČKA et al., 2004). Největší podíl na kritickém úbytku populací hnědáka osikového měly převody nízkých a středních lesů na vysokokmenné porosty. Při těchto převodech se na rozsáhlých plochách buď dovolilo porostům zestárnout (vznik tzv. nepravých kmenovin) nebo byly smýceny a nahrazeny výsadbou, což vedlo k tomu, že po určité době v takovýchto lesních komplexech neexistovala jediná světlina. Nutno připomenout, že ústup od pařezinového hospodaření znamenal skutečnou genocidu i pro další motýly lesních světlin. Připomeňme kriticky ohroženého okáče jílkového, jasoně dymnivkového a v ČR již vyhynulého okáče hnědého. Tento přechod zasáhl také mnohé noční motýly (přástevník střemchový), i rostliny (střevíčník pantoflíček a další druhy vyžadující pro svou existenci lesní světliny). Teprve v nedávné době začalo být uznáváno, že mnoho druhů motýlů je závislých na otevřených lesních strukturách, které z historického hlediska poskytovalo pařezinové hospodaření a pastva v lesích (WARREN & KEY, 1991; SPARKS et al., 1994; KONVIČKA & KURAS, 1999; BERGMAN & KINDVALL, 2004).

Dokonce i vyhlášení některých chráněných území pohřbilo mnohé populace světlinových druhů, kdy lokalita ponechána samovolnému vývoji bez narušení zakonzervovala do podoby stinných vysokokmenných porostů (ČÍŽEK et al., 2005c).

Zejména jarní larvální stadia ohrožuje výsadba nepůvodních dřevin, která má za následek změnu druhového složení bylinného patra a vytlačení původních rostlin, jež housenka potřebuje k dokončení svého vývoje. Keřové a bylinné patro je též ničeno mechanickou úpravou půdy na vytěžené ploše před výsadbou dřevin. Tato změna je dlouhodobá a vede k úplnému zničení bylinného a keřového patra a následnému osídlení plochy ruderalními druhy rostlin. Další negativní vliv mají lesnické meliorace, které se přímo v Dománovickém lese významně zasazují o zhoršení vlhkostních poměrů na stanovištích motýla (ČÍŽEK et al., 2005a). Zmenšení mnohých populací zavinilo též

používání insekticidů, které ovlivňuje hnědáška i v současné době. Jedná se o selektivní postřiky proti bekyním, obalečům (dubový, dubinový aj.), případně chroustům (ČÍŽEK et al., 2005a).

### **3. Metodika**

#### **3. 1 Lokalita**

Poslední lokalita hnědáška osikového v ČR se nachází ve Středočeském kraji na Kolínsku mezi obcemi Radovesnice II a Dománovice. Populace je soustředěna do dvou těsně sousedících listnatých lesů, jež jsou od sebe vzdáleny 2,5 km. Lesy jsou obklopeny intenzivně obdělávanou zemědělskou půdou. Převážná část populace obývá Dománovický les a jedna menší subpopulace se nachází v Žiželickém lese (ČÍŽEK et al. 2005a).

Z geomorfologického hlediska patří území do provincie Západní Karpaty, soustavy Česká tabule, podsoustavy Východočeská tabule, celku Východolabská tabule a podcelku Cidlinská tabule ([www.env.cz](http://www.env.cz)). Nadmořská výška území se pohybuje v rozmezí 225–240 m. n. m. Podloží je tvořeno svrchnokřídovými sedimenty - slíny, místy překrytými slabou vrstvou štěrku a písků pleistocenní labské terasy. Z půd převládají slínovatky s příměsí hrubšího štěrku, dále se vyskytují hnědozemě a na trvale zamokřených místech gleje. Průměrná roční teplota je 8,3/9,0 °C, průměrné roční srážky dosahují 560 mm. Z fyto geografického hlediska patří lokalita do termofytika ([www.natura.cz](http://www.natura.cz)).

V obou lesích se do roku 1885 hospodařilo výmladkově, poté se začaly provádět převody na vysokokmenné porosty. V Žiželickém lese se částečně toto hospodaření dochovalo do 50. let 20. stol. Současná podoba Žiželického lesa má v jeho severovýchodní části ještě charakter přerostlé pařeziny, ale jeho jihovýchodní část byla v letech 2001 – 2002 vytěžena. Na jihu v jeho střední části se nachází třicet let stará výsadba borovic. Jinak je zbytek území pokryt osmdesát let starým bukovým porostem (ČÍŽEK et al., 2005a). Komplex Dománovického lesa, kde je soustředěna převážná část populace, má rozlohu přibližně 650 ha, ale většinu oblasti tvoří kyselé písčité půdy, zatímco část lesa, která je obývána motýlem je situována na zásaditých úrodných a zamokřených půdách v severní části. Její rozloha je cca 200 ha. Tato část je chráněna

formou PR Dománovický les. V severní a jižní části PR se nachází přerostlý střední les. Jedná o vzrostlou dubohabřinu, ze které jsou však selektivně odstraňovány vzrostlé duby, pozůstatky bývalé výstavkové etáže. Na západě PR se jedná o dubový les, místy s velkou příměsí lípy, rovněž s rozptýlenými podstatně staršími duby. Přítomnost starých výstavků ukazuje, že i v této části území PR rostl do nedávné minulosti střední les. V této části však místy byly provedeny výsadby nepůvodních dřevin: smrku, borovice a dubu červeného. Les je obklopen ornou půdou a vzdálen od nejbližšího vhodného lesa, s výjimkou Žiželického, 10 km. Na lokalitě je v současné době uplatňován vysokokmenný způsob hospodaření s obmýtní dobou cca 120 let. Paseky jsou zalesňovány především dubem případně jehličnany. Za velmi negativní z pohledu ochrany přírody lze označit naorávání pasek před výsadbou. Jasan není vysazován a tak se spolu s nektaronosnými keři (např. *Ligustrum vulgare*, *Swida sanguinea*, *Viburnum opulus*) šíří náletem. Dospělec i larva jsou odkázáni na takto vznikající paseky a na průseky podél lesních cest (ČÍŽEK et al., 2005a; ČÍŽEK et al., 2005b; KONVIČKA et al., 2005).

### 3. 2 Sběr dat

Jedna z částí studie je zaměřena na studium preference samic při kladení snůšek. I při dobré znalosti stanoviště a bionomie motýla, není v porostu jasanů snadné nakladená vajíčka nalézt a jejich nalezení je spíše dílem náhody. Proto jsem vyhledávala již vyhlhlé, gregaricky žijící housenky, které si zapřádají dobře viditelná hnízda. Vzhledem ke slučování hnízd a posunu housenek za novou potravou, tedy vzhledem ke ztrátě informace o množství snůšek a jejich přesném umístění je nutné nalézt hnízdo co nejdříve. Housenky se v jednotlivých snůškách líhnou postupně, v rozmezí tří až čtyř týdnů (KONVIČKA et al., 2005), proto jsem lokalitu procházela pravidelně a opakovaně.

Cílem sběru dat bylo nalézt všechny stromy, na které samice nakladly snůšky. Během druhé poloviny července až první poloviny srpna jsem v týdenních intervalech procházela celou lokalitu. Lokalitu je nutné navštěvovat za pěkného počasí. Déšť negativně ovlivňuje úspěšnost hledání hnízd. Mokrá hnízda jsou hůře viditelná, zapředené lístky ztmavnou, „pavučina“ se přilepí na lístky a hnízdo celkově splývá s okolními listy.

Terénní průzkum jsem prováděla v letech 2005 až 2007. V každém roce jsem lokalitu navštívila pětikrát v pěti až sedmidenních intervalech. V roce 2005 mezi 19. červencem a 17. srpnem, v roce 2006 mezi 11. červencem a 9. srpnem a v roce 2007 mezi 4. červencem a 20. červencem. Termíny návštěv jsem musela přizpůsobit charakteru klimatických podmínek v jednotlivých letech. Poslední dva roky byly extrémně teplé a vývoj housenek byl urychlen.

Nalezené stromy se zapřednými hnízdy jsem označila specifickým kódem. U každého stromu jsem zaznamenala parametry, popisující jak design strom vypadal a kde rostl. K získání údajů o výšce stromu do 5 m jsem používala metr, u vyšších stromů byla výška stanovena odhadem.

U stromu jsem zaznamenala jeho výšku, průměr koruny v 1 m a ve 2 m, výšku, ve které byl průměr koruny největší a průměr kmene v 1 m. Dále jsem zaznamenávala typ růstu stromu (normální, vytáhlý, mírně vytáhlý), zapojení do porostu (soliterně, v porostu), intenzitu oslunění (číselná stupnice 1-5; 1 málo) a místo růstu stromu (paseka, světlina, lem). O hnízdě jsem získávala údaje o délce větve s hnízdem, vzdálenosti hnízda po větvi, vzdálenost hnízda kolmo od kmene a světové orientaci hnízda na stromě. Dále jsem zaznamenávala výšku podrostu, jeho hustotu a pestrost (semikvantitativní stupnice 1-5; 1 ... nejméně a 5 ... nejvíce).

Pro analýzy přežívání jsem u jednotlivých hnízd zaznamenávala počet housenek, instar, mortalitu a počet zapředných listů jasanu.

Kromě dat, která jsem sebrala v letech 2005 až 2007, jsem do analýz použila i data z předchozích let. Tato data nejsou kompletní, protože sloužila pouze k monitoringu populace. Nicméně pro vybrané analýzy jsou cenným materiálem. Jedná se o měření z let 2002 až 2004. V roce 2004 byla lokalita navštívena dvakrát (5. a 13. srpna), monitoring neprobíhal intenzivně. Parametry byly sbírány stejným způsobem a pro regresní a mnohorozměrné analýzy jsou cenným materiálem a byly do nich zahrnuty. Data z tohoto roku nejsou použita do analýz přežívání, protože nebylo zachyceno postupné líhnutí housenek a jejich mortalita. Pro rok 2003 s pěti návštěvami (v rozmezí 6. července až 2. srpna), se parametry stromu a hnízda shodují s předchozími lety, chybí pouze údaje o pestrosti podrostu. Rok 2002 s jednou návštěvou, byl pro neúplnost sbíraných parametrů z analýz zcela vypuštěn. Základní struktura dat použitých do analýz je uvedena v tabulkách 1 a 3.

Pro kanonické analýzy jsem v roce 2005 shromáždila také parametry stromů, na kterých nebyla po celou dobu monitoringu pozorována hnízda. Parametry jsou stejné,

jako u stromů s hnízdy. Základní údaje o jejich struktuře viz tab. 2. Sběr dat byl zaměřen na jedince jasanů s výškou do čtyř metrů (ČÍŽEK et al., 2005a; FREESE et al., 2006; DOLEK et al., 2007).

Pro ordinační analýzy byla použita i botanická data sebraná v roce 2001. V okolí všech hnízdních stromů v daném roce a v okolí 40 habituelně podobných stromů zvolených náhodným výběrem na stanovištích kde byla nalezena hnízda byl vždy proveden fytoocenologický snímek. Snímkovaný čtverec 2x2m byl umístěn tak, aby se strom se nacházel v jeho těžišti. K vyjádření pokryvnosti jednotlivých druhů byla použita Braun-Blanquetova stupnice.

### **3. 3 Úpravy dat**

### **3. 4 Analýza dat**

Prioritou při sběru dat byla ochrana housenek, aby nedocházelo k narušení jejich vývoje, či dokonce k destrukci hnízd. Proto nebylo možné u všech hnízd zaznamenat všechny sledované parametry. Pro ilustraci, bylo-li hnízdo umístěno příliš vysoko, nemohl být zaznamenán počet housenek a zastoupení jednotlivých instarů. Větev s hnízdem nemůže být stahována, protože hrozí setřesení housenek, které při nízkých instarech na zemi zahynou. Jednalo-li se o hnízda, u kterých byla většina parametrů zaznamenána, byla také zahrnuta do analýz. Chybějící údaje byly nahrazeny průměrnými hodnotami. Celkem bylo takto upraveno 3,7 % údajů o hnízdech. Byla odstraněna pozorování hnízd, kde nebyl dostatek sebraných parametrů a pozorování hnízd, která byla nalezena pozdě a nebylo zřejmé jejich původní umístění na stromě.

Housenky se v hnízdech líhnou postupně, v jednom hnízdě mohou být zastoupeny housenky prvního až pátého instaru. Proto je hnízdo housenkami opouštěno postupně. U housenek vyšších instarů nelze zjistit přesně, kolik housenek uhynulo a kolik jich hnízdo již opustilo. Do analýz přežívání byla proto použita pouze data z prvních 2 až 3 návštěv, kdy bylo možno odhadnout mortalitu housenek. Jakmile bylo nalezeno první samovolně opuštěné hnízdo, nebyla další data z dalších hnízd do těchto analýz zahrnuta.

Na lokalitě je za sedm let monitoringu dobře známo rozmístění jednotlivých pasek a světlin, na kterých mohou být nalezena hnízda housenek. V každém roce byla celá lokalita několikrát projita, byly tak sebrány údaje prakticky o všech hnízdech.

### 3. 4 .1 Deskriptivní statistika

Pro deskriptivní statistiku (LEPŠ 1996) byl využit program STATISTICA 6 (StatSoft, 2001) a program Excel se souborem nástrojů PopTools. Pro cirkulární data orientací hnízd bylo použito programu ORIANA 2.02 (Kovach Computing Services, 1994-2005). Jelikož se metodika sběru dat v jednotlivých letech neměnila a distribuce otevřených struktur na lokalitě zůstala stejná, byla data z jednotlivých let analyzována dohromady.

### 3. 4. 2 Regresní analýzy

Vliv jednotlivých parametrů na velikost a počet hnízd byl testován zobecněnými regresními modely GLM (funkce *glm* v programu R). Byly vybrány tyto parametry: výška stromu, průměr koruny ve 2 m, typ růstu stromu, zapojení, místo růstu stromu, délka větve s hnízdem, vzdálenost hnízda po větvi, vzdálenost hnízda kolmo od kmene, vzdálenost hnízda od konce větve, výška podrostu, výška hnízda nad podrostem, (všechny délkové parametry v cm), hustota, oslunění a pestrost (semikvantitativní stupnice 1-5; 1 ... nejméně a 5 ... nejvíce). Nejdříve bylo otestováno, zda nejsou parametry vzájemně prokorelovány. Pro otestování dvojic faktorů byl použit korelační test v programu R (*cor.test*). Pro otestování korelací více vzájemně korelovaných faktorů byla použita PCA analýza v programu CANOCO.

Pro popis nevysvětlené variability v zobecněném lineárním modelu byla zvolena Poissonova distribuce. Byla použita metoda postupného výběru, optimální modely byly stanoveny pomocí (AIC) Akaikeova informačního kritéria (funkce *step* v programu R). Analýzou variance regresního modelu (ANOVA) bylo testováno, jaká část celkové variability vysvětlované proměnné byla vysvětlena jednotlivými modely (funkce *anova* v programu R).

Byly testovány 3 modely:

1. vliv parametrů stanoviště (*místo růstu stromu, zapojení stromu, oslunění, hustota a pestrot podrostu*) a stromu (*výška stromu, průměr koruny ve 2 m, výška podrostu, typ růstu stromu*)

a) na počet hnízd na stromě

b) na velikost hnízda

2. vliv vlastností mikrostanoviště (*vzdálenost hnízda od konce větve, vzdálenost hnízda kolmo od kmene, výška hnízda nad podrostem, oslunění*)

na velikost hnízda

3. vliv vlastností stromu (*místo růstu stromu, zapojení stromu, oslunění, hustota a pestrost podrostu*), stanoviště (*výška stromu, průměr koruny ve 2 m, výška podrostu, typ růstu stromu*) a mikrostanoviště (*vzdálenost hnízda od konce větve, vzdálenost hnízda kolmo od kmene, výška hnízda nad podrostem, oslunění*)

a) na počet hnízd na stromě

b) na velikost hnízda

**Tabulka 1.** Znázorňuje, které parametry byly použity do jednotlivých regresních modelů (1...parametr zahrnut do modelu, 0...parametr nezahrnut).

parametry	MODEL				
	1a	1b	2	3a	3b
vzdálenost hnízda od konce větve	0	0	1	1	1
vzdálenost hnízda kolmo od kmene	0	0	1	1	1
výška stromu	1	1	0	1	1
průměr koruny ve 2 m	1	1	0	1	1
výška hnízda nad podrostem	0	0	1	1	1
výška podrostu	1	1	0	1	1
typ růstu stromu	1	1	0	1	1
místo růstu stromu	1	1	0	1	1
zapojení stromu	1	1	0	1	1
oslunění	1	1	1	1	1
hustota podrostu	1	1	0	1	1
pestrost	1	1	0	1	1

U některých parametrů nelze striktně rozhodnout, zda popisují vlastnosti stromu nebo stanoviště. Pro ilustraci oslunění má vliv na typ růstu stromu, tak i na pestrost podrostu, proto se v jednotlivých modelech prolínají.



### 3. 4. 3 Mnohorozměrná analýza dat

Získaná data byla také zpracována mnohorozměrnými statistickými metodami. K těmto analýzám byl použit program CANOCO for Windows verze 4.5 (TER BRAAK & ŠMILAUER, 2002). Jako *enviromental variables* vstupovala jednak přítomnost nebo absence hnízda na stromě, dále počet hnízd na hnízdním stromě a nakonec počet zapředěných listů na stromě.

Jako druhová data (*species data*) vstoupily parametry stanoviště, stromu a mikrostanoviště hnízda. Ze získaných parametrů stanoviště a stromu byly použity výška stromu, průměr koruny ve 2 m, zapojení do porostu (růst soliterně, v porostu), typ růstu (normální, mírně vytáhlý, vytáhlý), intenzita oslunění stromu (semikvantitativní stupnice 1-5; 1 ... nejméně a 5 ... nejvíce), místo růstu stromu (paseka, světlina, lem), výška podrostu, hustota a pestrost podrostu (semikvantitativní stupnice 1-5; 1 ... nejméně a 5 ... nejvíce). Z parametrů mikrostanoviště v modelu vystoupily vzdálenost hnízda od konce větve, vzdálenost hnízda kolmo od kmene a výška hnízda nad podrostem.

Jako *covariables* byly zadány jednotlivé roky. Počet nastavení permutací Monte Carlo permutačního testu bylo 999. Délka gradientů druhových dat zjištěných DCCA (*Detrendit Canonical Correspondence Analysis*) byla velmi malá, pro konečné analýzy proto byla použita RDA (*Redundancy analysis*) (LEPŠ & ŠMILAUER 2000).

Pro přehlednost jsou jednotlivé modely uvedeny v tabulce.

Byly testovány 4 modely:

1. vliv parametrů stanoviště (*místo růstu stromu, zapojení stromu, oslunění, hustota a pestrot podrostu*) a stromu (*výška stromu, průměr koruny ve 2 m, výška podrostu, typ růstu stromu*)

a) na počet hnízd na stromě

b) na velikost hnízda

c) na přítomnost hnízda na stromě

2. vliv vlastností mikrostanoviště (*vzdálenost hnízda od konce větve, vzdálenost hnízda kolmo od kmene, výška hnízda nad podrostem, oslunění*)

na velikost hnízda

3. vliv vlastností stromu (*místo růstu stromu, zapojení stromu, oslunění, hustota a pestrost podrostu*), stanoviště (*výška stromu, průměr koruny ve 2 m, výška podrostu, typ růstu stromu*) a mikrostanoviště (*vzdálenost hnízda od konce větve, vzdálenost hnízda kolmo od kmene, výška hnízda nad podrostem, oslunění*)

a) na počet hnízd na stromě

b) na velikost hnízda

**Tabulka 2.** Znázorňuje, které parametry byly použity do kanonických modelů 1 až 3 (1...parametr zahrnut do modelu, 0...parametr nezahrnut).

MODEL	1a	1b	1c	2	3a	3b
<i>enviromental variables</i>	<i>počet hn. na stromě</i>	<i>počet zapřed. listů</i>	<i>absence hn. na stromě</i>	<i>počet zapřed. listů</i>	<i>počet hn. na stromě</i>	<i>počet zapřed. listů</i>
<b>species data</b>						
vzdálenost hnízda od konce větve	0	0	0	1	1	1
vzdálenost hnízda kolmo od kmene	0	0	0	1	1	1
výška stromu	1	1	1	0	1	1
průměr koruny ve 2 m	1	1	1	0	1	1
výška hnízda nad podrostem	0	0	0	1	1	1
výška podrostu	1	1	1	0	1	1
typ růstu stromu	1	1	1	0	1	1
místo růstu stromu	1	1	1	0	1	1
zapojení stromu	1	1	1	0	1	1
oslunění	1	1	1	1	1	1
hustota podrostu	1	1	1	0	1	1
pestrost	1	1	1	0	1	1

4. vliv pestrosti podrostu (botanický průzkum)

a) na přítomnost hnízda na stromě

b) na počet hnízd na stromě

Pomocí ordinačních analýz byla analyzována také data z botanického průzkumu pestrosti podrostu (rok 2001) Jako *enviromental variables* vstupovala jednak přítomnost nebo absence hnízda na stromě (model 4a) a dále počet hnízd na stromě (model 4b). Jako *species data* vstoupily do modelu zjištěné druhy rostlin (viz přílohy, tabulka 31).

Model byl testován Monte Carlo permutačního testu s počtem permutací 999. Délka gradientů druhových dat zjištěných DCCA (*Detrendit Canonical Correspondence Analysis*) byla velmi malá, pro konečné analýzy proto byla použita RDA (*Redundancy analysis*) (LEPŠ & ŠMILAUER, 2000).

### 3. 4. 4 Analýzy přežívání

Pro analýzu přežívání byl využit program STATISTICA 6 (StatSoft, 2001). Odhady hodnoty funkce přežívání v různých časech (dny), ve kterých byla pozorována změna v počtu žijících hnízd spočtena Kaplan-Meierovou metodou. Bylo provedeno srovnání více souborů (*Multiple Sample Test*). Pozorovaný počet zaniklých hnízd byl porovnán pomocí chi square s počty očekávanými podle nulové hypotézy. Hladina významnosti byla nastavena na  $\alpha < 0,05$  (vstoupily-li do analýzy pouze dvě proměnné, byl užit Wilcoxonův test). Hodnoty kvantitativních proměnných byly upraveny na kategorie. Tyto kategorie byly zvoleny dle četnosti pozorování, proto nemají rovnoměrnou škálu s pravidelnými intervaly. Do těchto analýz vstoupily parametry z výsledného regresního modelu 3b, tedy parametry s vlivem na velikost hnízda: místo růstu stromu (paseka, lem, světlina), zapojení stromu (solitérně, v porostu), typ růstu stromu (vytáhlý, mírně vytáhlý, normální), výška stromu, výška podrostu, výška hmízda nad podrostem, vzdálenost hnízda kolmo od kmene, vzdálenost od konce větve, pestrost, hustota, oslunění.

## 4. Výsledky

### 4. 1 Deskriptivní statistika

**Tabulka 3.** truktura počtu hnízd na ‚hnízdním stromě‘ v jednotlivých letech

počet hnízd na stromě	2003	2004	2005	2006	2007
<b>v porostu</b>					
jedno	40	48	45	24	21
dvě	14	8	9	8	6
tři	3	2	2	2	1
čtyři	1	3	0	1	0
pět	0	0	1	0	0
šest	0	0	0	0	0
<b>solitérní</b>					
jedno	12	27	18	50	39
dvě	5	6	4	14	9
tři	0	3	1	6	2
čtyři	0	1	0	2	1
pět	1	0	0	0	0
šest	1	0	1	0	0
<b>celkem</b>	<b>77</b>	<b>98</b>	<b>81</b>	<b>107</b>	<b>79</b>

Nejvíce bylo nalezeno stromů pouze s jedním hnízdem v každém roce, více jak tři hnízda byla nalezena zřídka.

**Tabulka 4.** Uvádí distribuci stromů bez hnízd a stanoviště jejich růstu

<b>stromy bez hnízd</b>				
rok	místo růstu	počet stromů	zapojení	počet stromů
<b>2005</b>	<i>lem</i>	47	<i>solitérně</i>	16
			<i>v porostu</i>	31
	<i>paseka</i>	71	<i>solitérně</i>	43
			<i>v porostu</i>	28
	<i>světlina</i>	98	<i>solitérně</i>	0
			<i>v porostu</i>	98
	<b>celkem</b>	<b>216</b>	<b>sol/vpor</b>	<b>59/157</b>

Nejvíce bylo sebráno údajů o stromech rostoucích na světlině, které byly zapojeny do porostu.

**Tabulka 5.** Struktura umístění stromů hnízd podle základních typů stanovišť.

rok	stromy s hnízdy				hnízda				zaniklá hnízda			
	m.růstu	p.str	zápoj	p.str	m.růstu	p.hn	zápoj	p.hn	m.růstu	p.hn	zápoj	p.hn
2003	lem	38	solit	3	lem	62	solit	9	lem	6	solit	2
			v por	35			v por	53			v por	4
	paseka	17	solit	12	paseka	25	solit	19	paseka	6	solit	4
			v por	5			v por	6			v por	2
	světlna	22	solit	4	světlna	27	solit	5	světlna	3	solit	0
v por			18	v por			22	v por			3	
<b>celkem</b>	<b>77</b>	<b>sol/vpor</b>	<b>19/58</b>	<b>celkem</b>	<b>114</b>	<b>sol/vpor</b>	<b>33/81</b>	<b>celkem</b>	<b>15</b>	<b>sol/vpor</b>	<b>6/9</b>	
2004	lem	48	solit	8	lem	71	solit	14	lem	23	solit	9
			v por	40			v por	57			v por	14
	paseka	21	solit	8	paseka	27	solit	11	paseka	9	solit	2
			v por	13			v por	16			v por	7
	světlna	29	solit	21	světlna	36	solit	27	světlna	8	solit	5
v por			8	v por			9	v por			3	
<b>celkem</b>	<b>98</b>	<b>sol/vpor</b>	<b>37/61</b>	<b>celkem</b>	<b>134</b>	<b>sol/vpor</b>	<b>52/82</b>	<b>celkem</b>	<b>40</b>	<b>sol/vpor</b>	<b>16/24</b>	
2005	lem	42	solit	9	lem	54	solit	12	lem	17	solit	1
			v por	33			v por	42			v por	16
	paseka	23	solit	13	paseka	32	solit	21	paseka	16	solit	13
			v por	10			v por	11			v por	3
	světlna	16	solit	2	světlna	18	solit	2	světlna	4	solit	1
v por			14	v por			16	v por			3	
<b>celkem</b>	<b>81</b>	<b>sol/vpor</b>	<b>24/57</b>	<b>celkem</b>	<b>104</b>	<b>sol/vpor</b>	<b>35/69</b>	<b>celkem</b>	<b>37</b>	<b>sol/vpor</b>	<b>15/22</b>	
2006	lem	49	solit	19	lem	75	solit	33	lem	14	solit	8
			v por	30			v por	42			v por	6
	paseka	38	solit	35	paseka	48	solit	45	paseka	15	solit	13
			v por	3			v por	3			v por	2
	světlna	20	solit	16	světlna	33	solit	26	světlna	5	solit	4
v por			2	v por			7	v por			1	
<b>celkem</b>	<b>107</b>	<b>sol/vpor</b>	<b>70/37</b>	<b>celkem</b>	<b>156</b>	<b>sol/vpor</b>	<b>104/52</b>	<b>celkem</b>	<b>34</b>	<b>sol/vpor</b>	<b>25/9</b>	
2007	lem	33	solit	9	lem	41	solit	11	lem	17	solit	5
			v por	24			v por	30			v por	12
	paseka	19	solit	18	paseka	23	solit	21	paseka	10	solit	10
			v por	1			v por	2			v por	0
	světlna	27	solit	24	světlna	39	solit	35	světlna	11	solit	11
v por			3	v por			4	v por			0	
<b>celkem</b>	<b>79</b>	<b>sol/vpor</b>	<b>51/28</b>	<b>celkem</b>	<b>103</b>	<b>sol/vpor</b>	<b>67/36</b>	<b>celkem</b>	<b>38</b>	<b>sol/vpor</b>	<b>26/12</b>	
<b>Σ roky</b>	<b>Σ</b>	<b>442</b>	<b>sol/vpor</b>	<b>194/235</b>	<b>Σ</b>	<b>611</b>	<b>sol/vpor</b>	<b>291/320</b>	<b>Σ</b>	<b>164</b>	<b>sol/vpor</b>	<b>88/76</b>

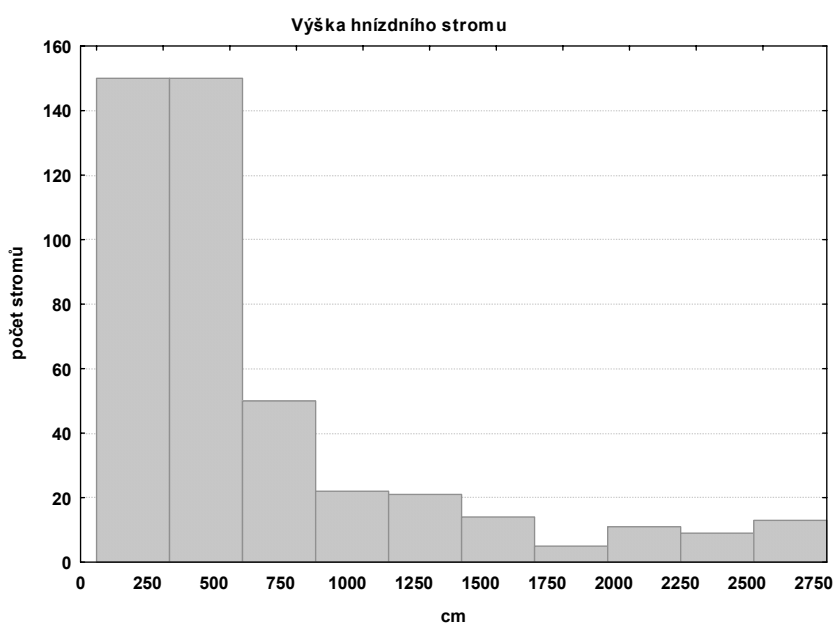
vysvětlivky: m.růstu = místo růstu stromu, p.str = počet stromů, p.hn = počet hnízd, zápoj = zapojení stromu do podrostu, solit = soliterně, v por = v porostu

V roce 2006 bylo nalezeno nejvíce stromů s hnízdy, nejvíce bylo hnízdních stromů distribuováno v lemu a na pasece

**Tabulka 6.** Popisná statistika sledovaných parametrů.

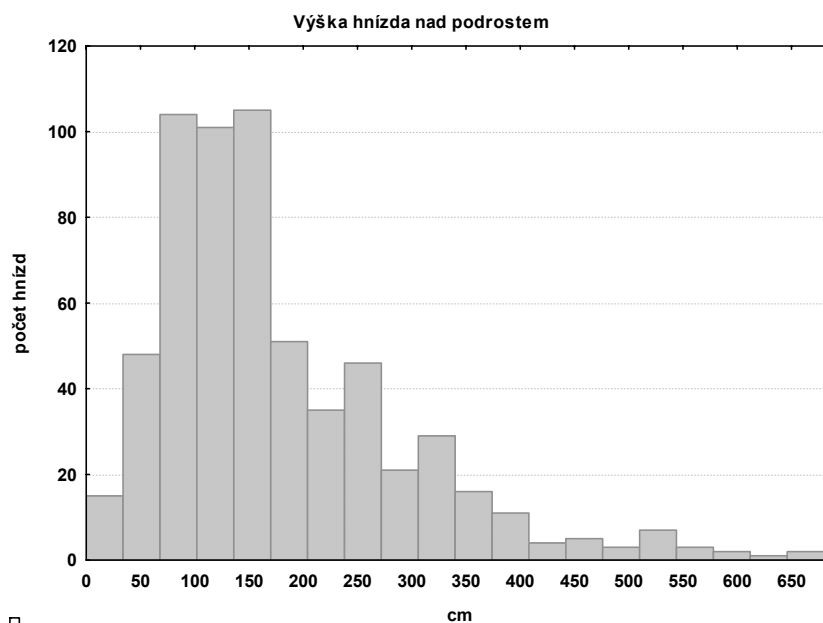
	počet pozorování	průměr	median	modus	minimum	maximum	SD
výška stromu (cm)	445	673,0	485	600 - 43x	60	2800	627,1
výška hnízda nad podrostem (cm)	608	177,8	147,5	140 - 36x	0	680	114,3
počet zapředných listů	608	5,6	3	1 - 202x	1	42	6,7
orientace hnízda	584	164,5°	157,5°	180 - 109x	-	-	65,7°

**Graf 2.** Histogram výšky hnízdnicích stromů v letech 2003 až 2007



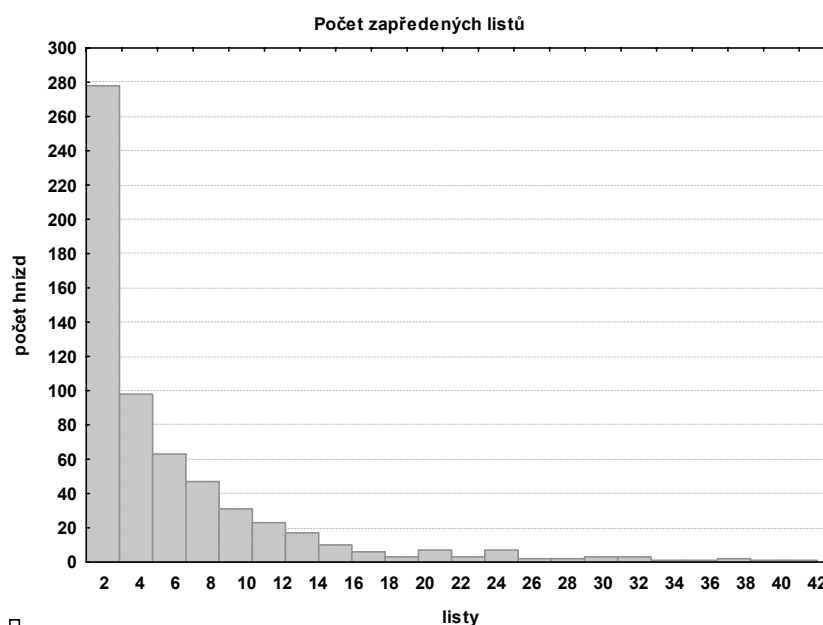
Samice preferuje k naklazení snůšky stromy s výškou do 6 m, vyšší stromy jsou preferovány méně. Stromy vyšší 10 m jsou výrazně méně preferovány, jedná se většinou o vysoké stromy v lemu, které si pravděpodobně vybírá z důvodu nedostatečné nabídky mladých jasanů na tomto stanovišti.

**Graf 3.** Histogram výšky hnízda nad podrostem v letech 2003 až 2007.



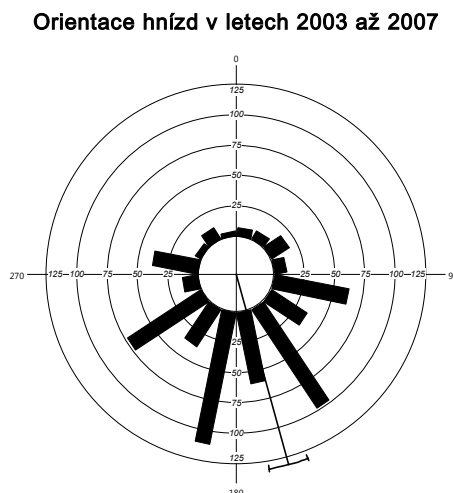
Hnízdo je na stromě umístěno nejčastěji ve výšce 0,5 až 2 m nad podrostem, samice tedy upřednostňuje kladení snůšky na mladé jasany.

**Graf 4.** Histogram počtu zapředených listů v letech 2003 až 2007.



Nejčastěji jsou zapředeny 1 až 2 listy, jedná se však většinou o hnízda, která vlivem nepřízně biotických a abiotických podmínek zanikla nebo byla silně predována.

**Graf 5.** Orientace hnízd na hnízdních stromech. Slabou linkou vyznačen průměr a 95% konfidenční interval



Nejčastěji jsou hnízda orientována v rozmezí JV a JZ směru, průměrná orientace hnízda je JJV směrem, samice se zřejmě orientuje při kladení snůšky podle intenzity oslunění mikrostanoviště.

## 4. 2 Regresní analýzy

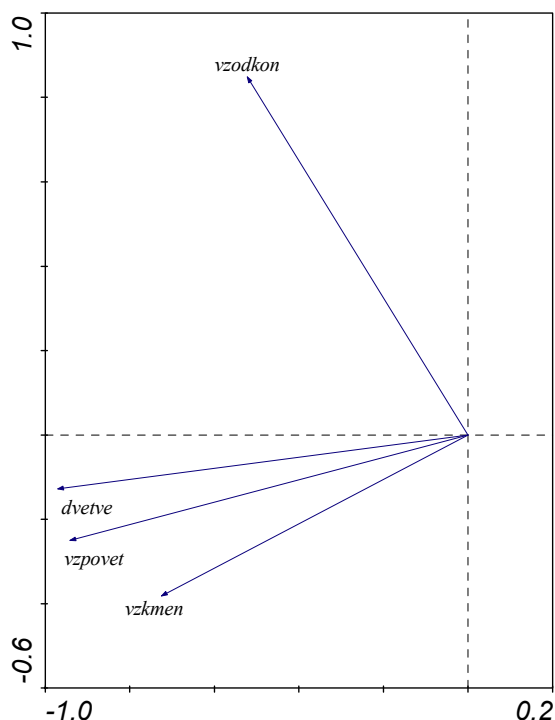
**Tabulka 7.** Test korelovaných parametrů

Korelované parametry	p - level	korelační koeficient (Spearman R)
délka větve X vz. po větvi	< 0,001	0,96
délka větve X vz. od konce větve	< 0,001	0,39
délka větve X vz. kolmo od kmene	< 0,001	0,92
vz. po větvi X vz. od konce větve	< 0,001	0,15
vz. po větvi X vz. kolmo od kmene	< 0,001	0,96
vz. od konce větve X vz. kolmo od kmene	< 0,001	0,13

Analýza v programu R ukázala korelaci těchto čtyř parametrů: délka větve, vzdálenost hnízda od konce větve, vzdálenost hnízda po větvi, vzdálenost hnízda kolmo od kmene. Tyto parametry byly dále testovány analýzou PCA.



**Obr. 1.** PCA analýza korelovaných parametrů



vysvětlivky: vzodkon = vzdálenost hnízda od konce větve, dvetve = délka větve, vzpovet = vzdálenost hnízda po větvi, vzkmen = vzdálenost hnízda kolmo od kmene

Po otestování byly z analýz vyloučeny parametry délky větve a vzdálenosti hnízda po větvi. Tyto parametry jsou silně korelovány se vzdáleností hnízda kolmo od kmene, zatímco vzdálenost hnízda od konce větve se vzdáleností hnízda kolmo od kmene není korelována (obr. 1). Dále se pracovalo s výškou stromu, průměrem koruny ve 2 m, typem růstu stromu (vytáhlý, mírně vytáhlý, normální), zapojením stromu do porostu (v porostu, solitérně), místem růstu stromu (paseka, lem, světlina), vzdáleností hnízda kolmo od kmene, vzdáleností hnízda od konce větve, výškou podrostu, výška hnízda nad podrostem, hustotou a pestrostí podrostu a s intenzitou oslunění stromu.

### **Model 1a, analýza vlivu stanoviště na počet hnízd**

*Parametry vstupující do analýzy:* výška stromu, průměr koruny ve 2 m, výška podrostu, typ růstu stromu, místo růstu stromu, zapojení stromu, oslunění, hustota a pestrost podrostu.

**Tabulka 8.** Výsledný model metodou postupného výběru pro zobecněný lineární model 1a. Uveden nejlepší model dle AIC.

model 1a	AIC	Df residuals	Residuals	Df deviance	Deviance	Chi square	Vysvět. variab.
nulový model	1826,01	608	362,27				
počet hnízd ~ pestrost + koruna 2m + výška podrostu + zapojení + místo růstu + typ růstu+ výška stromu	1781,52	598	297,78	10	64,49	<0,001	17,80

**Tabulka 9.** Přehled odhadnutých koeficientů pro výsledný model 1a.

**Coefficients:**

	Estimate	Std. error	z value	Pr(> z )	
(Intercept)	5,28E-01	1,17E-01	4,508	6,54E-06	***
koruna 2m	1,25E-03	3,63E-04	3,448	0,000565	***
pestrost	-3,48E+00	8,51E-01	-4,082	4,47E-05	***
výška podrostu	2,73E-03	1,13E-03	2,42	0,015519	*
v porostu	-2,57E-01	6,76E-02	-3,804	0,000142	***
paseka	-5,01E-02	7,76E-02	-0,645	0,518659	
světlna	-2,57E-01	7,97E-02	-3,228	0,001248	**
normální	-1,67E-01	8,17E-02	-2,047	0,040679	*
vytáhlý	2,70E-02	7,81E-02	0,346	0,72937	
výška stromu	9,87E-05	5,50E-05	1,795	0,07261	

Signif. codes: 0 '\*\*\*' 0,001 '\*\*' 0,01 '\*' 0,05 '.' 0,1 ' ' 1

Počet hnízd dle nejlepšího modelu nejvíce ovlivňuje průměr koruny ve dvou metrech, s rostoucím průměrem se zvyšuje počet hnízd. Model předpovídá vyšší počet hnízd na stromech rostoucích v lemu, na stromech vysokých a vytáhlých s vyšším podrostem.

Naopak nižší počet hnízd očekává na stromech rostoucích na pasece a světlině, jedná se o stromy zapojené do porostu, normálního růstu.

**Tabulka 10.** Analýza variance regresního modelu 1a.

**Analysis of Deviance Table**

	Df	Dev. Resid.	Df reiduals	Deviance	P(> Chi )
nulový model	608	362,27			
koruna 2m	1	10,65	607	351,62	0,0011
pestrost	2	17,38	605	334,23	0,00017
výška podrostu	1	8,44	604	325,79	0,00366
zapojení	1	8,95	603	316,84	0,00277
místo růstu	2	8,11	601	308,72	0,02
typ růstu	2	7,8	599	300,92	0,02
výška stromu	1	3,14	598	297,78	0,08

### Model 1b, analýza vlivu stanoviště na velikost hnězda

Parametry vstupující do analýzy: výška stromu, průměr koruny ve 2 m, výška podrostu, typ růstu stromu, místo růstu stromu, zapojení stromu, oslunění, hustota a pestrost podrostu

**Tabulka 11.** Výsledný model metodou postupného výběru pro zobecněný lineární model 1b. Uveden nejlepší model dle AIC.

model 1b	AIC	Df residuals	Residuals	Df deviance	Deviance	Chi square	Vysvět. variab.
nulový model	5842,67	608	3960,6				
listy ~ typ růstu + výška stromu + oslunění + hustota + zapojení + pestrost + místo růstu + výška podrostu + koruna 2m	5599,32	593	3687,2	15	273,4	1,88E-49	6,90

**Tabulka 12.** Přehled odhadnutých koeficientů pro výsledný model 1b.

#### Coefficients:

	Estimate	Std. error	z value	Pr(> z )	
(Intercept)	1,7271328	0,0794037	21,751	>0,001	***
koruna 2m	0,0004535	0,0002263	2,004	0,045054	*
pestrost	-0,0313272	0,0111736	-2,804	0,005053	**
výška podrostu	0,9576092	0,4445449	2,154	0,03123	*
v porostu	0,1188809	0,0395388	3,007	0,002641	**
paseka	-0,0153966	0,0474899	-0,324	0,745781	
svetlina	0,1249964	0,0466707	2,678	0,007401	**
normal	-0,12191	0,0491923	-2,478	0,013204	*
vytahly	0,2405416	0,0445675	5,397	>0,001	***
výška stromu	2,6501925	0,4344696	6,1	1,06E-09	***
hustota	1,4498391	0,4146026	3,497	0,000471	***
osluneni	-3,1187433	0,4702796	-6,632	3,32E-11	***

Signif. codes: 0 '\*\*\*' 0,001 '\*\*' 0,01 '\*' 0,05 '.' 0,1 ' ' 1

Podle vybraných parametrů ve výsledném modelu 1b, by měly být větší snůšky kladeny na stromy vysoké, vytáhlé a zapojené do podrostu, které rostou na světlině s vyšším a hustším podrostem. Naopak malé snůšky model předpovídá na stromech umístěných na pasekách, solitérech a normálního růstu, které jsou intenzivněji osluněné a s pestrým podrostem.

**Tabulka 13.** Analýza variance regresního modelu 1b.

Analysis of Deviance Table					
	Df	Dev. Resid.	Df reiduals	Deviance	P(> Chi )
nulový model	608	3960,6	608	3960,6	
koruna 2m	1	2,4	607	3958,2	0,1
pestrost	1	11	606	3947,2	9,21E-04
výška podrostu	2	4,5	604	3942,7	0,1
zapojení	1	7,2	603	3935,5	7,28E-03
místo růstu	2	42,4	601	3893,1	6,23E-10
typ růstu	2	92,2	599	3800,8	9,45E-21
výška stromu	2	45,9	597	3754,9	1,05E-10
hustota	2	17,8	595	3737,1	1,35E-04
oslunění	2	49,9	593	3687,2	1,50E-11

**Model 2, vliv vlastností mikrostanoviště na velikost hnízda**

*Parametry vstupující do analýzy:* vzdálenost hnízda od konce větve, vzdálenost hnízda kolmo od kmene, výška hnízda nad podrostem, oslunění

**Tabulka 14.** Výsledný model metodou postupného výběru pro zobecněný lienární model 2. Uveden nejlepší model dle AIC.

model 2	AIC	Df residuals	Residuals	Df deviance	Deviance	Chi square	Vysvět. variab.
nulový model	5842,67	608	3960,6				
listy ~ výška hnízda nad podrostem + oslunění + vzdálenost od konce větve	5601,25	603	3794	5	166,6	3,96E-34	4,21

**Tabulka 15.** Přehled odhadnutých koeficientů pro výsledný model 2.**Coefficients:**

	Estimate	Std. error	z value	Pr(> z )
(Intercept)	1,7053	0,0184659	92,349	2,00E-16 ***
výška hnízda nad podrostem	-3,88784	0,4346204	-8,945	2,00E-16 ***
oslunění	-2,41602	0,4486436	-5,385	7,24E-08 ***
vzdálenost od konce větve	0,00257	0,0006372	4,031	5,55E-05 ***

Signif. codes: 0 '\*\*\*' 0,001 '\*\*' 0,01 '\*' 0,05 '.' 0,1 ' ' 1

Dle parametrů mikrostanoviště se dají očekávat větší hnízda, jestliže bude snůška umístěna dále od konce větve, tedy na dlouhých větvích, které zajistí housenkám

dostatek potravy. Čím výše je hnízdo umístěno nad podrostem a při větší intenzitě oslunění, tím menší snůšky samice klade.

**Tabulka 16.** Analýza variance regresního modelu 2.

Analysis of Deviance Table					
	Df	Dev. Resid.	Df reiduals	Deviance	P(> Chi )
nulový model	608	3960,6			
výška hnízda nad podrostem	2	122	606	3838,5	3,15E-27
osluneni	2	30,4	604	3808,1	2,46E-07
vzdálenost od konce větve	1	14,1	603	3794	1,76E-04

**Model 3a, vliv vlastností stanoviště i hnízda na jeho velikost**

*Parametry vstupující do analýzy:* vzdálenost hnízda od konce větve, vzdálenost hnízda kolmo od kmene, výška hnízda nad podrostem, výška stromu, průměr koruny ve 2 m, výška podrostu, typ růstu stromu, místo růstu stromu, zapojení stromu, oslunění, hustota a pestrost podrostu

**Tabulka 17.** Výsledný model metodou postupného výběru pro zobecněný lineární model 3a. Uveden nejlepší model dle AIC.

model 3a	AIC	Df residuals	Residuals	Df deviance	Deviance	Chi square	Vysvět. variab.
nulový model	1826.01	608	362,27				
počet hnízd ~ koruna 2m + výška podrostu + zapojení + místo růstu + typ růstu + výška stromu + pestrost	1799.35	598	315,61	10	46,65	1,09E-06	12,88

**Tabulka 18.** Přehled odhadnutých koeficientů pro výsledný model 3a.

Coefficients:					
	Estimate	Std. error	z value	Pr(> z )	
(Intercept)	4,99E-01	1,38E-01	3,614	0,0003	***
koruna 2m	1,27E-03	3,59E-04	3,541	0,0004	***
výška podrostu	1,91E+00	7,75E-01	2,458	0,01396	*
v porost	-2,37E-01	6,76E-02	-3,513	0,00044	***
paseka	-6,03E-02	7,80E-02	-0,773	0,43937	
svetlina	-2,31E-01	7,94E-02	-2,908	0,00364	**
normální	-1,55E-01	8,18E-02	-1,89	0,05873	,
vytáhlý	4,18E-02	7,81E-02	0,535	0,59289	
výška stromu	9,67E-05	5,57E-05	1,738	0,08224	,
pestrost	3,14E-02	1,83E-02	1,715	0,08638	,

Signif. codes: 0 '\*\*\*' 0,001 '\*\*' 0,01 '\*' 0,05 '.' 0,1 ' ' 1

Model, ve kterém vystupovaly parametry stanoviště, stromu i mikrostanoviště očekává větší počet hnízd na stromech rostoucích v lemu, s větším průměrem koruny ve 2 m, vytáhlých, s vysokým a pestrým podrostem. Naopak malý počet hnízd předpovídá na stromech rostoucích na pasece a na světlině, normálního růstu a zapojené do podrostu.

**Tabulka 19.** Analýza variance regresního modelu 3a.

Analysis of Deviance Table					
	Df	Dev. Resid.	Df reiduals	Deviance	P(> Chi )
nulový model	608	362,27			
koruna 2m	1	10,65	607	351,62	0,0011
výška podrostu	2	10,42	605	341,19	0,01
zapojení	1	7,55	604	333,64	0,01
místo růstu	2	6,07	602	327,57	0,05
typ růstu	2	6,73	600	320,84	0,03
výška stromu	1	2,29	599	318,55	0,13
pestrost	1	2,94	598	315,61	0,09

**Model 3b, vliv vlastností stanoviště i hnízda na jeho velikost**

*Parametry vstupující do analýzy:* vzdálenost hnízda od konce větve, vzdálenost hnízda kolmo od kmene, výška hnízda nad podrostem, výška stromu, průměr koruny ve 2 m, výška podrostu, typ růstu stromu, místo růstu stromu, zapojení stromu, oslunění, hustota a pestrost podrostu

**Tabulka 20.** Výsledý model metodou postupného výběru pro zobecněný lineární model 3b. Uveden nejlepší model dle AIC.

model 3b	AIC	Df residuals	Residuals	Df deviance	Deviance	Chi square	Vysvět. variab.
nulový model	5842,67	608	3960,6				
listy ~ typ růstu + výška hn. nad podrostem + hustota + oslunění + výška stromu + vzdálenost kolmo od kmene + pestrůst + zapojení + vzdálenost od konce větve + místo růstu + výška podrostu	5405,24	591	3489,1	17	471,4	1,95E-89	11,90

**Tabulka 21.** Přehled odhadnutých koeficientů pro výsledný model 3b.

**Coefficients:**

	Estimate	Std. error	z value	Pr(> z )
(Intercept)	1,7875861	0,09336	19,148	2,00E-16 ***
normální	-0,1555928	0,04954	-3,141	0,00169 **
vytáhlý	0,3303457	0,04519	7,311	2,66E-13 ***
výška hn. nad podrostem	3,298071	0,41092	8,026	1,01E-15 ***
hustota	2,1324753	0,42035	5,073	3,91E-07 ***
oslunění	-3,3476577	0,46664	-7,174	7,28E-13 ***
výška stromu	1,689048	0,48801	3,461	0,00054 ***
vzdálenost kolmo od kmene	0,001518	0,0003	5,01	5,45E-07 ***
pestrůst	-0,0496164	0,01142	-4,347	1,38E-05 ***
v porostu	0,1303954	0,04022	3,242	0,00119 **
vzdálenost od konce větve	0,0021451	0,00064	3,371	0,00075 ***
paseka	-0,0927297	0,04803	-1,931	0,05353 ,
světlna	0,0764233	0,04683	1,632	0,10273
výška podrostu	-0,0011595	0,0007	-1,656	0,09764 ,

Signif. codes: 0 '\*\*\*' 0,001 '\*\*' 0,01 '\*' 0,05 '.' 0,1 ' ' 1

Podle vybraných parametrů ve výsledném modelu 3b, by měly být větší snůšky kladeny na stromy vysoké, vytáhlé a zapojené do podrostu, které rostou na světlině s hustším podrostem. Větší snůšky by měly být kladeny výše nad podrostem s větší vzdáleností kolmo od kmene a zároveň i dále od konce větve. Naopak model předpovídá malé snůšky na stromech umístěných na pasekách, solitérech normálního růstu, které jsou intenzivněji osluněné a s pestrým podrostem.

**Tabulka 22.** Analýza variance regresního modelu 3b.

Analysis of Deviance Table					
	Df	Dev. Resid.	Df reiduals	Deviance	P(> Chi )
nulový model	608	3960,6			
typ růstu	2	125,2	606	3835,4	6,54E-28
výška hn. nad podrostem	2	147,3	604	3688,1	1,05E-32
hustota	2	46,4	602	3641,8	8,55E-11
osluneni	2	35,1	600	3606,7	2,44E-08
výška stromu	2	36,2	598	3570,5	1,41E-08
vzdálenost kolmo od kmene	1	26,2	597	3544,4	3,14E-07
pestrost	1	19,1	596	3525,3	1,23E-05
zapojení	1	13,3	595	3512	2,71E-04
vzdálenost od konce větve	1	9,7	594	3502,3	1,89E-03
místo růstu	2	10,4	592	3491,9	5,43E-03
výška podrostu	1	2,8	591	3489,1	0,1

### 4. 3 Canonické analýzy

**Tabulka 23.** Sumární přehled RDA analýzy pro model 1a.

Axes	1	2	3	4	Total variance
Eigenvalues:	0,021	0,476	0,114	0,083	1
Species-environment correlations:	0,218	0	0	0	
Cumulative percentage variance					
of species data:	2,2	52,6	64,6	73,4	
of species-environment relation:	100	0	0	0	
Sum of all eigenvalues					0,945
Sum of all canonical eigenvalues					0,021

Test of significance of all canonical axes: Trace = 0,021 (F-ratio = 13,538; P-value = 0,0010)

Model 1a (obr. 2, tab. 23) ukazuje vztah sledovaných parametrů stromu a stanoviště k přítomnosti hnízda na stromě. První dvě canonické osy vysvětlily 52,6 % druhové variability dat. Test významnosti vyšel pro všechny osy průkazně  $p < 0,05$ . S počtem hnízd z vysvětlujících proměnných kladně korelovaly průměr koruny ve 2 m, umístění v lemu a na pasece, výška stromu, stromy rostoucí soliterně, mírně vytáhlého a vytáhlého růstu, výška podrostu, jeho hustota a pestrost a intenzita oslunění. Naopak negativní korelace byla zaznamenána na světlině, u stromů zapojených v porostu a normálního růstu (obr. 2).

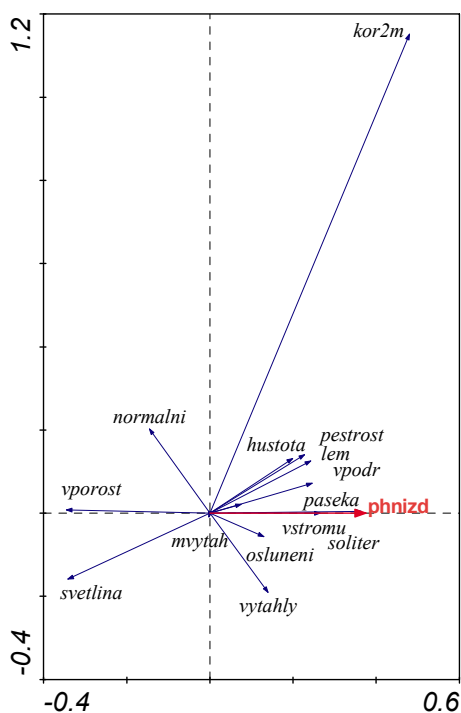


**Tabulka 24.** Sumární přehled RDA analýzy pro model 1b.

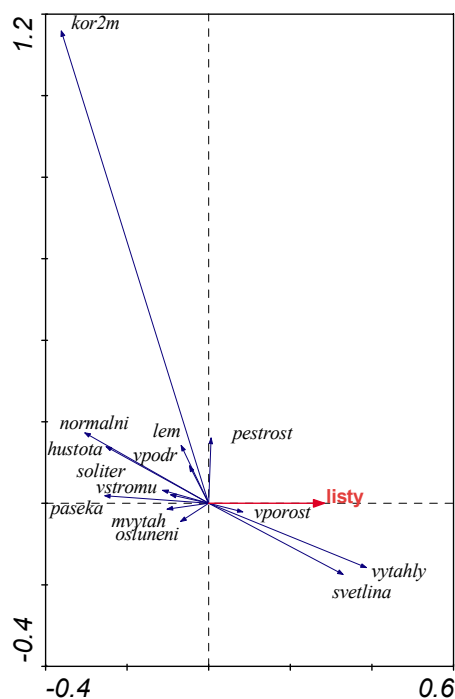
Axes	1	2	3	4	Total variance
Eigenvalues:	0,007	0,488	0,115	0,083	1
Species-environment correlations:	0,128	0	0	0	
Cumulative percentage variance					
of species data:	0,7	52,4	64,5	73,2	
of species-environment relation:	100	0	0	0	
Sum of all eigenvalues					0,945
Sum of all canonical eigenvalues					0,007
Test of significance of all canonical axes: Trace = 0,007 (F-ratio = 4,565; P-value = 0,0030)					

Model 1b (obr. 3, tab. 24) ukazuje vztah sledovaných parametrů stromu a stanoviště k velikosti hnízda na stromě. První dvě canonické osy vysvětlily 52,4 % druhové variability dat. Test významnosti vyšel pro všechny osy průkazně  $p < 0,05$ . S velikostí hnízda z vysvětlujících proměnných kladně korelovaly stromy vytáhlé, rostoucí na světlině, zapojené do porostu a pestrost podrostu. Naopak negativní korelace byla zaznamenána s průměrem koruny ve 2 m, výškou stromu, umístěním v lemu a na pasece, stromy rostoucími solitérně, mírně vytáhlého a normálního růstu, výškou podrostu, jeho hustotou a intenzitou oslunění (obr. 3).

**Obr. 2.** Vliv vlastností stanoviště a stromu na počet hnízd na stromě, model 1a.



**Obr. 3.** Vliv vlastností stanoviště a stromu na velikost hnízda model 1b.



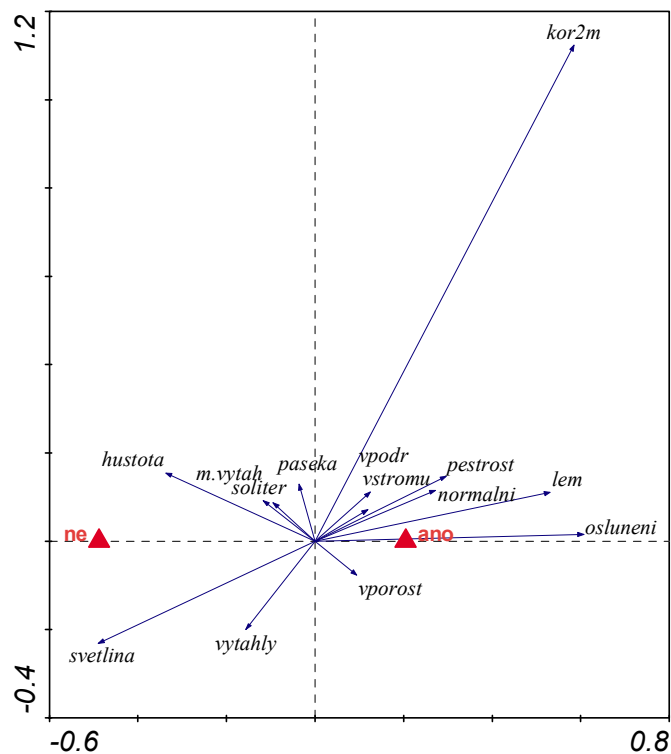
vysvětlivky: vstromu = výška stromu, kor2m = průměr koruny ve dvou metrech, osluneni = intenzita oslunění stromu, vporost = strom zapojen v porostu, soliter = strom rostoucí soliterně, vporod = výška podrostu, pestrost = pestrost podrostu, hustota = hustota podrostu, mvytah = strom mírně vytáhlý, normalni = strom normálně rostlý, vytahly = strom vytáhlý, paseka = strom umístěný na pasece, lem = strom rostoucí v lemu, svetlina = strom na světlině

**Tabulka 25.** Sumární přehled RDA analýzy pro model 1c.

Axes	1	2	3	4	Total variance
Eigenvalues:	0,054	0,417	0,113	0,069	1
Species-environment correlations:	0,379	0	0	0	
Cumulative percentage variance					
of species data:	6	51,8	64,2	71,8	
of species-environment relation:	100	0	0	0	
Sum of all eigenvalues					0,911
Sum of all canonical eigenvalues					0,054
Test of significance of all canonical axes: Trace=0,054 (F-ratio= 55,122; P-value = 0,0010)					

Model 1c (obr. 4, tab. 25) ukazuje vztah sledovaných parametrů stromu a stanoviště k přítomnosti hnízda na stromě. První dvě canonické osy vysvětlily 51,8 % druhové variability dat. Test významnosti vyšel pro všechny osy průkazně  $p < 0,05$ . S přítomností hnízda z vysvětlujících proměnných kladně korelovaly průměr korony ve 2 m, výška stromu, stromy zapojené do porostu, normálního růstu, umístěné v lemu, výška podrostu, jeho pestrost a intenzita oslunění. Naopak negativní korelace byla zaznamenána s umístěním na světlině a pasece, hustotou podrostu, stromy rostoucí soliterně, vytáhlé a mírně vytáhlé (obr. 4).

**Obr. 4.** Vliv vlastností stanoviště a stromu na velikost hnízda model 1c.



vysvětlivky: vstromu = výška stromu, kor2m = průměr korony ve dvou metrech, osluneni = intenzita oslunění stromu, vporost = strom zapojen v porostu, soliter = strom rostoucí soliterně, vpodr = výška podrostu, pestrost = pestrost podrostu, hustota = hustota podrostu, mvytah = strom mírně vytáhlý, normalni = strom normálně rostlý, vytahly = strom vytáhlý, paseka = strom umístěný na pasece, lem = strom rostoucí v lemu, svetlina = strom na světlině

Model 2 analyzoval vztah sledovaných parametrů mikrostanoviště k velikosti hnízda na stromě. Test významnosti pro všechny osy vyšel neprůkazně  $p = 0,463$ ,  $F = 0,824$ . Sledované parametry mikrostanoviště nemají na velikost hnízda vliv, proto není uveden výstup z analýzy.

**Tabulka 26.** Sumární přehled RDA analýzy pro model 3a.

Axes	1	2	3	4	Total variance
Eigenvalues:	0,014	0,327	0,199	0,103	1
Species-environment correlations:	0,225	0	0	0	
Cumulative percentage variance					
of species data:	1,5	36,2	57,3	68,2	
of species-environment relation:	100	0	0	0	
Sum of all eigenvalues					0,941
Sum of all canonical eigenvalues					0,014
Test of significance of all canonical axes: Trace = 0,010 (F-ratio = 9,223; P-value = 0,0010)					

Model 3a (obr. 5, tab. 26) ukazuje vztah sledovaných parametrů stromu, stanoviště a mikrostanoviště k počtu hnízd na stromě. První dvě canonické osy vysvětlily 36,2% druhové variability dat. Test významnosti vyšel pro všechny osy průkazně  $p < 0,05$ . S počtem hnízd z vysvětlujících proměnných kladně korelovaly průměr koruny ve 2 m, umístění v lemu a na pasece, výška stromu, stromy rostoucí soliterně, mírně vytáhlého a vytáhlého růstu, výška podrostu, jeho hustota a pestrost a intenzita oslunění. Naopak negativní korelace byla zaznamenána na světlině, u stromů zapojených v porostu a normálního růstu, se zvětšující se vzdáleností kolmo od kmene, vzdáleností hnízda od konce větve a výškou hnízda nad podrostem (obr. 5).

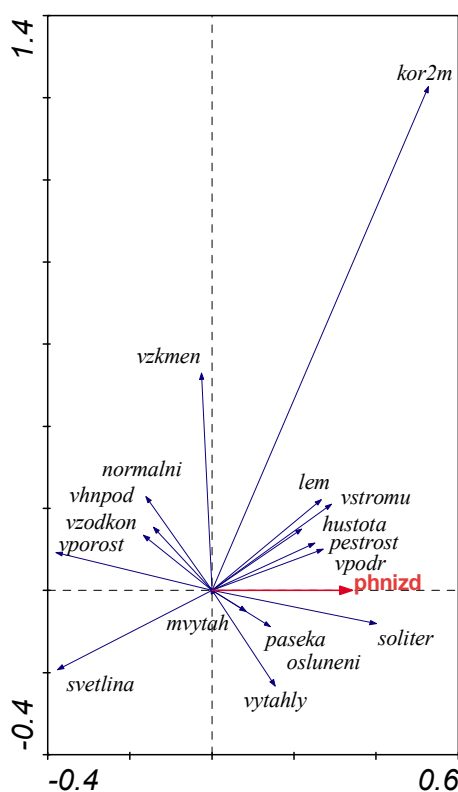
**Tabulka 27.** Sumární přehled RDA analýzy pro model 3b.

Axes	1	2	3	4	Total variance
Eigenvalues:	0,005	0,333	0,2	0,103	1
Species-environment correlations:	0,135	0	0	0	
Cumulative percentage variance					
of species data:	0,5	35,9	57,2	68,1	
of species-environment relation:	100	0	0	0	
Sum of all eigenvalues					0,941
Sum of all canonical eigenvalues					0,005
Test of significance of all canonical axes: Trace = 0,005 (F-ratio = 3,315; P-value = 0,007)					

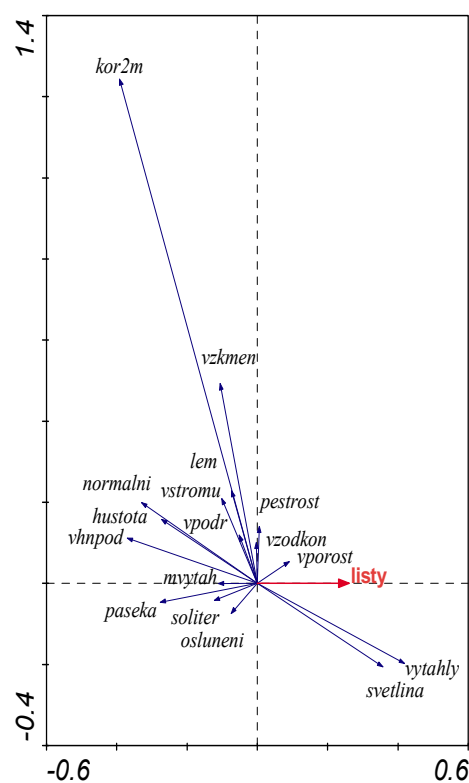
Model 3b (obr. 6, tab. 27) ukazuje vztah sledovaných parametrů stromu, stanoviště a mikrostanoviště k velikosti hnízda na stromě. První dvě canonické osy vysvětlily 36,7% druhové variability dat. Test významnosti vyšel pro všechny osy průkazně  $p < 0,05$ . S velikostí hnízda z vysvětlujících proměnných kladně korelovaly stromy vytáhlé, rostoucí na světlině, zapojené do porostu a vzdálenost hnízda od konce větve.

Naopak negativní korelace byla zaznamenána s průměrem koruny ve 2 m, výškou stromu, umístění v lemu a na pasece, stromy rostoucí soliterně, mírně vytáhlého a normálního růstu, výška podrostu, jeho hustota a intenzita oslunění, vzdálenost hnízda kolmo od kmene a výška hnízda nad podrostem (obr. 6).

**Obr. 5.** Vliv vlastností stanoviště a stromu na velikost hnízda model 3a.



**Obr. 6.** Vliv vlastností stanoviště a stromu na velikost hnízda model 3b.



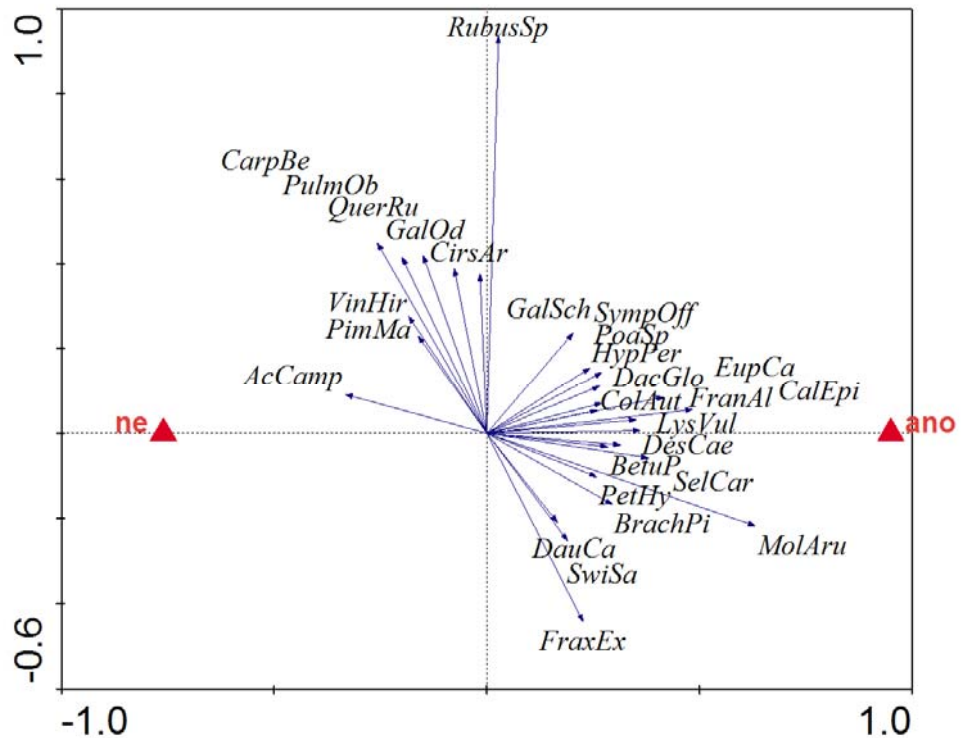
vysvětlivky: vstromu = výška stromu, kor2m = průměr koruny ve dvou metrech, osluneni = intenzita oslunění stromu, vporost = strom zapojen v porostu, soliter = strom rostoucí soliterně, vpoдр = výška podrostu, pestrost = pestrost podrostu, hustota = hustota podrostu, mvytah = strom mírně vytáhlý, normalni = strom normálně rostlý, vytahly = strom vytáhlý, paseka = strom umístěný na pasece, lem = strom rostoucí v lemu, svetlina = strom na světlině, vzkmen = vzdálenost hnízda kolmo od kmene, vzodkon = vzdálenost hnízda od konce větve, vhnpod = výška hnízda nad podrostem

**Tabulka 28.** Sumární přehled RDA analýzy pro model 4a.

Axes	1	2	3	4	Total variance
Eigenvalues:	0,097	0,141	0,11	0,078	1
Species-environment correlations:	0,767	0	0	0	
Cumulative percentage variance					
of species data:	9,7	23,8	34,8	42,6	
of species-environment relation:	100	0	0	0	
Sum of all eigenvalues					1
Sum of all canonical eigenvalues					0,097
Test of significance of all canonical axes: Trace = 0,097 (F-ratio = 7,530; P-value = 0,001)					

Model 4a (obr. 7, tab. 28) ukazuje vliv pestrosti podrostu a skladby dřevin na přítomnost hnízda na stromě. První dvě canonické osy vysvětlily 23,8% druhové variability dat. Test významnosti vyšel pro všechny osy průkazně  $p < 0,05$ . S přítomností hnízda z vysvětlujících proměnných kladně korelují: válečka prápořitá, srha laločnatá, devěsil lékařský, krušina olšová, svída krvavá, mrkev obecná, metlice srstnatá, třtina křovištní, třezalka tečkovaná, lipnice, ostružiník, ocún jeseň, sadec konopáč, svízel Schultesův, vrbina obecná, bezkolenec rákosovitý, olešník kmínolistý, kostival lékařský a samozřejmě jasan ztepilý. Naopak negativní korelace byla zaznamenána s javorem babykou, habrem obecným, dubem letním, dále pcháč oset, svízel vonný, bedrník větší, plicník tmavý, tolita lékařská (obr. 7).

**Obr. 7.** Vliv pestrosti podrostu a skladby dřevin na přítomnost hnízda model 4a.



vysvětlivky: RubusSP = Rubus sp. (ostružiník), GalSch = Galium schultesii (svízel Schultesův), SympOff = Symphytum officinale (kostival lékařský), PoaSp = Poa sp. (lipnice), Hyper = Hypericum perforatum (třezalka tečkovaná), EupCa = Eupatorium cannabinum (sadeček konopáč), DacGlo = Dactylis glomerata (srha laločnatá), ColAut = Colchicum autumnale (ocůn jeseň), CalEpi = Calamagrostis epigejos (třtina křovištní), FranAl = Frangula alnus (krušina olšová), LysVul = Lysimachia vulgaris (vrbina obecná), DesCae = Deschampsia caespitosa (metlice srstnatá), BetuP = Betula pendula (bříza bělokorá), SelCar = Selinum carvifolia (olešník kmínolistý), PetHy = Petasites hybridus (devětsil lékařský), BrachPi = Brachypodium pinnatum (válečka prápořitá), MolAru = Molinia arundinacea (bezkoleneček rákosovitý), DauCa = Daucus carota (mrkev obecná), SwiSa = Swida sanguinea (svída krvavá), FraxEx = Fraxinus excelsior (jasan ztepilý), AcCamp = Acer campestre (javor babyka), PimMa = Pimpinella major (bedrník větší), VinHir = Vincetoxicum hirundinaria (tolita lékařská), CirsAr = Cirsium arvense (pcháček oset), GalOd = Galium odoratum (svízel vonný), CarpBe = Carpinus betulus (habr obecný), QuerRu = Quercus robur (dub letní), PulOb = Pulmonaria obscura (plicník tmavý).

**Tabulka 29.** Sumární přehled RDA analýzy pro model 4b.

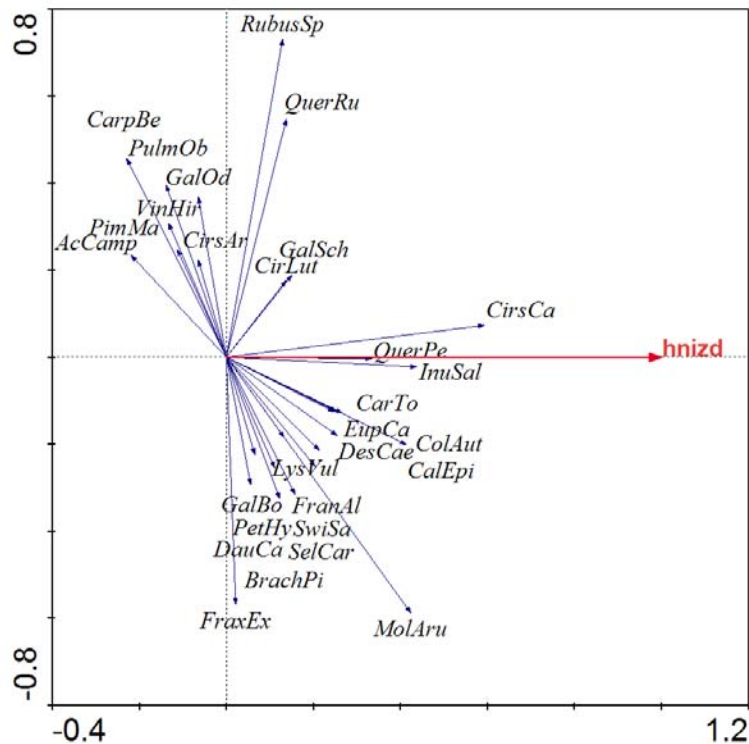
Axes	1	2	3	4	Total variance
Eigenvalues:	0,053	0,158	0,113	0,102	1
Species-environment correlations:	0,609	0	0	0	
Cumulative percentage variance					
of species data:	5,3	21,1	32,5	42,7	
of species-environment relation:	100	0	0	0	
Sum of all eigenvalues					1
Sum of all canonical eigenvalues					0,053

Test of significance of all canonical axes: Trace = 0,053 (F-ratio = 3,947; P-value = 0,001)

Model 4b (obr. 8, tab. 29) ukazuje vliv pestrosti podrostu na počet hnízd na stromě. První dvě canonické osy vysvětlily 21,1% druhové variability dat. Test významnosti vyšel pro všechny osy průkazně  $p < 0,05$ . S počtem hnízd z vysvětlujících proměnných kladně korelují: válečka prápořitá, pcháč šedý, devěsil lékařský, krušina olšová, svída krvavá, třtina křovištní, mrkev obecná, metlice srstnatá, ostružiník, ostřice plstnatá, čarovník pařížský, ocůn jeseň, sadec konopáč, svízel Schultesův, svízel severní, oman vrbolistý, vrbina obecná, bezkolenec rákosovitý, olešník kmínolistý dále dub zimní, dub letní a samozřejmě jasan ztepilý. Naopak negativní korelace byla zaznamenána s těmito rostlinami: javor babyka, habr obecný, pcháč oset, svízel vonný, bedrník větší, plicník tmavý, tolita lékařská (obr. 8).



**Obr. 8.** Vliv pestrosti podrostu a skladby dřevin na počet hnízd na stromě model 4b.



vysvětlivky: RubusSP = Rubus sp. (ostružiník), QuerRu = Quercus rubra (dub letní), GalSch = Galium schultesii (svízel Schultesův), CirLut = Circaea lutetiana (čarovník pařížský), CirsCa = Cirsium canum (pcháč šedý), QuerPe = Quercus petraea (dub zimní), InuSal = Inula salicina (oman vrbolistý), CarTo = Carex tomentosa (ostřice plstnatá), EupCa = Eupatorium cannabinum (sadeč konopie), ColAut = Colchicum autumnale (ocůn jeseň), DesCae = Deschampsia caespitosa (metlice srstnatá), CalEpi = Calamagrostis epigejos (třtina křovištní), LysVul = Lysimachia vulgaris (vrbina obecná), FranAl = Frangula alnus (krušina olšová), SwiSa = Swida sanguinea (svída krvavá), GalBo = Galium boreale (svízel severní), PetHy = Petasites hybridus (devětsil lékařský), DauCa = Daucus carota (mrkev obecná), BrachPi = Brachypodium pinnatum (válečka prápořitá), MolAru = Molinia arundinacea (bezkoleneček rákosovitý), FraxEx = Fraxinus excelsior (jasan ztepilý), SelCar = Selinum carvifolia (olešník kmínolistý), AcCamp = Acer campestre (javor babyka), CirsAr = Cirsium arvense (pcháč oset), PimMa = Pimpinella major (bedrník větší), VinHir = Vincetoxicum hirundinaria (tolita lékařská), GalOd = Galium odoratum (svízel vonný), PlumOb = Pulmonaria obscura (plicník tmavý), CarpBe = Carpinus betulus (habr obecný).

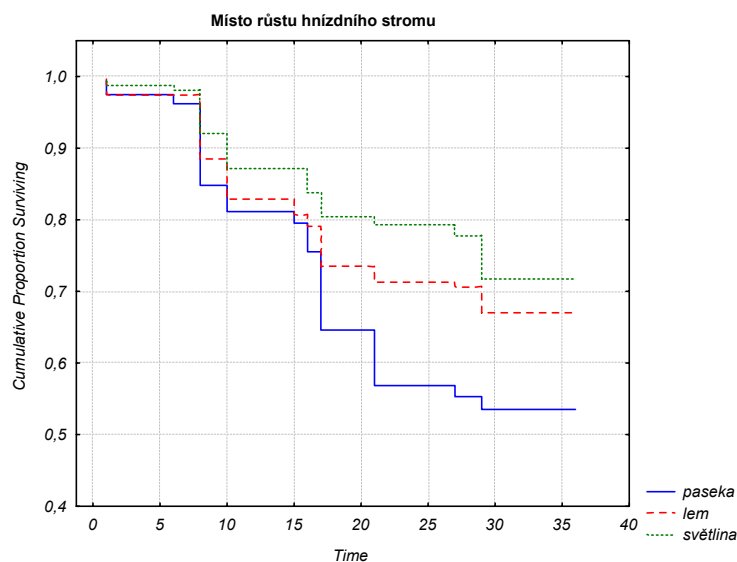
## 4. 4 Analýzy přežívání

**Tabulka 30.** Analýza přežívání parametrů z výsledného regresního modelu 3b.

parametry	počet pozorování	df	test	p
místo růstu stromu	599	2	Chi = 7,85	<b>0,02</b>
zapojení stromu	599	1	z = -1,89	<b>0,050</b>
typ růstu stromu	599	2	Chi = 3,69	0,158
výška stromu	599	5	Chi = 16,42	<b>0,006</b>
výška podrostu	599	5	Chi = 3,86	0,569
výška hmízda nad podrostem	599	6	Chi = 9,56	0,144
vzdálenost hn. od konce větve	599	6	Chi = 6,58	0,361
vzdálenost hn.kolmo od kmene	599	8	Chi = 2,54	0,960
pestrost podrostu	599	4	Chi = 4,55	0,337
hustota podrostu	599	4	Chi = 1,73	0,786
oslunění	599	4	Chi = 4,18	0,382

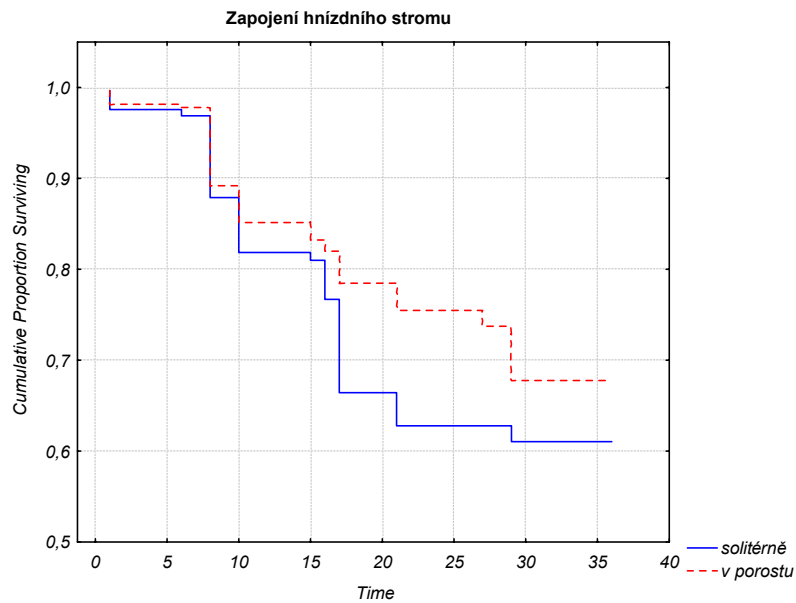
Na zánik hnízda měly průkazný vliv místo růstu stromu, zapojení stromu do porostu a výška hnízdního stromu.

**Graf 6.** Analýza přežívání průkazného parametru místa růstu stromu.



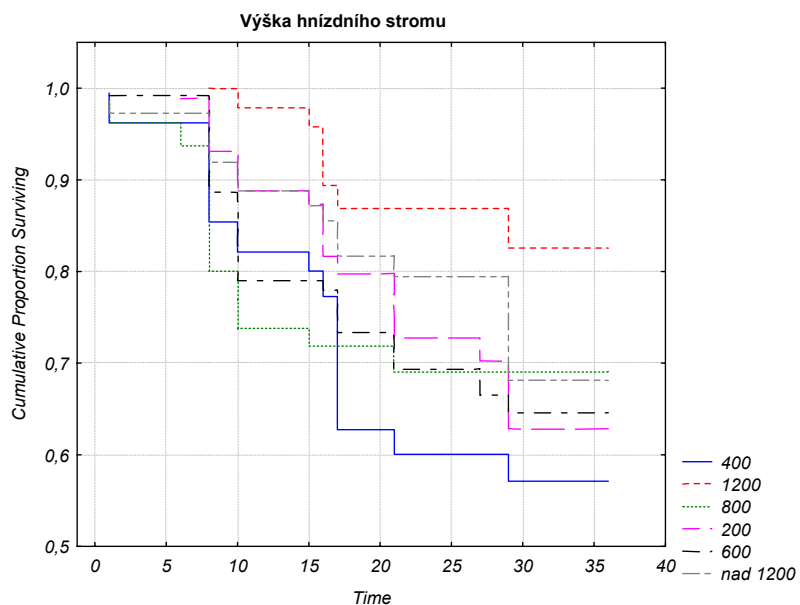
Nejvyšší pravděpodobnost zániku hnízda je, roste-li strom na pasece, vyšší pravděpodobnost je roste-li strom v lemu a dle analýzy má hnízdo nejvyšší šanci na přežití roste-li strom na světlině.

**Graf 7.** Analýza přežívání průkazného parametru zapojení hnízdního stromu.



Vyšší pravděpodobnost zániku hnízda je u solitérů, než u stromů zapojených v porostu

**Graf 8.** Analýza přežívání průkazného parametru výška hnízdního stromu.



Nejvyšší pravděpodobnost zániku hnízda je na stromech vysokých 2 až 4 m. Naopak nejnižší pravděpodobnost zániku hnízda je na stromech vysokých 8 až 12 m a na stromech vyšších.

## 5 Diskuse a závěr

### 5. 1 Diskuse

Sebraná data ukazují, že samice preferuje k naklazení snůšky stromy nízké, s výškou do šesti metrů, kdežto vysoké stromy si vybírají výrazně méně. Co se týče výšky hnízda nad podrostem, ukazuje se, že samice klade snůšky nízko nad vegetací, nejčastěji do výšky tří metrů, preferuje tedy mladé jasany. Počet zapředených listů ukazuje, že nejčastěji je zapředen jeden až dva listy, což by ukazovalo na velmi malá hnízda. Avšak do tohoto rozmezí zasahuje velké množství hnízd s jedním zapředeným listem, která byla predována, či zničena vlivem abiotických podmínek, např. přílišnou mírou oslunění (Freese at al., 2006; Dolek et al., 2007). Tato hnízda výrazně zvyšují četnost malých hnízd, protože housenky, které zahynou v prvním instaru, dokážou zapřést pouze malou část listu. Světová orientace hnízda naznačuje, že samice již při kladení snůšky vyhledává v rámci stromu vyšší míru oslunění. Hnízda jsou orientována v rozmezí jihovýchodního až jihozápadního směru.

Testování parametrů zobecněnými lineárními modely neodhalilo žádný významnější pattern. Zkoušela jsem různé pohledy na danou problematiku. Byly vytvořeny 3 modely. Prvním modelem jsem se pokoušela odhalit vliv parametrů stanoviště a stromu na počet hnízd (GLM model 1a) a na velikost hnízda (GLM model 1b). Druhý model zkoušel odhalit vliv mikrostanoviště na velikost hnízda. Jelikož jsem si vědoma, že výběr parametrů do kategorií stanoviště, mikrostanoviště a strom je velmi subjektivní, byl ve třetím modelu zkoumán vliv všech parametrů na počet hnízd (GLM model 3a) a velikost hnízda (GLM model 3b). Avšak jednotlivé parametry spolu zřejmě silně korelují a proto nebyla nalezena žádná významnější závislost. Z tohoto důvodu byly tyto modely analyzovány i kanonickými analýzami. I když je v těchto modelech vysvětlená variabilita malá, výsledné modely se víceméně shodují s GLM analýzami v programu R. V kanonických modelech byl analyzován i vliv parametrů stanoviště a stromu ve vztahu k přítomnosti nebo absenci hnízd na stromě (RDA model 1c). Do kanonických analýz vstoupily také údaje z botanického průzkumu, kdy byl zkoumán vliv pestrosti podrostu a dřevinné skladby na přítomnost hnízda na stromě (RDA model 4a) a na počet hnízd na stromě (RDA model 4b).

RDA model (1c), kterým byl zjišťován vliv parametrů stromu a stanoviště na přítomnost hnízda ukazuje, že rozhodující kladný vliv na přítomnost hnízda má průměr koruny ve 2 m, preferován je spíše strom rostoucí v porostu než soliterně, což se dobře shoduje s preferencí stromů umístěných v lemu, kde jsou stromy většinou v těsném zápoji. Šanci na přítomnost hnízda na takto umístěném stromě snižuje skutečnost, je-li strom příliš vytáhlý. Preferovány jsou stromy spíše normálního růstu s vyšší výškou a pestrostí podrostu. Důležitou roli ve výběru stromu samicí hraje také intenzita oslunění. S jeho růstem roste i možnost přítomnosti hnízda. Naopak negativní vliv na přítomnost hnízda na stromě má ze sledovaných parametrů hustota podrostu a stromy rostoucí na světlinách, pasekách a soliterně.

Podle modelu RDA (4a), kterým byl zjišťován vliv pestrosti podrostu a dřevinné skladby na přítomnost hnízda na stromě by na pravděpodobnost umístění snůšky měla mít kladný vliv přítomnost rostlin vlhčích stanovišť a lemů, dále přítomnost rostlin výslunných míst (paseky, okraje cest) přítomnost rostlin vlhkých stanovišť a světlých lesů. Podle kladné korelace těchto rostlin s přítomností hnízda lze očekávat preferenci samice k naklazení snůšky na vlhčí a světlejší stanoviště než do stinného lesa. Překvapivě je s přítomností hnízda kladně korelována také třtina křovištní, kterou zarůstá podrost pasek a významně tak snižuje pestrost podrostu a zvyšuje jeho hustotu. Druhová skladba rostlin je však závislá na charakteru stanoviště. Lze předpokládat, že se může jednat o důsledek nevhodnosti stanovišť, kdy volba samice je omezena nedostatkem vhodných míst. Nelze vyvozovat, že třtina křovištní, která zarůstá paseky, je pro motýla atraktivnější než nektaronosné byliny a rostliny spásané housenkami v časném jaru. Negativní korelace byla zaznamenána se stinnými druhy rostlin

Lze říci, že modely ukazují na menší možnost nalezení hnízda na pasece, či na světlině než v lemu. Motýl migruje podél lemů a hledá vhodná stanoviště (ČÍŽEK et al., 2005c; KONVIČKA et al., 2005). To, že stromy na světlinách a pasekách nejsou samicí preferovány v takové míře jako stromy v lemu, je nejspíš způsobeno nevhodnou strukturou těchto míst. Paseka je patrně příliš osluněná a světliny, vznikají v lese pouze náhodným způsobem a jsou tedy velmi malé a izolované. Kladoucí samice se pokouší nalézt vhodnější strukturu porostu, avšak těchto míst je na lokalitě málo. Než by riskovala dlouhé přelety napříč lokalitou, raději klade snůšky v lemu, kde stromy zapojené do porostu vytváří hradbu, kterou nemůže překonat (ČÍŽEK & KONVIČKA 2006). Zde si vybírá dobře osluněné jasany normálního růstu. Je-li strom vytáhlý, snižuje se i pravděpodobnost, že samice na strom umístí snůšku. Charakter podrostu je také

důležitým faktorem, přítomnost hnízda je ovlivněna jeho pestrostí. Samice si vybírá stromy s podrostem, kde jsou zastoupeny nektaronosné rostliny. Zvyšující se hustota podrostu snižuje pravděpodobnost umístění snůšky. Paseky, které zarůstají třtinou, zřejmě nejsou pro samici tak atraktivní jako bylinné lemy.

Model 1a, kterým byl zjišťován vliv parametrů stromu a stanoviště na počet hnízd predikuje jak z analýz GLM, tak z RDA modelu nejvyšší počet hnízd na stromech s velkým průměrem koruny ve 2 m. Vyšší počet hnízd nalézáme na stromech rostoucích soliterně než zapojených do porostu. Dále lze podle modelu očekávat vyšší počet hnízd na stromech vyšších a vytáhlých, které rostou v lemu, jsou obklopeny vyšším podrostem a jsou intenzivněji osluněné. Negativně je dle obou modelů korelován počet hnízd se stromy rostoucími na světlíně, normálního růstu a zapojenými do porostu. Z kanonického modelu lze dále odvodit, že počet hnízd je pozitivně korelován s intenzitou oslunění, hustším a pestřejším podrostem a že vyšší počet hnízd nenalézáme pouze v lemu, ale také na pasece. Naproti tomu z GLM analýz lze odvodit, že s těmito parametry se bude počet hnízd snižovat.

Podle RDA modelu (4b), kterým byl zjišťován vliv pestrosti podrostu a dřevinné skladby na počet hnízd na stromě lze očekávat vyšší počet hnízd s přítomností rostlin vlhkých stanovišť a bylinných lemů, vlhkých stanovišť a světlých lesů. Tyto rostliny, které kladně korelují s počtem hnízd, nalézáme v lemech, na pasekách a na světlínách. Opět se zde setkáváme se třtinou, která sice vystoupila ve výsledném modelu v kladné korelaci s počtem hnízd, avšak pro motýla zřejmě nemá význam. Distribuce rostlin závisí na charakteru stanoviště a nelze tedy hovořit o jejich přímém vlivu na počet hnízd. Naopak negativní korelace s počtem hnízd byla zaznamenána se stinnými druhy rostlin. Můžeme konstatovat, že diverzita rostlin koreluje se světelnými podmínkami, na které reaguje i samice při kladení.

Model 1b, kterým jsem pomocí GLM a RDA analýz zjišťovala vliv parametrů stromu a stanoviště na velikost hnízda, ukazuje opačné trendy než modely předešlé. Malá hnízda jsou nalézána na stromech s velkým průměrem koruny ve 2 m. Jedná se o stromy rostoucí soliterně, normálního růstu, které jsou intenzivněji osluněné a mají pestrý podrost, tedy stromy rostoucí na pasece a v lemu. Pozitivně jsou s velikostí hnízda překvapivě korelovány stromy vytáhlé a zapojené do porostu, které rostou na světlíně s nižší intenzitou oslunění. Dle GLM analýzy by tyto stromy měly mít vyšší a hustší podrost. Lze tedy říci, že světlina by mohla být ideálním stanovištěm, samice sem kladou větší snůšky. Zajímavé je zjištění negativní korelace s intenzitou oslunění.

Skutečnost, že zřejmě existuje horní limit intenzity oslunění pro zdárný vývoj housenek a tedy větší hnízda nalzáme na stanovištích s nižším osluněním je známa (FREESE et al., 2006; DOLEK et al., 2007). Otázkou zůstává, proč samice naší poslední populace nekladou větší počet snůšek na světliny. Příčinou může být zarůstání světlin v Dománovickém lese. Světliny zde mají charakter pařezin s přerostlou spodní etáží. Původně se tedy jednalo o stanoviště, které bylo pro hnědáka ideální (KONVIČKA et al., 2005; FREESE et al., 2006). S postupem času však tyto lokality zarůstají a přestávají plnit úlohu vhodného biotopu. Jelikož imága do vysokého lesa nezalétají (ČÍZEK & KONVIČKA et al., 2006; FRIC & KONVIČKA in review), mohlo by to vysvětlit malý počet hnízdních stromů na světlinách.

V Modelu 2 byl pomocí GLM a RDA analýz zjišťován vliv mikrostanoviště na velikost hnízda. Podle RDA analýzy nevyšel průkazný vliv testovaných parametrů, naproti tomu podle analýzy GLM lze očekávat větší hnízda, bude-li snůška umístěna dále od konce větve. Z terénních pozorování víme, že žír housenek většinou probíhá od začátku větve k jejímu konci, záleží tedy na umístění snůšky. Větší hnízda můžeme očekávat na dlouhých větvích, které poskytnou dostatek potravy pro žír housenek. Negativně s velikostí hnízda koreluje opět intenzita oslunění a výška hnízda nad podrostem. To se shoduje s tím, že samice preferuje nižší jasany a také s předchozím GLM modelem 1b, který ukazuje, že na světlinách kde je nižší míra oslunění nalzáme větší snůšky.

Modely, kterými byl zjišťován vliv všech parametrů na počet hnízd (model 3a) a velikost hnízda (model 3b) neprokázaly významnější závislost vysvětlované proměnné na vysvětlujících proměnných. Parametry z výsledného regresního modelu 3b vstoupily do analýz přežívání. Z testovaných parametrů měly na zánik hnízda pouze tři průkazný vliv. Podle analýzy přežívání parametru místa růstu hnízdního stromu, lze očekávat nejvíce zaniklých hnízd na stromech, které rostou na pasece. V lemu zanikne hnízd méně a nejlepším habitatem se z hlediska přežívání ukazuje umístění hnízda na stromu rostoucím na světlině. Na pasekách s vysokou intenzitou oslunění nemá hnízdo pro svůj vývoj dostatek vlhkosti, může být vysušeno a zanikne (FREESE et al., 2006; Dolek et al., 2007). V lemu hnízda přežívají méně než na světlině, zřejmě ze stejného důvodu jako na pasekách. Intenzita oslunění se v lemu liší podle jeho orientace ke světovým stranám. Je-li lem orientován na jih, bude intenzivně osluněn větší část dne, což může vést k vysušení hnízd a jejich zániku. Světlina se podle modelu ukazuje jako nejlepší stanoviště, hnízda zde mají přiměřenou míru oslunění a nezanikají v takové míře jako na

pasekách a v lemu. Dalším parametrem s průkazným vlivem na zánik hnízd bylo zapojení hnízdního stromu. Vyšší zánik hnízd byl predikován u stromů rostoucích soliterně než u zapojených v porostu. Soliterně rostoucí stromy nalézáme hlavně na pasekách. Vyšší úmrtnost hnízd by mohla být opět zapříčiněna vysokou mírou oslunění. Podle analýzy parametru výšky hnízdního stromu zanikne nejvíce hnízd na stromech vysokých 2 až 4 m. Zánik hnízda na těchto stromech je pravděpodobnější než na stromech s výškou do 2 m a výškou 4 až 6 m, opět by se mohlo jednat o vliv oslunění. Stromy s výškou 2 až 4 m nalézáme převážně na pasekách, kde nejsou hnízda chráněna proti slunečnímu žáru, zároveň mohou tyto stromy poskytnout stín stromům menší výšky. Na stromech vysokých 8 a více metrů není zánik hnízda tak pravděpodobný. Tyto stromy nalézáme v lemu a na přerostlých světlinách, kde je intenzita oslunění menší než na pasekách.

## 5. 2 Závěr

Rekapitulace výsledků analýz naznačuje, že samice se při kladení snůšky zaměřuje především na typ lokality, na které potenciální hnízdní strom roste (lem, paseka, světlina). Srovnáme-li lem a paseku, můžeme konstatovat, že oproti lemu samice na pasece spíše nekladou. Avšak stromy, které jsou na tomto stanovišti samicemi preferované, mají vyšší počet hnízd než stromy v lemu a na světlině. Příčina tohoto ‚shlukování‘ hnízd na jeden jasan může být způsobena tím, že samice, která dolétne na paseku, narazí na jejím konci na hradbu stromů, kterou nemůže překonat (ČÍŽEK & KONVIČKA 2006, WAHLBERG et al 2002, FRIC & KONVIČKA in review) a raději se vyklade, než aby riskovala energeticky náročný přelet na další stanoviště, a proto je na jednotlivých stromech více snůšek. To však nutně neznamená, že je stanoviště vhodnější. Navíc oproti světlině jsou snůšky na této lokalitě malé.

Preference samic klást na stromy v lemu může být způsobena jednak vhodnými podmínkami (intenzita oslunění, pestrý podrost), ale také tím, že motýli podél lemů migrují (ČÍŽEK & KONVIČKA, 2006; FRIC & KONVIČKA, in review) a samice zde tedy zároveň kladou. Na jednotlivých stromech je tedy méně snůšek, ale na druhou stranu v lemu nacházíme nejvíce stromů s hnízdy. S touto hypotézou koresponduje i jistá ‚neochota‘ samic klást na paseky. Je možné, že na této lokalitě se jedná o sekundární projev druhově velmi chudého podrostu, kde převládla třtina. Tento jev je způsoben



naoráváním pasek před výsadbou sazenic. Z výsledků lze také usuzovat na skutečnost, že samice hnědáka osikového patrně rozkládají vykladení vajíček do několika jednotlivých snůšek. To odpovídá i poznatkům o jiných metapopulačních organismech (KONVICKA & KURAS, 1999; ELIASSON & SHAW, 2003) První část snůšky samice pravděpodobně vyklade na místě kde se vylíhne a s druhou snůškou patrně hledá další vhodný biotop. Případně je možné, že část samic se snaží klást na nových stanovištích a část preferuje stávající místa. Je pravděpodobné, že nároky samic na jasan se mění s postupujícím stářím imága. Starší samice patrně při setkání s bariérou stromů v lemu budou spíše klást na jasan v místě bariéry, kterou nemohou překonat. Oproti tomu samice, které jsou nedávno vylíhlé budou hledat nový a vhodnější biotop. Zůstává zde i možnost, že snůšky v lemech jsou na stromech a místech skutečně vhodných pro vývoj, protože je zde distribuováno velké množství hnízd a i když by mladá samice mohla migrovat dál, přesto zde klade.

Dalším důležitým zjištěním je, že samice preferují pestrý podrost okolo stromu kde kladou. Podrost hraje zásadní roli (WAHLBERG, 2001b; ELIASSON & SHAW, 2003; FREESE et al., 2006) při vývoji housenek. Zdá se tedy, že samice dokážou detekovat bohaté bylinné patro, a i proto mohou být více preferovány stromy v lemech s bohatým bylinným patrem než paseky s chudým podrostem, kde převládla třtina křovištní.

Stromy rostoucí na světlině mají nižší intenzitu oslunění, jak bylo zjištěno analýzou přežívání. Na těchto stromech je ve srovnání s lemem a pasekou nejnižší pravděpodobnost zániku hnízda. Na světlině kladou samice i největší snůšky, zdá se, že světlina by mohla být ideálním biotopem, který by zaručil zdárný vývoj housenek. Skutečnost, že samice při výběru vhodného stromu k naklazení snůšky na světliny klade málo, by mohla být dána charakterem světlin na lokalitě. Jedná se o přerostlé pařeziny, u kterých se zvyšuje zapojení stromů, klesá intenzita oslunění a pomalu se přeměňují ve stinné lesní porosty. Tuto myšlenku podporují i nedávné změny na lokalitě. V roce 2007 vznikly místy vlivem nahodilých těžeb nebo rozpadem porostů nové světliny. Tato místa mají strukturu blízkou střednímu lesu. Na těchto místech zde byly v roce 2007 i 2008 pozorována hnízda.

Výsledky analýz svádějí také k interpretaci, že samice hnědáka osikového klade snůšky zcela náhodě, bez ohledu na charakter stromu či stanoviště. Myslím si, že tento závěr by nebyl správný. Na model měl vliv i charakter jednotlivých parametrů, které spolu korelují a možná i proto nebyl nalezen žádný významnější vliv vysvětlujících proměnných. To, že jednotlivé modely vykazují tak málo vysvětlené variability by spíše

odkazovalo na skutečnost, že studium probíhalo u poslední populace hnědáka osikového, která obývá nevhodné stanoviště. Populace se vyskytuje ve vysokokmenném lese, který nemůže uspokojit nároky druhu na biotop. Oproti střednímu lesu poskytuje výrazně méně plochy s vhodnými jasaný. Monitoring na lokalitě probíhá již 8 let, víme že populace vymírá a že její přežití není možné při stávajícím vysokokmenném hospodaření. Z let 2003 a 2008 byla zjištěna planimetrickou metodou z ortofoto snímků průměrná rozloha vhodných stanovišť, která činila 13,4ha (Čížek nepublikovaná data). Geometrický průměr počtu imág z let 2003 až 2008 činí 700 jedinců. Budeme-li počítat s minimální potřebnou velikostí populace, která by zajistila přežití 5000 imág, potřebovali bychom k přežití takto velké populace rozlohu 95,5 ha vhodných stanovišť ( $5000/700 \cdot 13.4$ ). Budeme-li i nadále uvažovat o možnosti přežití populace při stávajícím vysokokmenném hospodaření s obmýtní dobou 100 až 120 let, potřebovali bychom rozlohu 650 až 764ha vhodných biotopů (pasek). Rozloha PR Dománovický les je pouze 200ha, musíme dojít k závěru, že vysokokmenné hospodaření nemůže zajistit dostatečnou rozlohu vhodných biotopů (Čížek nepublikovaná data).

Je nutné si přiznat i riziko, že studium populace, která se pohybuje na hraně vymření a která obývá pravděpodobně stanoviště s nevhodnou strukturou je problematické. V Dománovickém lese je relativně malá plocha, na které jsou zastoupeny vhodné jasaný k naklazení snůšky, vznikají zde velmi malé plochy, na kterých je seskupena velká nabídka mladých jasanů. Samice si tedy z těchto jasanů může vybírat zcela náhodně.

Nicméně po sedmiletém sběru dat na lokalitě je patrné, že některé stromy jsou opakovaně vybírány samicemi pro klazení a hnízda hnědáka se objevují řadu let na stejných stromech, ačkoliv se habituelně neliší od stromů v těsném sousedství, na kterých hnízdo nebylo nikdy nalezeno. Tato skutečnost by ukazovala na možnost, že samice rozlišuje ještě další faktory. Jednou z možností by mohl být vliv různé koncentrace obsahu iridoidních glykosidů v listech jednotlivých jasanů (WAHLBERG, 2001b). Protože otázka prefernce samic je zásadní pro záchranu druhu u nás, měly by být další studie rozšířeny i tímto směrem.

## 6 Literatura

Beneš J, Konvička M, Dvořák J, Fric Z, Havelda Z, Pavlíčko A, Vrabec V, Weidenhoffer Z (2002) Motýli České republiky: Rozšíření a ochrana. I.,II. Společnost pro Ochranu Motýlů, Praha, 857 pp.

Bergman KO, Kindvall O (2004) Population viability analysis of the butterfly *Lopinga achine* in a changing landscape in Sweden. *Ecography* 27, 49-58.

Brown, C.R., Komar, N., Quick, S.B., Sethi, R.A., Panella, N.A., Bomberger Brown, M. & Pfeffer, M. (2001) Arbovirus infection increases with group size. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B. Biological Sciences*, 268, 1833–1840.

Bryant, S.R., Thomas, C.D. & Bale, J.S. (2000) Thermal ecology of gregarious and solitary nettle-feeding nymphalid butterfly larvae. *Oecologia*, 122, 1–10.

Clark, B.R. & Faeth, S.H. (1997) The consequences of larval aggregation in the butterfly *Chlosyne lacinia*. *Ecological Entomology*, 22, 408–415.

Cornell, J.C., Stamp, N.E. & Bowers, M.D. (1987). Developmental change in aggregation, defense, and escape behavior of buckmoth caterpillars, *Hemileuca lucina* (Saturniidae). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 20, 383–388.

Costa JT (1993) Larval ontogeny and survivorship of eastern tent caterpillar colonies. *Journal of Research on the Lepidoptera* 32: 89–98.

Costa, J.T. & Pierce, N.E. (1997) Social evolution in the Lepidoptera: ecological context and communication in larval societies. *The Evolution of Social Behaviour in Insects and Arachnids* (ed. by J. C. Choe and B. J. Crespi), pp. 407–442. Cambridge University Press, Cambridge.

Costa JT, Fitzgerald TD & Janzen DH (2003) Trail-following behavior and natural history of the social caterpillar *Arsenura Armida* in Costa Rica (Lepidoptera: Saturniidae: Arsenurinae). *Tropical Lepidoptera* 12: 17–23.

Cizek, O., Konvicka, M. (2006). What is a patch in a dynamic metapopulation? Mobility of an endangered woodland butterfly, *Euphydryas maturna*. *Ecography* 28: 791-800.

Čížek, O., Konvička, M., Beneš, J. (2005a). Záchraný program hnědáka osikového (*Euphydryas maturna*) v České republice, MS Depon. AOPK Praha.

Čížek, O. (ed.) (2005b). Plán péče o Přírodní rezervaci Dománovický les na období 2006 – 201. MS Depon. KÚ Středočeského kraje.

Čížek O., Beneš J., Konvička M. (2005c), Hnědásek osikový – vymírající motýl evropských lesů. *Sagittaria*, Olomouc, 15 pp.

Damman, H. (1991) Oviposition behaviour and clutch size in a group-feeding pyralid moth, *Omphalocera munroei*. *Journal of Animal Ecology*, 60, 193–204.

Denno, R.F. & Benrey, B. (1997) Aggregation facilitates growth in the neotropical nymphalid butterfly *Chlosyne janais*. *Ecological Entomology*, 22, 133–141.

Despland E., Le Huu, A. (2007) Pros and cons of group living in the forest tent caterpillar: separating the roles of silk and of grouping. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 122: 181–189.

Dolek, M., Freese, A., Cizek, O., Gros, P. (2007) Mortality of early instars in the highly endangered butterfly *Euphydryas maturna* (Linnaeus, 1758) (Nymphalidae). *Nota lepidopterologica* 29: 221- 224.

Ebert G, Rennwald E (1991) Die Schmetterflinge Baden-Württembergs. Band 1: Tagfalter I und II.- Ulmer , Stuttgart.

Eliasson CU (1991) Studier av boknätfjärilens, *Euphydryas maturna* (Lepidoptera, Nymphalidae), förekomst och biology i Västmanland. *Entomologisk Tidskrift* 112, 113-124.

Eliasson CU (2001) Studier av boknätfjärilen (*Euphydryas maturna*) (Lepidoptera: Nymphalidae) i Västmanland 2 - Fenologi, protandri, konskvot och parningslek. *Entomologisk Tidskrift* 122, 153-167.

Eliasson CU, Shaw MR (2003) Prolonged life cycles, oviposition sites, foodplants and *Cotesia* parasitoids of Melitaeini butterflies in Sweden. *Oedippus* 21, 1-42.

Ellner, S. P. and Fussmann, G. 2003. Effects of successional dynamics on metapopulation persistence. *Ecology* 84:882-889.

Essayan, R. (1999). Contribution à la connaissance du Damier du Frêne (*Euphydryas maturna* Linne', 1758) en Bourgogne: statut et protection. *Alexandria* 21, 241-249.

Fitzgerald, T.D. (1993) Sociality in caterpillars. *Caterpillars: Ecological and Evolutionary Constraints on Foraging* (ed. By N. E. Stamp and T. M. Casey), pp. 372-404. Chapman & Hall, London.

Freese A, Benes J, Bolz R, Cizek O, Dolek M, Geyer A, Gros P, Konvička M, Liegl A, Stettmer C (2006) Habitat use of the endangered *Euphydryas maturna* butterfly and forestry practices in Central Europe. *Animal Conservation* 9, 388-397.

Fric Z, Konvička M (in review) Partitioning dispersal – effects of landscape geometry, matrix, habitat quality and conspecifics on movements of a butterfly.

Fuller RJ, Green GH (1998) Effects of woodland structure on breeding bird populations in stands of coppiced lime (*Tilia cordata*) in western England over a 10-year period. *Forestry* 71, 199-218.

Giraldeau LA & Caraco T (2000) *Social Foraging Theory*. Princeton University Press, Princeton, NJ, USA.

Hanski, I. 1999. *Metapopulation ecology*. Oxford Univ. Press.

Hanski, I. and Gilpin, M. E. (eds) 1997. *Metapopulation biology. Ecology: genetics and evolution*. Academic Press.

Hanski, I. and Ovaskainen, O. 2003. *Metapopulation theory for fragmented landscapes.* *Theor. Popul. Biol.* 64: 119–127.

Hastings, A. 2003. *Metapopulation persistence with age-dependent disturbance or succession.* *Science* 301: 1525–1526.

van Helsdingen, P.J., Willems, L. & Speight, M.C.D. (Eds) (1996). *Background information on invertebrates of the habitats directive and the Bern Convention. Part I – Crustacea, Coleoptera and Lepidoptera*. Strasbourg: Council of Europe.

Hochberg, M.E. (1991) *Viruses as costs to gregarious feeding behaviour in the Lepidoptera.* *Oikos*, 61, 291–296.

Höttinger H, Pennerstorfer J (1999) *Rote Listen ausgewählter Tiergruppen Niederösterreichs – Tagfalter (Lepidoptera: Rhopalocera & Hesperiiidae)*. Amt der Niederösterreichischen Landesregierung, Abteilung Naturschutz, St. Pölten.

Hunter, A.F. (2000) *Gregariousness and repellent defences in the survival of phytophagous insects.* *Oikos*, 91, 213–224.

Charnov, E.L., Orians, G.H. & Hyatt, K. (1976) *Ecological implications of resource depression.* *American Naturalist*, 110, 247–259.

Joos, B., Casey, T.M., Fitzgerald, T.D. & Buttemer, W.A. (1988) *Roles of tents in behavioural thermoregulation of eastern tent caterpillars.* *Ecology*, 69, 2004–11.

Klok, C.J. & Chown, S.L. (1999) *Assessing the benefits of aggregation: thermal biology and water relations of anomalous Emperor Moth caterpillars.* *Functional Ecology*, 13, 417–427.

- Komonen, A. 1997. Kirjoverkkoperhosen (*Euphydryas maturna*) ja punakeltaverkkoperhosen (*Euphydryas aurinia*) loiskiltojen rakenne Suomessa. *Baptria* 22: 105-109.
- Konvička M, Čížek L, Beneš J (2004) Ohrožený hmyz nížinných lesů: ochrana a management. *Sagittaria*, Olomouc.
- Konvicka, M., O. Cizek, L. Filipova, Z. Fric, J. Benes, M. Krupka, J. Zamecnik & Z. Dockalova 2005. For whom the bells toll: demography of the last population of the butterfly *Euphydryas maturna* in the Czech Republic. – *Biologia* 60: 551–557.
- Konvicka M, Kuras T (1999) Population structure and the selection of oviposition sites of the endangered butterfly *Parnassius mnemosyne* (Lepidoptera: Papilionidae) in the Litovelské Pomoraví, Czech Republic. *Journal of Insect Conservation* 3, 211-223.
- Krause J & Ruxton GD (2002) *Living in Groups*. Oxford University Press, Oxford, UK.
- Kudrna O (2002) The distribution atlas of European butterflies. *Oedippus* 20, 1-343.
- Lawrence, W.S. (1990) The effects of group size and host species on development and survivorship of a gregarious caterpillar *Halisidota caryae* (Lepidoptera: Arctiidae). *Ecological Entomology*, 15, 53–62.
- Osborne, K.H., Redak, R.A. (2000). Microhabitat conditions associated with the distribution of postdiapause larvae of *Euphydryas editha quino* (Lepidoptera: Nymphalidae). *Annals of the Entomological Society of America* 93, 110-114.
- Pivničková, M. (1978). Botanický IP navržené SPR Dománovický les. MS depon. AOPK, Praha.
- Porter, K. (1984). Sunshine, sex ratio and behavior of *Euphydryas aurinia* larvae. In *The biology of butterflies: symposium of the Royal Entomological Society of London*: 309–311. Vane-Wright, R.T. & Ackery, P.R. (Eds). London: Academic Press.

Reavey D (1993) Why body size matters to caterpillars. *Caterpillars: Ecological and Evolutionary Constraints on Foraging* (ed. by NE Stamp & TM Casey), pp. 248–282. Chapman & Hall, New York, NY, USA.

Reader T & Hochuli DF (2003). Understanding gregariousness in a larval Lepidopteran: the roles of host plant, predation, and microclimate. *Ecological Entomology* 28, 729–737.

Reed DH, O'Grady JJ, Brook BW, Ballou JD, Frankham R (2003) Estimates of minimum viable population sizes for vertebrates and factors influencing those estimates. *Biological Conservation* 113, 23-34.

Ruf, C. & K. Fiedler 2005 (1999). Colony survivorship of social caterpillars in the field: A case study of the smaller egg moth (Lepidoptera: Lasiocampidae). – *Journal of Research on the Lepidoptera* 38, 15–25.

Sádlo J., Pokorný P., Hájek P., Dreslerová D., Cílek V. (2005). *Krajina a revoluce: významné přelomy ve vývoji kulturní krajiny Českých zemí*, Malá Skála, Praha 248 pp.

Selonen V (1997) Kirjoverkkoperhosen (*Euphydryas maturna*) ja ratamoverkkoperhosen (*Mellicta athalia*) populaatiorakenne ja habitaatinvalinta. *Baptria* 22: 137-144.

Schiller, R. & Graul, M. 2000. Zur Situation von *Euphydryas maturna*, *Maculinea nausithous* und *M. teleius* in der Region Leipzig – ein Zwischenbericht. *Insecta*, Berlin 6: 54–56.

Sparks TH, Porter K, Greatorex-Davies JN, Hall ML, Marrs RH (1994) The choice of oviposition sites in woodland by the Duke of Burgundy butterfly *Hamearis lucina* in England. *Biological Conservation* 70, 257-264.

Stamp, N.E.(1980) Egg deposition patterns in butterflies: why do some species cluster their eggs rather than deposit them singly? *American Naturalist*, 115, 367–380.



Stamp, N.E. & Bowers, M.D. (1990) Variation in food quality and temperature constrain foraging of gregarious caterpillars. *Ecology*, 71, 1031–1039.

Tolman, T. & Lewington, R. (1998). *Die Tagfalter Europas und Nordwestafrikas*. Stuttgart: Kosmos.

Van Swaay, CAM, Warren MS (1999) *Red Data Book of European Butterflies (Rhopalocera)*. Nature and Environment Series No. 99. Council of Europe, Strasbourg, 260 pp.

Vogler, W. (1980). Zur geographischen Verbreitung von *Euphydryas* (*Melitaea*) *matura* L. in Europa und Asien (Lep. Nymphalidae). *Mitt. Int. Entomol. Ver. Frankfurt a. M.* 5, 1–26.

Wahlberg N (2001a) On the status of the scarce fritillary *Euphydryas matura* (Lepidoptera: Nymphalidae) in Finland. *Entomological Fennica* 12, 244-250.

Wahlberg, N., (2001b). The Phylogenetics and Biochemistry of host plant specialization in Melitaeine Butterflies (Lepidoptera: Nymphalidae). *Evolution* 55: 522 – 53.

Wahlberg, N., Klemetti, T., Selonen, V. & Hanski, I. (2002). Metapopulation structure and movements in five species of checkerspot butterflies. *Oecologia* 130, 33–43.

Warren MS, Key RS (1991) Woodlands: Past, present and potential for insects. In: Collins NM, Thomas JA (eds) *The Conservation of Insects and their Habitats*. pp. 155-212. Academic Press, London.

Weiss, S.B., Murphy, D.D., White R.R. (1988). Sun, slope and butterflies: Topographic determinants of habitat quality for *Euphydryas matura*. *Ecology* 69, 1486-1496.

## 7 Přílohy

**Foto 1.** Samice kladoucí snůšku na list jasanu.



**Foto 2.** Čerstvě nakladená snůška na listu jasanu.



**Foto 3.** Čerstvě vylíhlé housenky.



**Foto 4.** Pohled do zapředeného hnízda, housenky 2. až 4. instaru.



**Foto 5.** Primárně zapředené hnízdo.



**Foto 6.** Jarní housenka *Euphydryas maturna*.



**Tabulka 31.** Ukazuje počet snímků v okolí stromů z botanického průzkumu v roce 2001

Celkový počet snímků v okolí stromů s hnízdy byl 32. Celkový počet snímků v okolí stromů bez hnízd byl 40.

Patro	Druh rostliny	Počet snímků v okolí stromů bez hnízd s přítomností rostliny.	Počet snímků v okolí hnízdních stromů s přítomností rostliny.
bylinné	<i>Acer campestre</i>	3	17
bylinné	<i>Acer pseudoplatanus</i>	2	0
bylinné	<i>Aegopodium podagraria</i>	1	0
bylinné	<i>Agrostis sp.</i>	0	1
bylinné	<i>Actaea spicata</i>	0	1
bylinné	<i>Ajuga reptans</i>	3	0
bylinné	<i>Angelica sylvestris</i>	1	1
bylinné	<i>Apera spica-venti</i>	0	3
bylinné	<i>Aquilegia vulgaris</i>	1	1
bylinné	<i>Arctium tomentosum</i>	1	1
bylinné	<i>Astragalus glycyphyllos</i>	1	2
bylinné	<i>Betonica officinalis</i>	2	0
bylinné	<i>Betula pendula</i>	8	0
bylinné	<i>Brachypodium pinnatum</i>	8	3
bylinné	<i>Brachypodium sylvaticum</i>	8	26
bylinné	<i>Calamagrostis epigejos</i>	14	5
bylinné	<i>Campanula persicifolia</i>	2	0
bylinné	<i>Campanula rapunculoides</i>	1	3
bylinné	<i>Carex sp.</i>	1	0
bylinné	<i>Carex sylvatica</i>	2	5
bylinné	<i>Carex flacca</i>	5	2
bylinné	<i>Carex hirta</i>	1	1
bylinné	<i>Carex pallescens</i>	1	0
bylinné	<i>Carex tomentosa</i>	2	2
bylinné	<i>Carpinus betulus</i>	8	15
bylinné	<i>Centaureum minus</i>	1	0
bylinné	<i>Chaerophyllum sp.</i>	0	1
bylinné	<i>Circaea lutetiana</i>	2	3
bylinné	<i>Cirsium arvense</i>	6	5
bylinné	<i>Cirsium sp.</i>	1	0
bylinné	<i>Cirsium palustre</i>	1	0
bylinné	<i>Cirsium canum</i>	1	1
bylinné	<i>Clinopodium vulgare</i>	5	2
bylinné	<i>Colchicum autumnale</i>	7	0
bylinné	<i>Convallaria majalis</i>	9	14
bylinné	<i>Corylus avellana</i>	1	2
bylinné	<i>Crataegus sp.</i>	11	14
bylinné	<i>Dactylis polygama</i>	2	3
bylinné	<i>Dactylis glomerata</i>	4	0
bylinné	<i>Daucus carota</i>	4	0
bylinné	<i>Deschampsia caespitosa</i>	8	1
bylinné	<i>Elytrigia repens</i>	0	2
bylinné	<i>Euonymus europaea</i>	4	3
bylinné	<i>Eupatorium cannabinum</i>	8	4
bylinné	<i>Euphorbia cyparissias</i>	0	1
bylinné	<i>Festuca pratensis</i>	0	1
bylinné	<i>Filipendula vulgaris</i>	4	2
bylinné	<i>Fragaria vesca</i>	8	11

<b>Patro</b>	<b>Druh rostliny</b>	<b>Počet snímků v okolí stromů bez hnízd s přítomností rostliny.</b>	<b>Počet snímků v okolí hnízdních stromů s přítomností rostliny.</b>
bylinné	<i>Frangula alnus</i>	6	1
bylinné	<i>Fraxinus excelsior</i>	23	20
bylinné	<i>Galeobdolon luteum</i>	1	0
bylinné	<i>Galeopsis sp.</i>	1	1
bylinné	<i>Galeopsis speciosa</i>	0	1
bylinné	<i>Galinsoga parviflora</i>	1	0
bylinné	<i>Galium boreale</i>	8	12
bylinné	<i>Galium schultesii</i>	4	0
bylinné	<i>Galium odoratum</i>	5	15
bylinné	<i>Gentianella sp.</i>	1	0
bylinné	<i>Geum urbanum</i>	1	9
bylinné	<i>Glechoma hederacea</i>	1	1
bylinné	<i>Heracleum sphondylium</i>	6	3
bylinné	<i>Hieracium sp.</i>	2	0
bylinné	<i>Hypericum perforatum</i>	8	3
bylinné	<i>Impatiens parviflora</i>	7	2
bylinné	<i>Inula salicina</i>	3	3
bylinné	<i>Juncus effusus</i>	1	0
bylinné	<i>Knautia arvensis</i>	0	1
bylinné	<i>Lapsana communis</i>	0	1
bylinné	<i>Lathyrus niger</i>	1	3
bylinné	<i>Lathyrus pratensis</i>	2	0
bylinné	<i>Ligustrum vulgare</i>	7	12
bylinné	<i>Lycopus europaeus</i>	1	1
bylinné	<i>Lysimachia nummularia</i>	2	4
bylinné	<i>Lysimachia vulgaris</i>	9	2
bylinné	<i>Maianthemum bifolium</i>	4	1
bylinné	<i>Melampyrum sylvaticum</i>	1	6
bylinné	<i>Melica nutans</i>	0	1
bylinné	<i>Melittis melissophyllum</i>	4	8
bylinné	<i>Mentha arvensis</i>	1	1
bylinné	<i>Milium efusum</i>	0	1
bylinné	<i>Molinia arundinacea</i>	20	6
bylinné	<i>Physalis alkekengi</i>	1	0
bylinné	<i>Petasites hybridus</i>	4	0
bylinné	<i>Picea abies</i>	3	2
bylinné	<i>Pimpinella major</i>	0	3
bylinné	<i>Plantago major</i>	1	0
bylinné	<i>Poa sp.</i>	4	0
bylinné	<i>Poa nemoralis</i>	2	3
bylinné	<i>Polygonatum multiflorum</i>	2	7
bylinné	<i>Populus tremula</i>	2	0
bylinné	<i>Potentilla reptans</i>	8	5
bylinné	<i>Potentilla erecta</i>	9	2
bylinné	<i>Primula veris</i>	4	1
bylinné	<i>Prunella vulgaris</i>	0	2
bylinné	<i>Prunus spinosa</i>	7	7
bylinné	<i>Pulmonaria obscura</i>	6	15
bylinné	<i>Quercus petraea</i>	5	11
bylinné	<i>Quercus robur</i>	3	0
bylinné	<i>Quercus rubra</i>	2	11
bylinné	<i>Ranunculus sp.</i>	1	0
bylinné	<i>Rosa sp.</i>	5	2
bylinné	<i>Rubus sp.</i>	23	39
bylinné	<i>Salix caprea</i>	2	1



Patro	Druh rostliny	Počet snímků v okolí stromů bez hnízd s přítomností rostliny.	Počet snímků v okolí hnízdních stromů s přítomností rostliny.
keřové	<i>Acer campestre</i>	1	4
keřové	<i>Acer campestre</i>	1	4
keřové	<i>Acer campestre</i>	1	4
stromové	<i>Acer campestre</i>	0	4
stromové	<i>Acer pseudoplatanus</i>	0	1
stromové	<i>Betula pendula</i>	2	5
stromové	<i>Carpinus betulus</i>	1	10
stromové	<i>Cerasus avium</i>	0	1
stromové	<i>Fraxinus excelsior</i>	21	27
stromové	<i>Larix decidua</i>	2	6
stromové	<i>Malus sylvestris</i>	0	3
stromové	<i>Picea abies</i>	4	4
stromové	<i>Pinus sylvestris</i>	0	1
stromové	<i>Pyrus communis</i>	0	1
stromové	<i>Quercus petraea</i>	0	25
stromové	<i>Quercus robur</i>	2	1
stromové	<i>Quercus rubra</i>	1	6
stromové	<i>Sorbus aucuparia</i>	0	2
stromové	<i>Swida sanguinea</i>	1	0
stromové	<i>Tilia cordata</i>	2	9
stromové	<i>Ulmus glabra</i>	0	3