

Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích
Přírodovědecká fakulta

**Populace hnědásků (Melitaeini)
na nelesních stanovištích NP Podyjí
refaunovaných pastvou koní**

Bakalářská práce

Klára Hájková

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

České Budějovice 2022

K.Hájková, 2021 Populace hnědásků (*Melitaeini*) na nelesních stanovištích NP Podyjí refaunovaných pastvou koní [Populations of the fritillary butterflies (*Melitaea* spp.) inhabiting Podyjí National Park grasslands refatunated by horses. Bc. Thesis, in Czech.] – 65 pp., Faculty of science, University of South Bohemia, České Budějovice, Czech Republic.

Anotace:

This thesis evaluates the impact of refaunation by the Exmoor pony on populations of five *Melitaea* butterfly species – *Melitaea athalia*, *M. cinxia*, *M. didyma*, *M. britomartis* and *M. aurelia* inhabiting xeric grasslands of the Podyjí National Park – Havranické Vřesoviště and Mašovická Střelnice. Both grassland sites are grazed since 2018. I compared adult butterflies' demography structure, mobility, spatial distribution, and habitat requirements with an earlier study carried out before the impact of horses (Vodičková et al., 2019). I detected multiple changes, some of them attributable to the horses (e.g., butterfly spatial distribution) and some not (e.g., population sizes), but also a remarkable stability, e.g., in dispersal parameters.

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

V Českých Budějovicích,

dne

Podpis studenta

Poděkování

Tímto bych chtěla poděkovat školiteli Martinu Konvičkovi za ochotu, trpělivost, čas strávený nad touto prací a za pomoc s analýzami. Děkuji Stanislavu Grillovi za pomoc s GISem, Zdeňku Fricovi a Pavlu Vrbovi za naučení práce v MARKu a za konzultace ohledně dalších programů, které jsem používala. Děkuji všem, kteří mi pomohli se sběrem dat v terénu, což byli: Zdeněk Fric, David Hauck, Miloslav Jirků, Václav John, Martin, Hana a Sofie Konvičkovi, Claudio Sbaraglia, Dmitry Shovkun, Pavel a Alena Sucháčkovi, Veronika Vodičková a Pavel Vrba. Dále děkuji Robertu Stejskalovi a Martinu Škorpíkovi z NP Podyjí za povolení práce v terénu. Poděkování patří i Personálu Camp Havraníky za zázemí a péči o nás.

Obsah

Obsah	4
1 Úvod	5
2 Metodika	10
2.1 Studované lokality	10
2.2 Studované druhy	11
2.3 Tříleté změny relativní početnosti	14
2.4 Vlastní práce v terénu	15
2.5 Analýza demografické struktury	15
2.5.1 Analýza mobility	16
2.6 Prostorová distribuce dospělců	17
2.7 Stanovištní nároky dospělců	18
3 Výsledky	19
3.1 Meziroční změny početnosti	19
3.2 Demografická struktura	19
3.3 Mobilita	27
3.4 Prostorová distribuce	33
3.5 Biotopové nároky dospělců	38
4 Diskuse	44
4.1 Predikce	45
4.2 Demografie dospělců	46
4.3 . Mobilita	48
4.4 Vztah dospělců k vegetaci a jejich prostorová distribuce.....	49
4.5 Další směry výzkumu	50
5 Závěr	51
6 Citovaná literatura	52

1 Úvod

Jednotlivé druhy organismů interagují mezi sebou a svým prostředím. Jejich ztráta může měnit funkce ekosystémů (Brodie et al., 2021).

Zásadní událostí pro současný život na Zemi byla drastická redukce megafauny na přelomu pleistocénu a holocénu (před 50,000 až 1,000 BP), která postihla všechny kontinenty a větší ostrovy (Mahmood et al., 2021). Toto vymírání se od předchozích velkých vymírání lišilo tím, že postihlo téměř výhradně velké suchozemské obratlovce (vymřely mj. 2/3 rodů savců vážících více než 44 kg) a neprojevovalo se v mořích nebo na drobné fauně. Počet vymřelých druhů je odlišný napříč kontinenty. Nejméně megafauny vyhnulo v Africe, kde se člověk vyvinul, více Asii a nejvíce v Novém světě. Časová shoda vymírání s kolonizací jednotlivých kontinentů zástupci rodu *Homo*, vede některé autory k závěrům, že hlavním příčinou vymizení čtvrtohorní megafauny byl lovecký tlak člověka a přechod k zemědělství (Bartlett, 2016; Burney, 2005; Jirků, 2021; Martin & Wright, 1967; Martin, 1985; Riahi, 2020). S klimatickými změnami bylo vymírání megafauny naopak spojeno spíše slabě a nepřímo (Sandom et al., 2014).

Po vymizení megaherbivorů (=velkých býložravců) se mění distribuce energie a živin v ekosystémech (Barnosky, 2008), mění se struktura vegetace z různorodé mozaiky k homogenním porostům (Bakker et al., 2016), živiny setrvávají delší dobu v biomase (Malhi, 2016) a zvyšuje se akumulace hořlavé hmoty a tím se zvyšuje i riziko požárů (Johnson et al., 2018). Velcí savci měli důležitou roli i v šíření semen. Po jejich vyhynutí se některé rostliny mohou šířit jen na kratší vzdálenosti a některé jiné zcela ztratily své přirozené přenašeče (Pires, 2018; Malhi, 2016; Blanco, 2019). Dále ubyla drobná narušení vegetace a půdního povrchu nutná ke klíčení rostlin. Redukce biomasy a drobné disturbance jsou důležité pro konkurenčně slabší rostliny (Köhler et al., 2016). Megaherbivoři měli dokonce vliv i na globální koloběh uhlíku a tím ovlivňovali klima (Smith, 2016; Schmitz, 2018). Tyto významné změny musely ovlivnit i drobné živočichy, kteří jsou na vegetaci přímo závislí. Přibývající poznatky o evoluční stáří současných druhů (pro evropské denní motýly srov. např. Wiemers et al. 2020), ukazují, že značná část drobné fauny se vyvinula v ekosystémech ovlivňovaných velkými herbivory. Kvůli jejich vymizení se dříve prospěšné adaptace vzniklé během evolučního vývoje, stávají nefunkčními (Mahmood et al., 2021).

Zásadní změnu krajiny představoval v mladší době kamenné nástup zemědělství (neolitická revoluce). Zpočátku se její dopady omezovaly na úrodná území nížin a pahorkatin. Ve vrcholném středověku nastalo masivní odlesňování vyšších poloh, pasená mozaikovitá polní krajina byla intenzivně využívána. Krajina se stala soukromým majetkem

a začaly vznikat územní celky. Dědičnost půdy se předem plánovala. V období baroka šla krajina ruku v ruce s architekturou – „divočina“ v krajině byla zcela potlačena. V té době se spojují některá menší pole. V krajině byly nejpestřejším biotopem pastviny, které byly pro jiný způsob hospodaření nevhodné. Od období baroka jsou pevně vymezeny lesy, hranice mezi volnou krajinou a lesem zůstává pozvolná. Od období průmyslové revoluce dochází díky využití technologie k největším změnám ve struktuře krajiny. Postupně se zvětšila plocha orné půdy, ubylo ploch ležících ladem i pastvin. Za socialismu, po kolektivizaci zemědělství, byla krajina obhospodařována intenzivně až devastačně, avšak nerovnoměrně. Vedle lánů dlouhých a širokých i několik kilometrů byly organizovaně zalesňovány okrajové pozemky zejména v horách, jiná území spontánně zarůstala. V každém případě se krajina stala monotónní a méně členitou. Tenhle vzhled krajiny přetrvává do současnosti. Z krajiny mizí například remízky, plochy nevyužité půdy či louky u pramenů. Velká část mokřadů byla vysušena a toky řek byly narovnané (Lokoč et al., 2010). Mechanizace uniformuje tlak na biotopy, umožňuje například odvodňování mokřadů, což vede ke ztrátám biologické rozmanitosti (Mathias & Moyle, 1992).

Zpočátku (zejména pak od nástupu neolitické revoluce) byly funkce vyhynulých živočichů částečně kompenzovány činností člověka, jakož i domácími zvířaty. S přechodem k zemědělství souvisí vymýcení zalesněných oblastí, orba nebo hnojení živočišným odpadem. Raní zemědělci kácením lesů zvyšovali hladinu CO₂ a chovaný dobytek produkoval emise metanu. To můžeme chápat jako analogii činností vyhynulé megafauny (Bocherens, 2018). I hospodářská zvířata převzala řadu klíčových ekologických funkcí. I dnes například ovlivňují režim požárů nebo expanzi keřů v sušších oblastech (Lundgren et al., 2020). To vše ovšem platí jen pro tradiční zemědělství, které využívá síly člověka a hospodářských zvířat, je maloplošné a závislé na místních zdrojích píce, hnojiv, či osiva. Se zemědělsko-průmyslovou revolucí domácí zvířata pomalu mizí z volné krajiny, dochází k jejich trvalému ustájení. Se zvětšujícími se pozemkovými jednotkami se zvětšují i chovaná stáda. Dochází ke zvyšování živočišné (a i rostlinné) produkce a zároveň se zmenšuje plocha potřebná ke srovnatelnému výnosu (Steinfeld et al., 2006). Kvůli dnes převažujícímu intenzivnímu zemědělství je ohrožená biodiverzita. Dobytek tvoří drtivou většinu biomasy suchozemských zvířat (Smith et al., 2016). Plocha využívaná zemědělstvím představuje více jak 40 % zemského povrchu. Biodiverzitu stále ohrožuje odlesnění, degradace půdy i znečištění spojené se zemědělstvím. (Steinfeld et al., 2006). Podle mnoha autorů (např. Erisman et al., 2016), je nutné změnit systém zemědělství, abychom zabránili dalším ztrátám biodiverzity.

Již za zemědělsko-průmyslové revoluce na přelomu 19.–20. století se ustanovuje ochrana přírody, jako ji známe dnes. V evropských podmínkách je její zvláštností, že důsledně rozlišuje mezi lesními a nelesními stanovišti, a pro ta nelesní si za ideál si bere předintenzifikační krajinu (D'Ascanio et al., 2021; Jongman, 1995). Světové organizace pro ochranu přírody (například TNC, WWF, WCS a CI) se zaměřují hlavně na ochranu „divočiny“ – sítě chráněných oblastí s vysokou biodiverzitou – spíše než na zachování biodiverzity v produkční krajině (Baudron & Giller, 2014). Například převažující péče o chráněná nelesní stanoviště se snaží na omezené ploše napodobit tradiční hospodářské postupy, které v minulosti vytvářely pestrou mozaiku stanovišť na škále celých krajin, ne-li kontinentů (Baran-Zgłobicka & Zgłobicki, 2012, McNeely & Schroth, 2006). Díky tomu v Evropě přežívá značná část její biodiverzity, ale tento přístup má vážná omezení. Je třeba si uvědomit, že i během předindustriálního období byla půda intenzivně využívána, všude bylo dost stanovišť rané sukcese a stanovišť narušených, ale i míst ležících dočasně ladem tudíž zarůstajících. Protože mozaika byla jemnozrná, drobní živočichové nacházeli optimální podmínky díky mobilitě v prostoru a čase. Konvenční péče o drobná nelesní území (Battisti et al., 2022; 2014; Mackovčín, 2005), stejně jako různé ekologické programy v zemědělské krajině (Groot et al., 2007; Kubacka, 2018), používají několik málo předepsaných postupů. To vede k homogenizaci vegetace a redukci specifických podmínek a nik (Fuller et al., 2017). Existují studie, které ukazují, že zatímco ochraně rostlin mohou konvenční ochranné postupy stačit, pro náročnější hmyz jsou nedostatečné (Bonari et al., 2017). Může to být jedna z příčin současného dramatického úbytku hmyzu v krajině (Frenzel et al., 2021; Vogel, 2017).

Pochopení, jak velkou úlohu při utváření krajiny měli a nedostatky konvenční péče o stanoviště, vedly postupně k myšlence velkou faunu do stanovišť vrátit. Tzv. rewilding je prosazován přibližně od 90. let 20. století. V roce 1991 vznikla ve Spojených státech iniciativa Wildlands, z níž je pojem rewilding odvozen. Většina definic rewildingu se zaměřuje na ochranu a návrat vyhynulých nebo vymírajících druhů (Jørgensen, 2015). Jako ekvivalent „rewildingu“ pro drobnější území se užívají pojmy naturalistic grazing (přírodní pastva) nebo refaunace (Lorimer et al., 2015; M. Jirků, ústní sdělení; Vodičková, 2018).

Původním cílem bylo propojit zbývající lokality severoamerické „divočiny“ přes biokoridory bez lidské činnosti. Od té doby všude ve světě (např.: Severní Amerika: Larter et al., 2000; Jižní Amerika: Svenning a Faurby 2017, Afrika: Price, 2016; severní Asie: Zimov, 2005; Orientální oblast Sankar et al., 2013; v Evropě Nizozemí: Cromsigt et al., 2018; Německo: Zielke et al., 2019; Bulharsko Stokstad, 2015; Velká Británie: Hancock et

al., 2010) přibývá jak iniciativ, tak návratů velkých zvířat do ekosystémů, přičemž je pojem rewilding různě modifikován a definován. V evropském kontextu je hodně zdůrazňováno využití velkých zvířat, včetně ferálních zvířat domácích, coby efektivních nástrojů péče o biotopy (například Garrido et al., 2021). To je i případ České republiky, kde první refaunační aktivity vznikly díky nadaci Česká krajina. Prvním a zároveň symbolickým územím je bývalý vojenský prostor ve středočeských Milovicích (Dvorský et al. 2022; Konvička et al. 2021; Vrba et al. 2012), k němuž postupně přibylo 9 lokalit v celé ČR (Vodičková 2018; M. Jirků, ústní sdělení).

Cílem refaunace je obnovit klíčové ekologické procesy a interakce, a tím umožnit bohatší oživení stanovišť nejen velkými býložravci, ale celým společenstvem asociovaných rostlin a živočichů. Díky tomu je udržována rozmanitost i bez zásahu nebo téměř bez zásahu člověka (Svenning et al., 2016). Na rozdíl od standardní zemědělské pastvy jsou herbivoři ponecháni sami sobě, stanoviště musí být dost velké a rozmanité, aby uspokojilo všechny jejich nároky v průběhu roku, veterinární péče je minimální, manažeři jen regulují celkovou početnost zvířat (Seddon et al., 2014). Na rozdíl od ochránářské pastvy, seče a podobně, není cílem uniformní či předem definované „rostlinné společenstvo“, ale naopak proměnlivá a vyvíjející se stanovištní mozaika. Protože je organismy jsou vystaveny proměnlivým podmínkám, je na rozdíl od uniformně udržovaných podmínek uchován „evoluční potenciál“ (Souto & Tadey, 2019).

Přes rostoucí popularitu a počet refaunovaných lokalit chybí studie vlivů rewildingu na asociované organismy, včetně bezobratlých, respektive hmyzu. Když se van Klink a Wallis deVries (2018) pokusili takové studie shrnout, měli k dispozici jen 10, vesměs jen popisných, vědeckých studií, týkajících se vždy jen jednoho území. Obecně platilo, že velcí býložravci výrazně měnili abiotické podmínky pro členovce. Pro některé tato změna může být pozitivní, pro jiné negativní. Druhová bohatost byla často ovlivněna negativně, ale při nízké intenzitě pastvy může být ovlivněna pozitivně, neboť je minimální přímá kompetice o zdroje a vysoká heterogenita prostředí. O rigoróznější přístup se pokusili Garrido et al. (2019), kteří v rámci nelesních stanovišť na švédském ostrově Gotland refaunovaných ferálními koni (Gotlandský pony) zjistili vyšší diversitu zdrojů nektarů a širší spektrum opylovačů vázaných na rostliny, včetně motýlů. Vývoj fauny denních motýlů sledovali ve středočeských Milovicích Konvička et al. (2021). Ukázali ztrátu některých druhů po ukončení vojenských aktivit, ale i zvýšení počtu druhů s vývojem na drobnějších konkurenčně slabších bylinách (na úkor s vývojem na zdatných travinách a křovinách) po refaunaci koni, pratury a zubry. Vodičková et al. (2021) rozšířila záběr na všechny

refaunované lokality v ČR, a kromě denních motýlů sledovala i žahadlové blanokřídlé a rovnokřídlé. Podařilo se jí ukázat zvýšení funkční diverzity všech tří skupin na refaunovaných plochách. Díky refaunovaným lokalitám se též podařilo ukázat, že přirozená pastva bez použití veterinárních odčervovacích prostředků podporuje kvalitnější společenstva koprofágních brouků, než pastva intenzivní (Ambrožová et al., 2021).

Zkoumání vlivu refaunace na celé taxonomické skupiny hmyzu umožňuje sledovat změny napříč celými společenstvy. Monitorování populací vybraných druhů by mohlo vést k lepšímu pochopení dosud neznámých detailních mechanismů, kterými přítomnost megaherbivorů na hmyz působí. Pionýrskou prací v tomto směru byla bakalářská práce Veroniky Vodičkové (2018), publikovaná ve vědeckém časopise o rok později (Vodičková et al. 2019). Autorka na nelesních stanovištích Národního parku Podyjí, kde se připravovala refaunace ferálními koni, zdokumentovala populační strukturu pěti druhů hnědásků rodu *Melitaea* (*Lepidoptera: Nymphalidae*) v době před refaunací. Hnědásci obecně jsou oblíbenou modelovou skupinou hmyzu, protože tvoří početné sedentární populace, lze je snadno zkoumat metodami zpětných odchyťů i prostřednictvím monitoringu larev, a měli nezastupitelnou úlohu v rozvoji některých ekologických teorií (např. Ehrlich 1965, Hanski et al. 1994, Saccheri et al. 1998, Ehrlich a Hanski 2004, Fric et al. 2010). Nelesní plochy v NP Podyjí navíc hostí jejich největší diverzitu v rámci ČR.

Ve své práci navazuji na Vodičkovou (2019) a sleduji situaci podyjských hnědásků čtyři roky po refaunaci jejich lokalit ferálními koni. Mým obecným cílem je zhodnotit predikce, které o vlivu koní Veronika Vodičková učinila. Používám identickou metodiku. Stanovila jsem si následující cíle:

1. Využitím metody zpětných odchyťů zjistit demografické parametry populací hnědásků na refaunovaných lokalitách v NP Podyjí – Mašovické střelnici a Havranickém vřesovišti a porovnat je se stavem před refaunací.
2. Získat parametry mobility sledovaných druhů a srovnat je s parametry před refaunací.
3. Získat údaje o vegetační struktuře, zjistit biotopové nároky dospělců sledovaných druhů a obojí srovnat se stavem před refaunací.
4. Srovnat, jak se změnila prostorová distribuce sledovaných druhů hnědásků mezi sledovanými roky.

5. Diskutovat predikce z Vodičková et al. (2019). Diskutovat, co nám takový typ práce říká o efektivitě rewildingu při ochraně hmyzu.

2 Metodika

2.1 Studované lokality

Havranické vřesoviště

Havranické vřesoviště, („HV“ nebo „Havraníky“; 48.817 N, 16.00E, nadmořská výška je ca 320 m n.m.) tvoří mírně zvlněný komplex stanovišť (ca 1,5 km²) přiléhající k lesním komplexům lemujícím kaňon Dyje. V minulosti bylo území ovlivňováno dlouhodobou pastvou hospodářských zvířat. Dnes se zde střídají různé typy xerothermních trávníků, křovin, převážně opuštěných třešňových a višňových sadů, drobných lesíků a vlhčích luk. Jedná se o jednu z biologicky nejvýznamnějších lokalit NP Podyjí (anonymous, 2022). Oblast je geomorfologicky pestrá díky přítomnosti vystupujícího podloží, balvanů a skalních terás. V posledních dekádách, vinou zániku tradičního hospodaření, trpělo území expanzí konkurenčně zdatných trav (ovsík vyvýšený, třtina křovištní) a dřevin (trnovník akát, borovice lesní) a zarůstáním křovinami. Refaunace exmoorskými pony zde začala v květnu roku 2018, v roce 2021 zahrnovalo pasené území 35 ha (z toho 11 hektarů tvoří les) v JV části lokality. V současnosti se na území pase stádo osmi hřebců. Pasené plochy byly přidávány postupně, celá pastvina včetně lesa byla koním zpřístupněna až na jaře 2021. Kromě pastvy exmoorských pony jsou na dalších územích Havranického vřesoviště praktikované aktivní ochrannářské zásahy zahrnující pastvu ovcí, výřez křovin, regulace invazních rostlin a náletových dřevin, případná seč travních biotopů, naorávání drobných plošek pro uchycení konkurenčně slabších bylin a maloplošné experimentální vypalování (Stejskal, 2022).

Těsně před zavedením pastvy exmoorských pony zde žily početné populace hnědásků *Melitaea cinxia* a *M. didyma*, a málo početný výskyt *M. athalia* soustředěný do hranic s lesními komplexy (Vodičková et al., 2019).

Mašovická střelnice

Mašovická střelnice („MS“, Mašovice; 48.50 N, 15.58 E, s nadmořskou výškou cca 400 m n.m.) je území o rozloze přibližně 0,8 km². Tento bývalý vojenský prostor sen nachází v ochranném pásmu NP Podyjí jižně od Mašovic a západně od Podmolí. Jižní části hraničí s lesy lemující kaňon řeky Dyje. Nachází se zde mozaikovitý komplex suchých louček, porosty křovin (převážně trnky a růže), lesíků, travnatých plání a holých ploch po vojenské

technice. Území představuje bývalé vojenské cvičiště, nachází se zde zaniklá technická zařízení – například pojezdové dráhy, kolejiště, příkopy a násypy. Vojenská technika bránila růstu náletových dřevin. Díky tomu se zde mohly udržet ohrožené druhy mizející ze zemědělské krajiny. Vzhledem k charakteru terénu je lokalita udržována ruční sečí, na části území se pasou domácí koně. V minulosti zde byly zahrnuty přejezdy těžké techniky a občasná pastva ovcí. Po útlumu vojenské aktivity je pravidelně odstraňováno velké množství náletových dřevin. Dále jsou udržovány tůně na MS (redukce náletových dřevin a orobince, odstranění sedimentu) (anonymous, 2022). Spolu s HV představuje zajímavou a ohroženou lokalitu. Pastva exmoorských pony vznikla na polovině území v květnu 2018. Stádo bylo nejprve tvořeno hřebcem a pěti klisnami. Počet zvířat se postupně rozrostl. Na konci roku 2020 zde byly ponechány pouze klisny, hřebci byli odvezeni na jiné lokality. V současnosti je skupina koní tvořena devíti klisnami. Pasená plocha představuje 28 ha. Plocha paseného území byla postupně zvětšována a upravována. V listopadu a prosinci 2018 byl přidán mobilní ohradník na vypasenou izolovanou plochu Komínek. V lednu 2021 byla vyloučena z pasené části část oblast kolem tůní s výskytem citlivých vstavačů kukaček (Robert, 2022). K roku 2009 zde bylo zjištěno 63 druhů denních motýlů (Čížek et al. 2013), historicky byl jejich počet ještě vyšší, z území zmizely druhy vázané na velké rozlohy otevřených xerothermních stanovišť (Sumpich et al 2012).

Těsně před zavedením pastvy zde žily velmi početné populace hnědásků *Melitaea athalia*, *M. aurelia*, *M. britomartis* (téměř jistě nejpočetnější populace v ČR) a *M. cinxia*, méně početně se v několika generacích objevoval *M. didyma* (Vodičková et al., 2019).

2.2 Studované druhy

Hnědásek podunajský, *Melitaea britomartis* (Assmann, 1847)

Eurosibiřský druh s výskytem od střední Evropy po Zabajkalsko a Poamuří, severojižně v Evropě od jižní Moravy a východního Polska po sever Balkánu. Ve střední Evropě obývá zanedbanější trávníky, křovinatá území a řídké lesy, pařeziny a lesní okraje. V ČR je kriticky ohrožený až vymírající, hlavně díky zarůstání lokalit. Donedávna znám jen z osmi (Bartoňová et al., 2014) čtverců síťového mapování v nížinách a pahorkatinách. Celkem je těchto čtverců z 678. na nejjižnější Moravě, nově pak zjištěn v Českém lese na Domažlicku, kde jeho výskyt navazuje na lokality v Bavorsku (Z. Fric, ústní sdělení; Šulová, 2022). Tvoří jednu generaci od poloviny června do července. Živnými rostlinami housenek na jižní Moravě jsou rozrazil ožankový (*Veronica teucrium*) a r. klasnatý (*Pseudolysimachion spicatum*), housenky žijí pospolitě v hnízdech (Beneš, 2002; <http://www.lepidoptera.cz/>). Vědeckých studií o tomto

druhu motýla je málo (například Cerrato et al., 2014 - ovlivnění tohoto druhu změnou klimatu a extrémním počasím).

HV bylo jeho klasickou lokalitou, hojněji se ale vyskytuje u Mašovic, ale i tam po roce 2010 početnost výrazně poklesla (Švestka & Vitek, 2017). Během výzkumů před zahájením pastvy koní na HV nebyl zjištěn. Vodičková et al. (2019) to interpretovali změnami na stanovišti. Naopak na MS se vyskytoval masově ($\approx 10^4$ dospělců), zejména v partiích s nízkými (do 1 m) křovinami smíšenými s vyššími bylinami (tj. sukcesně degradující travníky). Autoři varovali před destrukcí jeho stanoviště koňmi a jako kompenzaci navrhovali prosvětlení listnatých lesů na hraně kaňonu Dyje.

Hnědásek květelový, *Melitaea didyma* (Esper, 1779)

Západopalearktický druh motýla. Vyskytuje se od severní Afriky po střední Evropu, na východ od střední Asie až po Mongolsko a severně po střední Sibiř. Ve střední Evropě je vázán na biotopy v pozdějším stádiu sukcese – na suché travníky, železniční násypy, travníky s nízkým vegetačním krytem, ne však přímo obnažené plochy. V ČR znám z 79 čtverců (Bartoňová et al., 2014). Je klasifikován jako ohrožený. zarůstání lokalit, zalesňování a postupné izolace populací ho ohrožují. Dospělci ze severu střední Evropy jsou jednogenerační a létají od června do srpna. V jižních částech Evropy (včetně jižní Moravy) mívá dvě i více generací. Jeho živnými rostlinami známými ze střední Evropy jsou například rody divizna (*Verbascum spp.*), jitrocel kopinatý (*Plantago lanceolata*) nebo lnice obecná (*Linaria vulgaris*), housenky po přezimování žijí jednotlivě (Beneš, 2002; <http://www.lepidoptera.cz/>). Druh *M. didyma* je pozoruhodný divergencí mitochondriální a jaderné DNA (mtDNA) a extrémně vysokou vnitrodruhovou variabilitou (Dincă et al., 2019; Pazhenková & Lukhtanov, 2016)

Před započítáním studie znám z HV i MS. *Melitaea didyma* byl nejčastěji nalezen na vysokých travnících udržovaným pastvou a sečí, v HV i na slunných skalkách. Byly pozorovány dvě generace. V Mašovicích se generace překrývaly (celkem desítky jedinců), zatímco v Havranicích se objevila výrazně velká letní generace (≈ 700 ks) (Vodičková et al., 2019). Vodičková et al. (2019) předpokládají pozitivní dopad refaunace na tento druh. Motýlovi prospěje rozšíření výhřevných ploch na úkor náletu dřevin.

Hnědásek kostkovaný, *Melitaea cinxia* (Linnaeus, 1758)

Palearktický druh, v Evropě rozšířen od jihu Skandinávie po Středomoří. Ve střední Evropě vázán na sušší nelesní biotopy, v ČR znám ze 79 (Bartoňová et al., 2014) čtverců

Z mnoha oblastí vymizel, populace jsou často izolované. Je klasifikován jako ohrožený. Dospělci tvoří jednu generaci od května do června, larvy tvoří pospolitá hnízda, v nichž i prezimují. Vývoj probíhá na jitrocelích (*Plantago* spp.) a rozrazilích (*Veronica* spp.). Z krajiny vymizel díky zarůstání lokalit souvislým vegetacím krytem, což souvisí s ústupem od tradičního pastevního hospodaření (Beneš, 2002; <http://www.lepidoptera.cz/>). Motýl je modelovým druhem v metapopulační biologii, populační genetice a funkční genomice. Představuje modelový druh pro zkoumání struktury metapopulací (například Kahilainen et al., 2018; Sarhan, 2006, Tack et al., 2015).

Před zavedením pastvy koní (Vodičková et al. 2019) tvořil silné populace v HV i MS (v obou případech $\approx 10^3$ dospělců). Preferovanými stanovišti byly trávníky v blízkosti lesních okrajů, často udržované pastvou. Vodičková et al. (2019) předpokládali, že pastva na něj bude mít neutrální až pozitivní vliv. Pastva podle autorů udrží nebo rozšíří krátkostébelné trávníky a lemy.

Hnědásek jitrocelový, *Melitaea athalia* (Rottemburg, 1775)

Palearktický druh. Je rozšířený v celé Evropě, přes Turecko a Asii až do Japonska a Číny. Vyskytuje se v okrajích lesů, na průsecích, světlínách a lesních loukách. Jsou známy i populace vázané na xerothermní lokality. V současné době je na území České republiky znám z 377 čtverců a na rozdíl od ostatních sledovaných druhů není ohrožený (Bartoňová et al., 2014). Tvoří jednu generaci, dospělci létají od května do července. V teplých oblastech jsou známy i druhé generace. Mezi živné rostliny patří jitrocel kopinatý (*Plantago lanceolata*), černýš luční (*Melampyrum pratense*), světlík lékařský (*Euphrasia rostkoviana*) a rozrazil rezekvítek (*Veronica chamaedrys*). Stanoviště preferované tímto druhem motýla jsou nestálá, proto je v tomhle směru modelovým druhem. Nejen ve Velké Británii je ohrožen úbytkem světlých lesů, zarůstání lesních luk či ničení lesních lemů (Hodgson et al., 2009). Úbytek byl pozorován i v ČR, ale pořád zůstává nejhojnějším hnědáskem (Beneš, 2002; <http://www.lepidoptera.cz/>).

Před započítáním výzkumu byl znám z HV i MS. V HV byl koncentrován v r. 2019 do lesních lemů na SV území, v počtu přibližně 500 dospělých zvířat. V MS byl *M. athalia* nacházen v křovinaté jižní části území a při lesních lemech, jednotlivě i po celé ploše u větších skupin keřů. Bylo zde odhadnuto cca. 11 000 jedinců, a ze všech studovaných hnědásků byl nejmobilnější. (Vodičková et al. 2019). Autoři předpokládají mírnou redukci porostu vysokých keřů. Podle autorů se díky pastvě v lesních porostech stane tento habitat pro *M. athalia* vhodnější. Předpokládaný dopad pastvy je negativní na MS a pozitivní v HV.

Hnědásek černýšový, *Melitaea aurelia* (Nickerl, 1850)

Západopaleoarktický druh motýla s výskytem od východní Francie, přes jižní část střední Evropy, po Balkánský poloostrov mimo Řecka. Východně pak jižní Polsko, Pobaltí, část Ruska po sever Kazachstánu a Ťan-šan. Je vázán na skalní stepi, lesostepi a sprašové stepi, porostlé nízkou vegetací. Je znám z 37 čtverců (Bartoňová et al., 2014). V současnosti je u nás veden jako kriticky ohrožený, vymírající druh. Příčinou ohrožení je zarůstání stepí po omezení pastvy, zalesňování a spontánní zarůstání dřevinami a izolace přežívajících populací. Dospělci se vyskytují v jedné generaci, od června do července. Housenky žijí pospolitě, stejně tak i přezimují a potom se rozdělují a žijí soliterně. Živné rostliny ve střední Evropě jsou především druhy jitrocele (*Plantago* spp.), dále pak vzácně několik druhů rozrazilů (*Veronica* spp.) a černýše (*Melampyrum* spp.). V ČR se dříve vyskytoval ve všech teplejších částech území, dnes jen na stepních lokalitách jihovýchodní a střední Moravy a severozápadních Čech (Beneš, 2002; <http://www.lepidoptera.cz/>). O tomto druhu je poměrně málo vědeckých studií. Například (Stuhldreher & Fartmann, 2018) se zabýval vlivem makroklimatu.

Před započítáním studie znám z Mašovické střelnice. Podle Vodičkové et al. (2019) se *M. aurelia* vyskytoval na trávnicích v zemních valech a na kalištích zvířat (což souvisí s vazbou housenek na bohaté porosty jitrocele). Tvořil zde desetitisícovou populaci. Podle autorů zavedení pastvy exmurskými pony bude mít na populace *M. aurelia* pozitivní vliv – díky pastvě dojde ke zvětšení krátkostébelných narušovaných plošek, včetně kališť, a k zastavení sukcese dřevin na zemních valech (Vodičková et al., 2019).

2.3 Třileté změny relativní početnosti

Na obou studovaných lokalitách probíhá od roku 2019 pravidelné sledování relativní početnosti všech denních motýlů na tzv. monitorovacích plochách (Vodičková, 2021). Pevně dané kruhové plochy o rozloze 1 ha jsou navštěvovány pětkrát za sezonu za vhodného počasí, je zaznamenávána abundance všech motýlů zjištěných za dobu 20-30 minut. Z těchto dat jsem získala data o změnách početnosti sledovaných hnědásků, stejně jako o počtu monitorovacích ploch, kde byli v daných letech zjištěni.

2.4 Vlastní práce v terénu

Ve dnech 15. 5. – 30. 7. 2021 jsem spolu s pomocníky studovala dospělé všech pěti druhů prostřednictvím značení a zpětných odchyťů. Proces značení byl co nejvíc shodný s Vodičkovou (Vodičková 2018). Typicky se 2–5 pracovníků rozdělilo mezi obě sledované lokality, HV a MS. Pracovníci soustavně procházeli a značili maximum pozorovaných hnědásků. Značili jsme denně vyjma dní s nevhodným počasím, přibližně od 10. do 17. hodiny, přičemž jsme se snažili znáhodnit denní trasy a střídat se mezi lokalitami.

Motýly jsme značili unikátními kódy – kombinací písmen a čísel od 1 do 999. Pro každý odchyt jsme zaznamenali lokalitu, druh, pohlaví, datum, čas (nejbližší hodinu), olétanost motýla (škálu 1–4), jasnost oblohy (stupně jasno, polojasno, zataženo), vítr (stupnice 1–3), množství nektaru v průměru 1 metr od místa odchyty (na škále 1–3), heterogenitu vegetace (1–3), výšku vegetace (1–3). Byly zaznamenány pobytové stopy koní (0–2) a přítomnost cesty, včetně zvířecích cestiček (0–1). Dále byly zaznamenány aktivity motýlů před odchytem: létání, odpočinek, slunění, interakce mezi jedinci, nektaring. Každý odchyt byl ihned po označení zaznamenán do mobilní aplikace Gaia GPS kvůli analýzám mobility, demografickým parametrům a vztahu ke struktuře vegetace.

2.5 Analýza demografické struktury

Shodně s Vodičkovou et al. (2019) jsem velikost populace, poměr pohlaví a další demografické parametry modelovala samostatně pro každou lokalitu a druh. Použila jsem metodu POPAN v programu MARK (9.0). Metoda POPAN je parametrizace Jolly-Seberova modelu pro otevřené populace s natalitou, mortalitou a migrací. (Cooch & White, n.d.). Program používá k odhadu demografických parametrů zobecněné lineární modely. Abych mohla data použít v programu MARK, nejprve bylo nutné vytvořit matici odchyťů v čase (ve tvaru $1/0$), zvláště pro obě lokality a pro každý sledovaný druh. Matice počítala i s pohlavím ($1/0$ v závislosti na konkrétním jedinci), i s mrtvými jedinci, kteří nemohou být chyceni víckrát. Byla numericky řešena různě složitými alternativními modely, lišícími se počtem parametrů a matematickým tvarem. Nejvhodnější modely jsou vybírány informačně-teoretickým přístupem (srov. Akaike 1974) pomocí kvazi-Akaikeho kritéria (qAIC).

Metoda POPAN odhaduje tři primární parametry – přežití (*aparent survival*, ϕ , kombinace mortality a emigrace), pravděpodobnost odchyty (*probability of capture*, p), a proporční nárůst (*proportional recruitment*, pent , kombinace natality a imigrace). Z nich jsou spočteny odvozené parametry: Denní přírůstek (B_i), denní velikost populace (N_i)

a celková velikost populace (N'). Parametry mohou být konstantní, (\bullet), závislé na pohlaví (g), a závislé na čase, a to buď faktoriálně (t – každý den jiná hodnota), nebo lineárně (T), kvadraticky (T^2), či kubicky: (T^3). Čas a pohlaví mohou vykazovat interakce. A to aditivní (např. $g+T\dots$) nebo multiplikativní ($g \times T\dots$).

Srovnání se stavem před refaunací jsem provedla prostým porovnáním zjištěných hodnot a jejich konfindenčních intervalů.

2.5.1 Analýza mobility

Z aplikace Gaia GPS jsem získala souřadnice jednotlivých bodů a propojila je se zaznamenanými informacemi o odchyty v programu Excel. Tabulku s kódem jedince, datumem, časem odchyty, druhem, informací o zpětném odchyty (0 = chycen poprvé, 1 = zpětný odchyt), a souřadnicemi určujícími zeměpisnou délku a šířku jsem nahrála do programu QGIS verze 3.22.0. jako body v jedné vrstvě.

Z těchto údajů jsem pro každého jedince, který byl chycen minimálně dvakrát, zjistila základní mobilitní charakteristiky: *celkové trajektorie* (= vzdálenost mezi všemi odchyty za život jedince), trajektorie *nejdelšího přeletu* (ze všech přeletů jedince) a *průměrného přeletu* daného jedince. Dále jsem pro každou kombinaci druh \times pohlaví \times lokalita získala průměr, standardní odchylku, medián, minimum a maximum. Pro další analýzy byl použit rovněž celkový počet odchyťů každého jedince a počet hodin uplynulý mezi prvním a posledním odchylem.

Pro další analýzu mobilitních charakteristik jsem použila i shodně připravená data z roku 2017 (Vodičková et al. 2019). Analýzy jsem provedla cestou zobecněných lineárních modelů (glm) v R studiu, přičemž vysvětlující proměnné byly pohlaví, rok, lokalita a druh. Modely jsem počítala vždy s logaritmovanou (\log_{10}) hodnotou vysvětlované proměnné a link funkcí „identity“ (příkaz „gaussian“). Při výběru modelů jsem postupovala podle Akaikova informačního kritéria. Modely jsem srovnávala s nulovým modelem ($y \sim +1$, protože jsem počítala se zlogaritmovanými hodnotami) s tím, že modely s $\Delta AIC \leq 2.0$ jsem pokládala za identické (rozdíl nebyl „signifikantní“). Nejprve jsem našla *kovariátový model*, závislý jen na kombinaci počtu odchyťů a počtu hodin, který nejlépe popisoval data. S tímto kovariátovým modelem jsem pak porovnávala modely s vysvětlujícími proměnnými (pohlaví, druh, lokalita) a jejich kombinacemi.

Postupovala jsem ve dvou krocích – nejprve jsem analyzovala vztahy v rámci jednotlivých druhů (tj. bez proměnné „druh“), následně mezi druhy. Zajímaly mě rozdíly v mobilitě mezi druhy, pohlavími i lokalitami.

2.6 Prostorová distribuce dospělců

Jedinci v terénu mohou být rozmístěni v prostoru různě, rovnoměrně až náhodně. Při náhodném rozmístění přítomnost jednoho jedince neovlivňuje pravděpodobnost přítomnosti jiného jedince, při pravidelném rozmístění je tato pravděpodobnost nižší a při shlukovitém rozmístění vyšší. Standardní metodou ke studiu prostorové distribuce je tzv. Ripleyho K -funkce (Ripley 1976), Pozice každého jedince je považována za bod. Pomocí této funkce se zjišťuje počet dalších jedinců v okolí každého jedince od určité vzdálenosti (počet dalších jedinců v soustředěných kruzích s postupně se zvětšujícím poloměrem). K -funkce nabývá tvaru

$$K(r) = \lambda^{-1} n^{-1} \sum_{i=1}^n \sum_{i \neq j} (I_{dj} < r)$$

kde r je vzdálenost, I je indikátorová funkce (rovná 1, je-li menší nebo rovná r , a jinak je rovná 0), n je celkový počet bodů, λ je průměrná hodnota bodů (n/A , kde A je plocha celé zkoumané plochy, a d je vzdálenost mezi body i a j).

Funkce se zpravidla zakresluje ve tvaru $K - \pi r^2 \sim r$, který nezávisí na škále (např. Wilschut et al. 2015). Při shlukovitých distribucích pak výsledný graf buď prudce stoupá se vzdáleností, nebo vykazuje velké a nepravidelné rozdíly mezi spodními a horními limity. Při pravidelné distribuci vykazuje pravidelné oscilace, a při náhodné distribuci je rovnoběžná s horizontální osou grafu.

Vstupními daty do analýzy byly souřadnice všech odchytů z let 2017 (Vodičková 2018) a 2021 rozdělené po jednotlivých družích. V knihovně *spatstat* v programu R (Baddeley et al., 2016) jsem pro jednotlivé druhy a roky pomocí funkce „ppm“ vytvořila tzv. model bodového procesu, který odhadne parametr λ . Dále jsem pomocí funkce „Kest“ (s isotropickou korekcí) vykreslila funkce pro jednotlivé druhy, roky a lokality. Toto jsem provedla ve škálově nezávislé formě „(iso- πr^2) $\sim r$ “. Výsledné grafy jsem hodnotila vizuálně.

Abych vyhodnotila, zda se prostorová distribuce změnila vlivem refaunace, srovnávala jsem dále situaci v refaunovaných plochách (tj., v ohradách s koni) a mimo ně. K tomu jsem v QGISu vytýčila současné plochy pasené refaunované plocha, pomocí příkazu *readOGR* (knihovna *rgdal*) jsem otevřela plochy ohrad v R studiu. Pak jsem definovala odchytové body v ohradě a mimo ně, a to i pro rok 2017, kdy ohrady ještě neexistovaly. $K -$ funkce jsem

vykreslila stejným postupem jako výše. Vizuální srovnání pro body uvnitř a vně ohrady, a v roce 2017 a 2021, pokládám za přímé srovnání vlivu refaunace na prostorovou distribuci hnědásků.

2.7 Stanovištní nároky dospělců

Analýzu stanovištních nároků, stejně jako v roce 2017 (Vodičková, 2018), jsem zaměřila na zastoupení různých stanovištních struktur v kruhových plochách se středy v bodech jednotlivých odchyťů. Vedle koordinát každého odchyty jsem tudíž potřebovala vektorizovanou podkladovou mapu, zahrnující vegetační struktury (*land covers*) a péči o lokalitu (*land uses*).

V programu QGIS verze 3.22.0. jsem vytvořila vrstvy s polygony. Pomocí funkce „*Ad polygon feature*“ jsem přidávala jednotlivé objekty. Použila jsem vzdálený přístup leteckého snímku České republiky, načtený z geoportálu (<https://geoportal.cuzk.cz>) zobrazující zájmová území v roce 2021, a vlastní znalost terénu. Kategoriemi *land covers* byly nízké keře, mokřad (všechny vodní a bahnité plochy), vysoké keře, pole, skalky, les, nízkobylinná (vegetace; do výšky přibližně po kolena), vysokobylinná (vegetace, nad výši kolen), stromy, a holá půda (cesty, ochozy kopytníků, valy a zákopy na MS). Do kategorie *land uses* pak patřily plocha ladem, cesta (včetně zastavěné plochy), refaunace, vypásaný trávník, vypásaný sad (v předchozích dvou případech ovce v rámci konvenční ochranné péče), pastvina domácích koní, pole, sečená louka, sečený sad a les. Následně jsem provedla topologickou kontrolu chyb a odstranila všechny překryvy větší než 20 m². V programu Arc GIS 2.9.0 jsem pomocí funkce "Intersect" vytvořila průnik vrstev *land covers*, *land uses* a vrstvy s body motýlů. Kolem bodů byly vytvořeny obalové zóny (buffery) pomocí funkce "Buffer" v průměru 20 a 50 m. Podle kódů motýlů jsem získala tabulku s unikátními kódy a obsahem plochy jednotlivých bufferů z vrstvy *land uses* a *land covers*. Pomocí funkce "Pivot table" byla tabulka upravena a následně převedena do Excelu. Data z roku 2017 jsem spojila se svými do jedné tabulky.

Statistickou analýzu jsem prováděla v programu CANOCO v. 5.00 (Šmilauer & ter Braak, 2018), kde obsahy bufferů byly mnohorozměrnou závislou proměnnou, a druh motýla byl prediktorem. Nejprve jsem, stejně jako Vodičková (2018), zpracovala pouze data z roku 2021, přičemž jsem provedla nejprve analýzu s *land covers* a dále analýzu s *land uses*. Použila jsem metodu redundanční analýzy, s odmocninovou transformací vysvětlovaných proměnných (protože se jednalo o plochy) a centrováním na druhy i vzorky. Při Monte-Carlo permutačním testu jsem použila 999 permutací.

Hlavní otázkou bylo, zda se stanovištní nároky dospělců změnily mezi roky 2017 a 2021. Analyzovala jsem *land covers* i *land uses* v bufferech o průměru 20 metrů i 50 metrů. Vycházela jsem z předpokladu, že pokud se hodnoty vysvětlovaných proměnných y statisticky významně lišily mezi druhy a roky ($y \sim \text{druh} + \text{rok} + \text{druh} * \text{rok}$), pak testem, že mezi roky došlo ke změně, je statisticky významná interakce $\text{druh} * \text{rok}$, s ostatními prediktory v kovariátě ($y \sim \text{druh} * \text{rok} \mid \text{druh} + \text{rok}$). Při meziroční analýzách jsem postupovala stejně jako je uvedeno pro analýzu v rámci roku 2021.

3 Výsledky

3.1 Meziroční změny početnosti

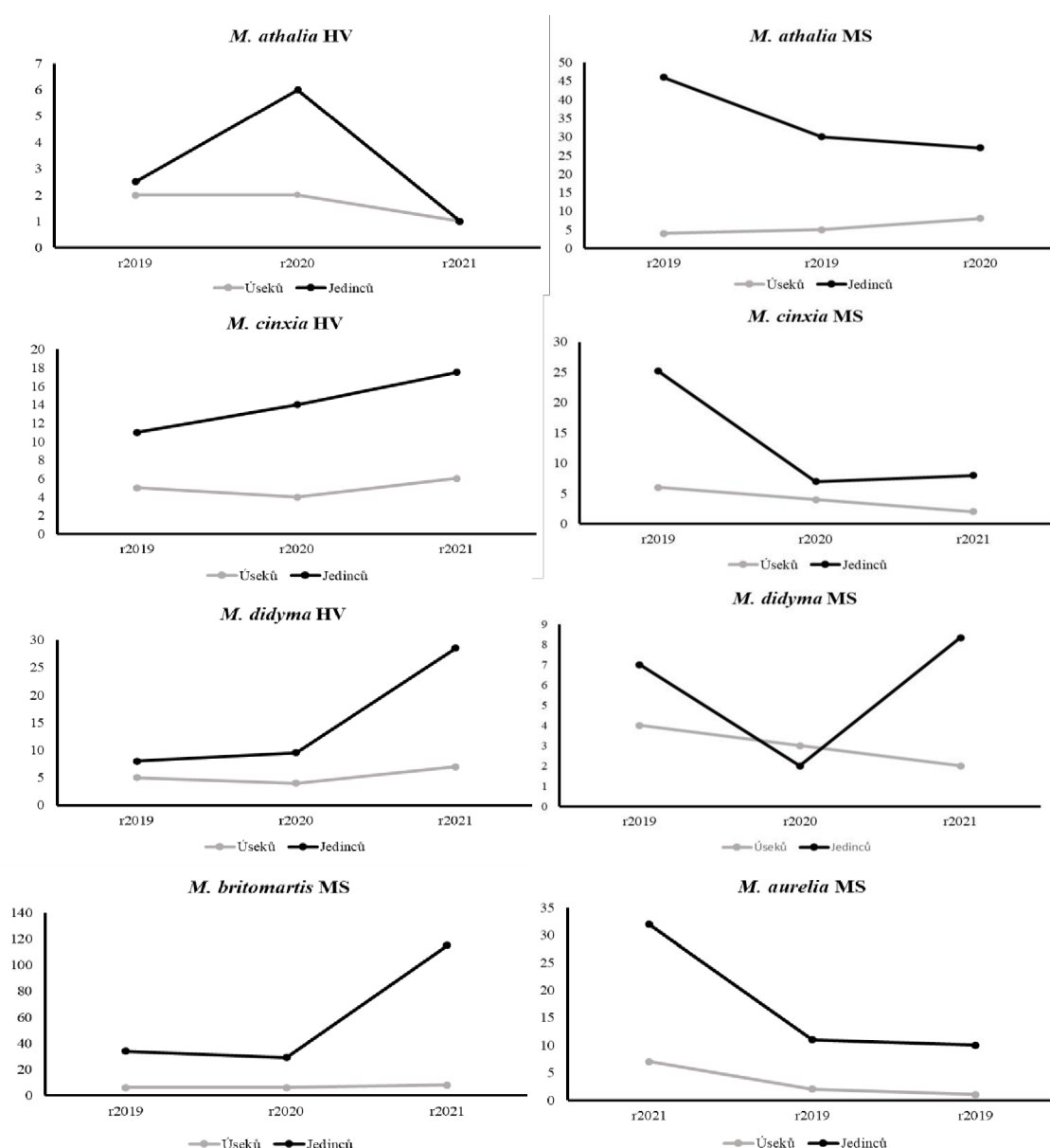
Za léta 2019–2021 bylo při soustavném monitoringu zaznamenáno celkem na HV a MS 721 jedinců hnědásků (183 *M. athalia*, 115 *M. cinxia*, 108 *M. didyma*, 205 *M. britomartis*, 110 *M. aurelia*). Grafické znázornění těchto pozorování (Obr. 1) naznačuje, že počty zaznamenaných motýlů se mezi roky mění, a každý druh vykazuje jinou dynamiku a liší se i dynamika mezi lokalitami (např. *M. cinxia*). Konkrétně v roce 2021 byly nízké relativní počty *M. cinxia* a *M. athalia*, a naopak vysoké počty *M. didyma* (HV) a *M. britomartis*.

3.2 Demografická struktura

Mezi 15. květnem a 30. červencem 2020 jsem spolu s kolegy označila 5872 jedinců hnědásků (4223 samců, 1649 samic) pěti druhů (Tab. 1). Stejně jako v roce 2017 to byli v Havranicích *M. athalia*, *M. cinxia* a *M. didyma*, oproti roku 2017 navíc jediná samice *M. britomartis*. V Mašovicích to bylo všech 5 druhů. Stejně jako roku 2017 tvořily čtyři z pěti druhů jedinou generaci. Z nich se *M. cinxia* vyskytoval nejdříve, po ní se začala objevovat *M. athalia*, dále *M. britomartis* a *M. aurelia*. Výrazné dvě generace tvořil *M. didyma*, kde byla druhá generace výrazně početná v HV, zatímco v MS byly obě generace nepočtené.

Celkově bylo v roce 2021 označeno méně jedinců než v roce 2017 (Tab. 1): v HV to bylo 38,7 %, v MS pak 70,2 % tehdejšího stavu. Pořadí druhů co do počtu odchytů však bylo podobné (Obr. 2), počty odchycených druhů a pohlaví spolu mezi roky 2021 a 2017 úzce korelovaly (Spearmanova korelace, generace *M. didyma* pro rok 2021 sloučeny: $N = 17$, $r_s = 0,84$, $t = 6,07$, $P < 0,001$). V HV byl v obou letech nejhojnější *M. cinxia*, ale v roce 2021 byl její procentní podíl ze všech odchytů výrazně menší, než v roce 2017 (62,4 % vs. 78,1 %).

Druhá nejpočetněji značený byl v obou letech *M. didyma*, s vyšším procentickým podílem roku 2021 (24,6 % vs 16,2 %). Třetí byla v obou letech *M. athalia* (12,7 % vs 5,7 %). V MS se změnilo pořadí na první příčce žebříčku, v roce 2021 byla nejčastěji značena *M. britomartis* (43,8 %), zatímco v roce 2017 to byl *M. aurelia* (38,8 %). Na druhém místě byl roku 2021 *M. aurelia* (30,4 %), roku 2017 *M. britomartis* (32,4 %). Další pořadí bylo v obou letech shodné: na třetím místě *M. athalia* (2021: 24,4 %, 2017: 18,8 %), na čtvrtém *M. cinxia*, ovšem s výrazným procentuálním propadem roku 2021 (1,0 % vs. 9,4 %), na pátém *M. didyma* (2021: 0,4 %, 2017: 0,6 %).



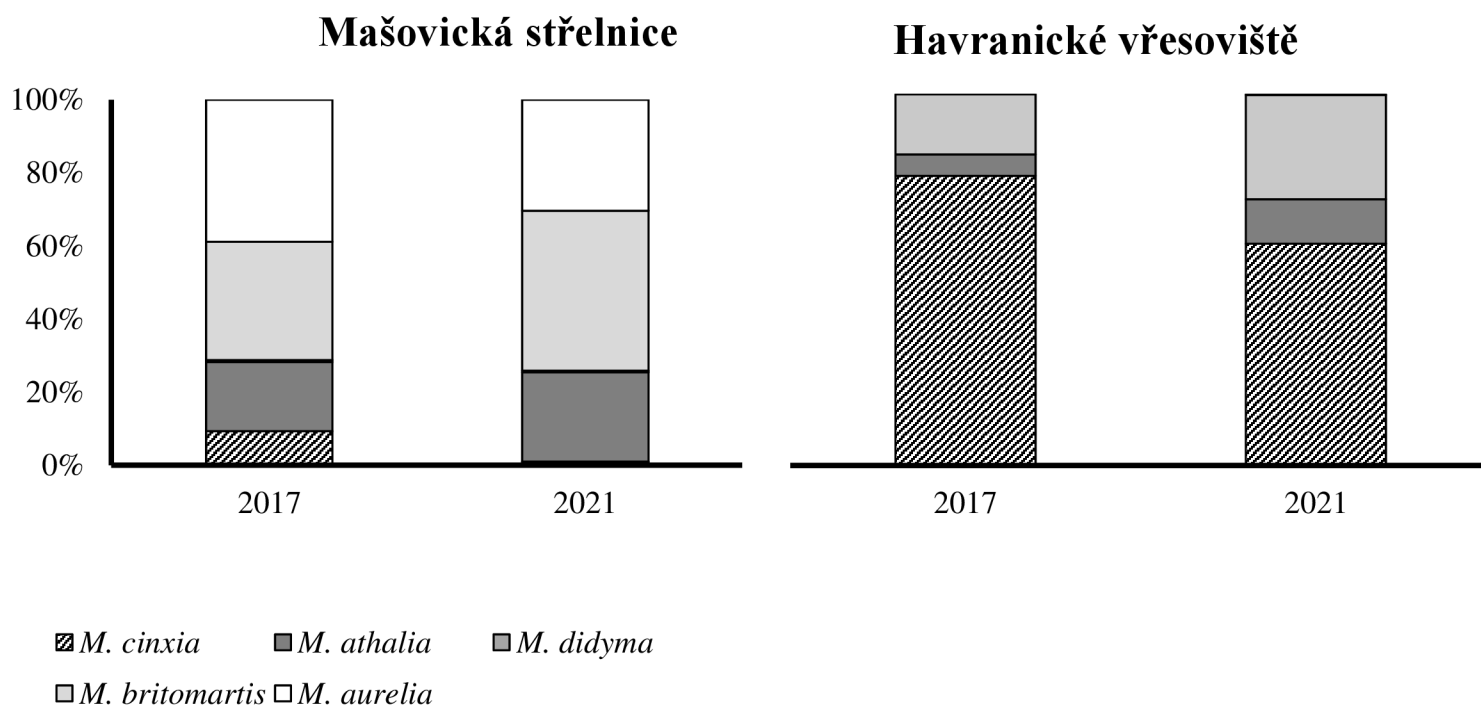
Obrázek 1: Relativní počet pěti druhů hnědásků na xerothermních lokalitách NP Podyjí mezi roky 2010–2021.

Úseků = počet pevně daných úseků, na kterých se daný druh vyskytoval

Jedinců = počet jedinců sledovaného druhu, zprůměrováno z počtu úseků, na kterém se vyskytoval

HV = Havranické Vřesoviště, MS = Mašovická střelnice.

Zpětně jsme odchytili 1640 jedinců (1119 samců, 341 samic), přičemž vyjádřeno v procentech napříč všemi druhy, se jednalo o 24.9 % (26.5 % samců, 20.7 % samic). Vztaheno ke druhům, generacím a pohlavím (Tab. 1), bylo nejvíce zpětných odchytů pro samce *M. cinxia* z Havraníků (54 % z počtu označených jedinců). Hodnot nad 40 % označených jedinců dosáhly i samice *M. cinxia* z Havraníků, samci *M. cinxia* z Mašovic, a samci obou generací *M. didyma* z Mašovic. Naopak žádný zpětný odchyt nebyl získán pro samice *M. athalia* z Havraníků a samice *M. didyma*, jarní generace, z Mašovic. Vztaheno na druhy a pohlaví, procenta zpětných odchytů z roku 2021 nekorelovala s procenty z roku 2017 ($N = 16$, $r_s = 0,04$, $t = 0,13$, $P = 0,90$) a ani v jednom roce nekorelovaly počty označených jedinců a procenta zpětných odchytů (2017: $N = 16$, $r_s = 0,22$, $t = 0,83$, $P = 0,42$; 2021: $N = 21$, $r_s = 0,21$, $t = 0,93$, $P = 0,37$). Důvodem, proč spolu nekorelovala procenta zpětných odchytů mezi léty 2021 a 2017, byla zjevně nižší procenta zpětných odchytů pro *M. cinxia* z Havraníků a *M. britomartis* z Mašovic v roce 2017.



Obrázek 2: Poměr zastoupení pěti druhů hnědásek označených na xerothermních lokalitách NP Podyjí v roce 2017 a 2021.

Tabulka 1: Základní údaje o zpětných odchycích pěti druhů hnědásků na xerothermních lokalitách NP Podyjí v roce 2017 a 2021.

	2017							2021					
Lokalita /druh	Od-do	Dní	Jedinců označeno	Znovu odchyceno	%	Odchytů	Od-do	Dní	Jedinců označeno	Znovu odchyceno	%	Odchytů	
Havraníky													
<i>M. cinxia</i>	♂♂	16.v–14.vi	27	800	122	15,3	947	15.v–17.vi	27	224	121	54,0	240
	♀♀	16.v–14.vi	28	371	39	10,5	416	16.v–17.vi	23	123	57	46,3	113
<i>M. athalia</i>	♂♂	4.vi–21.vi	9	63	8	12,7	71	14.vi–13.vii	17	62	5	8,1	68
	♀♀	9.vi–21.vi	6	23	1	4,3	24	14.vi–12.vii	6	8	0	0,0	8
<i>M. didyma</i>	♂♂	24.v–28.vii*	23	183	59	32,2	274	31.v–21.vi	16	13	4	30,8	26
	♀♀	1.vi–28.vii	13	60	17	28,3	79	29.v–21.vi	11	8	2	25,0	11
	♂♂	-						4.vii–30.vii	20	320	103	32,2	468
<i>M. britomartis</i>	♀♀	-						4.vii–30.vii	18	135	27	20,0	165
	♂♂	-						-					
	♀♀	-						12.vii	1	1	0		1
Mašovice													
<i>M. cinxia</i>	♂♂	17.v–19.vi	21	390	126	32,3	583	31.v–19.vi	16	33	15	45,5	70
	♀♀	19.v–18.vi	21	268	58	21,6	340	31.v–17.vi	13	17	4	23,5	21
<i>M. athalia</i>	♂♂	28.v–7.vii	31	1008	152	15,1	1188	2.vi–29.vii	33	895	179	20,0	1083
	♀♀	1.vi–17.vii	33	318	15	4,7	334	9.vi–25.vii	47	313	36	11,5	343
<i>M. didyma</i>	♂♂	23.v–29.vii	14	28	10	35,7	41	2.vi–12.vi	7	10	4	40,0	14
	♀♀	28.v–28.vii	6	12	2	16,7	14	2.vi–12.vi	6	7	0	0,0	7
	-							30.vi–30.vii	10	29	12	41,4	50
<i>M. britomartis</i>	-							19.vi–30.vii	6	9	2	22,2	11
	♂♂	10.vi–22.vii	34	1572	182	11,6	1769	17.vi–29.vii	38	1617	496	30,7	2005
	♀♀	14.vi–29.vii	34	707	69	9,8	783	20.vi–28.vii	38	547	163	29,8	622
<i>M. aurelia</i>	♂♂	12.vi–22.vii	35	1721	228	13,3	1973	18.vi–30.vii	37	1020	180	17,6	1231
	♀♀	14.vi–29.vii	34	1011	138	13,6	1175	28.vi–30.vii	31	481	50	10,4	532
Celkem		16.v–29.vii	75	8535	1226	ø =17,6	10011	15.v–30.vii	77	5872	1460	ø =26,2	7889

*pravděpodobně více generací, květnová (23.v–5.vi) a červen–červenec (27.vi–17.viii)

Základní parametry demografických modelů (Tab. 2) nabývaly různých tvarů mezi druhy, populacemi i roky. Parametr ϕ byl v roce 2021 velmi často závislý pouze na pohlaví (např. *M. athalia* z Mašovic, *M. britomartis*), nebo na nějaké kombinaci pohlaví a lineárního či kvadratického času (např. *M. athalia* z Havraníků, *M. aurelia*). Parametr p , pravděpodobnost odchyty, byl velmi často závislý na pohlaví (např. obě generace *M. didyma* z Havraníků), nebo kombinaci pohlaví a faktoriálního času (např. *M. athalia* z Mašovic, *M. aurelia*). Konečně parametr $pent$, proporce vstupujících, byl téměř vždy závislý na pohlaví a čase v lineární, kvadratické či kubické podobě.

Délky života dospělců odhadnuté z residence (Tab. 2) se roku 2021 pohybovaly mezi 0,2 dny (samice *M. didyma*, jarní generace) a 35 dny (samice *M. aurelia*), přičemž průměrná délka byla pro samce 9,3 dne, samice 10,1 dne, a pohlaví se napříč druhy nelišily (párové $t = 0,34$, 9 df, $P = 0,74$). Ve srovnání s rokem 2017 byla průměrná délka života obou pohlaví vyšší u *M. cinxia* (obě lokality), *M. athalia* (MS), *M. britomartis* a *M. aurelia*. Nižší byla u *M. athalia* (HV). V případě *M. didyma* z HV byly délka života obou generací vyšší, než v roce 2017. V Mašovicích, kde v roce 2017 existovala jen jedna generace, byly délky života samců v roce 2021 na jaře nižší, v létě vyšší, přičemž délky života samic zde byly v roce 2021 velmi nízké.

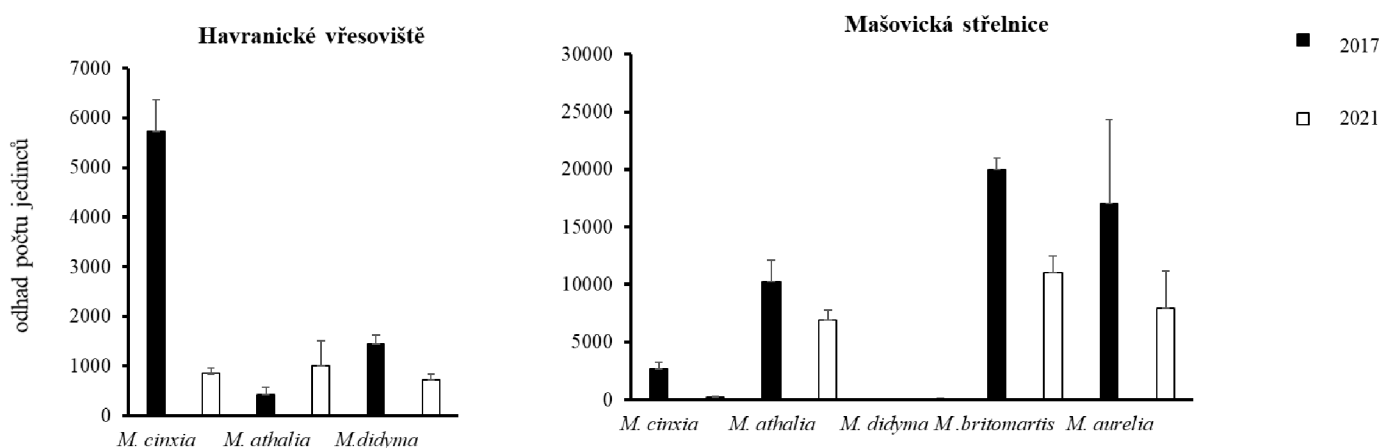
Pravděpodobnost odchyty p jedince se v roce 2021 pohybovala mezi 0,38 (samci *M. didyma* z MS, letní generace) a 0,01 (*M. athalia*, MS). Ve většině případů byla vyšší pravděpodobnost odchyty samců. Formální srovnání průměrných p odhadnutých pro samce a samice párovým t-testem ale neukázala statisticky významný rozdíl ($t = 1,62$, 6df, $P = 0,16$; nebylo možné srovnat hodnoty pro *M. didyma*; viz Tab. 2). Faktoriální analýza variance s proměnnými rok a pohlaví ukázala, že pravděpodobnost odchyty samců a samic se mezi roky nelišila (rok: $F = 0.19$, 1df, $P = 0.67$, pohlaví: $F = 3.14$, 1df, $P = 0.08$, rok*pohlaví: $F = 0.25$, 1df, $P = 0.62$).

Denní odhady počtu jedinců (Obr. 4) potvrdily, že *M. cinxia* se vyskytoval výrazně dříve, než letní druhy *M. athalia*, *M. britomartis* a *M. aurelia*. Pro HV je vidět výrazný rozdíl v početnosti jarní a letní generace *M. didyma*.

Odhady velikosti populací (Tab. 2, Obr. 3) ukázaly, že nejpočetnější byl roku 2021 *M. britomartis* ($\approx 11\,000$ dospělců), následovaný *M. aurelia* ($\approx 8\,000$), *M. athalia* z MS ($\approx 7\,000$), letní generace *M. didyma* z HV ($\approx 1\,400$), *M. athalia* z HV ($\approx 1\,000$), *M. cinxia* z HV (≈ 850) a *M. cinxia* z MS (≈ 190). *M. didyma* tvořil na obou lokalitách nepočtené jarní generace o nižších desítkách jedinců, v MS byla srovnatelně nepočtená i letní generace.

Odhadnuté poměry pohlaví byly přibližně vyrovnané (s jen mírnou převahou samců) u *M. aurelia*, *M. cinxia* a *M. athalia* z HV a letní generace *M. didyma* z HV. Výrazná převaha samců (větší než 1.5x) byla odhadnuta pro *M. britomartis* a *M. athalia* z MS. U *M. cinxia* z MS byla situace opačná, poměrem pohlaví 0,4 ve prospěch samic.

Ve srovnání s rokem 2017 byly odhady pro rok 2021 vesměs nižší (Obr. 3). Velmi výrazně se to týkalo druhu *M. cinxia* z obou lokalit (stovky dospělců roku 2021, tisíce roku 2017). Pokles o několik tisíc jedinců na přibližně polovinu počtu, se týkal druhů *M. aurelia* (ze 17 000 na 8 000) a *M. britomartis* (z 20 000 na 10 000), a na přibližně dvě třetiny u druhu *M. athalia* z MS (z 10 000 na 7 000). Naopak letní generace *M. didyma* a *M. athalia* byly v HV obě přibližně dvakrát početnější (1400 vs. 700 a 10 000).



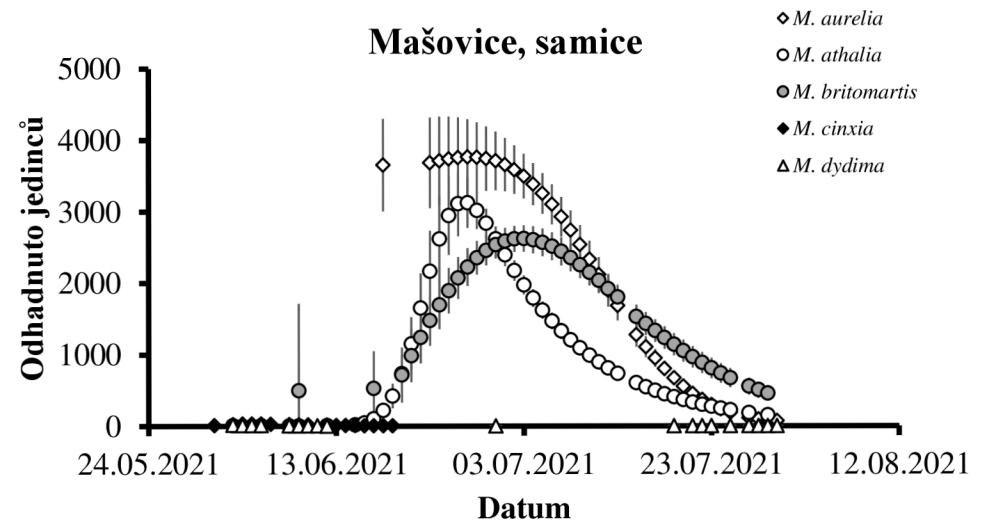
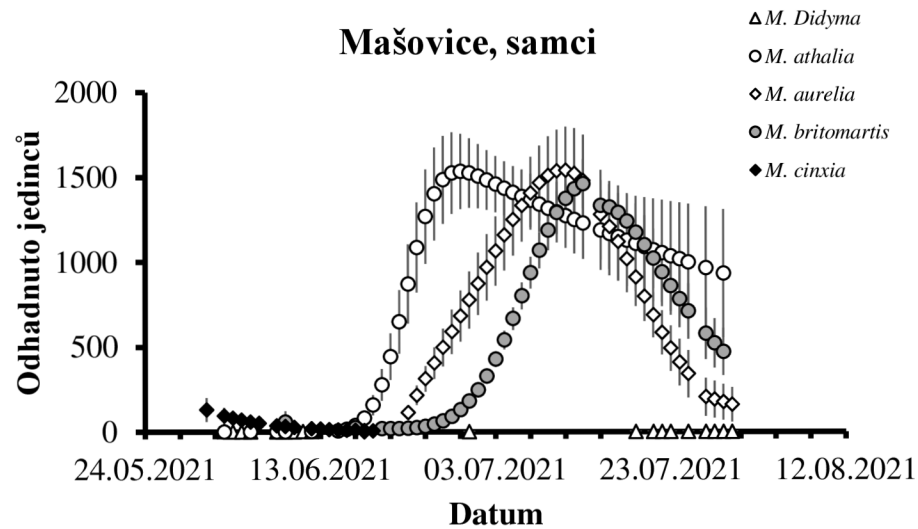
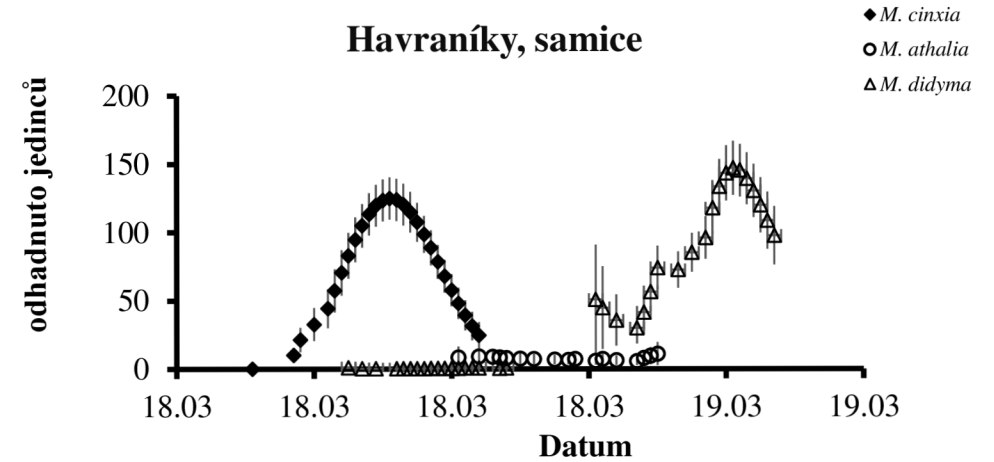
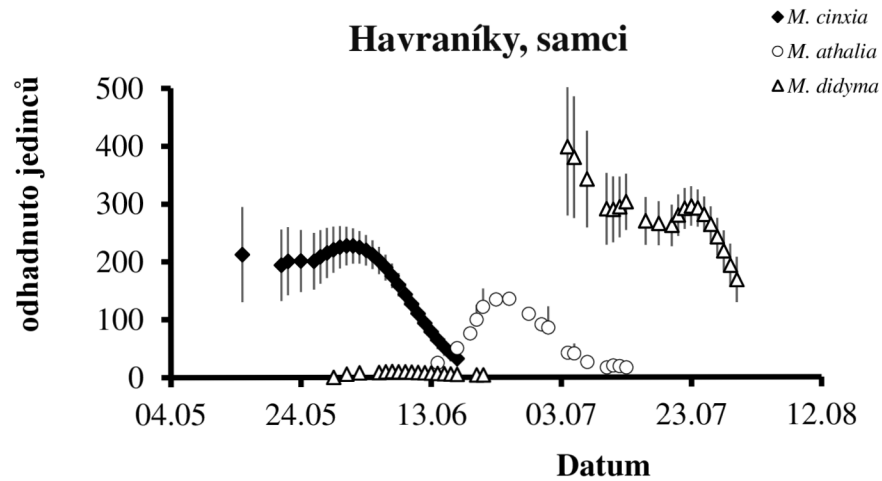
Obrázek 3: Odhady celkových velikostí populací pěti druhů hnědásků na xerothermních lokalitách NP Podyjí v roce 2017 a 2021.

Tabulka 2: Výsledky odhadů demografických parametrů dospělců pěti druhů hnědásků na dvou xerothermních lokalitách v NP Podyjí, získaných metodou POPAN v programu MARK.

Legenda: AIC – Akaiikovo informační kritérium; ΔAIC – rozdíl v AIC proti nejlepšímu modelu; par – počet parametrů příslušného modelu; $Odh_{\text{♂♂}/\text{♀♀}}$ – odhad celkového počtu jedinců \pm SE; $\phi_{\text{kon}}_{\text{♂♂}/\text{♀♀}}$ – rezidence v modelu s konstantní rezidencí; $DD_{\text{♂♂}/\text{♀♀}}$ – délka života jedince odvozená z modelu s konstantní rezidencí; $P_{\text{kon}}_{\text{♂♂}/\text{♀♀}}$ – pravděpodobnost odchyту jedince dle modelu s konstantní pravděpodobností odchyту.

Lokalita / druh		Modely	AIC	par	Odh ♂♂	Odh ♀♀	$\phi_{\text{kon}}_{\text{♂♂}}$	$\phi_{\text{kon}}_{\text{♀♀}}$	DD ♂♂	DD ♀♀	$P_{\text{kon}}_{\text{♂♂}}$	$P_{\text{kon}}_{\text{♀♀}}$
Havraníky												
<i>M. cinxia</i>	2021	$\phi(T) p(t) \text{pent}(g + T^2) N(g)$	1633,5	35	548 \pm 77,9	302 \pm 28,0	0,895 \pm 0,0158	0,885 \pm 0,0237	9,0	8,2	0,09 \pm 0,0104	0,08 \pm 0,013
	2017	$\phi(T^2) p(g+t) \text{pent}(g+T^2) N(g)$	197,3	28	3517 \pm 355,4	2207 \pm 286,2	0,808 \pm 0,020	0,851 \pm 0,030	4,7	6,2	0,07 \pm 0,008	0,04 \pm 0,008
<i>M. aethalia</i>	2021	$\phi(g+T) p(.) \text{pent}(T) N(g)$	186,2	8	436 \pm 140,6	570 \pm 358,4	0,766 \pm 0,0558	0,766 \pm 0,0558	3,7	3,7	0,06 \pm 0,0204	0,06 \pm 0,0204
	2017	$\phi(g+T) p(.) \text{pent}(T^2) N(g)$	154,4	9	317 \pm 106,5	110 \pm 40,7	0,862 \pm 0,088	0,929 \pm 0,095	6,7	13,5	0,11 \pm 0,064	0,04 \pm 0,041
<i>M. didyma</i>	2021 j	$\phi(g+T) p(g) \text{pent}(g^*T) N(g)$	129,2	10	18 \pm 4,7	16 \pm 3,7	0,915 \pm 0,0424	0,326 \pm 0,140	11,3	0,9	0,20 \pm 0,064	na
	2021 l	$\phi(g+T) p(t) \text{pent}(g+T^2) N(g)$	1585,5	29	887 \pm 106,6	518 \pm 76,7	0,905 \pm 0,0138	0,846 \pm 0,0322	10,0	6,0	0,11 \pm 0,012	0,04 \pm 0,009
	2017 j	na										
	2017 l	$\phi(.) p(t) \text{pent}(g) N(g)$	901,5	22	575 \pm 107,5	144 \pm 17,6	0,903 \pm 0,017	0,859 \pm 0,041	9,5	6,6	0,15 \pm 0,020	0,12 \pm 0,029
Mašovice												
<i>M. cinxia</i>	2021	$\phi(.) p(g+T^3) \text{pent}(g+T) N(g)$	346,07	11	58 \pm 10,6	131 \pm 70,1	0,852 \pm 0,0269	0,852 \pm 0,0269	6,3	6,3	0,27 \pm 0,047	0,05 0,026
	2017	$\phi(g+T) p(g+t) \text{pent}(g^*T^2) N(g)$	2177,9	36	1524 \pm 390,8	1141 \pm 212,2	0,78 \pm 0,015	0,72 \pm 0,029	4,0	3,0	0,18 \pm 0,015	0,11 \pm 0,019
<i>M. aethalia</i>	2021	$\phi(g) p(g+t) \text{pent}(g+T^2) N(g)$	2789,4	56	5182 \pm 534,2	1735 \pm 377,2	0,91 \pm 0,009	0,015 \pm 0,901	10,1	9,3	0,04 \pm 0,003	0,01 \pm 0,002
	2017	$\phi(g) p(g+t) \text{pent}(g^*T^2) N(g)$	2165,3	50	4905 \pm 384,5	5341 \pm 1482,4	0,843 \pm 0,020	0,670 \pm 0,006	5, 9	2,5	0,03 \pm 0,002	0,03 \pm 0,002
<i>M. didyma</i>	2021j	$\phi(g) p(g) \text{pent}(g+T) N(g)$	25,4	9	14 \pm 2,9	29 \pm 37,4	0,778 \pm 0,0816	0,009 \pm 0,0031	4,0	0,2	0,27 \pm 0,082	na
	2021l	$\phi(g) p(g) \text{pent}(g+t) N(g)$	101,1	16	38 \pm 4,4	8 \pm 0,3	0,922 \pm 0,0432	0,296 \pm 0,1403	12,3	0,8	0,38 \pm 0,071	na
	2017*	$\phi(g) p(.) \text{pent}(g+T^3) N(g)$	179,3	9	49 \pm 10,7	26 \pm 9,1	0,840 \pm 0,060	0,567 \pm 0,196	5,7	1,7	0,34 \pm 0,111	0,42 \pm 0,361
<i>M. britomartis</i>	2021	$\phi(g) p(t) \text{pent}(g+T^2) N(g)$	5150,8	50	7606 \pm 1048,8	3417 \pm 390,3	0,905 \pm 0,0089	0,900 \pm 0,8572	10,0	9,5	0,03 \pm 0,0012	0,02 \pm 0,001
	2017	$\phi(g^* T^2) p(t) \text{pent}(g^*T^3) N(g)$	3120,7	53	12617 \pm 109,2	7349 \pm 902,5	0,78 \pm 0,013	0,80 \pm 0,021	4,0	4,5	0,04 \pm 0,004	0,03 \pm 0,006
<i>M. aurelia</i>	2021	$\phi(g^*T) p(g+t) \text{pent}(g+T^2) N(g)$	218,1	49	4558 \pm 640,8	3370 \pm 2641,3	0,884 \pm 0,0105	0,972 \pm 0,0131	8,1	35,5	0,03 \pm 0,0032	0,03 \pm 0,0055
	2017	$\phi(g+T) p(g+t) \text{pent}(g^*T^2) N(g)$	4425,5	49	10454 \pm 6713	6551 \pm 594,0	0,787 \pm 0,001	0,770 \pm 0,020	4,2	4,2	0,04 \pm 0,004	0,06 \pm 0,007

*obě generace byly modelovány současně, j = jarní generace, l = letní generace



Obr. 4: Denní počty jedinců odhadnuté v programu MARK metodou POPAN dospělců pěti druhů hnědásků na 2 xerotermních lokalitách v NP Podyjí. Body zobrazují absolutní odhady se standardními chybami.

3.3 Mobilita

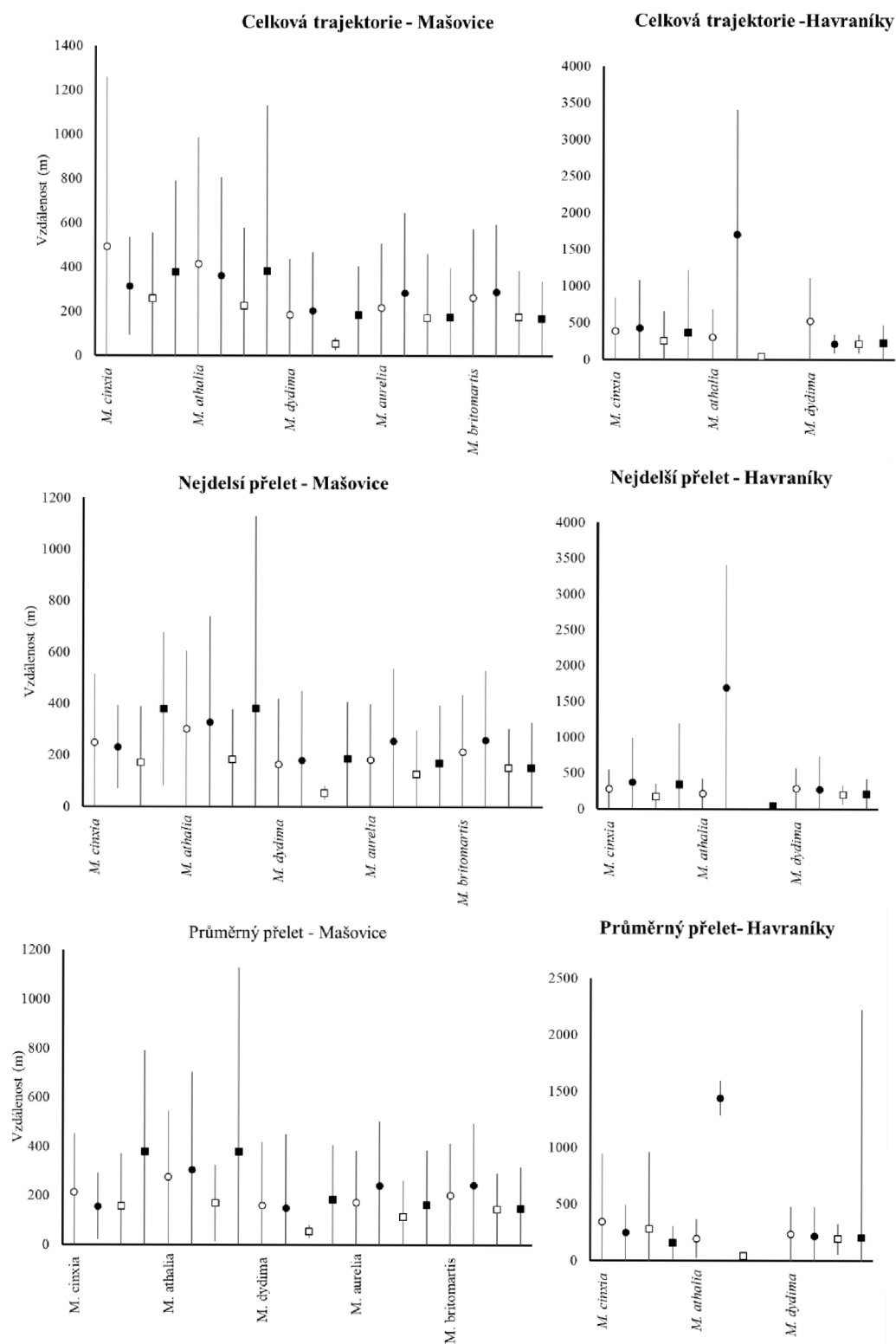
Tabulka 3 shrnuje základní parametry mobility, současně uvádí zjištění z roku 2017. Celkem jsme zjistili jeden přelet mezi lokalitami (z HV do MS: 1 samice *M. athalia*).

Průměrné hodnoty celkových trajektorií (Obr. 5) dosahovaly roku 2021 (až na samice *M. athalia* z HV a *M. didyma* z MS, kde jsou hodnoty založeny na velmi nízkých počtech zpětných odchyťů) stovek metrů. Maximální trajektorie se prakticky vždy blížily nebo přesáhly 1 km, přičemž samec *M. didyma* z HV přesáhl 5 km, a obě pohlaví z *M. cinxia* z HV, samec *M. athalia* z HV a obě pohlaví *M. athalia* z MS přesáhli 3 km. Maximální zaznamenané trajektorie (téměř 4 km) dosáhla obě pohlaví *M. cinxia* z HV a samci *M. athalia* z HV. Hodnoty průměrných přeletů byly rovněž nejvyšší pro samce *M. athalia* (MS) a samice *M. didyma* (HV). Z uvedených hodnot je zjevné, že stejně jako v roce 2017 byly celé plochy lokalit v dosahu mobility jedinců. Samice *M. athalia*, která přelétla z HV do MS, byla chycena celkem 3x (19.06. a 23.06. a 10.07), k přeletu došlo mezi posledními dvěma odchyty. Její celková trajektorie byla 3519 m, nejdelší přelet 3509 m.

Srovnání mobility regresními modely v rámci druhů napříč lokalitami a roky (Tab. 4) ukázalo, že zjištěná mobilita vždy stoupala s počtem odchyťů, časem mezi odchyty, nebo nějakou kombinací těchto kovariát. Po zahrnutí kovariát do modelů vykazovali samci *M. cinxia*, *M. britomartis* a *M. aurelia* větší mobilitu než samice; u *M. didyma* a *M. athalia* se pohlaví nelišila. U tří druhů, které se vyskytovaly na obou lokalitách, jsem zjistila vyšší mobilitu *M. didyma* v HV, shodnou mobilitu *M. athalia* na obou lokalitách, a shodnou (celková trajektorie) nebo vyšší (nejdelší a průměrný přelet) mobilitu *M. cinxia* v HV. Srovnání mobility mezi roky 2017 a 2021 ukázalo na shodnou mobilitu u všech druhů s výjimkou *M. aurelia*, jejíž mobilita byla roku 2021 vyšší (srov. též Tab. 5)

Regresní analýza napříč druhy (Tab. 5) ukázala, že celková trajektorie, nejdelší přelet i průměrný přelet samců byly delší než v případě samic. Hodnoty všech tří parametrů klesaly v pořadí *M. athalia*, *M. cinxia*, *M. didyma*, *M. britomartis*, *M. aurelia*. Modely s kombinací pohlaví a druhu vykazovaly pro celkovou trajektorii a nejdelší přelet aditivní závislost: pořadí druhu zůstávalo shodné a samci byli mobilnější než samice. V případě průměrného přeletu byl vztah druhu a pohlaví multiplikativní, protože průměrný přelet samic *M. didyma* byl vyšší než průměrný přelet jejich samců. Roky 2017 a 2021 se nelišily v celkové trajektorii, ale maximální a průměrné přelety byly roku 2017 nižší. Pokud přidání faktoru

„rok“ zlepšilo model pro druh nebo pohlaví, byly vztahy vždy aditivní čili zůstala zachována vyšší mobilita samců a výše uvedené pořadí mobility mezi druhy.



Obrázek. 5: Parametry mobility dospělců pěti druhů hnědásků na dvou xerothermních lokalitách v NP Podjíví ve dvou letech. Černě rok 2021, bez barvy rok 2017. Kolečko = samec, čtvereček = samice.

Tabulka 3. Základní parametry mobility pěti druhů hnědásků na dvou xerothermních lokalitách v NP Podyjí, v roce 2017 (Vodičková, 2018) a 2021. N udává počet jedinců odchycených nejméně 2x, tedy těch, z nichž byly parametry počítány.

rok	lokalita/druh	pohlaví	N	celková trajektorie			průměr ±SD			průměr ±SD		
				průměr ±SD	median	rozsah	průměr ±SD	median	rozsah	průměr ±SD	median	rozsah
Havraníky												
2021	<i>M. cinxia</i>	♂♂	86	436±651,1	264	9–3961	377±613,0	225	9–3961	343±604,5	196	9–3961
		♀♀	40	368±857,7	109	6–3967	342±852,0	106	6–3953	282±678,9	91	6–3953
2017		♂♂	139	388±455,7	212	2–2667	275±269,0	202	2–1290	249±248,7	173	2–12890
		♀♀	45	255±405,4	156	5–2170	175±169,4	133	5–744	160±148,1	130	5–743,7
2021	<i>M. athalia</i>	♂♂	7	1707±1705,6	602	189–3764	1699±1711,5	602	152–3765	1441±1527,3	602	101–3765
		♀♀	0	–	–	–	–	–	–	–	–	–
2017		♂♂	12	304±384,1	207	4–1367	215±205,7	201	4–654	197 ±172,4	191	4–469,3
		♀♀	1	42±0,00	42	43–423	42±0,00	42	42–43	42 ±0,0	42	43–42,5
2021	<i>M. didyma</i>	♂♂	106	335±575,0	189	13–5460	274±462,3	148	13–4403	218±259,8	259	13–1820
		♀♀	29	229±248,1	147	8–861	205±220,7	132	8–861	204±2019,5	126	8–861
2017		♂♂	60	528±593,4	257	1–2281	289±286,4	160	1–1023	238 ±245,3	127	1–1023
		♀♀	19	216±130,3	205	15–541	198±132,7	201	15–541	195 ±136,1	201	15–541
Mašovice												
2021	<i>M. cinxia</i>	♂♂	16	305±216,5	294,5	10–901	229±157,6	180	10–587	157±135,0	96	10–420
		♀♀	4	379± 412,5	231	82–972	379±297,4	231	82–972	379 ±412,5	231	82–972
2017		♂♂	145	494±766,3	224	1–6133	250±264,2	182	1–1376	213 ±240,5	140	1–1376
		♀♀	64	258±298,5	134	1–1117	173±217,3	112	1–1117	158 ±214,2	84	1–1117
2021	<i>M. athalia</i>	♂♂	161	363±443,4	191	5–3868	330±409,1	179	5–3868	306±397,2	172	5–3868
		♀♀	28	383±748,8	143	15–3900	381±749,4	143	15–3900	379±750,2	143	15–3900
2017		♂♂	180	415±570,1	213	1–4755	302±303,6	189	1–1296	276±271,1	174	1–1279
		♀♀	18	227±351,3	116	0–1536	184±194,0	116	>1–763	170±155,1	116	0–512
2021	<i>M. didyma</i>	♂♂	16	205±265,0	90	16–1051	181±269,4	72	16–1051	150±298,2	75	16–1051
		♀♀	2	185±222,2	185	28–342	185±222,2	185	28–342	185±222,2	185	28–342
2017		♂♂	11	185±252,4	102	27–885	164±256,0	62	27–885	160 ±257,8	54	27–885
		♀♀	2	54±27,4	54	34–73	54±27,4	54	34–73,	54 ±27,4	54	34–73
2021	<i>M.aurelia</i>	♂♂	176	285±360,4	158	1–2318	256±281,7	145	1–1298	242±260,0	145	1–1058
		♀♀	46	175±222,9	107	0–1342	171±222,7	95	>1–1342	163±221,0	95	>1–1342
2017		♂♂	296	218±289,7	101	0–2009	182±216,1	93	0–981	173 ± 208,7	92	>1–934
		♀♀	145	172±289,8	74	3–1630	127±170,2	71	3–958	115±147,9	65	3–958
2021	<i>M. britomartis</i>	♂♂	332	306,5±430,4	163	5–5803	275±359,4	156	5–4643	244±251,1	146	5–1192
		♀♀	68	228±529,0	106	2–4117	211±510,7	105	2–4117	148±167,5	84	2–933
2017		♂♂	191	264±310,8	133	0–2038	213±222,8	120	>1–1182	201±213,7	113	>1–1182
		♀♀	33	176±209,6	101	1–1185	152±151,8	97	1–696	145±147,4	83	1–696

Tabulka 4. Výsledky regresní analýzy, hodnotící, jaké faktory ovlivnily parametry mobility pěti druhů hnědásků na dvou xerothermních lokalitách v NP Podyjí – analýza v rámci druhů. Kovariátový model pracoval s počtem odchytů a počtem hodin mezi prvním a posledním odchytom (odchyty, hodiny). K tomuto modelu jsem postupně přidávala pohlaví, lokalitu a rok, přičemž za podpořené jsem pokládala modely, které se lišily od kovariátového modelu o $\Delta AIC > \approx 2.0$. Data pro rok 2017 jsou z Vodičková (2018) a 2021. Dev, df, AIC – deviance, počet stupňů volnosti a AIC příslušného modelu.

	<i>Celková trajektorie</i>		<i>Nejdelší přelet</i>		<i>Průměrný přelet</i>	
	Struktura modelu	Dev, df, AIC	Struktura modelu	Dev, df, AIC	Struktura modelu	Dev, df, AIC
<i>M. cinxia</i>						
Nulový model		186, 538, 960.3		148.6, 538, 839.12		141.7, 538, 813.5
Kovariátový model	Odchyty * hodiny	141.7, 535, 819.4	Odchyty + hodiny	138.6, 536, 805.6	hodiny	137.1, 537, 797.7
Pohlaví [A]	♂ > ♀	137.9, 534, 806.7	♂ > ♀	134.8, 535, 792.5	♂ > ♀	133.6, 536, 785.8
Lokalita [B]	H ≈ M	141.1, 534, 819.4	H > M	137.8, 535, 804.3	H > M	136.1, 536, 795.8
Rok [C]	2017 ≈ 2021	141.3, 534, 820.1	2017 ≈ 2021	138.6, 535, 807.5	2017 ≈ 2021	137.1, 536, 799.6
Výsledný model	= A		A+B (♂ > ♀, H > M)	134.1, 534, 791.7	A+B (♂ > ♀, H > M)	132.7, 535, 784.2
<i>M. athalia</i>						
Nulový model		135.5, 405, 710.7		122.1, 405, 668.4		118.1, 405, 654.99
Kovariátový model	Odchyty + hodiny	113.5, 403, 642.6	Odchyty + hodiny	111.9, 403, 636.8	hodiny	111.2, 404, 632.42
Pohlaví [A]	♂ ≈ ♀	112.9, 402, 642.6	♂ ≈ ♀	111.4, 402, 637.1	♂ ≈ ♀	110.7, 403, 632.6
Lokalita [B]	H ≈ M	113.2, 402, 643.7	H ≈ M	111.6, 402, 637.9	H ≈ M	111.0, 403, 633.7
Rok [C]	2017 ≈ 2021	113.3, 402, 644.1	2017 ≈ 2021	111.9, 402, 638.8	2017 ≈ 2021	111.2, 403, 634.4
Výsledný model	–		–		–	
<i>M. didyma</i>						
Nulový model		68.3, 244, 386.3		57.0, 244, 341.7		53.8, 244, 327.9
Kovariátový model	Odchyty + hodiny	53.8, 242, 331.9	hodiny	53.5, 243, 328.3	hodiny	52.2 243, 322.3
Pohlaví [A]	♂ ≈ ♀	53.8, 241, 333.9	♂ ≈ ♀	53.5, 242, 330.3	♂ ≈ ♀	52.1, 242, 324.1
Lokalita [B]	H > M	52.4, 241, 327.5	H > M	52.3, 242, 325.2	H > M	50.8, 242, 317.9
Rok [C]	2017 ≈ 2021	53.6, 241, 332.9	2017 ≈ 2021	53.5, 242, 330.3	2017 ≈ 2021	52.2, 242, 324.3
Výsledný model	= B		= B		= B	

	<i>Celková trajektorie</i>		<i>Nejdelší přelet</i>		<i>Průměrný přelet</i>	
	Struktura modelu	<i>Dev, df, AIC</i>	Struktura modelu	<i>Dev, df, AIC</i>	Struktura modelu	<i>Dev, df, AIC</i>
<i>M. britomartis</i>						
Nulový model		208.8, 694, 1141		191.8, 694, 1081.6		187.0, 694, 1063.9
Kovariátový model	Odchyty * hodiny	170.4, 691, 1005.1	Odchyty + hodiny	169.9, 692, 1001.3	Hodiny	169.5, 693, 997.5
Pohlaví [A]	♂ > ♀	163.5, 2 690, 978.7	♂ > ♀	162.9, 691, 974.2	♂ > ♀	162.6, 692, 970.7
Rok [C]	2017 ≈ 2021	170.34, 690, 1007.1	2017 ≈ 2021	169.8, 691, 1002.9	2017 ≈ 2021	169.4, 692, 999.1
Výsledný model	= A		= A		= A	
<i>M. aurelia</i>						
Nulový model		237.5, 662, 1204.8				220.0, 662, 1154
Kovariátový model	Hodiny + odchyty	206.4, 660, 1115.6	Hodiny	206.7, 661, 1114.7	Hodiny	206.5, 661, 1114.1
Pohlaví [A]	♂ > ♀	202.3, 659, 1104.6	♂ > ♀	202.4, 660, 1102.7	♂ > ♀	202.1, 660, 1101.7
Rok [C]	2017 <2021	205.2, 659, 1113.8	2017 <2021	204.8, 660, 1110.6	2017 <2021	204.2, 660, 1108.6
Výsledný model	= A		A+ C (♂ > ♀, 2017<2021)	201.2, 659, 1100.9	A+ C (♂ > ♀, 2017<2021)	200.6, 659, 1098.8

Tabulka 5. Výsledky regresní analýzy, hodnotící parametry mobility pěti druhů hnědásků na dvou xerothermních lokalitách v NP Podyjí – analýza napříč druhy. Kovariátový model pracoval s počtem odchyťů a počtem hodin mezi prvním a posledním odchytem (odchyty, hodiny). K tomuto modelu jsem postupně přidávala pohlaví, druh a rok, přičemž za podpořený model jsem pokládala modely, který se lišil od kovariátového modelu o $\Delta AIC > \approx 2.0$. Data jsou pro rok 2017 z Vodičková (2018) a rok 2021. *Dev*, *df*, *AIC* – deviance, počet stupňů volnosti a AIC příslušného modelu.

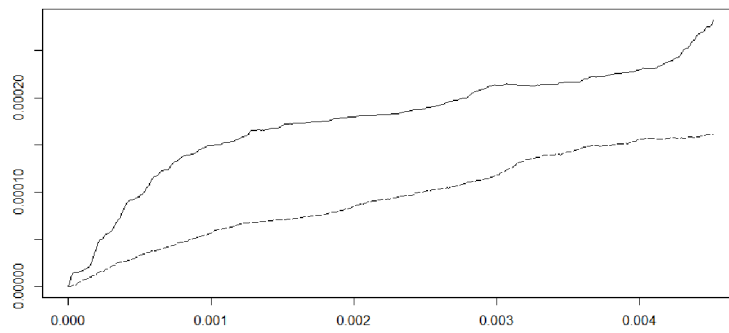
	<i>Celková trajektorie</i>		<i>Nejdelší přelet</i>		<i>Průměrný přelet</i>	
	Struktura modelu	Dev, df, AIC	Struktura modelu	Dev, df, AIC	Struktura modelu	Dev, df, AIC
Nulový model		864.7, 2547, 4481.3		864.7, 2547, 4481.3		740.3, 2547, 4085.5
Kovariáty	Odchyty x hodiny	708.5, 2544, 3979.5	Odchyty + hodiny	702.9, 2545, 3957.3	hodiny	697.6, 2546, 3936
Pohlaví [A]	♂ > ♀	692.9, 2543, 3925	♂ > ♀	686.7, 2544, 3900.1	♂ > ♀	682.2, 2545, 3881.3
Druh [B]	<i>athalia</i> > <i>cinxia</i> > <i>didyma</i> > <i>britomartis</i> > <i>aurelia</i>	688.2, 2540, 3913.6	<i>athalia</i> > <i>cinxia</i> > <i>didyma</i> > <i>britomartis</i> > <i>aurelia</i>	682.4, 2541, 3890.1	<i>athalia</i> > <i>cinxia</i> > <i>didyma</i> > <i>britomartis</i> > <i>aurelia</i>	678.2, 2542, 3872.2
[A, B]	A + B: ♂ > ♀; <i>athalia</i> > <i>cinxia</i> > <i>didyma</i> > <i>britomartis</i> > <i>aurelia</i>	675.4, 2539, 3867.7	A + B: ♂ > ♀; <i>athalia</i> > <i>cinxia</i> > <i>didyma</i> > <i>britomartis</i> > <i>aurelia</i>	669.2, 2540, 3842.2	A * B: ♂ > ♀; <i>athalia</i> > <i>cinxia</i> > <i>didyma</i> > <i>britomartis</i> > <i>aurelia</i>; u <i>M. didyma</i> ♂ < ♀;	663.2, 2537, 3825.5
Rok [C]	2017 ≈ 2021	708.4, 2543, 3981.4	2017 < 2021	701.5, 2544, 3954.3	2017 < 2021	695.9, 2545, 3932.1
[A, C]	A + C: ♂ > ♀, 2017 ≈ 2021	692.9, 2542, 3926.9	A + C: ♂ > ♀, 2017 ≈ 2021	686.0, 2543, 3899.5	A + C: ♂ > ♀, 2017 < 2021	681.0, 2543, 3880.7
[B, C]	= B	688.2, 2539, 3915.6	B + C: 2017 < 2021; <i>athalia</i> > <i>cinxia</i> > <i>didyma</i> > <i>britomartis</i> > <i>aurelia</i>	681.5, 2540, 3888.6	B + C: 2017 < 2021, <i>athalia</i> > <i>cinxia</i> > <i>didyma</i> > <i>britomartis</i> > <i>aurelia</i>	677.0, 2541, 3869.9

3.4 Prostorová distribuce

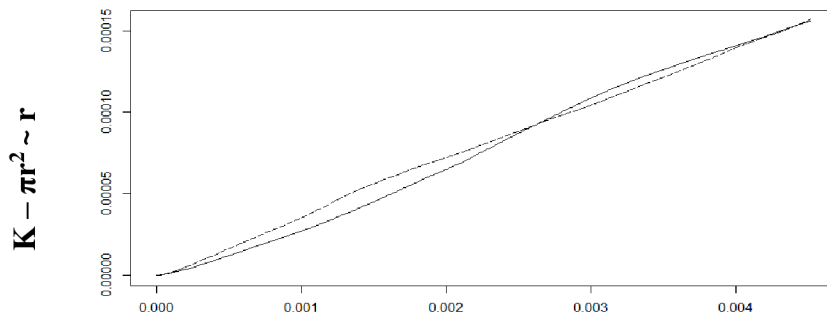
Vykreslené K-funkce srovnávající prostorovou distribuci mezi roky 2017 a 2021 v rámci celého Havranického vřesoviště (Obr. 6) ukázaly, že *M. cinxia* tvar své shlukovité distribuce nezměnil, *M. athalia* byl v roce 2017 výrazně shlukovitější a *M. didyma* byl roku 2021 o něco méně shlukovitý. Na Mašovické střelnici (Obr. 7) byl *M. cinxia* roku 2021 méně shlukovitá než roku 2017, ale vykazovala výraznou shlukovitost v intervalech do ≈ 50 m. *M. athalia* svou shlukovitou distribuci mezi roky nezměnila. *M. didyma* vykazoval v obou letech velkou shlukovitost do ≈ 50 m, na větších vzdálenostech byla distribuce náhodná. Prostorová distribuce *M. britomartis* byla roku 2021 shlukovitější. *M. aurelia* vykazoval v roce 2017 výraznou shlukovitost do vzdáleností ≈ 100 m, dále se její distribuce znáhodňovala; naopak v roce 2021 byla shlukovitost rovnoměrná napříč škálami.

Srovnání mezi refaunovanou a nerefaunovanou plochou mezi roky 2017 a 2021 ukázalo, že v Havranicích (Obr. 8) se distribuce *M. cinxia* a *M. didyma* na refaunované ploše v roce 2021 nezměnily oproti roku 2017. Mimo tuto plochu byla v roce 2021 *M. cinxia* shlukovitější, naopak *M. athalia* a *M. didyma* zde byli roku 2021 rozmístěny náhodněji. Na Mašovické střelnici (Obr. 9) se v rámci refaunované plochy prakticky nezměnila prostorová distribuce *M. athalia* a *M. britomartis*. Distribuce obou se více změnilo mimo refaunovanou plochu, v obou případech byly roku 2017 pravidelnější. Distribuce *M. cinxia* se mezi roky změnila zásadně, a to tak, že na refaunované ploše byla roku 2021 shlukovitější a mimo refaunovanou plochu až náhodně rozdělená. Výraznou změnou prošla distribuce *M. aurelia*. Zatímco roku 2017 vykazovala na území budoucí refaunované plochy výraznou shlukovitost na škále ≈ 50 m, roku 2021 vykazovala na refaunované i nerefaunované ploše shodnou shlukovitost. Konečně *M. didyma* vykazoval roku 2021 mimo refaunovanou plochu výraznou shlukovitost na podobné škále jako předchozí druh, zatímco na refaunované ploše se blížila náhodné distribuci.

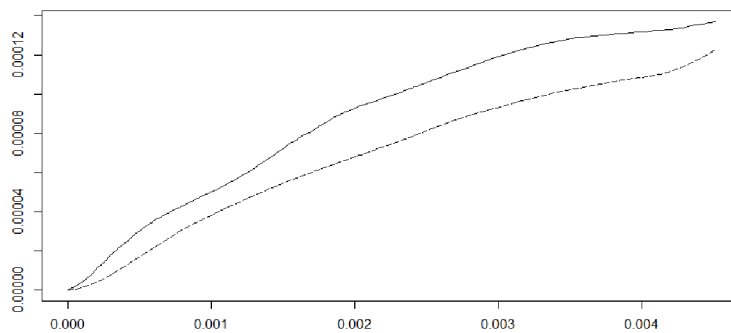
***M. athalia* Havraníky**



***M. cinxia* Havraníky**



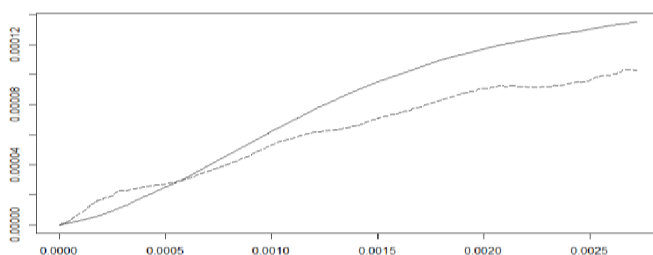
***M. didyma* Havraníky**



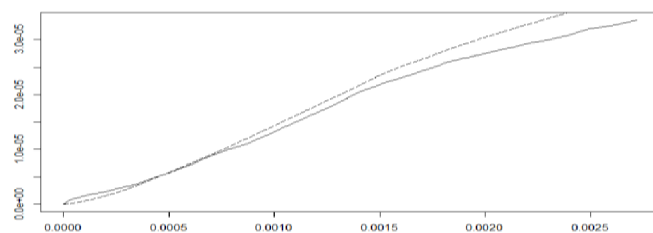
Vzdálenost (kartografické stupně)

Obrázek 6: K-funkce srovnávající prostorovou distribuci sledovaných druhů hnědásků mezi roky 2017 a 2021 v rámci celého Havranického vřesoviště. Plná čára označuje rok 2017, přerušovaná rok 2021. Tisícina stupně odpovídá ≈ 100 metrům.

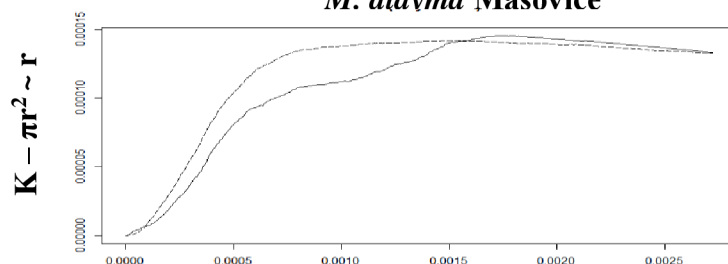
***M. cinxia* Mašovice**



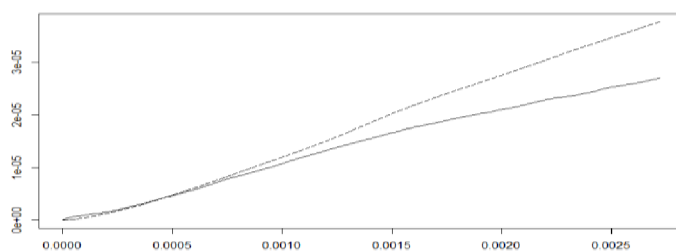
***M. athalia* Mašovice**



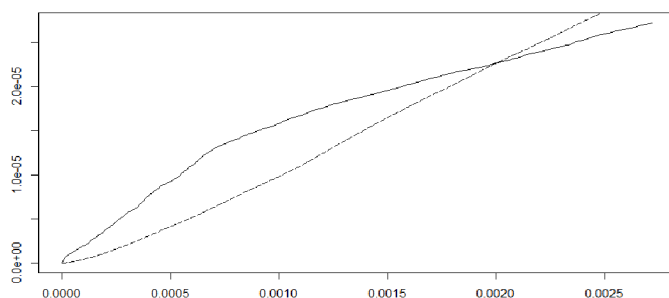
***M. didyma* Mašovice**



***M. britomartis* Mašovice**

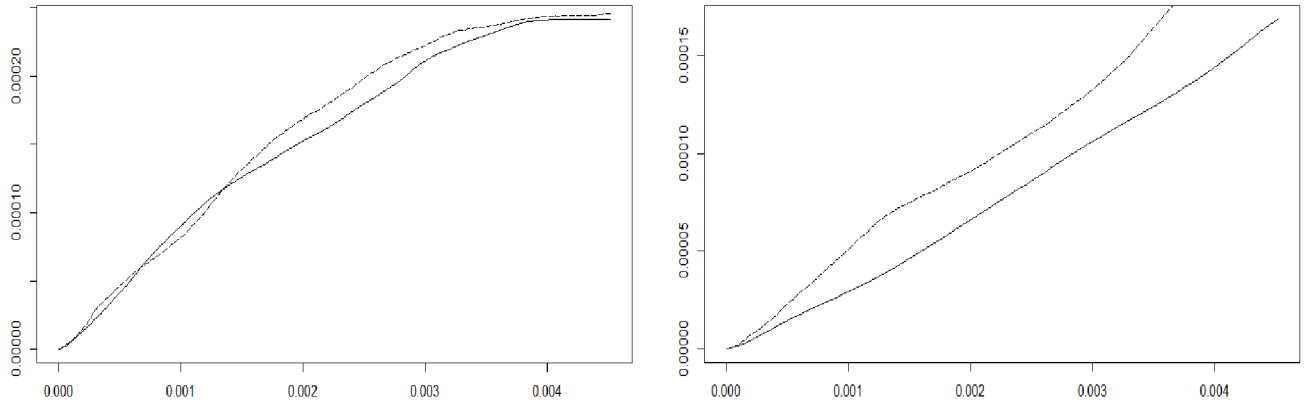


***M. aurelia* Mašovice**



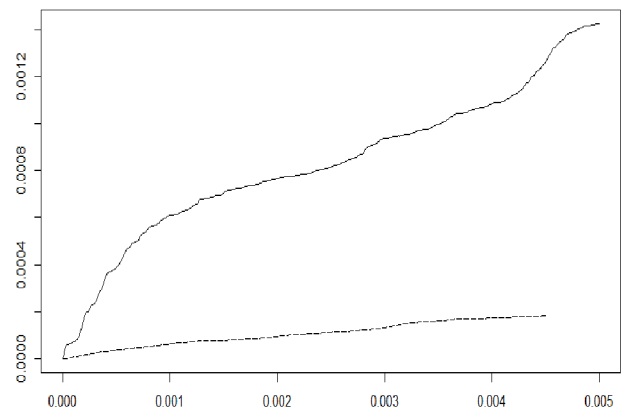
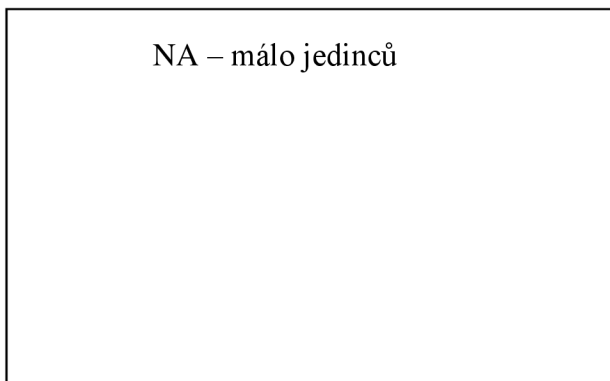
Obrázek 7: K-funkce srovnávající prostorovou distribuci sledovaných druhů hnědásků mezi roky 2017 a 2021 v rámci celé Mašovické stělnice. Plná čára označuje rok 2017, přerušovaná rok 2021. Tisícina stupně odpovídá ≈ 100 metrům.

M. cinxia Havraníky

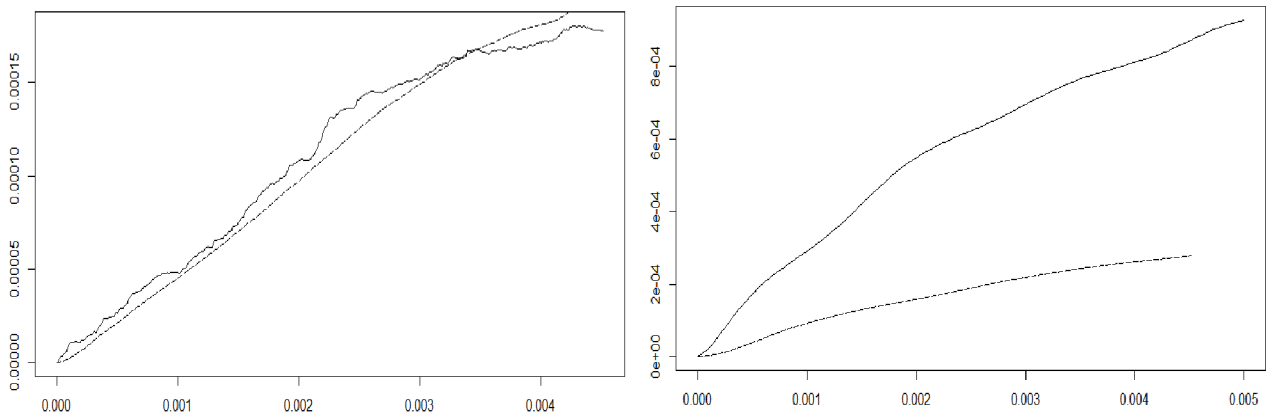


M. athalia Havraníky

$K - \pi r^2 \sim r$

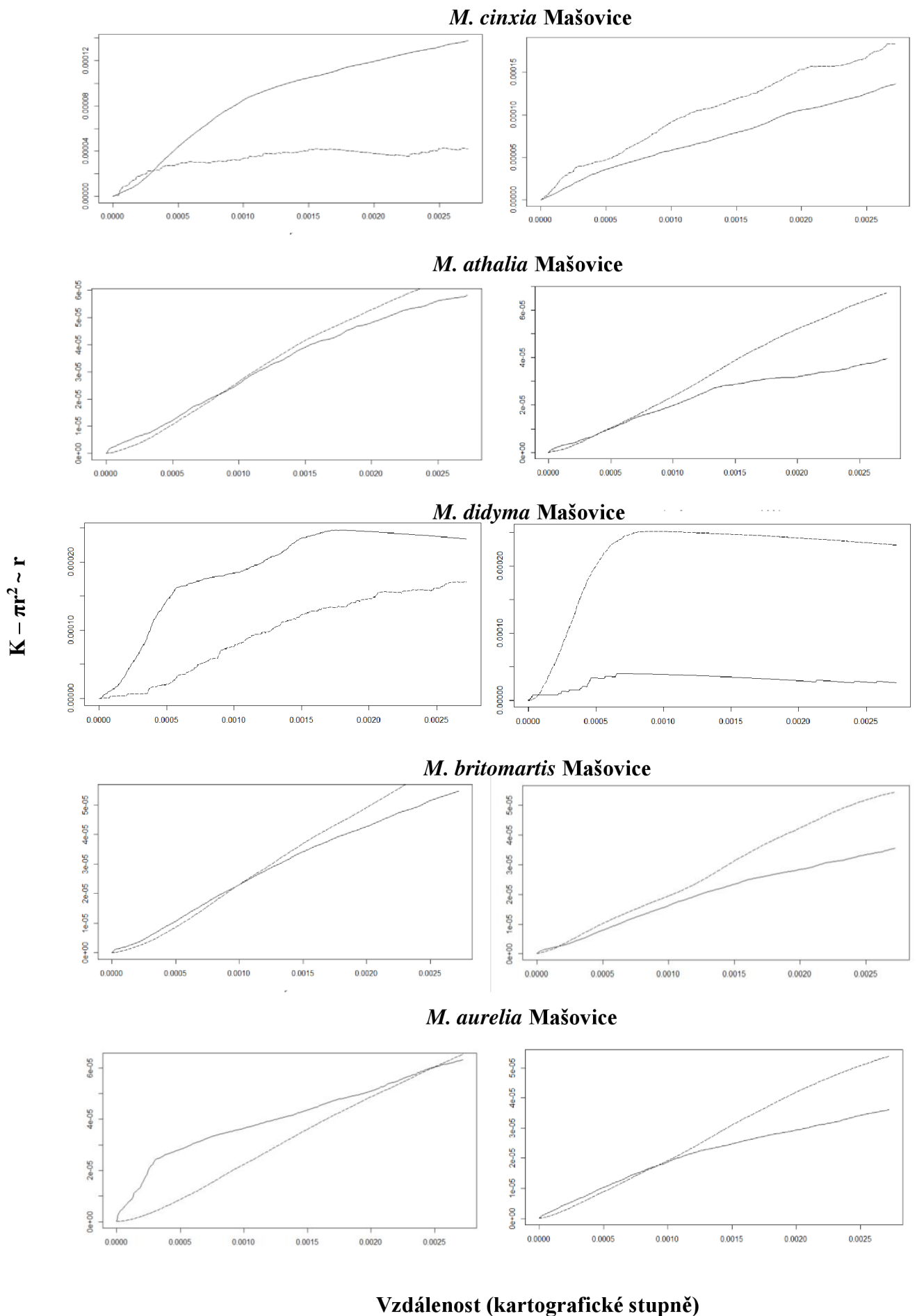


M. didyma Havraníky



Vzdálenost (kartografické stupně)

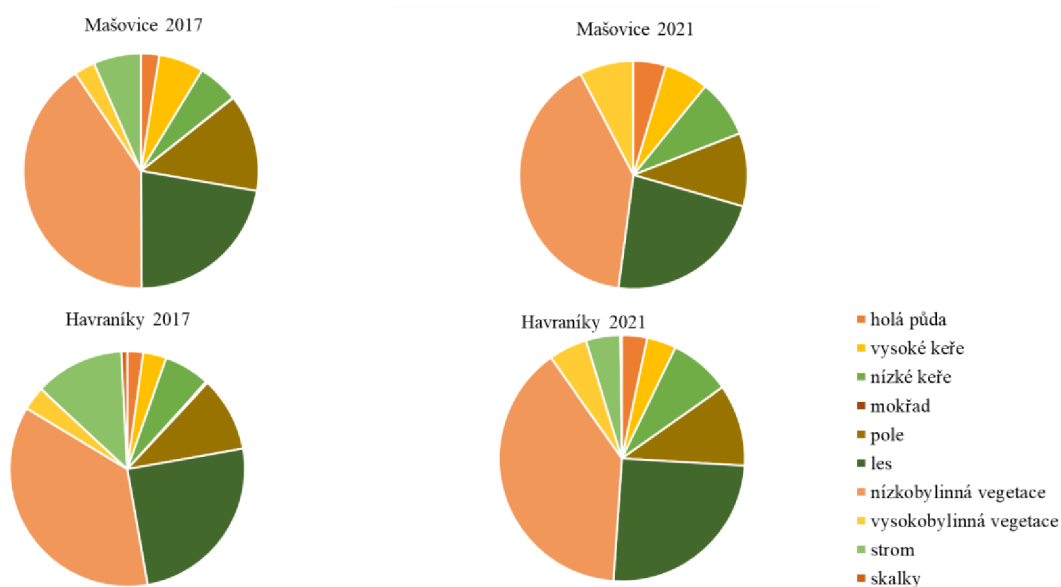
Obrázek 8: K-funkce srovnávající prostorovou distribuci sledovaných druhů hnědásků mezi roky 2017 a 2021 v rámci Havranického vřesoviště. Plná čára označuje rok 2017, přerušovaná rok 2021, vpravo distribuce na refaunované ploše, vlevo mimo refaunovanou plochu. Tisícina stupně odpovídá ≈ 100 metrům.



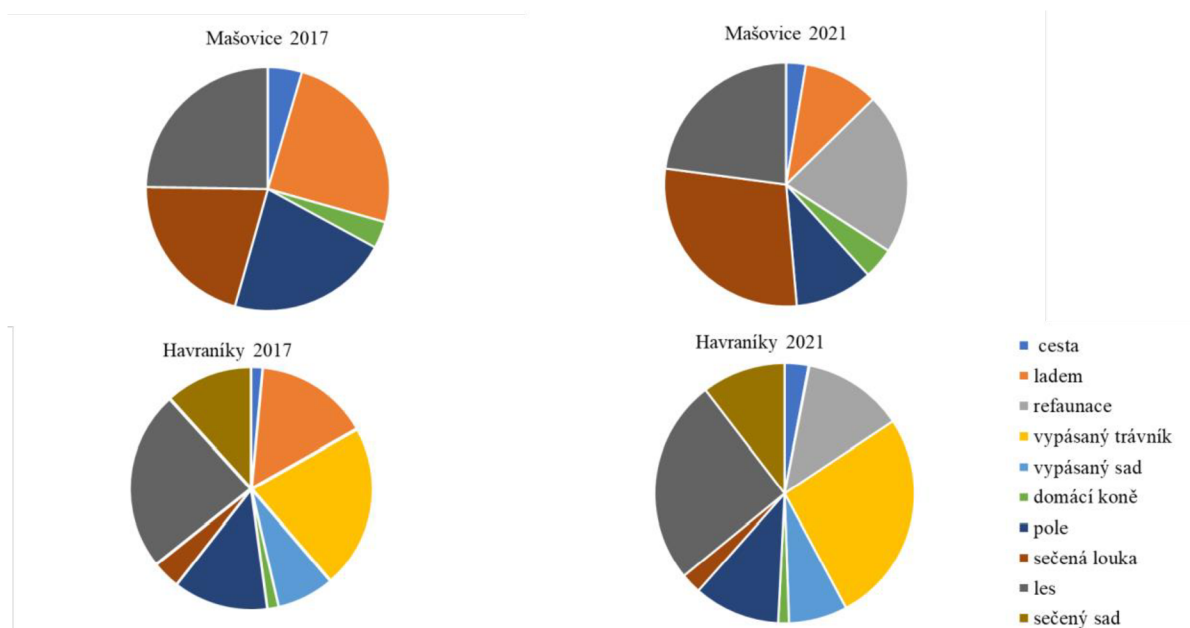
Obrázek 9: K-funkce srovnávající prostorovou distribuci sledovaných druhů hnědásků mezi roky 2017 a 2021 v rámci Havranického vřesoviště. Plná čára označuje rok 2017, přerušovaná rok 2021, vpravo distribuce na refaunované ploše, vlevo mimo refaunovanou plochu. Tisícina stupně odpovídá ≈ 100 metřům.

3.5 Biotopové nároky dospělců

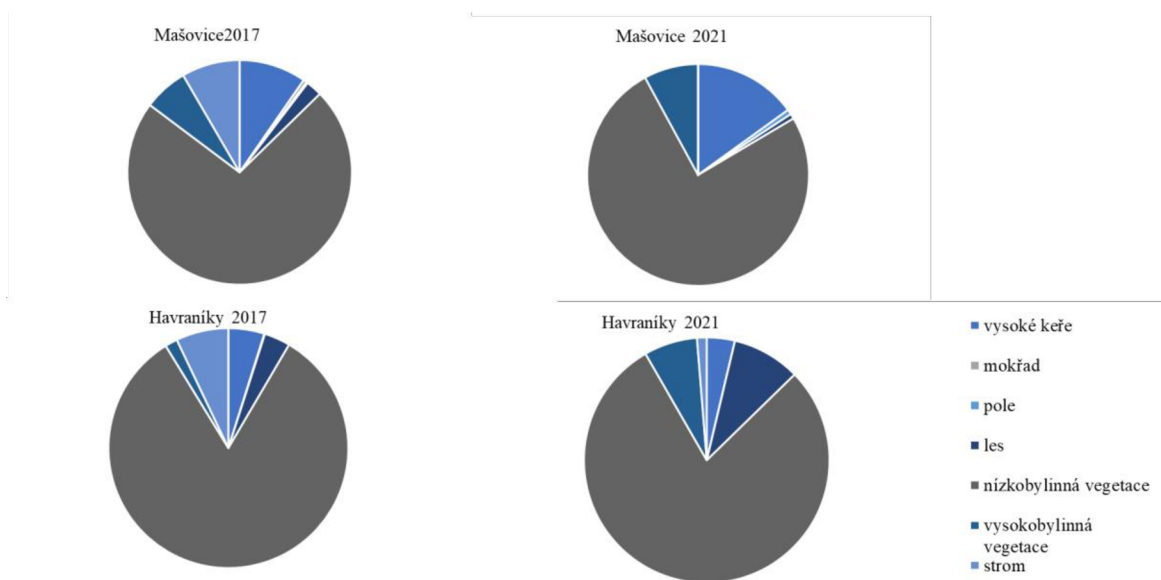
Rozložení *land covers* a *land uses* na obou lokalitách, nezávisle na přítomnosti motýlů, shrnují Obr. 10 a 11. Jejich zastoupení ve 20 m bufferech okolo odchyťových bodů pak Obr. 12 a 13. Srovnání změn *land covers* a *land uses* jak na celé lokalitě, tak ve 20m a 50m bufferech kolem odchyťových bodů, ukazuje Tabulka 6. Je z ní patrné, že mezi roky 2017 a 2021 došlo k velmi výrazným změnám. Například v kategorii *land uses* ubylo plochy ležící ladem a přibyla refaunovaná plocha. V kategorii *land covers* roce 2021 zaujímala větší část sledované plochy holá půda a vysoké keře. Co se týče zastoupení jednotlivých *land covers* v bufferech, na Mašovické střelnici byly v roce 2021 oproti roku 2017 více zastoupeny vysoké keře, naopak méně pole. Na Havranickém vřesovišti měl v roce 2021 větší zastoupení les. Sledovaní hnědásci využívali v roce 2021 refaunovanou plochu na úkor plochy ladem a na HV vypásaného trávníku.



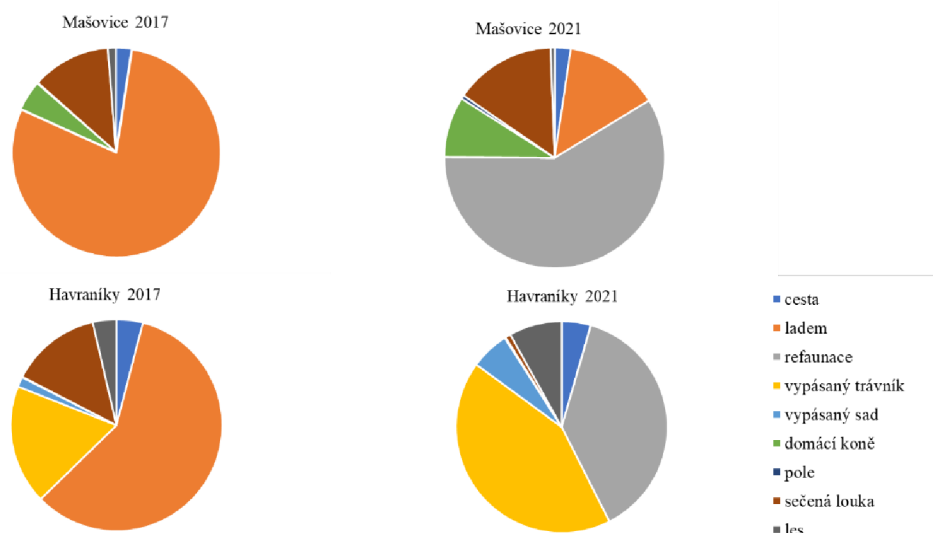
Obrázek 10: Poměr rozlohy jednotlivých vegetačních struktur (*land covers*) na dvou xerothermních lokalitách NP Podyjí v letech 2017 a 2021.



Obrázek 11: Poměr rozlohy jednotlivých typů péče o lokalitu (*land uses*) na dvou xerothermních lokalitách NP Podyjí v letech 2017 a 2021



Obrázek 12: Poměr rozlohy jednotlivých typů péče o lokalitu (*land uses*) v okolí odchycených jedinců v kruzích o poloměru 10 m na dvou xerothermních lokalitách NP Podyjí v letech 2017 a 2021.



Obrázek 13: Poměr rozlohy jednotlivých vegetačních struktur (*land covers*) v okolí odchycených jedinců v kruzích o poloměru 10 m na dvou xerothermních lokalitách NP Podyjí v letech 2017 a 2021.

Tabulka 6. Testy srovnávající rozložení *land covers* a *land uses* v okolí pěti druhů hnědásků na dvou xerothermních lokalitách NP Podyjí v letech 2017 a 2021.

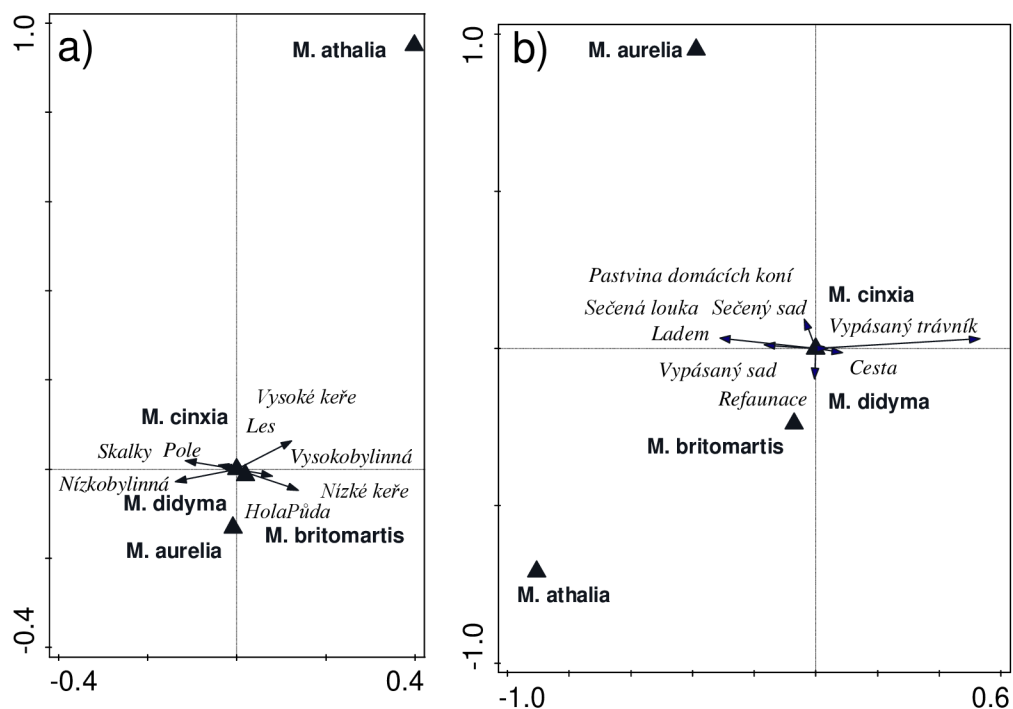
	Havranické vřesoviště			Mašovická střelnice		
	χ^2	df	P	χ^2	df	P
Cela lokalita <i>land covers</i>	144.3	9	<0.0001	607.9	6	<0.0001
Cela lokalita <i>land uses</i>	891.4	9	<0.0001	321.3	8	<0.0001
<i>Land covers</i> buffery 20 m	115.3	8	< 0.0001	503.2	9	<0.0001
<i>Land uses</i> buffery 20 m	1118.7	9	<0.0001	1526.7	8	<0.0001
<i>Land covers</i> buffery 50 m	563020.6	9	<0.0001	418.219	8	<0.0001
<i>Land uses</i> buffery 50 m	2086.332	9	<0.0001	3253.771	6	<0.0001

V RDA analýzách v rámci roku 2021 se ukázalo, že v bufferech obou velikostí se lišily *land covers* i *land uses* preferované jednotlivými druhy hnědásků (Tabulka 7). Pro *land covers* v obou velikostech bufferů platilo, že první ordinační osa odlišil *M. cinxia* a *M. didyma* od ostatních motýlů, zatímco druhá ordinační osa dala do kontrastu nároky *M. aurelia*

(nízkoštěbelná vegetace) od *M. athalia* (afinita ke keřům). Tento základní vzorec zůstal zachován, i když jsem pomocí kovariát odfiltrovala vliv *land uses* (Obr. 14 a). Pro *land uses* zůstal zachován základní vzorec, tedy *M. didyma* a *M. cinxia* proti ostatním druhům na první ordinační ose, *M. athalia* (a *M. britomartis*) proti *M. aurelia* na druhé ordinační ose. Hnědásci *M. britomartis*, *M. athalia* a *M. didyma* vykazovali afinitu k refaunaci, *M. athalia* též k plochám ležícím ladem. Naopak *M. aurelia* měl k refaunaci vztah negativní, ale pozitivně inklinovala jednak k sečeným plochám, a jednak k pastvě domácích koní (jež tudíž mohla mít jiné dopady, než refaunace). Vztahy opět zůstaly zachovány, kdy jsem odfiltrovala vliv *land covers* (Obr. 14 b)

Tabulka 7. Výsledky RDA analýz, srovnávající v rámci roku 2021 obsah vegetačních struktur (*land covers*), a využití/managementu území (*land uses*) v kruzích o průměru 20 a 50 m okolo odchytových bodů jednotlivých motýlů.

	Eig1	Eig2	Eig3	Eig4	%Var	P, F _{1.osa}	P, F _{všechny.osy}
20 m							
<i>land covers</i>	0.028	0.004	<0.001	<0.001	3.2	204.0***	60.4***
<i>land uses</i>	0.059	0.006	<0.001	<0.001	6.5	447.0***	127.0***
<i>land covers</i> <i>uses</i>	0.008	0.001	<0.001	<0.001	1.4	85.2***	24.8***
<i>land uses</i> <i>covers</i>	0.039	0.003	<0.001	<0.001	6.6	470.0***	127.0***
50 m							
<i>land covers</i>	0.053	0.007	0.001	<0.001	6.1	400.0***	118.0***
<i>land uses</i>	0.087	0.005	0.002	0.001	9.3	681.0***	186.0***
<i>land covers</i> <i>uses</i>	0.014	0.001	0.001	<0.001	3.0	202.0***	55.9***
<i>land uses</i> <i>covers</i>	0.042	0.002	0.001	<0.001	7.6	553.0***	149.0***



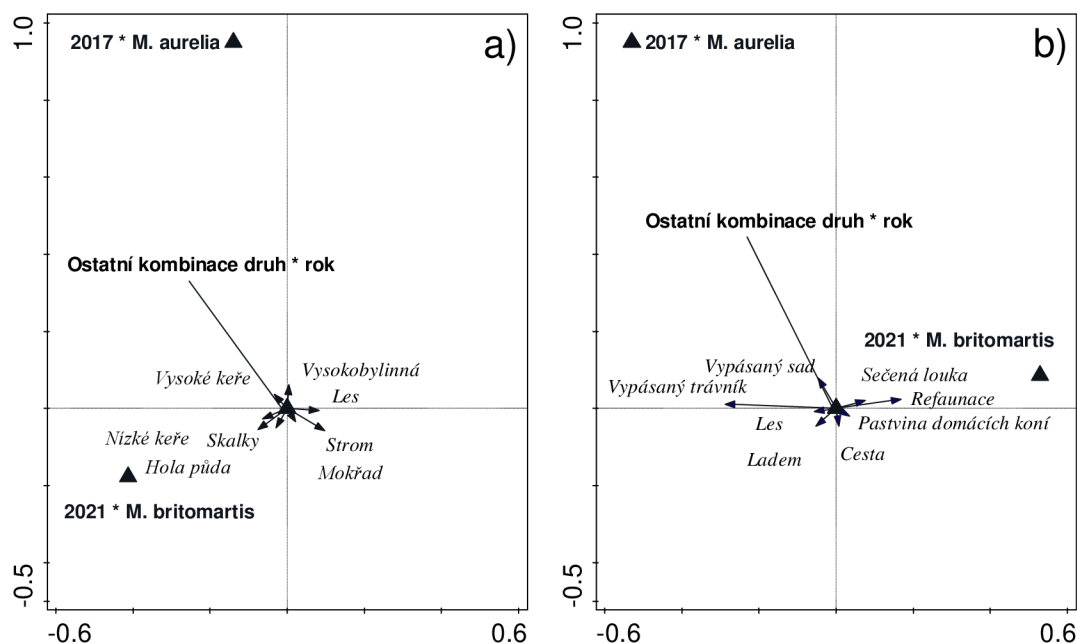
Obrázek 14. Ordinační biploty (RDA s kovariátami v modelu) ukazující vliv (a) *land covers* (20 m buffer) a *land uses* (50 m buffer) (b) na odchyty pěti druhů hnědásků na stepních trávnících NP Podyjí. Pro každý biplot je vykresleno jen 8 kategorií *covers* či *uses* nejlépe odpovídajících modelu.

Při RDA analýze změny mezi roky měl rok statisticky významný vliv na složení *land uses* i *land covers* v bufferech okolo odchyťových bodů, přičemž dle očekávání (viz Obr. 7) podchytil více variability pro *land uses* (Tabulka 8). Interakce druh*rok byly pro *land covers* i *land uses* významné i po odfiltrování samostatných vlivů roku a druhu (tj. rok + druh), což ukázalo, že složení bufferů okolo odchyťových míst jednotlivých druhů se změnilo (opět víc v případě *land uses*).

Pohledem na ordinační biploty (Obr. 15) vidíme, že v obou případech táhly tuto signifikantní ordinaci změny, týkající se druhů *M. aurelia* a *M. britomartis*. Konkrétně pro *land covers* byl *M. aurelia* v roce 2017 více asociovaná s kombinací nízkých i vysokých keřů a holé půdy, kdežto *M. britomartis* vykazoval tyto preference výrazněji v roce 2021. Pro *land uses* se pak ukázalo, že *M. aurelia* roku 2017 více inklinoval k vypásaným trávníkům či plochám ležícím ladem, a *M. britomartis* v roce 2021 k refaunaci či pastvě domácích koní.

Tabulka 8. Výsledky RDA analýz, srovnávající změnu obsahu vegetačních struktur (*land covers*), a využití/managementu území (*land uses*) v kruzích o průměru 20 a 50 m okolo odchytových bodů jednotlivých dospělců pěti druhů hnědásků na 2 xerothermních lokalitách v NP Podyjí, mezi roky 2017 a 2021. Vlastní testy meziroční změny představují testy interakcí druh*rok | druh + rok.

	Eig1	Eig2	Eig3	Eig4	%Var	F, P _{1.osa}	F, P _{všechny osy}
Land covers 20 m							
druh	0.026	0.005	0.001	<0.001	3.2	458.0***	146.0***
rok	0.027				2.7	487.0***	
Druh + rok	0.030	0.024	0.004	0.001	5.9	528.0***	220.0***
Druh +rok + druh*rok	0.031	0.024	0.005	0.002	6.4	558.0***	134.0***
druh*rok druh + rok	0.003	0.001	<0.001	<0.001	0.5	57.5***	24.2***
Land uses 20 m							
druh	0.028	0.007	0.004	0.001	4.0	508.0***	184.0***
rok	0.093				9.3	1787.0***	
Druh + rok	0.095	0.027	0.004	0.001	12.9	1828.0**	515.0***
Druh +rok + druh*rok	0.096	0.035	0.006	0.004	14.4	1842.0***	326.0***
druh*rok druh + rok	0.013	0.001	<0.001	<0.001	1.7	260.0***	77.7***



Obrázek 15. Ordinační biploty (RDA s kovariátami v modelu) ukazující změny mezi léty 2017 a 2021 v obsahu (a) *land covers* (20 m buffer) a *land uses* (20 m buffer) (b) v kruzích okolo bodů odchytů dospělců pěti druhů hnědásků na dvou xerothermních lokalitách NP Podyjí. Jsou zobrazeny jen centroidy interakcí druh*rok, táhnoucí celou ordinaci. Pro každý biplot je vykresleno jen 8 kategorií *covers* či *uses* nejlépe odpovídajících modelu.

4 Diskuse

Studie populační struktury, mobility a stanovištních nároků dospělců pěti druhů hnědásků na stepních trávnících Národního parku Podyjí po refaunaci exmoorskými pony (rok 2021) ukázala řadu rozdílů i podobností se shodnou studií provedenou před refaunací (rok 2017). Lišily se především absolutní velikosti populací. Roku 2021 bylo o třetinu méně *M. britomartis*, polovina jedinců *M. aurelia*, šestinásobně (Havraníky) a patnáctinásobně (Mašovice) méně *M. cinxia*. Pořadí druhů podle početnosti se nezměnilo. Ohrožení *M. britomartis* a *M. aurelia* mají stále mnohatisícové populace na Mašovické střelnici. Mobilita ve smyslu pořadí pohyblivosti druhů (*M. athalia* > *M. cinxia* > *M. didyma* > *M. britomartis* > *M. aurelia*) se nezměnila. Prostorová distribuce dospělců některých druhů se v přítomnosti koní změnila (shlukovitější *M. cinxia* v Havranicích, méně shlukovitý u *M. aurelia*), u jiných zůstala nezměněna (*M. athalia* v Mašovících, *M. cinxia* v Havranicích). Vztah jednotlivých druhů ke struktuře vegetace se příliš nezměnil oproti roku 2017, výrazné změny ale doznal vztah k využívání stanovišť. Změny jsou v obou případech taženy změněnou situací u *M. britomartis* a *M. aurelia*. Z hlediska ochrany

přírody jsou důležité nové potvrzení výskytu *M. britomartis* v Havranicích a zaznamenaný přelet *M. athalia* mezi oběma lokalitami.

4.1 Predikce

Výzkum před refaunací vedl k predikcím, jak se zachovají populace zkoumaných druhů hnědásků po zavedení volné pastvy (Vodičková et al., 2019). Pastva měla mít pozitivní vliv na populace *M. cinxia*, *M. aurelia* a *M. didyma*. *Melitaea athalia* by neměla být pastvou ovlivněna v Mašovické střelnici, na Havranickém vřesovišti by jí pastva měla prospět. U *M. britomartis* se autoři obávali negativního dopadu. Výzkum v roce 2021 část z těchto předpovědí vyvrátil.

Co se týče stanovišť *M. cinxia*, tak vlivem pastvy opravdu došlo k rozšíření plochy lemů. Přirozená pastva koní sice negativně ovlivňuje uchycení a první fáze růstu keřů a stromů, ale již uchycené keře a stromky omezuje, ale nepotlačuje (pouze zpomaluje jejich rozrůstání do stran). Keře, které rostou výrazně rychleji, zpočátku poskytnou ochranu stromům nebo dalším rostlinám (Vera 2000; Van Uytvanck et al., 2008). Srovnání potravy refaunovaných zvířat v Evropě zkoumali například Cromsigt et al. (2018), kteří ukázali, že hlavní potravu koní, zubů i skotu představují trávy. Ovšem koně, na rozdíl od zubrů a skotu, téměř nekonzumují dřeviny. Pravděpodobně díky většímu množství keřů na refaunované ploše byla prostorová distribuce *M. cinxia* o něco shlukovitější v roce 2021 než v roce 2017. S tím by mohla souviset i nižší mobilita samců v roce 2021 na Mašovické střelnici, kde je vegetace mozaikovitější než na Havranickém vřesovišti – samci nemuseli tolik přelétávat, aby našli vhodné stanoviště. Srovnání shlukovitosti ale komplikuje skutečnost, že zde motýli byli roku 2021 podstatně méně početní.

Pastva nijak neuškodila ani *M. athalia*, který na Mašovické střelnici roku 2017 stejně jako 2021 žila ve vysokých počtech. V roce 2021 byla rozmístěna rovnoměrněji. Porosty vysokých keřů totiž navzdory očekávání nebyly v Mašovicích zredukovány, naopak zaujmají mírně větší plochu než před zavedením pastvy. Je možné, že v Havranicích populaci *M. athalia* pozitivně ovlivnilo i odumírání borovic v přilehlém lese. Zdá se, že díky tomu došlo k prosvětlení lesního porostu a vytvoření nových, optimálních stanovišť.

Vlivem refaunace nedošlo k rozšíření výhřevných ploch – stanovišť *M. didyma*. Mobilita *M. didyma* byla v obou letech větší na Havranickém vřesovišti, kde bylo výhřevných krátkostébelných ploch více. To ale nebylo nutně důsledkem pastvy

exmoorských pony. Mimo refaunovanou plochu jsou po lokalitě roztroušeny drobné záměrně naorané plošky, zřízené Správou NP k podpoře konkurenčně slabých rostlin. Právě na těchto ploškách prosperuje živná rostlina motýla, Inice kručinkolistá (*Linaria genistifolia*).

Ohrožený druh, *M. britomartis*, navzdory předpokladům z r. 2017 (Vodičková et al., 2019) nebyl volnou pastvou zasažen negativně. Naopak se dá říct, že mu prospěla. Vysokostébelná vegetace nebyla úplně potlačena, spíš tvořila členitější mozaiku. Živné rostliny, rozrazil ožankový (*Veronica teucrium*) a rozrazil klasnatý (*Pseudolysimachion spicatum*) zůstaly, koně se jim pravděpodobně vyhýbají a pasená plocha jimi hojně rozkvetla. S tím může souviset šíření rozrazilů pomocí koňského trusu (Cosyns & Hoffmann, 2005).

M. aurelia se roku 2021, stejně jako roku 2017 vyskytoval na krátkostébelných narušených ploškách. K těm po refaunaci dle očekávání přibyly ještě ochozy vyšlapané koňmi a udusaná stanoviště. Koňská pastva mohla prospět živné rostlině *M. aurelia*, jitrocelu prostřednímu (*Plantago media*), protože některé rostliny se šíří spolu s koňským hnojem, ze kterého i klíčí. Například v australských národních parcích na východu Queenslandu se podél stezek využívaných při jezdeckví hojně vyskytoval zde nepůvodní jitrocel velký (*P. major*), který je příbuzný *P. media* (Ngugi et al., 2014). Dalším z předpokladů (Vodičková et al., 2019) bylo zastavení sukcese na valesch v Mašovicích. V roce 2017 na této lokalitě bylo méně krátkostébelných míst, hodně rozkvetlá krátká vegetace se držela na dnech zákopů, kde se často nacházel štěrk, případně na výhřevných svazích. Ve sledovaném roce, 2021 byla plocha této krátkostébelné rozkvetlé vegetace rozšířena. Na svazích valů a v zákopech byla ale vlivem pastvy koní potlačena příliš.

4.2 Demografie dospělců

Sledované druhy hnědásků se roku 2021 objevovaly vesměs o několik dní později, než roku 2017. Celkově jich bylo roku 2021 označeno méně a následně analýza demografické populace potvrdila i nižší absolutní počty jedinců. Velikost populací motýlů mezi roky běžně fluktuuje, neboť je ovlivněna řadou faktorů. V první řadě počasím, náhodnými disturbancemi nebo chorobami a parazitoidy (McLaughlin et al., 2002, John et al., 2021; McLaughlin et al., 2002; Schtickzelle et al., 2002; Zimmermann et al., 2011).

Významné meziroční změny jsou patrné i z relativních dat z trvalých ploch (Obr. 1). Samotná početnost dospělců je proto značně nespolehlivým kritériem při hodnocení vlivu refaunace.

U druhů s časněji jarní dobou letu, především *M. cinxia* ale i *M. athalia*, byl počet dospělců výrazně nižší roku 2021. To pravděpodobně souviselo s počasím, kdy roku 2017 bylo extrémně teplé jaro a léto, kdežto roku 2021 bylo jaro extrémně chladné a deštivé. Velikost populace jarních druhů motýlů může být počasím ovlivněna různě. Motýli, kteří jsou na jaře v housenkách, bývají chladným jarem zasaženi více než ti, kteří ho tráví v kuklách. Příkladem je americký druh *Euphydryas editha* s podobným vývojem jako *M. cinxia* a *M. athalia*. Bylo popsáno několik alternativních modelů, ovlivňujících velikost populace. Za slunečného počasí dohází u *E. editha* k rychlému vývoji larev, ale deštivé a zatažené počasí vývoj zpomaluje. Podobně negativně můžou být ovlivněny i hostitelské rostliny. Ty během sucha mohou odrůst dříve, než motýl dokončí diapauzu. Růst larev může být zpomalen i počasím v zimě, nebo množstvím srážek po dobu vývoje (McLaughlin et al., 2002).

U *M. athalia* byla velikost populace pravděpodobně ovlivněna odumíráním lesa. Fluktuaci velikosti populací *M. athalia* na lesních a travnatých společenstvech popisuje Warren (1987). Autor porovnává velikosti v anglických lesních biotopech různého stavu. Velikost populace *M. athalia*, stejně jako předchozích druhů hnědásků, mohla být ovlivněna chladným jarním počasím. Počet odchycených jedinců naopak mohl být nižší vlivem emigrace. S příchodem horkých letních dnů se tito motýli z vyprahlého vřesoviště stáhli do přilehlých otevřených lesních porostů, respektive se vyskytovala jen v chladnějším bývalém sadu.

Pro *M. didyma* roku z 2021 jsem metodou POPAN odhadla dvě generace na obou lokalitách. V Mašovicích byly obě generace malé, tvořily je pouhé desítky jedinců. První se vyskytovala od 2.6. do 12.6, druhá od 30.6. do 30.7. Respektive od 19.7., ale 30.6. byl chycen jeden jedinec, kterého jsem přiřadila ke druhé generaci. Tento jedinec však naznačuje, že by situace mohla být i jiná. V Havranicích byla, stejně jako roku 2017, letní generace výrazně větší (Vodičková et al., 2019).

Překvapivě velkou populaci vytvářel *M. britomartis*, který na Mašovické stělnici měl navzdory očekávání dostatek živných rostlin a vhodných biotopů. Po více než deseti

letech byl znovu objeven i v Havranicích. Velikost populace zde ale nešlo odhadnout, protože jsme odchytili pouze jednoho jedince.

Velikost populace *M. aurelia*, jak zmiňuji výše, mohla být pozitivně ovlivněna změnou dynamiky jitrocele a příkopů.

4.3. Mobilita

Při analýze mobility jsem stejně jako roku 2017 (Vodičková et al., 2019) porovnávala celkové trajektorie, nejdelší přelety a průměrné přelety. Mimo srovnání pro kombinace druhů, pohlaví a lokalit v rámci roku mě zajímalo hlavně srovnání mezi roky.

Délky celkových trajektorií pro kombinaci všech sledovaných druhů byly v roce 2017 a v roce 2021 srovnatelné, avšak nejdelší a průměrné přelety byl roku 2021 nižší. To může souviset se strukturou stanovišť, která jsou vlivem volné pastvy koní členitější a jednotliví motýli nemusí přelétávat velké vzdálenosti při hledání zdrojů. Výzkumy ukazují, že pohyblivost motýlů je odlišná v závislosti na struktuře krajiny. Například v krajinách s jednoduchou strukturou jsou pohybové vzorce podobné pro druhy s nízkou i vysokou mobilitou. V komplexnější krajině se trajektorie letu u málo pohyblivých druhů zkracuje a stává se méně předvídatelnou, kdežto u hodně pohyblivých druhů se prodlužuje a napřimuje (Sandom et al., 2014).

Potvrdila jsem, že samci byli obecně mobilnější než samice. Pomyslný žebříček pohyblivosti sledovaných pěti druhů motýlů byl ve sledovaném roce shodný jako roku 2017 pro všechny sledované parametry (Vodičková et al., 2019) – nejvíce mobilní zůstal druh *M. athalia*, následoval *M. cinxia*, po ní *M. didyma*, pak *M. britomartis*, nejméně mobilní byl *M. aurelia*. Zajímavá je souvislost mezi mobilitou a rozšířením druhů v České republice. Nejmobilnější *M. athalia* je současně nejvíce rozšířený, a naopak nejméně rozšířený *M. britomartis* je společně s *M. aurelia* nejméně mobilní. Tento výsledek podporuje předpoklad, že rozšířenější druhy motýlů by měly být mobilnější (Bartoňová et al.; 2014 Cowley et al., 2001), a navíc naznačuje, že základní vzorce mobility se nemění mezi roky.

U *M. didyma* byli, stejně jako roku 2017 (Vodičková et al., 2019) srovnatelně mobilní jedinci obou pohlaví. To roku 2021 navíc platilo i pro *M. athalia*. U ostatních druhů zůstali mobilnější samci. *M. aurelia* byl roku 2021 mobilnější (a zároveň její prostorová

distribuce byla oproti roku 2017 náhodnější). Tuto změnu vysvětlují tím, že se v roce 2017 zdržovala hlavně na svazích vojenských zákopů s květnatou krátkostébelnou vegetací, kdežto roku 2021 našla vhodná stanoviště i na dalších částech zkoumané plochy.

Vlivem odumírání borovic v okolních lesích mohlo dojít ke zlepšení podmínek pro *M. athalia*, který byl roku 2021 mobilnější, než roku 2017. Také to mohlo umožnit rekolonizaci Havranického vřesoviště *M. britomartis*, který zde byl nalezen po více než deseti letech. Nelze vyloučit ani umělou reintrodukci, protože Havranické vřesoviště bylo v minulosti známou lokalitou tohoto motýla, a obě lokality jsou hojně navštěvovány nejen amatérskými entomology. (Vrba et al., 2020) a obě území jsou hojně navštěvována turisty, cyklisty, ale i entomology.

4.4 Vztah dospělců k vegetaci a jejich prostorová distribuce

Při sledování vztahů dospělců k vegetaci jsem stejně jako Vodičková (2019) porovnávala složení vegetace v kruhových ploškách okolo odchyťových bodů. Porovnávala jsem i změny složení hrubých vegetačních kategorií mezi roky 2017 a 2021.

Ve struktuře vegetace došlo vlivem refaunace k několika změnám: Přibyly plochy holé půdy, ať už vyšlapanými ochozy od koní, nebo udusanou půdou. Přibyly keře (hlavně nízké), které jsou díky pastvě prořídle. Plochy dříve označené za ležící ladem byly přeměněny na pastviny exmoorských pony. Mimo tuto pasenou plochu došlo k prosvětlení lesa vlivem odumírání borovic. Také došlo ke změnám v rozmístění motýlů v prostoru.

Výsledek analýzy vztahu k vegetaci může být zkrácený několika věcmi. Vzdálenost 25 m od sledovaných jedinců byla pravděpodobně příliš velká. Dále je nutné si uvědomit, že v různých typech vegetace jsou motýli různě odchyťitelní (ve vysokém trnitém křoví podstatně hůře, než na rozkvetlé nízké bylinné vegetaci). Další zkrácení nastává s digitalizací obou území, ačkoli jsem se snažila, aby vytvořené polygony plně odpovídaly realitě. Z leteckého snímku území nebyl vždy poznat rozdíl mezi jednotlivými vegetačními pokryvy, případně se ve skutečnosti překrývaly. Proto jsem se při vytváření polygonů opírala i o znalost terénu. Vysvětlená variabilita v programu Canoco se lišila u *land uses* a *land covers*, vždy byla nižší než 10 %. Vždy platilo, že byla vyšší u *land uses*.

Melitaea cinxia na Havranicích byl rozmístěný pravidelně v obou letech, v Mašovicích byla v roce 2021 shlukovitější, a to hlavně mimo ohradu. Byl zde ale označeno mnohem méně jedinců.

U *M. athalia* nebyla prostorová distribuce pastvou exmoorskými pony ovlivněná. Tento motýl je vázaný na vyšší keře a stromy, kterých se refaunace nedotkla. V Havranicích se držel u lesa a s příchodem veder se stáhl mimo zkoumanou plochu. Jedna z jeho živných rostlin, černýš luční (*Melampyrum pratense*), rostla pod stromy bez ohledu na refaunaci. Navíc *M. athalia* má malé snůšky (v průměru ≈ 50 vajíček na jednu snůšku) (Wahlberg, 2000), díky čemuž mohou být případná rizika rozložena.

Rozložení *M. didyma* bylo v obou letech srovnatelné. Pro tento druh přibylo narušených otevřených plošek jak mimo ohradu, tak v ohradě.

Navzdory očekávání Vodičkové (2018) měl překvapivě kladný vztah k refaunaci *M. britomartis*. Vlivem pastvy došlo k rozšíření plochy nízkých trnitých keřů, které kryjí živné rostliny, rozrazil ožankový (*Veronica teucrium*) a rozrazil klasnatý (*Pseudolysimachion spicatum*). Také přibylo holé půdy, která tomuhle druhu motýla vyhovuje.

Druh *M. aurelia* byl rozmístěný v prostoru výrazně rovnoměrněji. V roce 2017 se držel příkopů po činnosti armády, kde se udržovala rozkvetlá bylinná vegetace. V roce 2021 se tento biotop rozšířil i mimo zákopy.

4.5 Další směry výzkumu

Na základě poznatků z roku 2021 nelze tvrdit, že by pastva uškodila některému ze sledovaných druhů motýlů. Poklesy početnosti se děly, ale lze je dobře vysvětlit počasím a k rozlišení vlivu počasí od jiných vlivů na lokalitách není triviální a vyžaduje dlouhodobá sledování. V současné době probíhá každoroční semikvantativní výzkum na sledovaných a dalších lokalitách (Vodičková, 2018), který ukáže změny v početnosti motýlů včetně hnědásků v širším časovém horizontu (Konvička et al., 2021). Již po pouhých třech letech ale můžeme říct, že relativní početnost hnědásků značně fluktuuje (Obr. 1). Abychom zjistili, jak volná pastva ovlivňuje sledované druhy motýlů a další hmyz, je nutné v monitorování sledovaných lokalit pokračovat i v následujících letech.

Dalším důležitým aspektem je ekologie larev (Duplouny et al., 2013; Wahlberg, 2000) V roce 2017 Vodičková et al. (2019) sledovali i housenky studovaných druhů, jejich sledování byla několikrát zopakována a čeká se na důkladné vyhodnocení. Důležité bude zjistit, zda housenky po zavedení pastvy exmoorskými pony změnilly prostorové distribuce a početnost. V tomhle směru očekávám výraznější změny, protože předpokládám, že pastva má výrazný pozitivní dopad na živné rostliny sledovaných druhů. Abychom zjistili, jak se chovaly celé metapopulace sledovaných druhů, tak by bylo záhodno monitorovat i další xerothermní trávníky v širším okolí. To by mohlo naznačit souvislosti s rekolonizací Havranického vřesoviště *M. britomartis*, nebo zjistit skutečný vliv odumírání borovic na *M. athalia*. Dále by bylo užitečné blíže zmapovat strukturu vegetace na sledovaných lokalitách, ideálně jí srovnat se stavem před pastvou.

Studium dopadů volné pastvy na biodiverzitu a na krajinu bude i do budoucna důležité i proto, že názory na problematiku refaunace velkými kopytníky nejsou zdaleka ustálené. Například Eldridge et al. (2020), argumentují, že vlivem aktivity zdivočelých koní dochází ke snížení biomasy a zvyšování eroze. S tím musím souhlasit, ale právě redukce biomasy a vznik málo zarostlých erodujících míst je cílem péče o xerothermní trávníky, i jiná druhově bohatá stanoviště. Citovaná studie ukazuje, že musíme pochopit cíl a souvislosti ochrannářských zásahů, než je budeme hodnotit. V Národním parku, na druhově bohatých stepních trávnících, jím cílem udržení různorodé vegetační mozaiky a tím i životaschopných populací všech organismů, kteří taková stanoviště obývají.

5 Závěr

Mnoho studií ukazuje, že středně intenzivní trvalá pastva velkých herbivorů má pozitivní dopad na řadu ohrožených organismů, například na konkurenčně slabé orchideje a společenstva vřesu (Köhler et al., 2016), podporuje bohaté společenstvo drobnějších rostlin (Dvorský et al., 2022, Chodkiewicz, 2020; Garrido et al., 2019,), a konečně má pozitivní dopad na motýly (Konvička et al., 2021) a další hmyz (Vodičková 2021). Kromě drobných organismů byl na první refaunované ploše v Česku, v bývalém vojenském prostoru Milovice – Mladá pozorován návrat šakala obecného (*Canis aureus*) (Jirků et al., 2018).

Pro hmyz, který ke svému životu potřebuje široké spektrum biotopů, je na důležitá heterogenní struktura vegetace, která vzniká na pasených plochách vlivem disturbancí

megaherbivory. Tyto disturbance vedou k nárustu druhové bohatosti (Bokdam & Gleichman, 2000; Dvorský et al., 2022). Různorodá mozaika se zvyšuje právě při středně intenzivní pastvě, při vysoké nebo naopak nízké klesá (van Klink et al., 2015). Proto volná pastva megaherbivorů představuje vhodný typ péče pro obnovení biodiverzity. Pastva neuškodila žádnému ze sledovaných druhů hnědásků, a to ani *M. britomartis*, u kterého se Vodičková et al., (2019) obávali redukce jeho biotopů.

6 Citovaná literatura

Ambrožová, L., Sládeček, F. X. J., Zitek, T., Perlík, M., Kozel, P., Jirků, M., & Čížek, L. (2021). Lasting decrease in functionality and richness: Effects of ivermectin use on dung beetle communities. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 321. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2021.107634>

Anonymous. (2022). *Havranické vřesoviště*. Zaměřeno na přírodu. Retrieved January 12, 2022, from <http://www.beleco.cz/militarylife/lokality/havranicke-vresoviste.html>

Anonymous. (2022). *Mašovická střelnice*. Zaměřeno na přírodu. Retrieved January 13, 2022, from <http://www.beleco.cz/militarylife/lokality/masovicka-strelnice.html>

Baddeley, A., Rubak, E., & Turner, R. (eds) (2016). *Spatial point patterns: methodology and applications with R*. CRC Press, Taylor & Francis Group.

Bakker, E. S., Gill, J. L., Johnson, C. N., Vera, F. W. M., Sandom, C. J., Asner, G. P., & Svenning, J. -C. (2016). Combining paleo-data and modern exclosure experiments to assess the impact of megafauna extinctions on woody vegetation. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 113(4), 847-855. <https://doi.org/10.1073/pnas.1502545112>

Baran-Zgłobicka, B., & Zgłobicki, W. (2012). Mosaic landscapes of SE Poland: should we preserve them?. *Agroforestry Systems*, 85(3), 351-365. <https://doi.org/10.1007/s10457-011-9436-x>

Barnosky, A. D. (2008). Megafauna biomass tradeoff as a driver of Quaternary and future extinctions. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 105(Supplement 1), 11543-11548. <https://doi.org/10.1073/pnas.0801918105>

- Bartlett, L. J., Williams, D. R., Prescott, G. W., Balmford, A., Green, R. E., Eriksson, A., Valdes, P. J., Singarayer, J. S., & Manica, A. (2016). Robustness despite uncertainty: regional climate data reveal the dominant role of humans in explaining global extinctions of Late Quaternary megafauna. *Ecography*, 39(2), 152-161. <https://doi.org/10.1111/ecog.01566>
- Bartoňová, A., Beneš, J., & Konvička, M. (2014). Generalist-specialist continuum and life history traits of Central European butterflies (Lepidoptera) - are we missing a part of the picture? *European Journal of Entomology*, 111(4), 543-553. <https://doi.org/10.14411/eje.2014.060>
- Battisti, L., Larcher, F., Grella, S., Di Bartolo, N., & Devecchi, M. (2022). Management and Mapping Ecosystem Services in a Privately Owned Natura 2000 Site: An Insight into the Stellantis–La Mandria Site (Italy). *Sustainability*, 14(5). <https://doi.org/10.3390/su14053134>
- Baudron, F., & Giller, K. E. (2014). Agriculture and nature: Trouble and strife?. *Biological Conservation*, 170, 232-245. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2013.12.009>
- Beneš, J.; Konvička, M.; Dvořák, J. (eds.) et al. (2002). *Motýli České republiky: Rozšíření a ochrana: Butterflies of the Czech republic: Distribution and conservation*. Společnost pro ochranu motýlů.
- Beneš, J., & Konvička, M. *Motýli*. Mapování a ochrana motýlů České republiky. Retrieved April 3, 2022, from <http://www.lepidoptera.cz/motyli/>
- Blanco, G., Tella, J. L., Díaz-Luque, J. A., & Hiraldo, F. (2019). Multiple External Seed Dispersers Challenge the Megafaunal Syndrome Anachronism and the Surrogate Ecological Function of Livestock. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 7. <https://doi.org/10.3389/fevo.2019.00328>
- Bocherens, H. (2018). The Rise of the Anthroposphere since 50,000 Years: An Ecological Replacement of Megaherbivores by Humans in Terrestrial Ecosystems? *Frontiers in Ecology and Evolution*, 6. <https://doi.org/10.3389/fevo.2018.00003>
- Bokdam, J., & Gleichman, J. M. (2000). Effects of grazing by free-ranging cattle on vegetation dynamics in a continental north-west European heathland. *Journal of Applied Ecology*, 37(3), 415-431. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2664.2000.00507.x>

Bonari, G., Fajmon, K., Malenovský, I., Zelený, D., Holuša, J., Jongepierová, I., Kočárek, P., Konvička, O., Uříčář, J., & Chytrý, M. (2017). Management of semi-natural grasslands benefiting both plant and insect diversity: The importance of heterogeneity and tradition. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 246, 243-252. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2017.06.010>

Brodie, J. F., Williams, S., & Garner, B. (2021). The decline of mammal functional and evolutionary diversity worldwide. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 118(3). <https://doi.org/10.1073/pnas.1921849118>

Burney, D., & Flannery, T. (2005). Fifty millennia of catastrophic extinctions after human contact. *Trends in Ecology & Evolution*, 20(7), 395-401. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2005.04.022>

Cerrato, C., Bonelli, S., Loglisci, N., & Balletto, E. (2014). Can the extinction of *Melitaea britomartis* in NW Italy be explained by unfavourable weather? An analysis by Optimal Interpolation. *Journal of Insect Conservation*, 18(2), 163-170. <https://doi.org/10.1007/s10841-014-9625-9>

Cooch, E. g., & White, G. c. *Program MARK: A Gentle Introduction* (19 ed.). [Program MARK - 'A Gentle Introduction' \(phidot.org\)](https://www.phidot.org/software/mark/)

Cosyns, E., & Hoffmann, M. (2005). Horse dung germinable seed content in relation to plant species abundance, diet composition and seed characteristics. *Basic and Applied Ecology*, 6(1), 11-24. <https://doi.org/10.1016/j.baae.2004.09.012>

Cowley, M. J. R., Thomas, C. D., Roy, D. B., Wilson, R. J., León-Cortés, J. L., Gutiérrez, D., Bulman, C. R., Quinn, R. M., Moss, D., & Gaston, K. J. (2001). Density-distribution relationships in British butterflies. I. The effect of mobility and spatial scale. *Journal of Animal Ecology*, 70(3), 410-425. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2656.2001.00508.x>

Cromsigt, J. P. G. M., Kemp, Y. J. M., Rodriguez, E., & Kivitt, H. (2018). Rewilding Europe's large grazer community: how functionally diverse are the diets of European bison, cattle, and horses?. *Restoration Ecology*, 26(5), 891-899. <https://doi.org/10.1111/rec.12661>

D'Ascanio, R., Barbieri, L., De Pasquale, G., Filpa, A., & Palazzo, A. L. (2021). Landscape Works. Balancing Nature and Culture in the Pantelleria National Park. *Sustainability*, 13(23). <https://doi.org/10.3390/su132313371>

- Dincă, V., Lee, K. M., Vila, R., & Mutanen, M. (2019). The conundrum of species delimitation: a genomic perspective on a mitogenetically super-variable butterfly. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 286(1911). <https://doi.org/10.1098/rspb.2019.1311>
- Duploux, A., Ikonen, S., & Hanski, I. (2013). Life history of the G lanville fritillary butterfly in fragmented versus continuous landscapes. *Ecology and Evolution*, 3(16), 5141-5156. <https://doi.org/10.1002/ece3.885>
- Dvorský, M., Mudrák, O., Doležal, J., & Jirků, M. (2022). Reintroduction of large herbivores restored plant species richness in abandoned dry temperate grassland. *Plant Ecology*. <https://doi.org/10.1007/s11258-022-01225-w>
- Eldridge, D. J., Ding, J., & Travers, S. K. (2020). Feral horse activity reduces environmental quality in ecosystems globally. *Biological Conservation*, 241. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2019.108367>
- Frenzel, T., Wörsdörfer, A., Khedhiri, S., Di Giulio, M., Leus, F., Lipperts, M. -J., Martin, D., & Fischer, K. (2021). Grassland fallows as key for successful insect conservation. *Insect Conservation and Diversity*, 14(6), 837-850. <https://doi.org/10.1111/icad.12525>
- Fuller, R. J., Williamson, T., Barnes, G., Dolman, P. M., & Mac Nally, R. (2017). Human activities and biodiversity opportunities in pre-industrial cultural landscapes: relevance to conservation. *Journal of Applied Ecology*, 54(2), 459-469. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12762>
- Garrido, P., Edenius, L., Mikusiński, G., Skarin, A., Jansson, A., & Thulin, C. -G. (2021). Experimental rewilding may restore abandoned wood-pastures if policy allows. *Ambio*, 50(1), 101-112. <https://doi.org/10.1007/s13280-020-01320-0>
- Garrido, P., Mårell, A., Öckinger, E., Skarin, A., Jansson, A., Thulin, C. -G., & Root-Bernstein, M. (2019). Experimental rewilding enhances grassland functional composition and pollinator habitat use. *Journal of Applied Ecology*, 56(4), 946-955. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.13338>
- Groot, J. C. J., Rossing, W. A. H., Jellema, A., Stobbelaar, D. J., Renting, H., & Van Ittersum, M. K. (2007). Exploring multi-scale trade-offs between nature conservation, agricultural profits and landscape quality—A methodology to support discussions on land-

use perspectives. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 120(1), 58-69. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2006.03.037>

Hancock, M. H., Summers, R. W., Amphlett, A., Willi, J., Servant, G., & Hamilton, A. (2010). Using cattle for conservation objectives in a Scots pine *Pinus sylvestris* forest: results of two trials. *European Journal of Forest Research*, 129(3), 299-312. <https://doi.org/10.1007/s10342-009-0330-2>

Hanski, I., Kuussaari, M., & Nieminen, M. (1994). Metapopulation Structure and Migration in the Butterfly *Melitaea Cinxia*. *Ecology*, 75(3), 747-762. <https://doi.org/10.2307/1941732>

Hanski, I., & Meyke, E. (2005). Large-scale dynamics of the Glanville fritillary butterfly: landscape structure, population processes, and weather. *Annales Zoologici Fennici* ., (42), 379–395. https://www.researchgate.net/publication/28361394_Large-scale_dynamics_of_the_Glanville_fritillary_butterfly_Landscape_structure_population_processes_and_weather

Hodgson, J. A., Moilanen, A., Bourn, N. A. D., Bulman, C. R., & Thomas, C. D. (2009). Managing successional species: Modelling the dependence of heath fritillary populations on the spatial distribution of woodland management. *Biological Conservation*, 142(11), 2743-2751. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2009.07.005>

Chodkiewicz, A. (2020). Advantages and disadvantages of Polish primitive horse grazing on valuable nature areas – A review. *Global Ecology and Conservation*, 21. <https://doi.org/10.1016/j.gecco.2019.e00879>

Jirků, M. (2021). Prvotní hřích lidstva: extinkce megafauny. *Živa*, 2021, 268–274.

Jirků, M., Dostál, D., Robovský, J., & Šálek, M. (2018). Reproduction of the golden jackal (*Canis aureus*) outside current resident breeding populations in Europe: evidence from the Czech Republic. *Mammalia*, 82(6), 592-595. <https://doi.org/10.1515/mammalia-2017-0141>

Johnson, C. N. (2009). Ecological consequences of Late Quaternary extinctions of megafauna. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 276(1667), 2509-2519. <https://doi.org/10.1098/rspb.2008.1921>

Johnson, C. N., Prior, L. D., Archibald, S., Poulos, H. M., Barton, A. M., Williamson, G. J., & Bowman, D. M. J. S. (2018). Can trophic rewilding reduce the impact of fire in a more

flammable world?. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 373(1761). <https://doi.org/10.1098/rstb.2017.0443>

John, V., Pavlíčko, A., Vrabec, V., Rybová, V., Andres, M., & Konvicka, M. (2021). Cyclic abundance fluctuations in a completely isolated population of *Euphydryas maturna*. *Nota Lepidopterologica*, 44, 213-222. <https://doi.org/10.3897/nl.44.69153>

Jongman, R. H. G. (1995). Nature conservation planning in Europe: developing ecological networks. *Landscape and Urban Planning*, 32(3), 169-183. [https://doi.org/10.1016/0169-2046\(95\)00197-O](https://doi.org/10.1016/0169-2046(95)00197-O)

Jørgensen, D. (2015). Rethinking rewilding. *Geoforum*, 65, 482-488. <https://doi.org/10.1016/j.geoforum.2014.11.016>

Köhler, M., Hiller, G., & Tischew, S. (2016). Year-round horse grazing supports typical vascular plant species, orchids and rare bird communities in a dry calcareous grassland. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 234, 48-57. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2016.03.020>

Konvička, M., Ričl, D., Vodičková, V., Beneš, J., & Jirků, M. (2021). Restoring a butterfly hot spot by large ungulates refaunation: the case of the Milovice military training range, Czech Republic. *BMC Ecology and Evolution*, 21(1). <https://doi.org/10.1186/s12862-021-01804-x>

Kubacka, M. (2018). Evaluation of the ecological efficiency of landscape protection in areas of different protection status. A case study from Poland. *Landscape Research*, 44(5), 628-641. <https://doi.org/10.1080/01426397.2018.1482262>

Larter, N. C., Sinclair, A. R. E., Ellsworth, T., Nishi, J., & Gates, C. C. (2000). Dynamics of reintroduction in an indigenous large ungulate: the wood bison of northern Canada. *Animal Conservation*, 3(4), 299-309. <https://doi.org/10.1111/j.1469-1795.2000.tb00115.x>

Lokoč, R., Lokočová Miroslava, M., & Šulcová, K. (2010). *Vývoj krajiny v České republice* (1st ed.). http://www.lowaspol.cz/soubory/KR_kniha.pdf?msclkid=521f3738b35f11ecbb64edc56c84728c

- Lorimer, J., Sandom, C., Jepson, P., Doughty, C., Barua, M., & Kirby, K. J. (2015). Rewilding: Science, Practice, and Politics. *Annual Review of Environment and Resources*, 40(1), 39-62. <https://doi.org/10.1146/annurev-environ-102014-021406>
- Lundgren, E. J., Ramp, D., Rowan, J., Middleton, O., Schowanek, S. D., Sanisidro, O., Carroll, S. P., Davis, M., Sandom, C. J., Svenning, J. -C., & Wallach, A. D. (2020). Introduced herbivores restore Late Pleistocene ecological functions. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 117(14), 7871-7878. <https://doi.org/10.1073/pnas.1915769117>
- Mackovčín, P. (2005). Management chráněných území v České republice, 39(2,), 67 – 71. https://publikacie.uke.sav.sk/sites/default/files/2005_2_067_071_mackovcin.pdf
- Mahmood, T., Vu, T. T., Campos-Arceiz, A., Akrim, F., Andleeb, S., Farooq, M., Hamid, A., Munawar, N., Waseem, M., Hussain, A., Fatima, H., Khan, M. R., & Mahmood, S. (2021). Historical and current distribution ranges and loss of mega-herbivores and carnivores of Asia. *PeerJ*, 9. <https://doi.org/10.7717/peerj.10738>
- Malhi, Y., Doughty, C. E., Galetti, M., Smith, F. A., Svenning, J. -C., & Terborgh, J. W. (2016). Megafauna and ecosystem function from the Pleistocene to the Anthropocene. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 113(4), 838-846. <https://doi.org/10.1073/pnas.1502540113>
- Martin, H. E., & Wright, P. S. (1967). *Pleistocene Extinctions: The Search for a Cause*. Yale University Press, First Edition.
- Mathias, M. E., & Moyle, P. (1992). Wetland and aquatic habitats. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 42(1-2), 165-176. [https://doi.org/10.1016/0167-8809\(92\)90025-7](https://doi.org/10.1016/0167-8809(92)90025-7)
- McLaughlin, J. F., Hellmann, J. J., Boggs, C. L., & Ehrlich, P. R. (2002). The route to extinction: population dynamics of a threatened butterfly. *Oecologia*, 132(4), 538-548. <https://doi.org/10.1007/s00442-002-0997-2>
- McNeely, J. A., & Schroth, G. (2006). Agroforestry and Biodiversity Conservation – Traditional Practices, Present Dynamics, and Lessons for the Future. *Biodiversity and Conservation*, 15(2), 549-554. <https://doi.org/10.1007/s10531-005-2087-3>
- Maprtin, P.S. (1985). Pleistocene Extinction Reexamined: Quaternary Extinctions. A Prehistoric Revolution. Paul S. Martin and Richard G. Klein, Eds. University of Arizona

Press, Tucson, 1984. x, 892 pp., illus. \$65. *Science*, 228(4701), 870-871.
<https://doi.org/10.1126/science.228.4701.870>

Pazhenková, E., & Lukhtanov, V. (2016). Chromosomal and mitochondrial diversity in *Melitaea didyma* complex (Lepidoptera, Nymphalidae): eleven deeply diverged DNA barcode groups in one non-monophyletic species?. *Comparative cytogenetics*, 10(4), 697-717. <https://doi.org/10.3897/CompCytogen.v10i4.1106>

Pires, M. M., Guimarães, P. R., Galetti, M., & Jordano, P. (2018). Pleistocene megafaunal extinctions and the functional loss of long-distance seed-dispersal services. *Ecography*, 41(1), 153-163. <https://doi.org/10.1111/ecog.03163>

Price, M. R. S. (2016). Reintroduction as an Antelope Conservation Solution. In J. Bro-Jørgensen & D. P. Mallon (Eds.), *Antelope Conservation* (pp. 217-252). John Wiley. <https://doi.org/10.1002/9781118409572.ch12>

Riahi, I. (2020). How hominin dispersals and megafaunal extinctions influenced the birth of agriculture. *Journal of Economic Behavior & Organization*, 175, 227-250. <https://doi.org/10.1016/j.jebo.2020.03.025>

Sandom, C., Faurby, S., Sandel, B., & Svenning, J. -C. (2014). Global late Quaternary megafauna extinctions linked to humans, not climate change. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 281(1787). <https://doi.org/10.1098/rspb.2013.3254>

Sankar, K., Pabla, H. S., Patil, C. K., Nigam, P., Qureshi, Q., Navaneethan, B., Manjrekar, M., Virkar, P. S., & Mondal, K. (2013). Home Range, Habitat Use and Food Habits of Re-Introduced Gaur (*Bos Gaurus Gaurus*) in Bandhavgarh Tiger Reserve, Central India. *Tropical Conservation Science*, 6(1), 50-69. <https://doi.org/10.1177/194008291300600108>

Sarhan, A., (2006). Isolation and characterization of five microsatellite loci in the Glanville fritillary butterfly (*Melitaea cinxia*). *Molecular Ecology Notes*, 6(1), 163-164. <https://doi.org/10.1111/j.1471-8286.2006.01176.x>

Seddon, P. J., Griffiths, C. J., Soorae, P. S., & Armstrong, D. P. (2014). Reversing defaunation: Restoring species in a changing world. *Science*, 345(6195), 406-412. <https://doi.org/10.1126/science.1251818>

- Schmitz, O. J., Wilmers, C. C., Leroux, S. J., Doughty, C. E., Atwood, T. B., Galetti, M., Davies, A. B., & Goetz, S. J. (2018). Animals and the zoogeochemistry of the carbon cycle. *Science*, 362(6419). <https://doi.org/10.1126/science.aar3213>
- Schtickzelle, N., Le Boulengé, E., & Baguette, M. (2002). Metapopulation dynamics of the bog fritillary butterfly: demographic processes in a patchy population. *Oikos*, 97(3), 349-360. <https://doi.org/10.1034/j.1600-0706.2002.970305.x>
- Schulz, T., Vanhatalo, J., & Saastamoinen, M. (2019). Long-term demographic surveys reveal a consistent relationship between average occupancy and abundance within local populations of a butterfly metapopulation. *Ecography*, 43(2), 306-317. <https://doi.org/10.1111/ecog.04799>
- Smith, F. A., Doughty, C. E., Malhi, Y., Svenning, J. -C., & Terborgh, J. (2016). Megafauna in the Earth system. *Ecography*, 39(2), 99-108. <https://doi.org/10.1111/ecog.02156>
- Smith, F. A., Hammond, J. I., Balk, M. A., Elliott, S. M., Lyons, S. K., Pardi, M. I., Tomé, C. P., Wagner, P. J., & Westover, M. L. (2016). Exploring the influence of ancient and historic megaherbivore extirpations on the global methane budget. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 113(4), 874-879. <https://doi.org/10.1073/pnas.1502547112>
- Souto, C. P., & Tadey, M. (2019). Livestock Effects on Genetic Variation of Creosote Bushes in Patagonian Rangelands. *Environmental Conservation*, 46(1), 59-66. <https://doi.org/10.1017/S0376892918000280>
- Steinfeld, H., Gerber, P., Wassenaar, T. D., Castel, V., Rosales M., Mauricio, R. M. , M., & Haan, C. de. (2006). *Livestock's long shadow: environmental issues and options*. Food and Agriculture Organization of the United Nations.
- Stejskal, R. (2022). *Pastvina exmoorských poníků Havranické vřesoviště*. Ochranařská příručka. Retrieved January 12, 2022, from <https://www.ochranarskapriruicka.cz/pastva/pastvina-exmoorskych-poniku-havranicke-vresoviste/>
- Stokstad, E. (2015). Bringing back the aurochs. *Science*, 350(6265), 1144-1147. <https://doi.org/10.1126/science.350.6265.1144>
- Stuhldreher, G., & Fartmann, T. (2018). Threatened grassland butterflies as indicators of microclimatic niches along an elevational gradient – Implications for conservation in times

of climate change. *Ecological Indicators*, 94, 83-98.
<https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2018.06.043>

Svenning, J. -C., Pedersen, P. B. M., Donlan, C. J., Ejrnæs, R., Faurby, S., Galetti, M., Hansen, D. M., Sandel, B., Sandom, C. J., Terborgh, J. W., & Vera, F. W. M. (2016). Science for a wilder Anthropocene: Synthesis and future directions for trophic rewilding research. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 113(4), 898-906.
<https://doi.org/10.1073/pnas.1502556112>

Šmilauer, P., & ter Braak, C. J. F. (2018). *Canoco reference manual and user's guide: software for ordination, version 5.1x*. Microcomputer Power, Ithaca.

Šůlová, H. (2022). *AOPK ČR: Hnědásek podunajský – první nález pro Čechy. Zároveň nový druh pro chráněnou krajinnou oblast Český les*. Ekolist.cz. Retrieved April 3, 2022, from <https://ekolist.cz/cz/zpravodajstvi/tiskove-zpravy/hnedasek-podunajsky-prvni-nalez-pro-cesky-zaroven-novy-druh-pro-chranenou-krajinnou-oblast-cesky-les>

Švestka, M., & Vitek, P. (2017). Denní motýli a vřetenuškovití (Papilionoidea, Hesperidae, Zygaenidae) Znojemska II. *Acta rerum naturalium*, (20), 1-36.

Tack, A. J. M., Mononen, T., & Hanski, I. (2015). Increasing frequency of low summer precipitation synchronizes dynamics and compromises metapopulation stability in the Glanville fritillary butterfly. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 282(1806). <https://doi.org/10.1098/rspb.2015.0173>

van Klink, R., & WallisDeVries, M. F. (2018). Risks and opportunities of trophic rewilding for arthropod communities. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 373(1761). <https://doi.org/10.1098/rstb.2017.0441>

van Klink, R., van der Plas, F., van Noordwijk, C. G. E. (T.), WallisDeVries, M. F., & Olff, H. (2015). Effects of large herbivores on grassland arthropod diversity. *Biological Reviews*, 90(2), 347-366. <https://doi.org/10.1111/brv.12113>

Van Uytvanck, J., Decler, K., & Hoffmann, M. (2008). Establishment patterns of woody species in low intensity-grazed pastures after the cessation of intensive agricultural use. *Forest Ecology and Management*, 256(1-2), 106-113.
<https://doi.org/10.1016/j.foreco.2008.04.008>

- Vera, F. W. M. (2000). *Grazing Ecology and Forest History*. CABI Publishing.
- Vodičková, V. (2021). *Vliv refaunace velkými herbivory na vybrané skupiny hmyzu* [Bakalářská práce, Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích]. <https://theses.cz/vyhledavani/?search=Veronika+vodi%C4%8Dkov%C3%A1>
- Vodičková, V. (2018). *Populační struktura hnědásků (Melitaeini) na nelesních stanovištích NP Podyjí – Stav před volnou pastvou velkých herbivorů* [Bakalářská práce, Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích]. <https://theses.cz/id/wbizlk/?zpet=%2Fvyhledavani%2F%3Fsearch%3DVeronika%20vodi%C4%8Dkov%C3%A1%26start%3D1;isslret=Veronika%3BVODI%C4%8CKOV%C3%81%3B>
- Vodičková, V., Vrba, P., Grill, S., Bartonova, A., Kollross, J., Potocký, P., & Konvička, M. (2019). Will refaunation by feral horse affect five checkerspot butterfly species (Melitaea Fabricius, 1807) coexisting at xeric grasslands of Podyji National Park, Czech Republic?. *Journal for Nature Conservation*, 52. <https://doi.org/10.1016/j.jnc.2019.125755>
- Vogel, G. (2017). Where have all the insects gone?. *Science*, 356(6338), 576-579. <https://doi.org/10.1126/science.356.6338.576>
- Vrba, P., Bartoňová, A., Vodičková, V., Konvička, M., & Marešová, M. (2020). Podyjí – nejvýznamnější útočiště hnědásků v České republice a návrat divokých koní. *Živa*, 2020(2), 94 – 98. <https://ziva.avcr.cz/files/ziva/pdf/podyji-nejvyznamnejsi-utociste-hnedasku-v-ceske-re.pdf>
- Vrba, P., Čížek, O., Marhoul, P., Zámečník, aroslav, Beneš, J., & Konvička, M. (2012). Opuštěné vojenské prostory jako významná refugia motýlí fauny. *Živa*, 2012(5), 251-254. <https://ziva.avcr.cz/files/ziva/pdf/opustene-vojenske-prostory-jako-vyznamna-refugia-m.pdf>
- Wahlberg, N. (2000). Comparative descriptions of the immature stages and ecology of five Finnish melitaeine butterfly species (Lepidoptera: Nymphalidae) Niklas Wahlberg 1. Introduction Wahlberg, N. 2000: Comparative descriptions of the immature stages and ecology of five Finnish melitaeine butterfly species (Lepidoptera: Nymphalidae). *Entomologica Fennica*, 11, 167 - 174. <https://journal.fi/entomolfennica/article/view/84062/43164>
- Wallach, A. D., Ripple, W. J., & Carroll, S. P. (2015). Novel trophic cascades: apex predators enable coexistence. *Trends in Ecology & Evolution*, 30(3), 146-153. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2015.01.003>

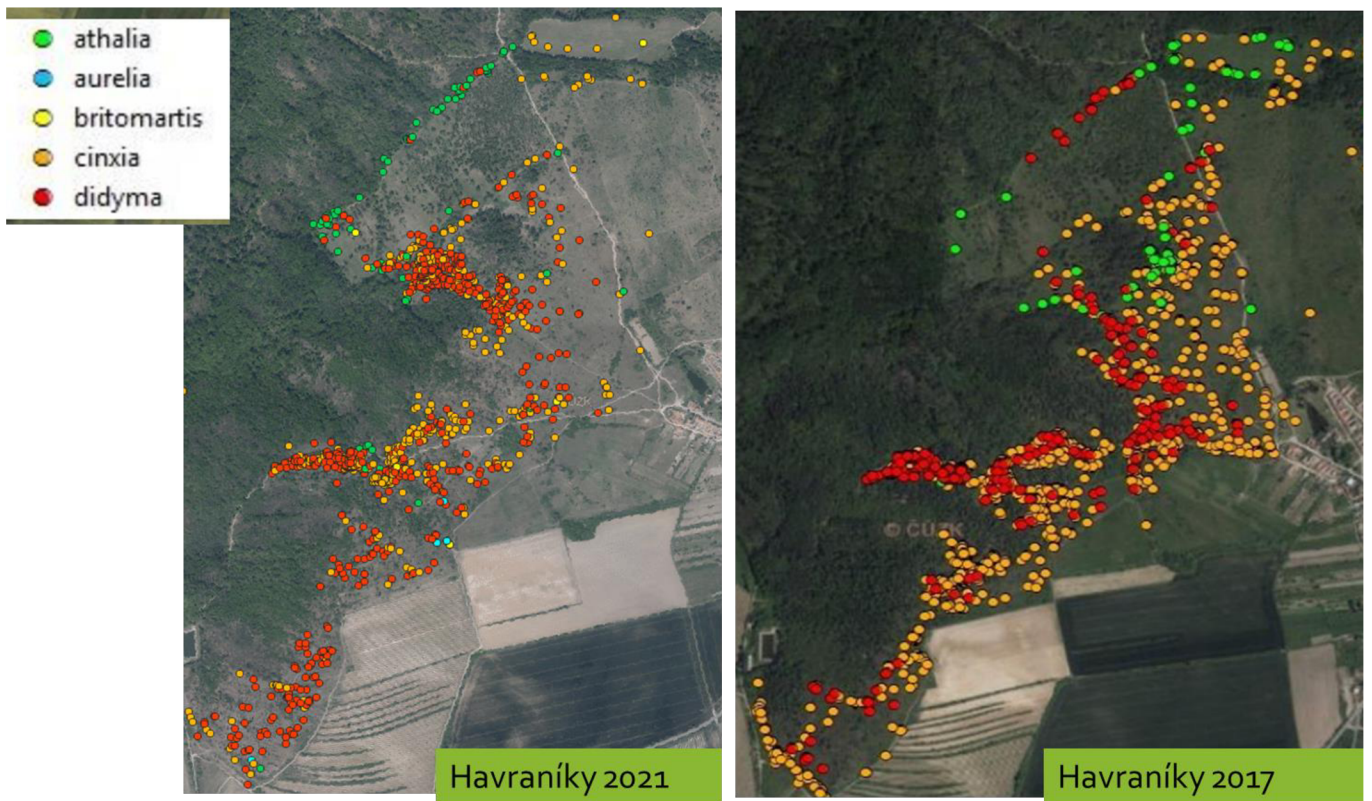
Warren, M. S. (1987). The Ecology and Conservation of the Heath Fritillary Butterfly, *Mellicta athalia*. III. Population Dynamics and the Effect of Habitat Management. *The Journal of Applied Ecology*, 24(2). <https://doi.org/10.2307/2403889>

Zielke, L., Wrage-Mönnig, N., Müller, J., & Neumann, and C. (2019). Implications of Spatial Habitat Diversity on Diet Selection of European Bison and Przewalski's Horses in a Rewilding Area. *Diversity*, 11(4). <https://doi.org/10.3390/d11040063>

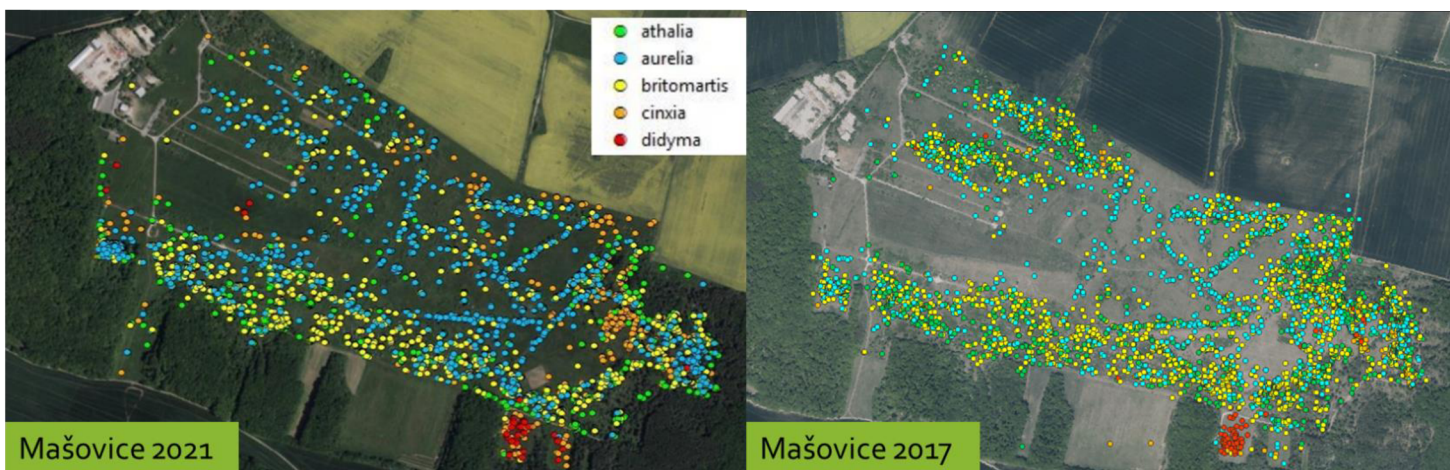
Zimmermann, K., Blazkova, P., Cizek, O., Fric, Z., Hula, V., Kepka, P., Novotny, D., Slamova, I., & Konvicka, M. (2011). Demography of adults of the Marsh fritillary butterfly, *Euphydryas aurinia* (Lepidoptera: Nymphalidae) in the Czech Republic. *European Journal of Entomology*, 108(2), 243-254. <https://doi.org/10.14411/eje.2011.033>

Zimov, S. A. (2005). Pleistocene Park: Return of the Mammoth's Ecosystem. *Science*, 308(5723), 796-798. <https://doi.org/10.1126/science.1113442>

Přílohy



Příloha 1: Jednotlivé body odchyťů sledovaných druhů motýlů na lokalitě Havranické vřesoviště z roku 2021 a 2017 (Vodičková, 2018).



Příloha 2: Jednotlivé body odchyťů sledovaných druhů motýlů na lokalitě Mašovická střelnice vřesoviště z roku 2021 a 2017 (Vodičková, 2018).



Příloha 3: rozkvetlá pastvina na Mašovické střelnici



Příloha 4: Bývalý zákop zarostlý vyšší trávou a udusaný koňský ohoz na Mašovické střelnici.
Foto A. Sucháčková.