

Univerzita Palackého v Olomouci
Přírodovědecká fakulta
Katedra ekologie a životního prostředí



Habitatový model jasoně červenookého,
Parnassius apollo L.,
jakožto podklad pro strategickou ochranu druhu

Bc. Michael Cabejšek

Diplomová práce

předložená

na Katedře ekologie a životního prostředí
Přírodovědecké fakulty Univerzity Palackého v Olomouci

jako součást požadavků

k získání titulu Mgr. v oboru

Ekologie a ochrana životního prostředí

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

Olomouc 2023

Cabejšek M. 2023. Habitatový model jasoně červenookého, *Parnassius apollo* L., jakožto podklad pro strategickou ochranu druhu [diplomová práce]. Olomouc: Katedra ekologie a ŽP PřF UP v Olomouci. 36 s. 5 příloh, česky.

Abstrakt

Jasoně červenooký (*Parnassius apollo*) je populárním, kriticky ohroženým, významným deštníkovým a vlajkovým druhem, který v průběhu 20. století zaznamenal zásadní pokles lokalit v celé západní části svého areálu rozšíření. V rámci své práce jsem vytvořil distribuční (habitatový) model (SDM), který dovede identifikovat vhodné lokality pro dlouhodobé přežívání druhu v prostředí. Pro konstrukci a testování SDM jsem použil metodu a software MaxEnt. Pomocí regionálních expertů jsem shromáždil přesně lokalizovaná nálezová data jasoně červenookého ze Slovenska. V ArcGIS jsem připravil vrstvy environmentálních proměnných, odstranil vysoce korelované proměnné se SDM Toolboxem (součást ArcGIS), vyhodnotil nejlepší model pomocí funkce ENMevaluate v RStudiosu, a nakonec v programu MaxEnt sestavil pro území Slovenské republiky habitatový model jasoně červenookého. Výsledky jsem projektoval na území České republiky. Vypočtený model s vysokou přesností predikuje lokality vhodné pro výskyt druhu (AUC = 0,995, SE 0,004), nejdůležitějšími prediktory modelu jsou svažitost (52,1 %), lesnatost (31,2 %) a přítomnost vápenců jako geologického podloží (14,3 %). Lokality vyhodnocené modelem jako vhodné jsou plošně velmi malé a zpravidla izolované, na území Slovenska jsou soustředěny především ve Strážovských vrších, Tatrách a v Muránské planině. V případě České republiky lze dle SDM identifikovat jako vhodnou pro výskyt druhu v podstatě jedinou lokalitu, tj. soubor vápencových bradel a lomů ve Štramberku. Vytvořený habitatový model lze považovat za vhodný nástroj strategického plánování ochrany jasoně červenookého ve středoevropském regionu.

Klíčová slova: Česká republika; habitatový model; MaxEnt; modelování ekologické niky; modelování výskytu druhu; ochrana biodiverzity; Slovenská republika

Cabejšek M. 2023. Habitat model of the Apollo butterfly, *Parnassius apollo* L., as a basis for strategic conservation of the species [master's thesis]. Olomouc: Department of Ecology and Environmental Sciences, Faculty of Science, Palacký University Olomouc. 36 pp. 5 Appendices, Czech.

Abstract

The Apollo butterfly (*Parnassius apollo*) is a popular, critically endangered, important umbrella and flagship species that has experienced a major decline in habitat throughout the western portion of its range during the 20th century. In this study, I created Species Distribution Model (SDM) which is able to identify suitable sites for the long-term survival of the species in the environment. I used the MaxEnt method and same-name software to construct and test the SDM. With the help of regional experts, I collected precisely localized record data of the ApolloApollo butterfly from Slovakia. I prepared environmental variable layers in ArcGIS, removed highly correlated variables with the SDM Toolbox (part of ArcGIS), evaluated the best model using the ENMevaluate function in RStudio, and finally in MaxEnt software created a habitat model of the Apollo butterfly in the territory of the Slovakia. I projected the results to the territory of the Czech Republic. The calculated model predicts with high accuracy sites suitable for the species (AUC = 0.995, SE 0.004), the most important predictors of the model are slope (52.1%), tree cover (31.2%) and the presence of limestone as a geological substrate (14.3%). The sites evaluated by the model as suitable are very small and usually isolated, in Slovakia they are concentrated mainly in the Strážov Mountains, Tatra Mountains and Muráň Plateau. In the case of the Czech Republic, according to the SDM, essentially only one site can be identified as suitable for the occurrence of the species, a set of limestone bradels and quarries in Stramberk. Created habitat model can be considered as a valuable tool for strategic planning of the Apollo butterfly conservation in the Central European region.

Key words: biodiversity conservation; ecological niche modeling; habitat model; MaxEnt; Species Distribution Modeling

Prohlášení

Prohlašuji, že jsem diplomovou práci vypracoval samostatně pod vedením RNDr. Tomáše Kurase, Ph.D., a jen s použitím citovaných literárních pramenů.

V Olomouci 16. května 2023

.....

podpis

Obsah

Seznam tabulek	vii
Seznam obrázků	viii
Poděkování.....	ix
Úvod.....	1
Cíle práce	4
Materiál a metody	5
Studovaný druh	5
Studované území a příprava dat pro analýzu	5
Analýza dat	9
Výsledky	11
Habitatový model jasoně červenookého na Slovensku	11
Validace habitatového modelu.....	16
Diskuze	20
Habitatový model jasoně červenookého a jeho limity	20
Prediktory modelu.....	20
Aplikace modelu v ochraně jasoně červenookého.....	21
Závěr	24
Literatura.....	25
Příloha 1	28
Příloha 2 A	29
Příloha 2 A – pokračování	30
Příloha 2 B	31
Příloha 2 C	32
Příloha 3 A	33
Příloha 3 B	34
Příloha 4.....	35
Příloha 5.....	36

Seznam tabulek

Tabulka 1. Pravděpodobnost výskytu vápenců v jednotlivých horninách geologické mapy Slovenska.	7
Tabulka 2. Seznam použitých mapových vrstev, jejich původní rozlišení a zdroj. Klimatické proměnné jsou souborem dlouhodobých průměrů pro každý měsíc v roce, tedy celkem 12 mapových vrstev pro každou klimatickou proměnnou (s výjimkou roční sumy slunečního záření a srážek). Klimatické proměnné dle fenologie jsou klimatické proměnné přepočítané dle vývojových stádií studovaného druhu.	8
Tabulka 3. Důležitost prediktorů pro model jasoně červenookého na Slovensku. Uveden relativní přínos (<i>Percent contribution</i>) a citlivost k permutaci (<i>Permutation importance</i>)	14
Tabulka 4. Srovnání suitability lokalit, ze kterých pochází recentní nálezová data (po r. 2010). Pro dokreslení uvedena i nadmořská výška. Výsledky souhlasí s dřívějšími pozorováními, že níže položené populace jsou náchylnější k vymírání.	15

Seznam obrázků

- Obr. 1.** Habitatový model jasoně červenoookého na Slovensku. Odstíny modré představují méně vhodná místa, odstíny zelené podmínky, ve kterých se jasoň běžně vyskytuje, odstíny červené lokalizují obzvláště vhodné podmínky prostředí pro výskyt druhu 12
- Obr. 2.** Průměrná sensitivita jako funkce falešné positivity. Osa x reprezentuje falešnou pozitivitu dat (*Specificity* je podíl správně určených absencí), osa y reprezentuje podíl správně určené přítomnosti druhu (*Omission Rate* je falešná negativita dat). Čím vyšší AUC, tím výkonnější model.....13
- Obr. 3.** Průměrná falešná negativita (*Mean omission on test data*) a podíl studovaného území s vhodnými podmínkami pro studovaný druh (Mean area) jako funkce kumulativní prahové hodnoty. Kumulativní prahová hodnota určuje, od jaké hodnoty je habitat pro druh příznivý.....14
- Obr. 4.** *Jackknife of test gain*. Zelenošedou je znázorněn výkon modelu bez dané proměnné, modrou barvou výkon modelu za použití pouze dané proměnné. Červená barva ukazuje výkon modelu se všemi proměnnými 15
- Obr. 5 b.** Odpovědní křivky (*Response curves*) pro sluneční příkon za období výskytu housenky, za období výskytu imág a průměrná rychlost větru za období výskytu housenky, v kontextu ostatních proměnných. Na ose x je vynesena intenzita faktoru, na ose y suitabilita. Modře standartní odchylka, červeně průměr 10 replikací..... 18
- Obr. 6.** Habitatový model jasoně červenoookého na Slovensku. Odstíny modré představují méně vhodná místa, odstíny zelené podmínky, ve kterých se jasoň červenoooký běžně vyskytuje, odstíny červené lokalizují obzvláště vhodné podmínky prostředí pro výskyt druhu.....19

Poděkování

V první řadě bych chtěl poděkovat vedoucímu mé práce, RNDr Tomáši Kurasovi, Ph.D., za odborné vedení a za všechny čas, který mi byl ochotný v rámci konzultací věnovat. Práce by nemohla vzniknout ani bez Ing. Marka Bednáře, Ph.D., kterému tímto děkuji za veškerou pomoc spojenou s programy ArcMap, RStudio a MaxEnt. Poděkování patří i MUDr. Karolu Křížovi, Bc. Daliboru Sobíkovi, RNDr. Jánů Kulfánovi, CSc a Andrzej Krzyżankovi, a to za pomoc při kompletaci recentních nálezových dat jasoně červenookého z území Slovenska. Paní Ing. Ladě Hýlové, Ph.D., děkuji za poskytnutí svých znalostí a zkušeností z terénu při tvorbě podkladové mapové vrstvy přítomnosti vápenců. A konečně, chtěl bych poděkovat i Bc. Simoně Otypkové, spolužačce a kamarádce, že byla vždy tím prvním člověkem, na kterého jsem se mohl obrátit při řešení problémů, které vyvstaly při vypracovávání této práce.

V Olomouci, 16. května 2023

Úvod

Jasoň červenooký, *Parnassius apollo* Linnaeus, 1785, je všeobecně známým, z ochranářského i celospolečenského hlediska velmi oblíbeným druhem denního motýla z čeledi otakárkovitých (Papilionidae). Vzhledem ke své atraktivitě, ekologii a statutu ohrožení, jej lze považovat za typický vlajkový druh, deštníkový druh a významný indikátor kvality prostředí (Boggs et al., 2003).

Figuruje ve většině národních i mezinárodních legislativních dokumentech Evropy. Na mezinárodní úrovni byl zařazen v příloze IV Směrnice Rady 92/43/EHS mezi prioritní druhy, je součástí přílohy II Bernské úmluvy a obchodování s ním je regulováno přílohou II Úmluvy CITES. Na území České republiky je zvláště chráněný v kategorii „kriticky ohrožený“ (*sensu* Vyhl. MŽP ČR č. 395/1992 Sb.), obdobně jako na Slovensku (Vyhl. MŽP SR, č. 24/2003 Z. z.).

V Červeném seznamu ohrožených druhů IUCN (verze 2022-2) je zařazen do kategorie „vyžadující pozornost“ (LC), v Červené knize motýlů Evropy do kategorie „ohrožený“ (NT) (Van Swaay & Warren 1999), v Červeném seznamu bezobratlých České republiky je klasifikovaný jako „kriticky ohrožený“ (CR) (Hejda et al., 2017) a na Slovensku je řazený v kategorii „ohrožený“ (EN) (Kulfan & Kulfan 2001).

Areál jasoně červenookého je značně rozsáhlý, od jižního Španělska přes Evropu, Blízký východ a jižní Sibiř až po Mongolsko, nicméně jeho výskyt v rámci areálu je výrazně ostrůvkovitý (Beneš et al., 2002; Nakonieczny et al., 2007). Většina evropských lokalit je soustředěna do velkých pohoří, jako jsou Alpy, Karpaty, Pyreneje, Apeniny a pohoří Balkánu (Kříž, 2011; Nadler et al., 2021), kde typicky osídluje otevřená slunná xerothermní společenstva s nezapojeným vegetačním krytem, často s vápencovým podložím (van Swaay a Warren, 1999; Beneš et al., 2002).

Uvedená habitatová vazba je náhradním prostředím, na které se jasoň červenooký musel v průběhu holocénu adaptovat. Původně totiž obýval chladné sprašové stepi, ale ty se v postglaciálu, v souvislosti se změnou klimatu, začaly razantně zmenšovat (v Evropě zanikly zcela), a tak musel jasoň před změnou podmínek ustoupit do vyšších nadmořských výšek a do specifických, edaficky podmíněných typů stanovišť. V přechodu na nový habitat hrál významnou roli rozchodník bílý (*Sedum album* L.), který je oproti původní živné rostlině (okruh *Hylotelephium telephium*) schopný růst ve vyšších nadmořských výškách a často porůstá vápence. Z typicky stepního druhu se tak jasoň

červenooký stal druhem obývajícím horské stepi a kamenitá prostředí (Todisco et al., 2010, Sbaraglia et al., 2022).

Dříve býval jason červenooký relativně častým druhem, vyskytoval se na mnoha lokalitách a mnohdy ve velkých početnostech. V průběhu 20. století ovšem zaznamenal dramatický pokles početnosti, a to zejména v západní části svého areálu a v zemích střední Evropy (Swaay a Warren, 1999; Beneš et al., 2002; Pierzynowska et al., 2019). V Bělorusku, Litvě, Lotyšsku a patrně také na Ukrajině, je jason červenooký evidován jako vyhynulý (Swaay a Warren 1999; Nadler et al. 2021). V České republice vyhynula poslední původní populace roku 1935 (Šveska, 1977). V roce 1986 byl ovšem úspěšně repatriován ve Štramberku (Lukášek, 2000; Beneš et al., 2002). Na Slovensku byl druh ještě v polovině 20. století znám z přibližně 570 lokalit (srovnej Hrubý, 1964; Reiprich & Okáli 1989). Z tohoto počtu v současnosti přežívá pouze na několika desítkách, a to mnohdy na hranici detekovatelnosti (Kříž et al., 2011).

Příčiny zániku mnoha lokálních populací jasoně červenookého jsou dobře zdokumentovány. Vesměs se ztotožňují se zánikem biotopů druhu, a to jak v důsledku upuštění od tradičního způsobu hospodaření (zejména pastvy), tak cíleným zalesňováním dříve bezlesých lokalit (Swaay a Warren 1999; Nakonieczny et al., 2007).

V posledních letech někteří autoři upozorňují na skutečnost, že zánik biotopu, a tedy i lokálních populací jasoně, bude patrně akcentovat klimatická změna (Parmesan et al., 2006; Sbaraglia et al., 2023). Již byl popsán posun jeho areálu jak v longitudinálním, latitudinálním, tak i altitudinálním směru (viz Rödder et al. 2021). Především nížinné populace jsou velmi významně ohroženy vymíráním a většina jich v Evropě již zanikla (Parmesan et al., 1999; Parmesan et al., 2006; Nakonieczny et al., 2007, aj.). Zánik lokálních populací, zmenšení rozlohy i omezení konektivity původních stanovišť, primárně v důsledku probíhajících sukcesních změn, následně vede ke ztrátě genetické diverzity, ať již zamezením genového toku izolovaných populací či v důsledku inbreedingu a bottle-neck efektu (Pierrat a Descimon, 2011; Pierzinowska et al., 2019).

I přes velmi dobrou znalost biologie a ekologie druhu, legislativní ochranu a značné úsilí ochránců přírody, jsou snahy o ochranu jasoně červenookého nedostatečné, jak je patrné ze stále klesajících populačních trendů (van Swaay a Warren, 1999; Nakonieczny et al., 2007). Začíná být jasné, že nelze ochranářské aktivity soustředit jen na ochranu přežívajících populací, ale je třeba klást důraz na celkový kontext krajiny, který je důležitý pro metapopulační dynamiku druhu, a hledat vhodné lokality, které by zajistily další perspektivu izolovaných populací (Thomas a Hanski, 1997).

Nástrojem pro modelování výskytu druhů na středních a velkoprostorových škálách je SDM (*Species Distribution Modeling*). Jedná se o nástroj prostorové analýzy, kterým lze na základě kombinace geografických informačních dat a znalosti o výskytu druhů vyhodnotit, které klíčové faktory prostředí determinují jejich distribuci. Současně lze SDM použít pro modelování potenciálně vhodných oblastí (lokalit), které splňují kritéria výskytu druhů. SDM lze proto považovat za vhodný nástroj ochranné praxe, jehož přínos lze hledat právě v případě druhů s izolovanými populacemi a vyhraněnou vazbou na prostředí.

Cíle práce

Předložená diplomová práce představuje analytickou studii vycházející z digitálních mapových podkladů a rozšíření jasoně červenookého na Slovensku. Klade si tyto konkrétní cíle:

- a)** shromáždit dostupná data o recentním rozšíření jasoně červenookého na Slovensku a na jejich základě, spolu s veřejně dostupnými environmentálními vrstvami odrážejícími jednotlivé faktory prostředí, vytvořit tzv. habitatový model druhu,
- b)** interpretovat výsledky modelu v kontextu Slovenské republiky, která patří mezi státy s největším úbytkem tohoto druhu v Evropě,
- c)** diskutovat validitu modelu, přenést jeho výsledky na území České republiky a pomocí přenesených výsledků, jakožto teoretického nástroje ochranné biologie, vymezit nejvhodnější oblasti možné repatriace jasoně červenookého v ČR.

Materiál a metody

Studovaný druh

Jasoň červenooký je heliofilní, na chladnější podmínky evolučně adaptovaný druh, který osídluje otevřená bezlesá stanoviště s nezapojenou bylinnou vegetací, především na jižních a jihozápadně orientovaných svazích (Beneš et al., 2002; Kříž, 2011). Rozpětí nadmořských výšek, ve kterých jej můžeme najít, sahá od několika metrů nad mořem v pobřežních oblastech jižní Skandinávie (na severu areálu rozšíření) až do výšek 2500 m n. m. v Alpách a horách střední Asie (Kříž, 2011). Mezi typická stanoviště, která jasoň osídluje, patří: a) alpínské a subalpínské trávníky, b) suché trávníky a stepi na vápnatých podložích, c) skalní stěny a skalní výchozy (van Swaay & Warren, 1999).

Na lokalitě musí být dostatek nektarodárných rostlin pro dospělce a dostatečná pokryvnost živných rostlin housenek. Housenky se vyvíjejí především na rozchodníku bílém (*Sedum album* L.), rozchodníku nachovém (*Hylotelephium telephium* (L.) H. Ohba), rozchodníku velkém (*Hylotelephium maximum* (L.) Holub) a rozchodníkovci zubatém (*Hylotelephium argutum* (Haw.) Holub). Někteří autoři uvádějí jako další živné rostliny i jiné druhy r. *Sedum* L., případně druhy z čeledi tlusticovité (Crassulaceae) (Nakonieczny et al., 2007; Kříž, 2011).

Jako univoltinní druh má jasoň červenooký jednu generaci v roce. Jeho životní cyklus začíná přezimujícími vajíčky, ze kterých se na přelomu února a března líhnou housenky. Vzrostlé housenky se kuklí po dosažení 5. instaru, tj. v průběhu dubna a května. Stádium kukly trvá 4-6 týdnů. Dospělci se v našich klimatických podmínkách líhnou od června do července, výjimečně ještě v srpnu až září (Kříž, 2011).

Studované území a příprava dat pro analýzu

Studované území

Pro nastavení a výpočet habitatového modelu jsem zvolil území Slovenské republiky, které jsem vybral cíleně vzhledem ke stále perzistujícím autochtonním populacím jasoně červenookého a geografické blízkosti České republiky, na kterou následně aplikuji výstupy analýzy habitatového modelu.

Nálezová data

Kalkulovaný habitatový model vychází z recentních dat o výskytu druhu na území Slovenska. Záznam výskytu (lokality) druhu je definován geografickou pozicí zaznamenanou přesnými GPS souřadnicemi. Jako recentní údaje o výskytu jasoně červenookého jsem si zvolil arbitrární hranici roku 2010 (a nálezy mladší, tj. 2010-2022). Rok 2010 byl zvolen s ohledem na předpoklad (a) aktuálního výskytu jasoně na lokalitách, (b) aktuálnost mapových podkladů, se kterými jsem pracoval (viz vrstva lesnatosti od autorů Hansen et al., 2014).

Data o výskytu jasoně jsem čerpal z informací, které mi poskytli regionálně znalí entomologové s aktuálním přehledem o výskytu druhu na Slovensku. Jmenovitě se jednalo o regionálně působící specialisty: Andrzej Krzyżanek (Karviná – Fryštát, ČR), MUDr. Karol Kříž (Rajecké Teplice, SK), RNDr. Ján Kulfán, CSc. (Zvolen, SK), a Bc. Dalibor Sobík (Karviná, ČR). Shromážděné údaje o lokalitách jsem následně revidoval za pomoci mého školitele (RNDr. Tomáš Kuras, Ph.D.). Z přehledu lokalit byly odstraněny zjevně chybné údaje a zalétnuvší jedinci. Lokality uváděné více autory nebo z blízkých míst byly redukovány na jednu geografickou pozici. Z nálezových dat byla vytvořena vstupní datová vrstva.

Environmentální proměnné

Z veřejně dostupných zdrojů jsem pro Slovenskou republiku získal mapu geologického podloží, digitální model reliéfu (DMR), mapovou vrstvu lesnatosti, klimatické proměnné a bioklimatické proměnné. Tyto vrstvy jsem dále upravoval v ArcGIS 10.8 for Desktop, a to v souřadnicovém systému Křovák 5514, který je pro studované území vhodný. Výchozí prostorové rozlišení výpočtů jsem zvolil dle mapové vrstvy lesnatosti, jakožto vrstvy s nejjemnějším použitelným rozlišením, tj. 25,55 x 25,55 m. Dále jsem pracoval s vrstvami, které jsem vytvořil na základě výše uvedených geografických dat, jmenovitě vrstvy: svažitosti, geografické orientace svahu, množství dopadajícího slunečního záření, přítomnosti vápencového podloží v daném místě, průměrný celoroční úhrn srážek a vrstvy s klimatickými proměnnými uzpůsobenými dle fenologických období jasoně červenookého.

Pro výpočet podkladových vrstev svažitosti a geografické orientace svahu jsem použil výchozí nastavení. Mapu dopadajícího slunečního záření jsem vypočítal pro rok 2010, což je rok, ze kterého pochází i data o lesnatosti, přičemž parametr *Sky size* jsem

nastavil na minimální možnou hodnotu 100. Výstupem je 13 vrstev, tj. jedna vrstva pro každý měsíc v roce a vrstva celoročního součtu.

Výpočet mapového podkladu charakterizujícího přítomnost vápenců vycházel z mapy geologického podloží Slovenské republiky. Jednotlivé horniny jsem klasifikoval dle jejich vápencotvorného potenciálu na škále 1 – 0,01. V případě, kde bylo v daném polygonu zastoupeno více hornin (dostupná geologická mapa je ve formě vektorových dat), získala se výsledná hodnota přítomnosti vápenců aritmetickým průměrem dílčích hodnot zastoupených hornin. Nejvyšší hodnotu (= 1) jsem přiřadil karbonátovým horninám. Nulovou hodnotu mnou sestavená škála neobsahuje z důvodu možných chyb či nepřesností vzniklých při mapování geologického podloží. Takto jsem převedl původní kategorickou proměnnou na kontinuální. Přehled jednotlivých hornin a jejich hodnoty z hlediska vápencotvorného potenciálu, je uveden v tabulce č. 1.

Tabulka 1. Pravděpodobnost výskytu vápenců v jednotlivých horninách geologické mapy Slovenska

Hornina jmenovaná v geologické mapě	Pravděpodobnost výskytu vápenců
Karbonátové horniny	1
Flyš s bloky riftových vápenců	0,8
Opuka	0,7
Slínovce, vápnité jílovce, vápnité pískovce, vápnité prachovce, vápenato-křemičité horniny	0,5
Pestré slínovce, flyš	0,4
Slín	0,3
Hrubá flyš, graptolitové břidlice, sladkovodní a mořské jílovce	0,2
Páskované a okaté pararuly, křemenné pískovce, třetihorní sedimenty	0,1
Křemence, migmatit, rula	0,05
Ostatní	0,01

K vypočtení podkladových vrstev průměrného celoročního úhrnu srážek a vrstev klimatických proměnných uzpůsobených dle fenologie jasoně červenookého jsem použil mapové vrstvy z databáze WorldClim. Konkrétně se jednalo o období housenky (měsíce březen až květen), období dospělce (červen až červenec) a období vajíčka (srpen až únor).

Pro uvedená vývojová stádia jsem z daných měsíců vypočetl minimální teplotu, maximální teplotu, průměrnou teplotu, průměrnou rychlost větru a průměrný tlak vodní páry. Pro stádium kukly jsem vrstvy nevytvářel, jelikož trvá jen krátce a je ve značném překryvu s obdobím housenek a dospělců. Úhrnem jsem tak pro analýzy převzal nebo vytvořil 131 environmentálních vrstev. Jejich výčet je uveden v přehledové tabulce č. 2. Veškeré uvedené kroky přípravy dat byly provedeny i pro území České republiky, na které se budou projektovat výsledky modelu.

Tabulka 2. Seznam použitých mapových vrstev, jejich původní rozlišení a zdroj. Klimatické proměnné jsou souborem dlouhodobých průměrů pro každý měsíc v roce, tedy celkem 12 mapových vrstev pro každou klimatickou proměnnou (s výjimkou roční sumy slunečního záření a srážek). Klimatické proměnné dle fenologie jsou klimatické proměnné přepočítané dle vývojových stádií studovaného druhu.

Mapové vrstvy	Původní rozlišení	Zdroj
Terénní faktory		
Nadmořská výška	ČR - 2 x 2 m SR - 10 x 10 m	DMR 5.0 DMR 3.5
Svažitost	30 x 30 m	Vlastní zhotovení na základě DMR
Orientace svahu	30 x 30 m	Vlastní zhotovení na základě DMR
Přítomnost vápenců	30 x 30 m	Vlastní zhotovení na základě geologických map
Lesnatost	30 x 30 m	Hansen et al., 2014
Klimatické proměnné		
Dopadající sluneční záření	30 x 30 m	Vlastní zhotovení na základě DMR
Suma dopadajícího slunečního záření za rok	30 x 30 m	Vlastní zhotovení na základě DMR
Minimální teplota	1 x 1 km	WorldClim
Maximální teplota	1 x 1 km	WorldClim
Průměrná teplota	1 x 1 km	WorldClim
Srážky	1 x 1 km	WorldClim
Suma srážek za rok	1 x 1 km	Vlastní zhotovení na základě WorldClimu
Rychlost větru	1 x 1 km	WorldClim
Tlak vodní páry	1 x 1 km	WorldClim
Bioklimatické proměnné		
BIO1 - BIO19	1 x 1 km	WorldClim
Klimatické proměnné dle fenologie (housenka, dospělec, vajíčko)	1 x 1 km	Vlastní zhotovení na základě WorldClimu

Analýza dat

SDM Toolbox

Prvním krokem analýzy dat byla redukce prokorelovaných vstupních datových vrstev environmentálních proměnných prostřednictvím sw. nástroje Remove Highly Correlated Variables (součást SDM Toolbox pro ArcMap). Jako nejvyšší přípustný Pearsonův korelační koeficient jsem stanovil hodnotu 0,7 (Ratner, 2009). Vzhledem k omezení programovacího jazyka Python (na kterém ArcGIS funguje) probíhala analýza na nejmenším možném prostorovém rozlišení, tj. 170 x 170 m.

Po redukci vstupních datových vrstev pomocí SDM Toolbox bylo pro následující analýzy použito 11 environmentálních proměnných: přítomnost vápenců, lesnatost, nadmořská výška, geografická orientace svahu, svažítost terénu, bio2 (průměrný rozdíl mezi denními teplotami), bio14 (srážky nejsuššího měsíce), bio15 (sezonalita srážek), dopadající sluneční radiace za období výskytu imag (motýlů), sluneční radiace za období výskytu housenky a průměrná rychlost větru za období výskytu housenky.

RStudio

Před přistoupením k samotnému modelování byl pomocí RStudia verze 2022.12.0 vygenerován na základě vrstvy s nálezovými daty a vrstev s nekorelovanými environmentálními proměnnými tzv. *biasfile*, a to s použitím R-package MASS (Venables a Ripley, 2002) a raster (Hijmans, 2023). Biasfile je rastrová vrstva, která při importování do programu MaxEnt modifikuje výběr *background points* (slouží jako absenční data) tak, aby reflektoval případný multiplikační efekt blízkých lokalit.

Následně jsem v RStudios metodou křížové validace (*random k-fold*) s rozdělením nálezových dat do 10 skupin a s 10 000 *background points* provedl pomocí R-package ENMeval (Kass et al., 2021) vyhodnocení výkonů jednotlivých modelů, které lze v MaxEnt vypočítat. Podle Akaikeho informačního kritéria (AICc) je nejvýkonnějším modelem pro testovaná data model s lineárními a kvadratickými vztahy mezi proměnnými a studovaným druhem (*Linear features* a *Quadratic features*) a regularizačním parametrem s hodnotou 1 (*Regularization multiplier*).

MaxEnt

Modelování výskytu druhů (SDM) jsem provedl v programu MaxEnt verze 3.4.4 (Phillips et al., 2006). MaxEnt je empirickou metodou založenou na strojovém učení, která umožňuje statisticky porovnat faktory ovlivňující rozšíření druhů (Elith et al., 2006; Elith et al., 2010). Na základě vstupních dat hledá algoritmus MaxEnt pravděpodobnost přítomnosti daného druhu tak, že stanovuje nejvyšší míru entropie (*maximum entropy*), tedy takové rozložení dat, které je nejbližší rovnoměrnému rozdělení (Phillips et al., 2006).

Pro modeláž byly použity jako vstupní datové vrstvy nálezová data o výskytu jasoň červenoookého na Slovensku a 11 vrstev s environmentálními proměnnými z téhož území. MaxEnt jsem nastavil dle Akaikeho informačního kritéria na lineární a kvadratické vztahy s regularizačním parametrem o hodnotě 1. Stejně jako analýzu v RStudiosu, i MaxEnt jsem nastavil na metodu křížové validace s 10 replikacemi a s použitím 10 000 *background points*.

Jelikož tento model dle odpovědní křivky (*Response curve*) nevystíhoval správně vztah mezi proměnnou bio15 a studovaným druhem, byl na základě AICc zvolen druhý nejvýkonnější model, který kromě lineárních a kvadratických vztahů obsahuje navíc *Hinge features* (tj. kombinace lineárních a kvadratických vztahů) s regularizačním parametrem 2. Jeho AICc je pouze o 1,48 nižší než u prvního modelu a obecně vykazuje stejnou nebo lepší predikční schopnost.

Výchozí hodnota prevalence v MaxEnt je 0,5 (podíl území s předpokládanou přítomností druhu vůči celkové ploše území), což zpravidla neodpovídá vzácným druhům, jako je jasoň červenoooký. Po vypočtení habitatového modelu s výše uvedeným nastavením jsem tedy ve výstupu zjistil odhadovanou prevalenci a spustil model znovu, se stejnými parametry, ale s upřesněnou prevalencí 0,0072. Výsledky tohoto modelu prezentuji v následující části své práce.

Výsledky

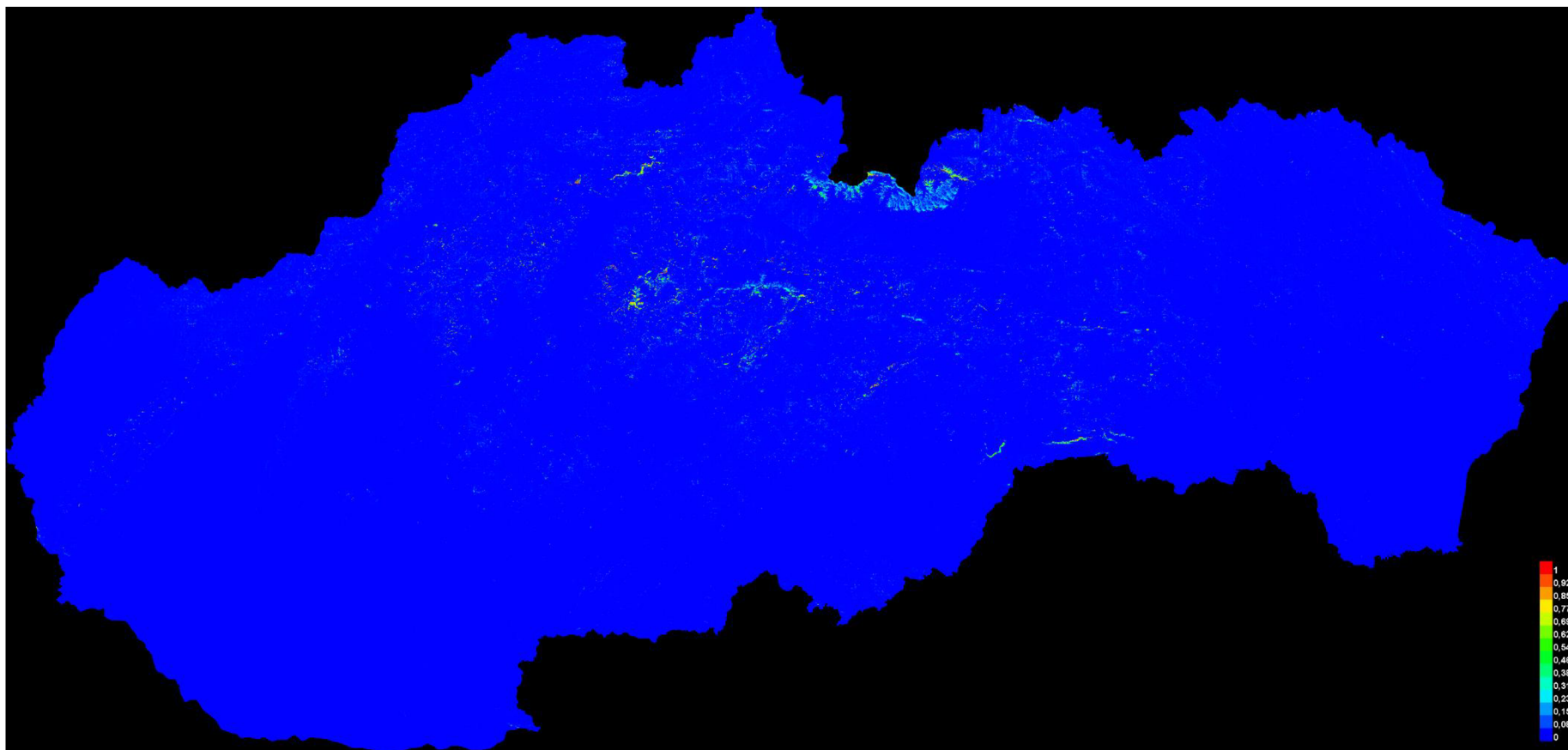
Pro modelování distribuce jasoně červenookého na Slovensku byl použit software MaxEnt. Po předchozím odstranění vysoce korelovaných vrstev vstupovalo do modelu 11 environmentálních proměnných a 51 nálezových údajů. Nálezové údaje pocházely ze 42 geograficky oddělených lokalit, které představují všechny známé typické lokality výskytu druhu na Slovensku, tedy takové lokality, které lze definovat jako otevřená stanoviště s vystupujícím horninovým podložím na povrch. Pracoval jsem pouze s recentními faunistickými daty, tj. výskyt jasoně uváděný po roce 2010, a aktuálními mapovými podklady. Místa výskytu jsou výrazně izolovaného charakteru a jsou soustředěny do několika geografických oblastí, tj. především Strážovské vrchy (26 %), Tatry (19 %) a Muránská planina (12 %). Zbylých 43 % lokalit se nachází v Bílých Karpatech, Malé a Velké Fatře, Chočských vrších, ve Slovenském rááji, v Pieninách, Javornících a v Oravské vrchovině. Nálezové body leží v rozmezí nadmořských výšek od 372 do 1865 metrů nad mořem.

Habitatový model jasoně červenookého na Slovensku

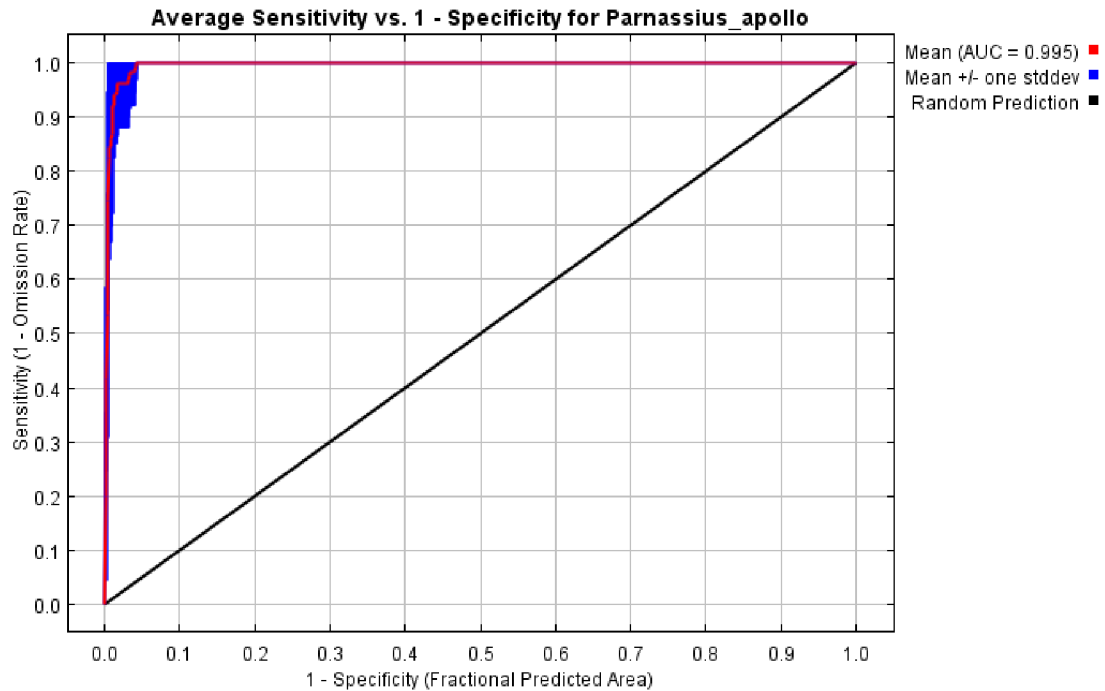
Distribuční model (obr.1) kalkuluje výrazně nespojitě oblasti výskytu jasoně červenookého na Slovensku. Predikované stanoviště reprezentují skalnatá svažitá území bez stromového zápoje, zpravidla s vápencovým podložím. Lokality distribučního modelu jsou situovány do několika oblastí, a to především do pohoří Velké a Malé Fatry a Nízkých a Vysokých Tater. Vyšší počet lokalit se nachází také na svažitých až skalních k jihu exponovaných stepích a lesostepích středního Slovenska v oblasti Muránské planiny a Slovenského raje, a jižního Slovenska v oblasti Slovenského krasu.

Model vykazuje vysokou přesnost predikce: hodnota AUC je 0,995 se standartní odchylkou 0,004, což znamená dobrou schopnost modelu rozlišovat mezi vhodnými a nevhodnými oblastmi výskytu jasoně červenookého (obr. 2)

Graf *Omission rate and predicted area* (obr. 3) znázorňuje falešnou negativitu (*Omission rate*) a podíl studovaného území s vhodnými podmínkami pro studovaný druh (*Mean area*) jako funkci kumulativní prahové hodnoty (*Cumulative threshold*). Křivka falešné negativity testovacích dat (*Mean omission on test data*) je velice blízká predikované falešné negativitě v celém gradientu prahových hodnot, se statistickou významností $p < 0,001$ potvrzenou binomickým testem.



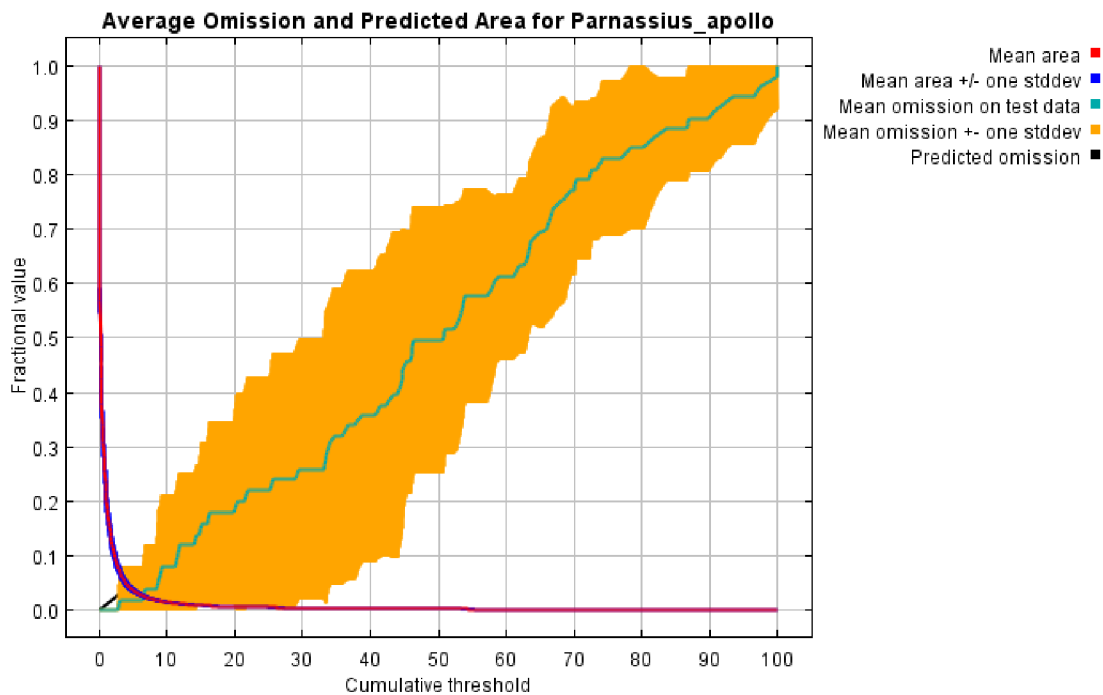
Obrázek 1. Habitatový model jasoně červenookého na Slovensku. Odstíny modré představují méně vhodná místa, odstíny zelené podmínky, ve kterých se jasoň běžně vyskytuje, odstíny červené lokalizují obzvláště vhodné podmínky prostředí pro výskyt druhu.



Obrázek 2. Průměrná sensitivita jako funkce falešné pozitivitu. Osa x reprezentuje falešnou pozitivitu dat (*Specificity* je podíl správně určených absencí), osa y reprezentuje podíl správně určené přítomnosti druhu (*Omission Rate* je falešná negativita dat). Čím vyšší AUC, tím výkonnější model.

Nejvýznamnější prediktory modelu v kontextu všech proměnných jsou dle relativního přínosu svažitost (50,9 %), lesnatost (31,7 %) a přítomnost vápenců (16,4 %), k permutaci hodnot jsou nejcitlivější svažitost (51,6 %) a lesnatost (44 %). Všechny proměnné prostředí a jejich relativní přínos pro model jsou uvedeny v tabulce 3.

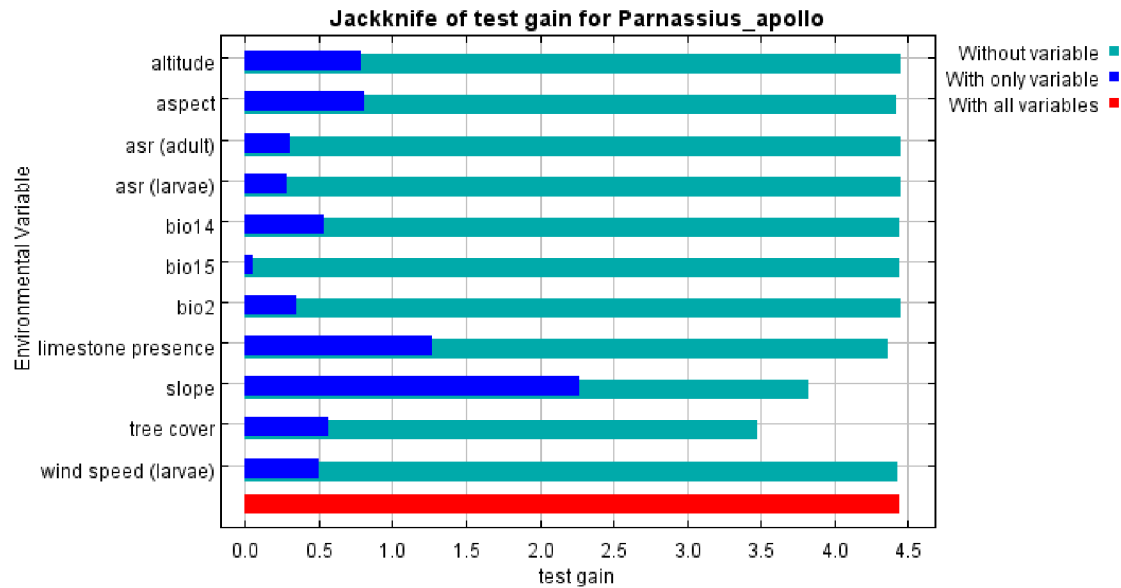
Test *Jackknife of test gain* vyhodnocuje jednotlivé prediktory samostatně z hlediska jejich přenositelnosti z trénovacích dat na oblast predikce (obr. 4). V tomto ohledu jsou nejvýznamnější svažitost a přítomnost vápenců, následované nadmořskou výškou a geografickou orientací svahu. Proměnnými, bez jejichž zahrnutí do modelu nejvíce klesá predikční schopnost, jsou svažitost a lesnatost. Další dva Jackknife testy vypočtené MaxEntem jsou v příloze 1.



Obrázek 3. Průměrná falešná negativita (*Mean omission on test data*) a podíl studovaného území s vhodnými podmínkami pro studovaný druh (*Mean area*) jako funkce kumulativní prahové hodnoty. Kumulativní prahová hodnota určuje, od jaké hodnoty je habitat pro druh příznivý.

Tabulka 3. Důležitost prediktorů pro habitatový model jasoně červenookého na Slovensku. Uveden relativní přínos (*Percent contribution*) a citlivost k permutaci (*Permutation importance*).

Proměnná	Percent contribution	Permutation importance
Svažitost	52,1	47,6
Lesnatost	31,2	50,9
Přítomnost vápenců	14,3	0,8
Geografická orientace svahu	1,1	0,3
Bio14	0,7	0,2
Bio2	0,5	0
Nadmořská výška	0,1	0,1
Bio15	0	0
Dopadající sluneční záření (dospělec)	0	0
Dopadající sluneční záření (housenka)	0	0,1
Průměrná rychlost větru (housenka)	0	0,1



Obrázek 4. Jackknife of test gain. Zelenošedou barvou je znázorněn výkon modelu bez dané proměnné, modrou barvou výkon modelu za použitím pouze dané proměnné. Červená barva ukazuje výkon modelu se všemi proměnnými.

Určit, od jakých hodnot považovat faktory prostředí za součást habitatu studovaného druhu, může být obtížné. První způsob je založený na statistických metodách, které ovšem ne vždy mohou odpovídat skutečným nárokům druhu. Jelikož predikční schopnost modelu je velice dobrá (viz obrázek 2 a 3), rozhodl jsem se pro uplatnění druhého přístupu, kterým je stanovení prahové hodnoty na základě znalosti biologie a ekologických nároků studovaného druhu. Určení prahové hodnoty jsem založil na vhodnosti prostředí (*suitabilitě*), kterou model predikuje pro vstupní nálezová data (tabulka 4, podrobněji v příloze 2 A–C). Lokalitám, na kterých se jasoň červooký aktuálně vyskytuje, určuje model vhodnost 0,88.

Tabulka 4. Srovnání suitability lokalit, ze kterých pochází recentní nálezová recentní data (po r. 2010). Pro dokreslení uvedena i nadmořská výška. Výsledky souhlasí s dřívějšími pozorováními, že níže položené populace jsou náchylnější k vymírání.

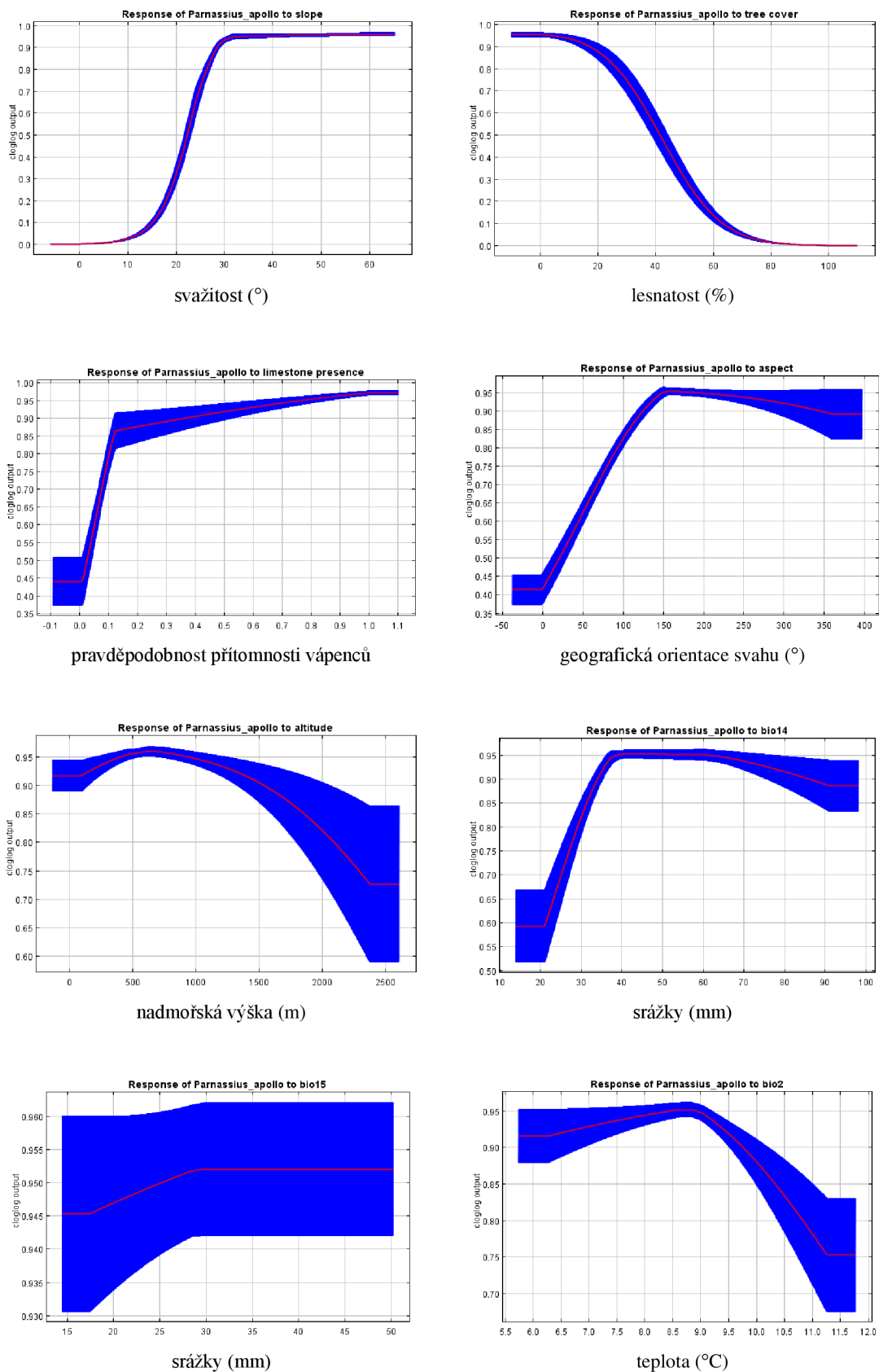
Populace	Průměrná nadmořská výška	Průměrná suitability
Všechny	889	0,77
Stále perzistující	992	0,88
Vyhynulé a ojedinělé	719	0,64

Když budeme posuzovat environmentální nároky jasoně červenookého na základě prahové hodnoty 0,88, pak lze jeho typické stanoviště dle popsání dle odpovědních křivek (*Response curves*) (obr. 5 a–b) jako nezalesněné lokality na jižně až jihozápadně orientovaných svazích o sklonu nad 28 stupňů, s přítomností vápence a v nadmořských výškách do 1700 metrů nad mořem. Ve stádiu housenky jsou pro něj na lokalitě vhodnější vyšší hodnoty dopadajícího slunečního záření. Ve stádiu dospělce nehraje dopadající sluneční záření roli až do $3,25 \cdot 10^5$ WH/m² – po této hodnotě začíná vhodnost prostředí klesat. V nejsušším měsíci vyžaduje studovaný druh více než 34 mm srážek (bio14). Sezonalita srážek (bio15) na něj má zanedbatelný vliv. Co se týče fluktuace denních teplot, vyhovují jasoni rozdíly nanejvýš do 10 stupňů (bio2). Průměrná rychlost větru na lokalitách v období výskytu housenek se pohybuje od 2,5 m/s.

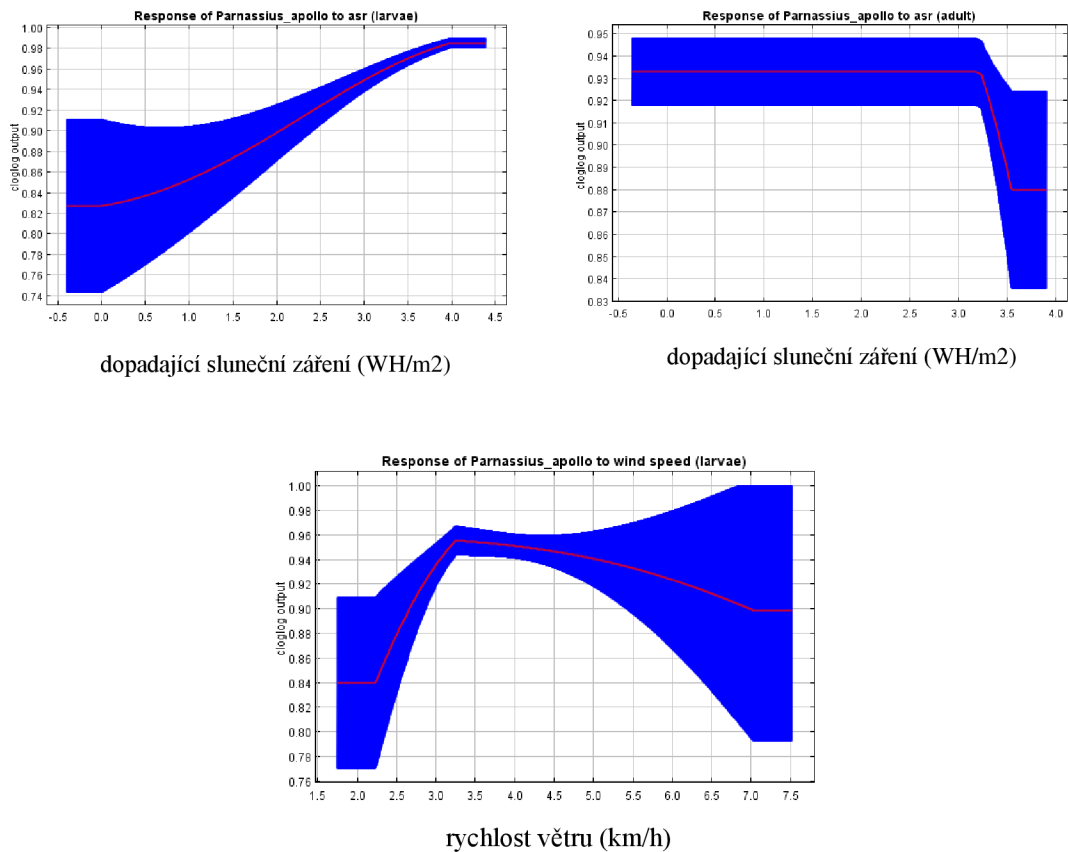
Uvedená charakteristika je dle odezvy jasoně červenookého na environmentální proměnné v kontextu všech vstupních proměnných, když jsou ve svých průměrných hodnotách. Jelikož vztah mezi organismem a jeho prostředím je komplexní a průměry jako charakteristika bývají samy o sobě problematické, celkový obrázek se může lišit, když se podíváme na odpovědní křivky založené na individuálních proměnných (příloha 3 A, B). Nejpatrnější je to na nadmořské výšce, jejíž efekt se mezi ostatními proměnnými příliš neprojevuje, ale když ji vezmeme jako samostatnou proměnnou, budou považovány jako vhodné stanoviště pro dlouhodobé přežívání druhu až nadmořské výšky od 1300 metrů nad mořem. Stejně tak jasoně červenooký dle samostatných proměnných vyžaduje v období housenky i dospělce vyšší hodnoty dopadajícího slunečního záření.

Validace habitatového modelu

Pro ověření výpovědní hodnoty modelu jsem náhodně vybral 10 lokalit, kde populace jasoně zanikly (*sensu* Kříž 2011). V případě sedmi lokalit (tj. Hrádok nad Váhom, Čachtice, Brenica, Nová Baňa, Hrabušice, Margecany a Sidorovo) se suitability prostředí pohybuje v rozmezí 0,4 – 0,7. Vezmeme-li v úvahu, že v případě vstupních nálezoých dat je průměrná suitability 0,73 (medián = 0,87), uvedené zaniklé populace aktuálně leží v místech, které model klasifikuje s nižší suitability (tedy lokality v suboptimálních podmínkách), což může být důvod, proč zde populace jasoně červenookého zanikly. Na zbývajících třech lokalitách (viz Kvačany, Demanovská dolina a Faixová skála) druh vyhynul jiných důvodů, tj. z důvodu značného zarůstání stromy, jelikož dosud nezarostlé části lokalit jsou obzvláště příznivé (suitability se blíží hodnotě 1).



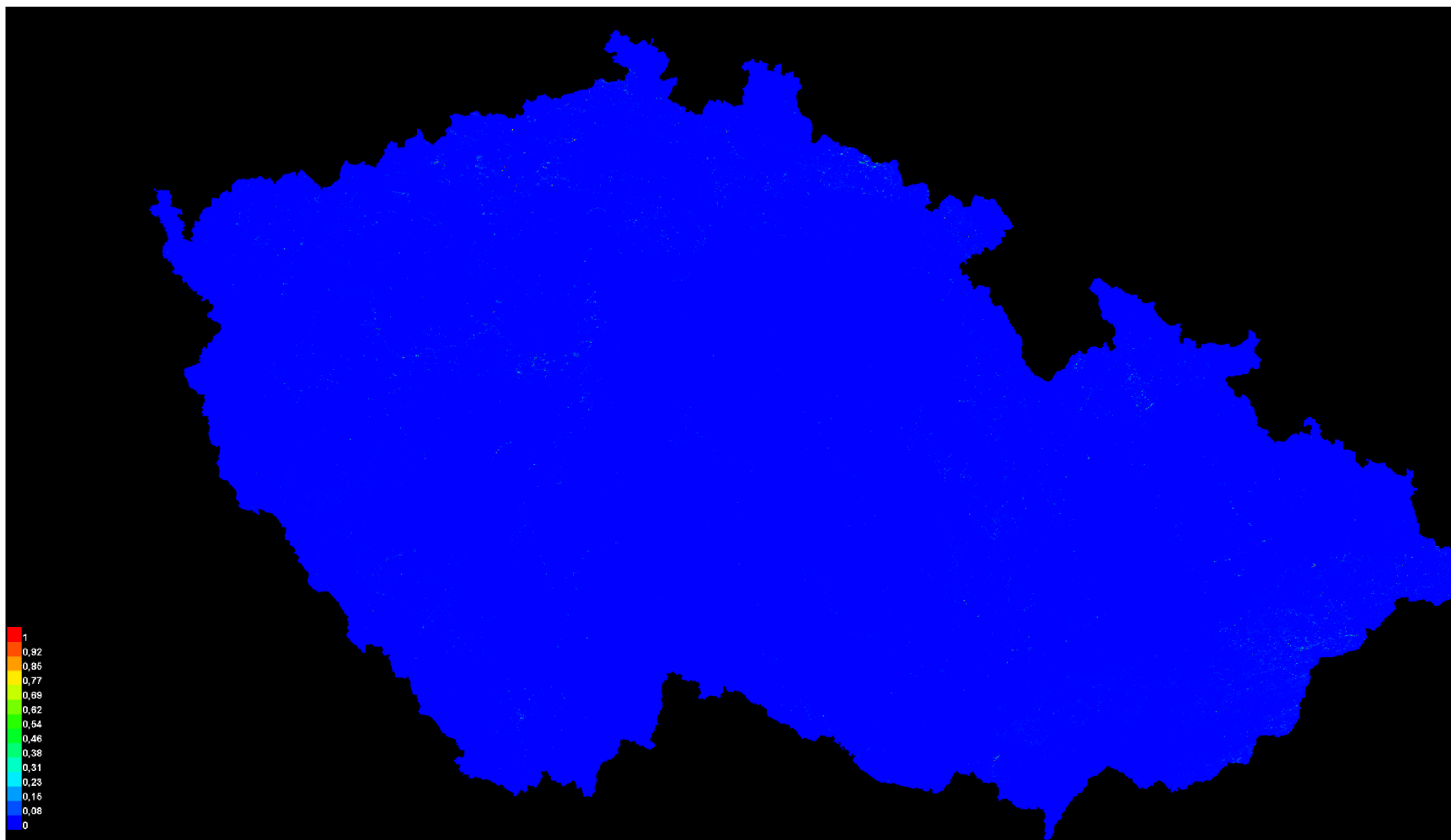
Obrázek 5 a. Odpovědní křivky (*Response curves*) pro svažitost, lesnatost, přítomnost vápence, orientaci svahu, nadmořskou výšku, bio14 (srážky v nejsušším měsíci), bio 15 (sezonalita srážek) a bio2 (fluktuační denní teploty) v kontextu ostatních proměnných. Na ose x je vynesena intenzita faktoru, na ose y je vynesena suitability. Modře standardní odchylka, červeně průměr 10 replikací.



Obrázek 5 b. Odpovědní křivky (*Response curves*) pro sluneční příkon za období výskytu housenek, za období výskytu imág, a průměrná rychlost větru za období výskytu housenek, v kontextu ostatních proměnných. Na ose x je vynesena intenzita faktoru, na ose y suitability. Modře standardní odchylka, červeně průměr 10 replikací.

Aplikace habitatového modelu pro území České republiky

Projekce parametrů habitatového modelu ze Slovenské republiky na území České republiky označila pouze několik lokalit, nanejvýš v řádu nižších desítek, jako obzvláště vhodných pro výskyt jasoně červenookého. Nejvyšší suitability (až 0,96) vykazují lokality Českého středohoří a oblast Štramberka. Následují potenciálně vhodné lokality, se suitability 0,7-0,9, v Českém krase (mezi Koněprusy a Radotínskými skálami), na území CHKO Křivoklátsko, v údolí kaňonu řeky Berounky, severně od Brna mezi Dolními Loučkami a Moravským krasem a na východní Moravě. Na severní Moravě se jedná především o některá místa v Hrubém Jesníku. Další lokality jsou v menším zastoupení v Krkonoších a na Broumovsku. Valná většina lokalit, které model identifikoval, mají vhodnost prostředí pouze 0,6 – 0,7.



Obrázek 6. Habitatový model jasoně červenookého na Slovensku. Odstíny modré představují méně vhodná místa, odstíny zelené podmínky, ve kterých se jasoně červenooký běžně vyskytuje, odstíny červené lokalizují obzvláště vhodné podmínky prostředí pro výskyt druhu.

Diskuze

Habitatový model jasoně červenookého a jeho limity

Habitatový model jasoně červenookého pro Slovensko byl založen na dostupných faunistických datech a mapových vrstvách charakterizujících jednotlivé faktory prostředí. Zhotovený model má vynikající přesnost s velmi vysokou schopností rozlišovat mezi vhodnými a nevhodnými oblastmi pro výskyt zájmového druhu (AUC = 0,995, SE 0,003). Má tedy dobrý potenciál pro teoretickou predikci aktuálně vhodných území pro výskyt jasoně červenookého, a tedy i aplikaci v druhové ochraně např. při identifikaci lokalit klíčových pro dlouhodobé přežívání druhu. Při své predikci je ovšem limitován několika omezeními.

V prvé řadě se jedná o dostupná nálezová data. Výchozí soubor nálezových dat, se kterým jsem pracoval, pochází téměř výhradně z prostředí s karbonátovým geologickým podložím, tudíž predikční schopnost modelu pro populace, které se nevyvíjejí na rozchodníku bílém (srovnej Nakonieczny et al., 2007), může být povahou těchto dat limitována. Dále je prediktivní schopnost modelu limitována kvalitou, přesností a aktuálností mapových podkladů, které byly k analýze k dispozici. V neposlední řadě by bylo pro model přínosné, kdyby do vstupních dat byly zahrnuty i další mapové podklady, například mapové vrstvy půd a biotopů, které jsem v požadovaném provedení neměl k dispozici.

Prediktory modelu

Prediktorem s největší váhou v modelu, s jehož rostoucí hodnotou vzrůstá i vhodnost habitatu pro jasoně červenookého, je svažítost. Svažítost je významným faktorem prostředí, který determinujevliv na mikroklima lokality, především na srážky a jejich retenci, sluneční radiaci, teplotu vzduchu, teplotu povrchu, rychlost proudění větru a evapotranspiraci (Geiger, 1965). Z výše vyjmenovaných faktorů bude vzhledem k heliofilii druhu (Kříž, 2011) obzvláště důležité množství dopadajícího slunečního záření. To podporují i odpovědní křivky (viz obr. 5 a–b, příloha 3 B) vhodnosti habitatu z hlediska geografické orientace svahu, úhrnu sluneční radiace za období vývoje housenek a za období výskytu imág. Podle uvedených proměnných je pro jasoně nejvhodnější prostředí s vyšší mírou solární radiace, přičemž preferuje jižně orientované svahy, které obecně přijímají větší množství slunečního záření než svahy orientované k jiným světovým stranám (Geiger, 1965).

Se svažitostí souvisí i druhý významný prediktor modelu, tj. lesnatost. Rostoucí sklon terénu ovlivňuje intenzitu svahových disturbančních procesů, je limitujícím pro tvorbu půdního substrátu a vede až ke vzniku otevřených bezlesých ploch (Fox a Brian, 2002). Velmi ukloněné svahy (až skály) reprezentují blokovaná otevřená sukcesní stanoviště, která nepřerůstají lesní vegetací. Obzvláště v kombinaci s prosychavým vápencovým podkladem zde dochází k rozvoji vegetace kompetičně slabých druhů rostlin, mezi které patří také živné rostliny housenek jasoně červenookého (Hejný a Slavík, 2003). Obdobně je tomu v případě kvetoucích bylin, na kterých se sytí imaga jasoně. (Finkel et al., 2001; Partel et al., 2002).

Vápencový podklad stanovišť, třetí významný prediktor modelu, díky svým vlastnostem snadno propouští vodu a tím spoluutváří mikroklima lokality (Svoboda et al., 1983). Jelikož se jasoně červenooký nevyskytuje v nížinách, ale žije především ve výše položených polohách, lze typické mikroklima jeho lokalit skalních stepí popsat jako suché s významnými teplotními výkyvy v letním i zimním období. To potvrzuje domněnky, že současná habitatová vazba jasoně červenookého na vápencové skalní výchozy je analogem chladných kontinentálních stepí, které jasoně obýval v pleistocénu. Jasoně červenookého je tak možno považovat za glaciální relikv (Todisco et al., 2010; Sbaraglia et al., 2022), který spolu s dalšími druhy rostlin a živočichů našel refugium na skalních stepích (Ložek, 2007).

Aplikace modelu v ochraně jasoně červenookého

Habitatový model dovede úspěšně rozlišovat mezi vhodnými a nevhodnými oblastmi pro rozšíření druhu. Neimplementuje ovšem dva podstatné parametry stanovišť.

Prvním je kvalita vlastního stanoviště z hlediska ekologických nároků housenek a imág jasoně. Kromě přítomnosti hostitelské rostliny, která je pro přežívání druhu zásadní, musí být na lokalitě i dostatek nektarodárných rostlin. Podle studie Fred et al. (2006) upřednostňují samičky zdroje pro dospělce (nektar) před zdroji pro potomstvo (rozchodník), což v praxi znamená, že se samičky více zdržují na lokalitách s větším množstvím nektarodárných rostlin, i když se na nich nebo v jejich blízkosti vyskytuje méně živných rostlin pro housenky.

Druhým parametrem je plocha stanoviště, ať už v rámci jedné lokality, nebo více lokalit v rozptylové vzdálenosti druhu. Jelikož malé a izolované populace snadněji podléhají stochastickým vlivům a vymírají (Thomas a Hanski, 1997), je klíčové se při

plánování a aktivních managementových opatřeních zaměřit buď jednu velkou lokalitu, která dovede podporovat dostatečně velkou populaci druhu, nebo zvolit dostatečný soubor menších ploch, které jsou od sebe v disperzní vzdálenosti imág. Jasoň červenooký je sice dobrý letec a je schopný překonat vzdálenosti v jednotkách kilometrů, (Capdeville, 1978-1980; Fjellstad, 1998; Beneš et al., 2002), nicméně takové případy jsou spíše vzácné, a proto je potřeba volit lokality co nejbližší u sebe. Fjellstad (1998) pozorovala překonanou vzdálenost nad 1500 metrů pouze v 1,5 % případech. Brommer a Fred (2001) zaznamenali mezi odchylem a zpětným odchylem překonanou vzdálenost v rozmezí od 0 do 1800 m (340 ± 34 m, median 260 m), se 71 % přelety do vzdálenosti 400 metrů.

Lokality, které predikuje habitatový model na Slovensku, se z velké části kryjí s historickými nálezy (příloha 4). Místa, ze kterých jasoň červenooký již vymizel, mají aktuálně nižší hodnoty suitability, nacházejí se v nižších nadmořských výškách, jsou maloplošné, potýkají se se zarůstáním stromy, nebo případně se na nich uplatňuje kombinace uvedených faktorů (viz tab. 4 a Validace modelu). Zhotovený model lze na Slovensku efektivně použít jednak pro identifikování klíčových lokalit pro dlouhodobé přežívání druhu a následně na ně zaměřit nástroje praktické ochrany přírody.

Při projekci výsledků modelu na území České republiky je patrné, že zde je situace problematictější. Oproti Slovensku jsou v České republice predikované lokality výrazně rozptýlenější, izolovanější a rozlohou menší. Jedná se vesměs o hrany skalních výchozů, stepní a lesostepní svahy a údolí řek, a otevřené lomy a lomové hrany. Nejvíce vhodných lokalit je proto soustředěno v Českém středohoří, Českomoravské vrchovině a v Moravském krasu. Srovnání s historickými daty vzhledem k výraznému časovému odstupu je jen obtížné (příloha 5). Oproti historickým nálezům předpovídá model jako vhodné lokality oblast Českomoravské vrchoviny, především zde přítomné vápencové lomy a svahy kaňonu řeky Berounky, dále Broumovsko a Pálavu. Z velké části jde o nížinné oblasti, odkud druh areálově ustupuje. V rozporu s historickým výskytem druhu v oblasti severní a východní Moravy, model v tomto regionu neidentifikoval žádné aktuálně vhodné území. Lze se proto domnívat, že historické lokality zanikly a aktuální podmínky na dřívějších lokalitách jsou zcela nevhodné pro výskyt jasoně.

Naprostou většinu lokalit predikovaných modelem na území České republiky lze charakterizovat jako maloplošné, izolované, v nadmořské výšce do 500 metrů nad mořem a s maximální suitability v rozmezí 0,6 – 0,7, což je nejspíše důvod, proč zde jasoň červenooký vymřel. V současné době se nachází v České republice dle predikce modelu jediná vhodná lokalita pro jeho dlouhodobé přežívání, jak z hlediska rozlohy, tak

z hlediska suitability, a tou je moravský Štramberk. Zde již byl v 80. letech 20. století repatriován. V případě lokality ve Štramberku je potřeba vidět, krom výborné shody klíčových parametrů vyhodnocených modelem, také poměrně velkou plochu vhodných stanovišť a kvalitu biotopu z hlediska přítomnosti živných rostlin housenek i motýlů (cf. Lukášek, 2000). Je možné, že existují i další vhodné lokality, tyto ale model nedovede identifikovat. Problematika identifikace dalších potenciálně vhodných lokalit jasoně červenookého leží v datových vrstvách použitých při modeláži, především v mapové vrstvě lesnatosti. Model vystihuje pouze aktuální vhodnost prostředí na území České republiky. Je pravděpodobné, že pokud by došlo k asanaci lesa na vybraných lokalitách (např. kaňon Dyje, Podkrkonoší, Prachaticko), model by takové území překlasifikoval vyššími hodnotami suitability a lokality by tak bylo možno považovat za stanovištně vhodná.

Habitatový model jasoně červenookého je vhodným nástrojem pro pochopení rozšíření jasoně červenookého v krajině. Interpretaci SDM tak lze použít jako vhodný nástroj strategického plánování ochrannářských managementových opatření. Na území České republiky se sice v současnosti krom Štramberka nenacházejí další vhodné lokality pro výskyt jasoně, i tak ale může zhotovený model najít uplatnění v ochraně přírody. Jasoně červenooký je deštníkový druh, a jako takový reprezentuje nároky na prostředí dalších vzácných a ohrožených druhů rostlin a živočichů s podobnou stanovištní vazbou. V tomto ohledu lze potenciálně použít výsledky modelu k identifikaci ochrannářsky cenných stanovišť.

Závěr

Habitatový model jasoně červenookého úspěšně a s vysokou přesností identifikuje místa jak jeho současného, tak i historického výskytu. Z použitých vstupních vrstev jsou pro predikci vhodných lokalit určující svažitost (52,1 %), lesnatost (31,2 %) a přítomnost vápenců jako geologického podloží (14,3 %). Výsledky modelu přispívají k pochopení habitatových nároků jasoně, potvrzují větší náchylnost níže položených populací k vymírání a představují vhodný podklad pro strategickou ochranu druhu na Slovensku. V České republice se sice v současnosti s výjimkou Štramberku žádné vhodné lokality pro výskyt druhu nevyskytují, ale model lze použít alespoň pro identifikaci stanovišť s vzácnými druhy rostlin a živočichů, které mají podobné nároky na prostředí jako studovaný druh.

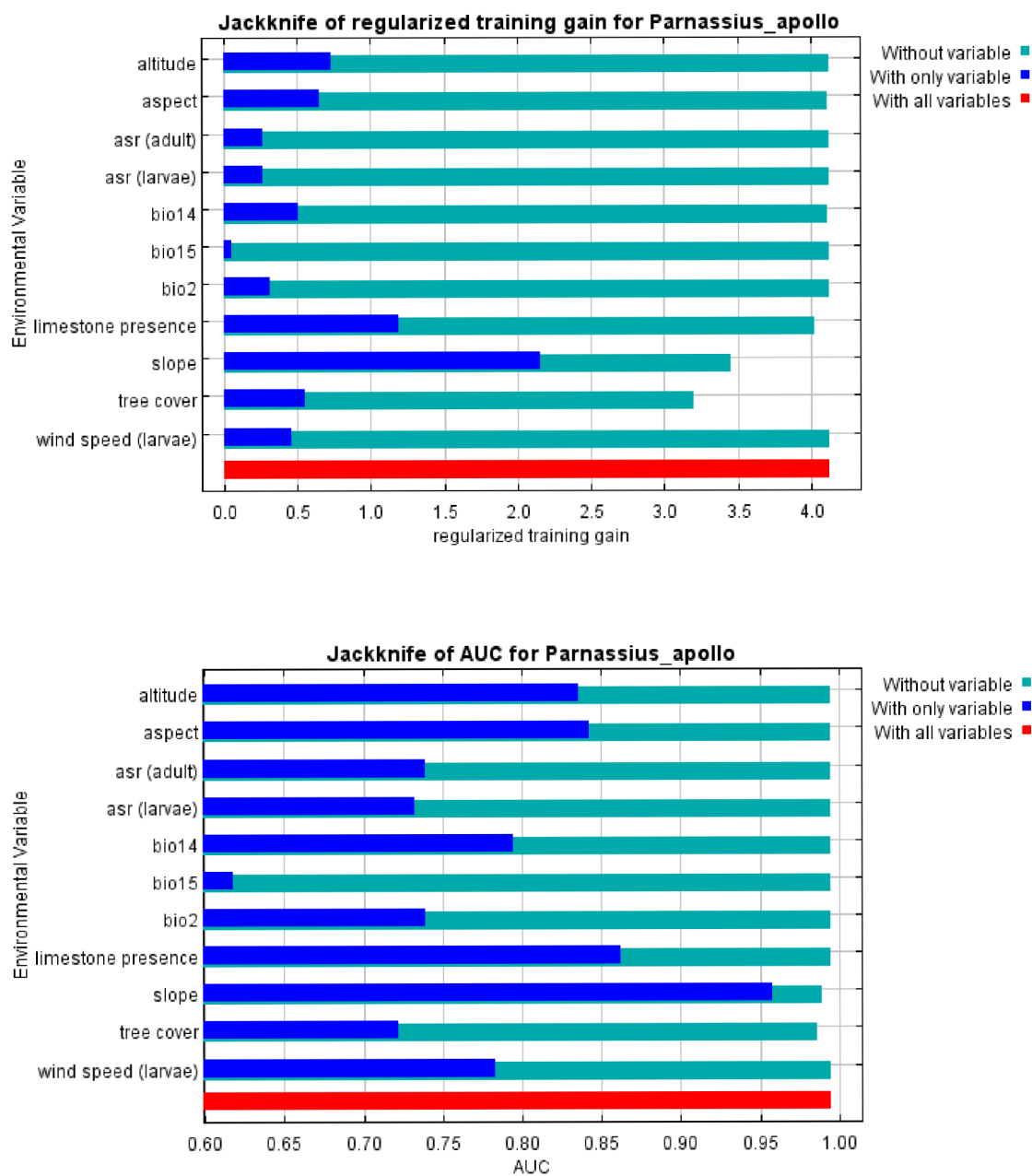
Literatura

- Beneš, J., Konvička, M., Dvořák J., Fric, Z., Havelda, Z., Pavlíčko, A., Vrabec, V., Weidenhoffer, Z. (Eds.), 2002: *Motýli České republiky: Rozšíření a ochrana I, II*. SOM, Praha, 857 stran.
- Brommer, Jon & Fred, Marianne. (2001). Movement of the Apollo butterfly *Parnassius apollo* related to host plant and nectar plant patches. *Ecological Entomology*. 24. 125 - 131.
- Capdeville, P., 1978- 1980. Les races géographiques de *Parnassius apollo*. Die geographischen Rassen von *Parnassius apollo*. Fasc. 1 - 6. Editions: Sciences Naturelles, Venette/ Compiègne, 1 (1978): 1 - 39, 2 (1979): 41-65, 3 (1979): 67-93, 4 (1979): 95-199, 5 (1980): 121 -147, 6 (1980): 149 -191; pi. 1-24 (1980, Fasc. 5: 19. Carpathes (Karpaten) I pre Karpatskú oblasť , p. 121 -125 + pl. 17, 18).
- Elith, J., H. Graham, C., P. Anderson, R., Dudík, M., Ferrier, S., Guisan, A., ... E. Zimmermann, N. (2006). Novel methods improve prediction of species' distributions from occurrence data. *Ecography*, 29(2), 129–151.
- Elith, J., Phillips, S. J., Hastie, T., Dudík, M., Chee, Y. E., & Yates, C. J. (2010). A statistical explanation of MaxEnt for ecologists. *Diversity and Distributions*, 17(1), 43–57.
- FINKEL, M., FRAGMAN, O., & NEVO, E. (2001). Biodiversity and interslope divergence of vascular plants caused by sharp microclimatic differences at “Evolution Canyon II”, Lower Nahal Keziv, Upper Galilee, Israel. *Israel Journal of Plant Sciences*, 49(4), 285–296.
- Fjellstad, Wendy Jane (1998) *The landscape ecology of butterflies in traditionally managed Norwegian farmland*, Durham theses, Durham University
- Fox, D. M., & Bryan, R. B. (2000). The relationship of soil loss by interrill erosion to slope gradient. *CATENA*, 38(3), 211–222.
- Fred, M. S., O'Hara, R., & Brommer, J. E. (2006). Consequences of the spatial configuration of resources for the distribution and dynamics of the endangered *Parnassius apollo* butterfly. *Biological Conservation*, 130(2), 183–19
- Geiger, R. (1965). *The climate near the ground*, Harvard University Press, 611 s.
- Hansen, M. C., Potapov, P. V., Moore, R., Hancher, M., Turubanova, S. A., Tyukavina, A., ... Townshend, J. R. G. (2013). High-Resolution Global Maps of 21st-Century Forest Cover Change. *Science*, 342(6160), 850–853.
- Hijmans, R. J. & van Etten, J. (2012). *Raster: Geographic analysis and modeling with raster data*. R package version 2.0-12.
- Hejny S., Slavík B., (Eds.) (2003): *KVĚTENA ČR*, díl 3, Academia, Praha, 542 s.
- HRUBÝ, K., 1964: *Prodromus Lepidopter Slovenska*. Vydavateľstvo SAV, Bratislava, 962 s.

- Kass JM, Muscarella R, Galante PJ, Bohl CL, Pinilla-Buitrago GE, Boria RA, Soley-Guardia M, Anderson RP (2021). "ENMeval 2.0: Redesigned for customizable and reproducible modeling of species' niches and distributions." *Methods in Ecology and Evolution*, 12(9), 1602-1608.
- Kříž, K. (2011). *Jasoň červenooký (Parnassius apollo Linnaeus, 1758) na Slovensku*. Banská Bystrica: Slovenská agentúra životného prostredia Banská Bystrica, 2011. 240 s.
- Lukášek J (2000) Repatriace jasoně červenookého (*Parnassius apollo* L.) ve Štramberku. *Ochrana přírody* 55: 68-72.
- Łozowski, B., Kędziorski, A., Nakonieczny, M., & Łaszczycza, P. (2014). *Parnassius apollo* last-instar larvae development prediction by analysis of weather condition as a tool in the species' conservation. *Comptes Rendus Biologies*, 337(5), 325–331.
- Ložek V. 2007: *Zrcadlo minulosti. Česká a slovenská krajina v kvartéru*. Dokořán, Praha, 198 s.
- Nadler, J., Bonelli, S., Dapporto, L., Karacetin, E., Lukhtanov, V., Lopez Munguira, M., Micevski, N., Settele, J., Tzortzakaki, O., Verovnik, R., Warren, M., Wiemers, M., Wynhoff, I. & van Swaay, C. (2021). *Parnassius apollo*. The IUCN Red List of Threatened Species 2021: e.T16249A122600528.
- Parmesan, C. (2006). Ecological and Evolutionary Responses to Recent Climate Change. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 37(1), 637–669.
- Parmesan, C., Ryrholm, N., Stefanescu, C., Hill, J. H., Thomas, C. D., Descimon, H., Huntley, B., Kaila, L., Kullberg, J., Tammaru, T., Tennent, W. J., Thomas, J., & Warren, M. J. (1999). Poleward shifts in geographical ranges of butterfly species associated with regional warming. *Nature*, 399(6736), 579–583.
- Pärtel, M., Bruun, H. H., & Sammuli, M. (2005). Biodiversity in temperate European grasslands: origin and conservation. *Grassland Science in Europe*, 10, 1–14.
- Phillips, S. J., Anderson, R. P., & Schapire, R. E. (2006). Maximum entropy modeling of species geographic distributions. *Ecological Modelling*, 190(3-4), 231–259.
- Pierrat, V., & Descimon, H. (2011). A new wing pattern mutant in the Apollo butterfly, *Parnassius apollo* (L. 1758) (Lepidoptera: Papilionidae). *Annales de La Société Entomologique de France (N.S.)*, 47(3-4), 293–302.
- Pierzynowska, K., Skowron Volponi, M. and Węgrzyn, G. (2019). Multiple factors correlating with wing malformations in the population of *Parnassius apollo* (Lepidoptera: Papilionidae) restituted from a low number of individuals: A mini review. *Insect Science*, 26: 380-387.
- Ratner, B. (2009). The correlation coefficient: Its values range between +1/-1, or do they?. *J Target Meas Anal Mark* 17, 139–142.
- Reiprich, A. & Okáli, I. (1989) *Dodatky k Prodrumu Lepidopter Slovenska*. (3) 140 s.

- Sbaraglia, C., Samraoui, K. R., Massolo, A., Bartoňová, A.S., Konvička, M. & Fric, Z.F. (2022). Back to the future: Climate change effects on habitat suitability of *Parnassius apollo* throughout the Quaternary glacial cycles. *Insect Conservation and Diversity*, 1–12.
- Svoboda, J., a kol. (1983). *Encyklopedický slovník geologických věd 2. N-Ž*. Praha: Academia, 1983. 916 s.
- Švestka M., 1977: Historický výskyt jasoně *Parnassius apollo marcomanus* Kammel, 1909 v Podyjí (Lep., Papilionidae). *Zprávy Čs. Společ. Entomol. ČSAV*, 13: 33–42.
- Todisco, V., Gratton, P., Cesaroni, D., & Sbordonì, V. (2010). Phylogeography of *Parnassius apollo*: hints on taxonomy and conservation of a vulnerable glacial butterfly invader. *Biological Journal of the Linnean Society*, 101(1), 169–183.
- Thomas, C. D., & Hanski, I. (1997). Butterfly Metapopulations. *Metapopulation Biology*, 359–386.
- Van Swaay, C.A.M. & Warren, M.S. (1999) *Red Data book of European butterflies (Rhopalocera)*. Nature and Environment, No. 99, Council of Europe Publishing, Strasbourg.
- Venables WN, Ripley BD (2002). *Modern Applied Statistics with S*, Fourth edition. Springer, New York

Příloha 1



Jackknife testy jako analýza významnosti jednotlivých proměnných. *Jackknife of regularized training gain* (nahore) znázorňuje signifikanci proměnných na trénovacích datech, *Jackknife of AUC* (dole) představuje vliv proměnných na charakteristiku AUC.

Příloha 2 A

Všechny populace		
Populace	Nadmořská výška	Suitabilita
Barbolica	912	0,53
Bobrovecká Vápenica	900	0,96
Bosmany	624	0,03
Capkovo	1173	0,93
Čertova dolina	785	0,90
Červenokamenské bradlo	489	0,77
Haligovské skaly	728	0,93
Hrad Súľov	623	0,16
Hrebienok	1351	0,15
Južné svahy Strážova	921	0,83
Káčerová	926	0,86
Koprová dolina	1510	0,25
Kostolecká tiesňava	447	0,95
Kozia skala	1000	0,97
Kozol	1016	0,94
Krivoklátská tiesňava	372	0,79
Malá Stožka	1013	0,50
Malý Choč	991	0,95
Manínek	604	0,91
Mojtín, prvé vrata	441	0,18
Mojtín. tzv. druhé vrata	470	0,95
NPR Mních	1321	0,90
Ohnišťa	1355	0,96
Ohnišťa 2	1247	0,94
Ohnišťa 3	1064	0,98
Okolí vrchu Klapy	565	0,93
pod Bradou	644	0,84
Poludnica	871	0,94
Prielom Lesnického potoka	464	0,89
Prosečné	1317	0,92
Pružina Priedhorie	495	0,84
Pružina Priedhorie 2	539	0,95
sedlo Dielik	626	0,90
Sokol	919	0,91
Sokolie	730	0,93
Stráňavy - lom	687	0,66
Stratenská pila	790	0,25
Strážov	1205	0,20
Súľov	422	0,69
Šarkanica	802	0,87
Šarkanica 2	973	0,98
Štefánikova vyhládka	655	0,92

Příloha 2 A – pokračování

Temešská skala	898	0,97
Tlstá	1248	0,92
Tomanova dolina 1	1624	0,96
Tomanova dolina 2	1743	0,89
Tomanova dolina 3	1866	0,82
Tupá skala	752	0,07
Višňové - Hoblík vrchol	805	0,98
Vršatec	765	0,91
Vršatec 2	628	0,85
Průměr	871	0,76

Soupis všech populací, s jejichž nálezovými daty jsem pracoval. Uvedena nadmořská výška a suitability.

Příloha 2 B

Perzistující populace		
Populace	Nadmořská výška	Suitabilita
Bobrovecká Vápenica	900	0,96
Capkovo	1173	0,93
Haligovské skaly	728	0,93
Káčerová	926	0,86
Koprová dolina	1510	0,25
Kostolecká tiesňava	447	0,95
Kozia skala	1000	0,97
Kozol	1016	0,94
Manínek	604	0,91
Ohniště 3	1064	0,98
NPR Mních	1321	0,90
Ohniště	1355	0,96
Okolí vrchu Klapy pod Bradou	565	0,93
Ohniště 2	644	0,84
Poludnica	1247	0,94
Prielom Lesnického potoka	871	0,94
Prosečné	464	0,89
Pružina Priedhorie 2	1317	0,92
Sokol	539	0,95
Stratenská pila	919	0,91
Šarkanica	790	0,25
Šarkanica	802	0,87
Temešská skala	898	0,97
Tlstá	1248	0,92
Tomanova dolina 1	1624	0,96
Tomanova dolina 2	1743	0,89
Tomanova dolina 3	1866	0,82
Malý Choč	991	0,95
Višňové - Hoblík vrchol	805	0,98
Šarkanica 2	973	0,98
Vršatec 2	628	0,85
Vršatec	765	0,91
Průměr	992	0,88

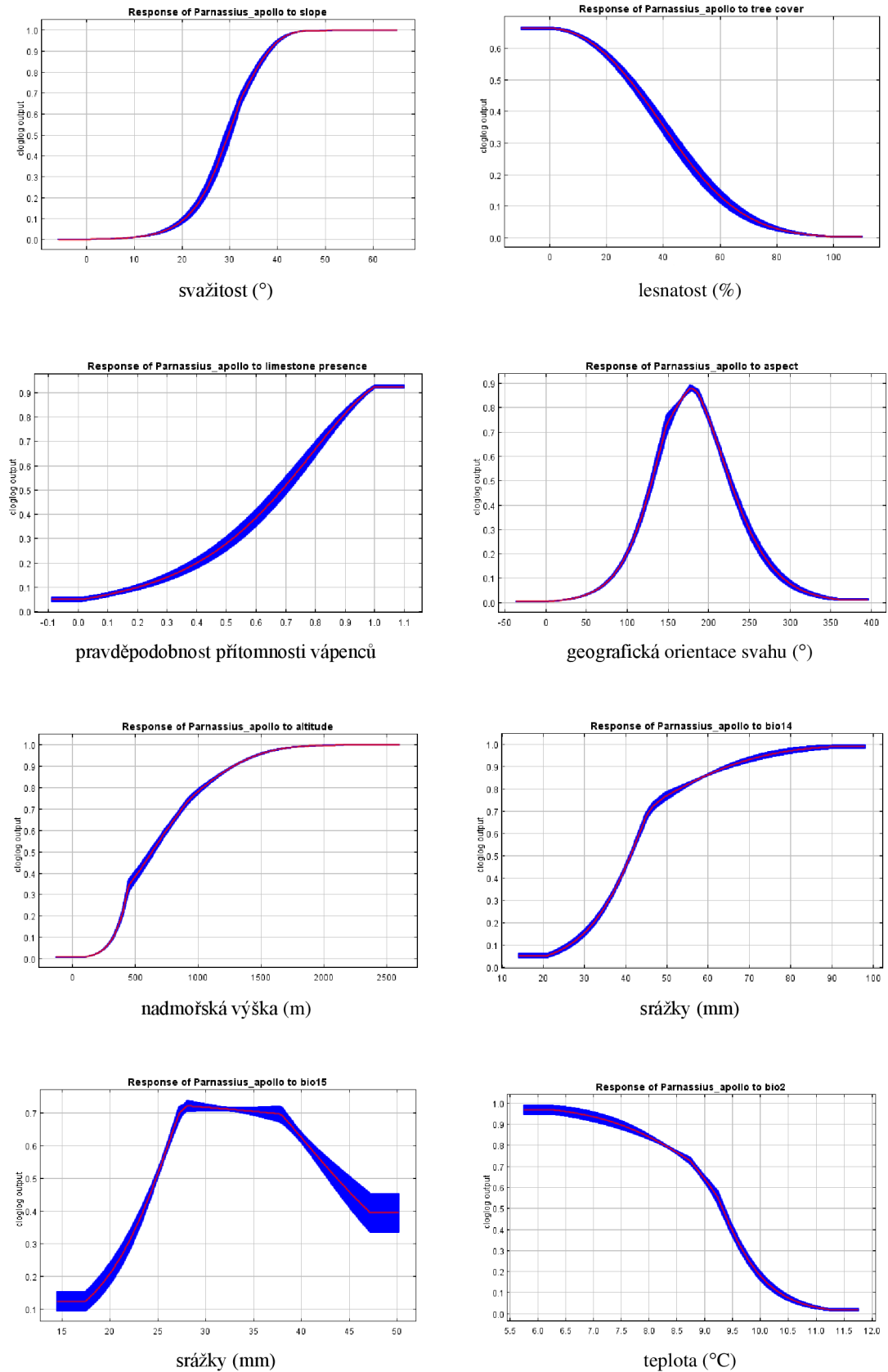
Soupis populací, které stále perzistují. Uvedena jejich nadmořská výška a suitabilita.

Příloha 2 C

Vymřelé populace		
Lokalita	Nadmořská výška	Suitabilita
Bosmany	624	0,03
Čertova dolina	785	0,90
Červenokamenské bradlo	489	0,77
Hrad Súľov	623	0,16
Hrebieňok	1351	0,15
Strážov	921	0,83
Krivoklátská tiesňava	372	0,79
Malá Stožka	1013	0,50
Mojtín. tzv. druhé vrata	470	0,95
Pružina Priedhorie	495	0,84
sedlo Dielik	626	0,90
Sokolie	730	0,93
Stráňavy	687	0,66
Strážov	1205	0,20
Súľov	422	0,69
Štefánikova vyhládka	655	0,92
Průměr	717	0,64

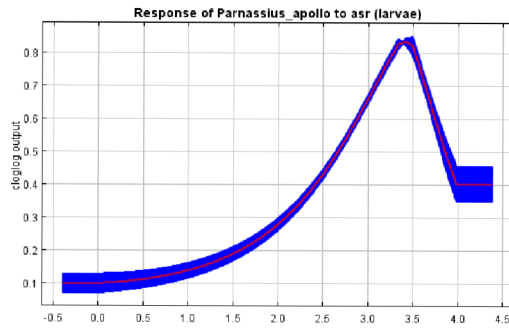
Soupis všech populací, které vymřely po roce 2010. Uvedena nadmořská výška a suitabilita.

Příloha 3 A

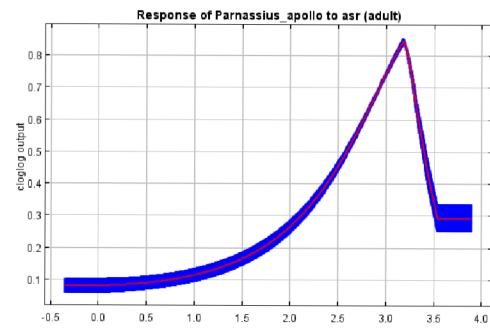


Odpovědní křivky (*Response curves*) pro samotnou svažitost, lesnatost, přítomnost vápence, orientaci svahu, nadmořskou výšku, bio14 (srážky v nejsušším měsíci), bio15 (sezonalita srážek), bio2 (fluktuační denní teploty). Na ose x intenzita faktoru, na ose y suitability. Modře standardní odchylka, červeně průměr 10 replikací.

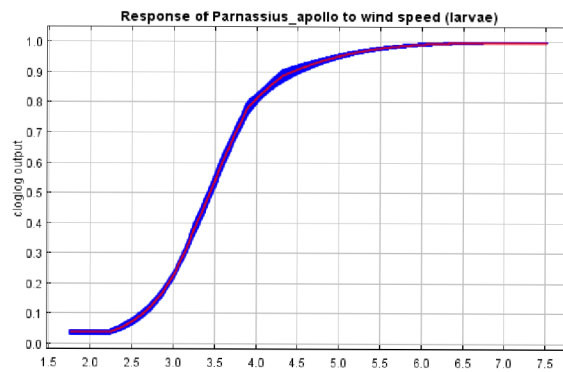
Příloha 3 B



dopadající sluneční záření (WH/m2)



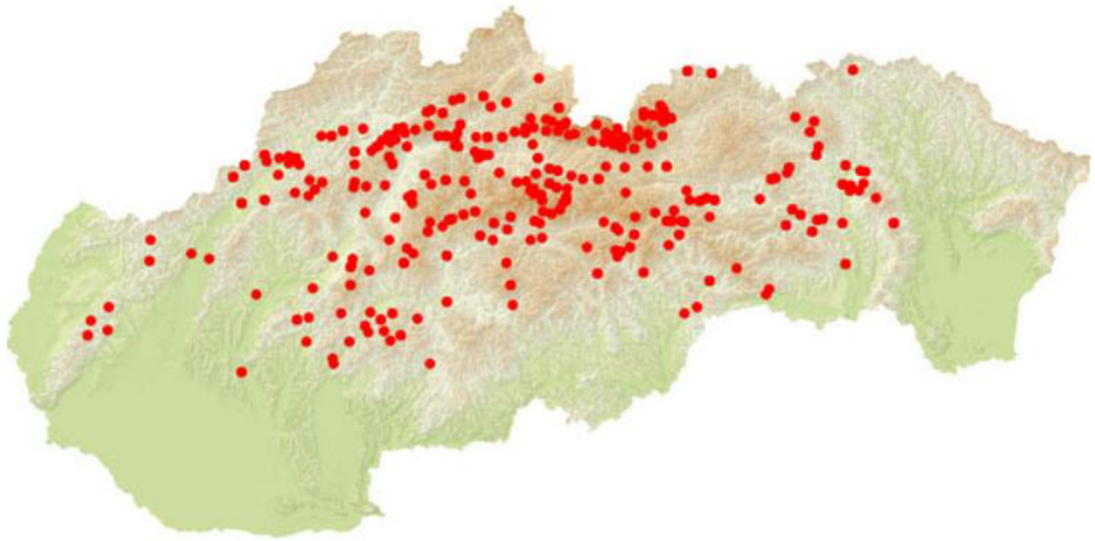
dopadající sluneční záření (WH/m2)



rychlost větru (km/h)

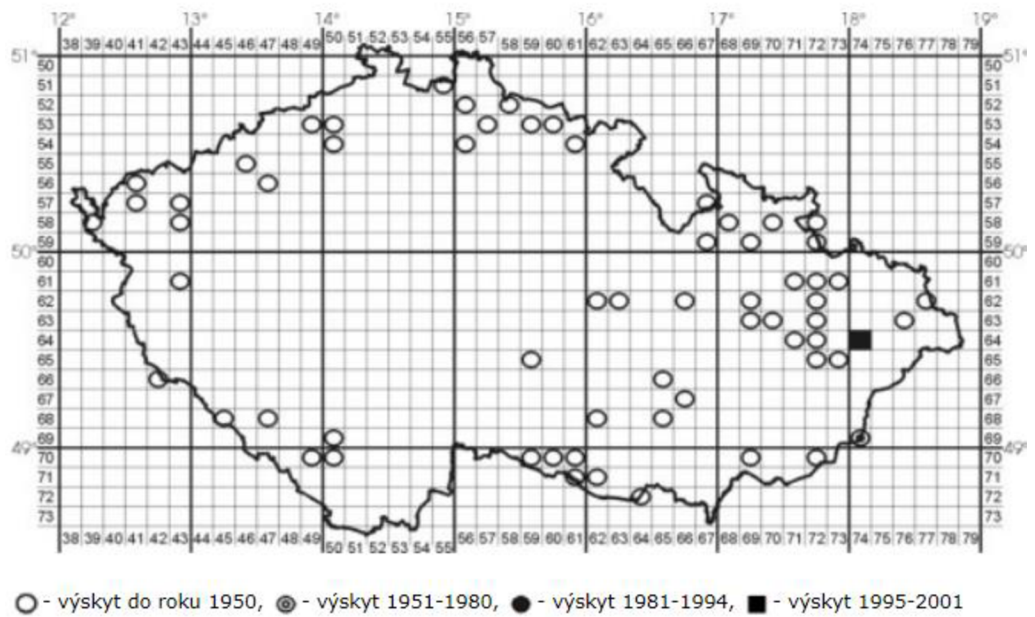
Odpočívání křivky (*Response curves*) pro sluneční příkon za období housenky, za období dospělce a průměrná rychlost větru za období housenky, v kontextu ostatních proměnných. Na ose x intenzita faktoru, na ose y suitability. Modře standardní odchylka, červeně průměr 10 replikací.

Příloha 4



Rozšíření jasoně červenookého na Slovensku, do roku 1960. Převzato z:
https://lepidoptera.sk/parnassius_apollo

Příloha 5



Rozšíření jasoně červenookého v Česku. Převzato z Beneš et al. (2002).