

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

**Populační struktura hnědásků (Melitaeini) na nelesních  
stanovištích NP Podyjí – Stav před volnou pastvou velkých  
herbivorů**

Bakalářská práce

**Veronika Vodičková**

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

České Budějovice 2018

VODIČKOVÁ V. 2018. Populační struktura pěti druhů hnědásků (Melitaeini) na nelesních stanovištích NP Podyjí – Stav před volnou pastvou velkých herbivorů [Population structure of five fritillary butterfly species (Melitaeini) inhabiting grasslands of NP Podyjí – Situation prior to establishment of megaherbivores grazing. Bc. Thesis, in Czech.] – 55 pp., Faculty of science, University of South Bohemia, České Budějovice, Czech Republic.

**Anotace:**

This thesis focuses on the population structure of five fritillary butterfly species – *Melitaea athalia*, *M. cinxia*, *M. didyma*, *M. britomartis* and *M. aurelia* – co-occurring on two xeric grassland localities of the Podyjí National Park, Czech Republic – Havranické vřesoviště and Mašovická střelnice. Recently both of these sites are threatened by succession and degradation processes. Due to that, they have been chosen for whole season grazing by a large herbivore (Exmoor pony). This study describes adult demography structure, adult mobility and adult habitat requirements of the five butterflies prior to the grazing management establishment.

Prohlašuji, že svoji bakalářskou práci jsem vypracovala samostatně pouze s použitím pramenů a literatury uvedených v seznamu citované literatury. Prohlašuji, že v souladu s § 47b zákona č. 111/1998 Sb. v platném znění souhlasím se zveřejněním své bakalářské práce, a to v nezkrácené podobě elektronickou cestou ve veřejně přístupné části databáze STAG provozované Jihočeskou univerzitou v Českých Budějovicích na jejich internetových stránkách, a to se zachováním mého autorského práva k odevzdanému textu této kvalifikační práce. Souhlasím dále s tím, aby toutéž elektronickou cestou byly v souladu s uvedeným ustanovením zákona č. 111/1998 Sb. zveřejněny posudky školitele a oponentů práce i záznam o průběhu a výsledku obhajoby kvalifikační práce. Rovněž souhlasím s porovnáním textu mé kvalifikační práce s databází kvalifikačních prací Theses.cz provozovanou Národním registrem vysokoškolských kvalifikačních prací a systémem na odhalování plagiátů.

V Českých Budějovicích dne 18.4.2018.

Veronika Vodičková

## **Poděkování**

Chtěla bych především poděkovat školiteli Martinu Konvičkovi za velkou podporu, trpělivost, pomoc při analýzách a za spoustu stráveného času nad touto prací. Za konzultace a pomoc s GISem bych ráda poděkovala Standovi Grillovi. Děkuju lidem, kteří se zúčastnili sběru dat v terénu, zejména Pavlu Vrbovi. Dále se účastnili Alena Bartoňová, Jana Marešová, Pavel Potocký, Honza Kollross, Jiří Beneš a Jana Šlancarová. Robertu Stejskalovi a správě NP Podyjí děkuju za udělení povolení prací v terénu. Vděčnou vzpomínku si zaslouží i rodina Milbachova z Havraníků (a okolí), jakož i jejich úžasný Sklep. Nakonec moc děkuju Peťovi a své rodině za podporu a Meggie za trpělivost.

## OBSAH

1. Úvod .....	1
2. Cíle práce .....	2
3. Literární přehled .....	3
3.1 Volná pastva herbivorů .....	3
3.2 Vojenské prostory a bezlesá stanoviště NP Podyjí .....	6
3.3 Hnědásci jako modelová skupina .....	7
4. Metodika .....	10
4.1 Zájmová území .....	10
4.2 Sledované druhy .....	12
4.2.1 Hnědásek kostkovaný, <i>Melitaea cinxia</i> (Linnaeus, 1758) .....	12
4.2.2 Hnědásek podunajský, <i>Melitaea britomartis</i> (Assmann, 1847) .....	12
4.2.3 Hnědásek květelný, <i>Melitaea didyma</i> (Esper, 1779) .....	13
4.2.4 Hnědásek jitrocelový, <i>Melitaea athalia</i> (Rottemburg, 1775) .....	13
4.2.5 Hnědásek černýšový, <i>Melitaea aurelia</i> (Nickerl, 1850) .....	14
4.3 Studium dospělců metodami zpětných odchytů .....	14
5. Analýzy .....	15
5.1 Odhady demografických parametrů .....	15
5.2 Studium mobility .....	16
5.3 Biotopové nároky dospělců .....	17
6. Výsledky .....	18
6.1 Zpětné odchyty a demografické modely .....	18
6.2 Mobilita .....	25
6.3 Biotopy .....	29
7. Diskuse .....	33
7.1 Velikost populací a jejich fenologie .....	33
7.2 Mobilita .....	34
7.3 Biotopové nároky .....	36
7.4 Druhová ochrana a potenciální dopady volné pastvy koní .....	39
8. Závěr .....	40
9. Literatura .....	41
10. Přílohy .....	50

## 1. ÚVOD

V oblíbené modelové skupině denních motýlů zaujímají již tradičně významnou pozici hnědásci (Nymphalidae: tribus Melitaeini). Už od 60. let 20. století na nich byly rozvíjeny metody zpětných odchytů (Ehrlich & Hanski 2004, Hanski et al. 1994), jejich studium pomohlo formulovat teorii metapopulací (Gilpin et al. 1991). Zahrnují větší počet ohrožených druhů, jejichž fylogeneze (Long et al. 2014, Zimmermann et al. 1999) a částečně i fylogeografická historie (Wahlberg et al. 2007) jsou nadstandardně dobře probádány. Tato skupina motýlů obsahuje nápadně polymorfní druhy (Long et al. 2014), kteří jsou nejnověji v ohnisku zájmu badatelů ekologické genomiky (Ahola et al. 2017). K jejich popularitě přispěla nápadnost v terénu, relativně malá mobilita dospělců a vysoké populační hustoty, častý pospolitý vývoj larev a tudíž snadná detekovatelnost vývojových stadií. Celosvětově zahrnují 258 převážně temperátních druhů, z nichž 22 (8 *Euphydryas* Scudder, 1872 a 14 *Melitaea* Fabricius, 1807) se vyskytuje v Evropě a 10 patří do fauny České republiky ([ftp.funet.fi/index/Tree\\_of\\_life/insecta/lepidoptera/](ftp.funet.fi/index/Tree_of_life/insecta/lepidoptera/)). Z českých druhů jich je 9 v různých stupních ohrožení. Jednoznačně nejvyšší lokální druhovou diverzitu v ČR dosahují hnědásci na nelesních xerothermních lokalitách Národního parku Podyjí, kde se sympatricky vyskytuje plných 5 druhů.

Podmínkou koexistence většího počtu příbuzných druhů na stejné lokalitě jsou jejich různé nároky na zdroje, či různost nik (Polechova et al. 2008). Má-li péče o takovou lokalitu zajistit dlouhodobé přežití všech druhů, nemůže být uniformní a je záhodno, aby splňovala nároky všech koexistujících druhů. Přitom srovnávací detailní studie nároků vícera druhů na jedné lokalitě, které stojí na rozhraní autekologického zaměření na jeden druh a popisných studií celých společenstev, jsou v ekologii motýlů poměrně vzácné. Například Murphy et al. (1986) studoval dva kalifornské hnědásky rodu *Euphydryas*, Šlancarová et al. (2012) se zabývala modrásky vázanými na vičenec *ligrus* na Jižní Moravě; tatáž autorka sledovala koexistenci tří druhů pestrokřídleců v řecké Thracii (2015). Relativně malý počet studií je možná dán právě tím, že jen málokdy více příbuzných druhů sdílí skutečně stejné území.

Nelesní xerothermní stanoviště patří k druhově nejbohatším (Veen et al. 2009), ale současně nejohroženějším (např. Poschlod & WallisDeVries 2002) ve Střední Evropě. Většina z nich se historicky udržela díky tradičnímu hospodaření v krajině a s modernizací hospodaření je ohrožují sukcesní změny. Přístup k jejich ochraně doznal v posledním

půlstoletí převratné změny, od bezzásahové ochrany, přes fyzicky úmornou a drahou péči snažící se simulovat tradiční hospodářské postupy (seč, likvidace křovin, pastva domácích zvířat) (Öckinger et al. 2006). Až velmi nedávno se pro tato stanoviště prosazuje tzv. volná pastva velkých herbivorů, která vychází z radikálně jiného pohledu na holocénní historii středoevropské bioty (Bocherens et al. 2015). Ten předpokládá, že tzv. „druhotná“ nelesní stanoviště by v podmínkách Střední Evropy existovala i tehdy, kdyby krajinu nikdy neovlivnil člověk. Byla by udržována dynamikou disturbancí a sukcese (např. Olf & Ritchie 1998, Henning et al. 2017, Trappe et al. 2017), především však „ekosystémovými inženýry“ v podobě velkých herbivorů, jejichž denzity by v takové situaci byly podstatně vyšší, než se donedávna předpokládalo. Činnost raných zemědělců, včetně pastvy, vlastně nahradila činnost původních býložravců (někdy dokonce zvířaty patřícími ke stejným biologickým druhům). Od návratu velkých býložravců do krajiny se předpokládá nastartování takové dynamiky stanovišť, která umožní koexistenci druhové diverzity, kterou lze jen velmi těžko zajistit „tradičním“ ochranným managementem.

Na nelesních plochách NP Podyjí se v současnosti (jaro 2018) připravuje volná pastva primitivního plemene koně domácího (Exmoor pony). Očekává se, volnou pastvou udržované lokality budou biologicky hodnotnější a zajistí přežití většiny na stanoviště vázaných druhů, a to levněji a atraktivněji, než současná aktivní péče. Součástí projektu je monitoring dopadů na společenstva rostlin i živočichů, stejně jako detailní studie dopadu na konkrétní druhy a populace, včetně všech pěti přítomných druhů hnědásků. Tato bakalářská práce vznikla rok před importem koní do tzv. aklimatizační ohrady a dle ochranných plánů 3-5 let předtím, než budou koně paseni na celých cílových plochách. Popisuje tudíž populace hnědásků *před* zahájením volné pastvy koní.

## **2. CÍLE PRÁCE**

1. Zhodnotit současný stav výskytu hnědásků na nelesních lokalitách NP Podyjí – Havranickém vřesovišti a Mašovické střelnici
2. Metodou zpětných odchytů kvantitativně studovat demografické parametry dospělců sledovaných druhů
3. Získat a porovnat parametry mobility sledovaných druhů

4. Získat údaje o biotopových nárocích sledovaných druhů
5. Diskutovat dopady zavedení volné pastvy kopytníků na sledované druhy

### **3. LITERÁRNÍ PŘEHLED**

#### **3.1 Volná pastva herbivorů**

Světová ochránářská veřejnost se v posledních letech shoduje, že tlak člověka na přírodu je mnohem staršího data, než změny krajiny související s industrializací a intenzifikací. První převratnou změnou, která v globálním měřítku naprosto pozměnila strukturu a funkce ekosystému a krajiny, byla decimace megafauny v pozdním pleistocénu a raném holocénu (Malhi et al. 2016). Řada ekosystémů po celém světě je bez vlivu velkých herbivorů i karnivorů „nekompletní“ – zmizeli z nich klíčoví hráči (tzv. ekosystémoví inženýři). Změny zaviněné nepřítomnosti megaherbivorů zahrnují zhoršené šíření semen některých rostlin (Pires et al. 2018), vyšší akumulaci biomasy (Vandeghechuchte et al. 2018) a zvýšené riziko požárů (Johnson et al. 2009) nebo postupné zarůstání a růst náletových dřevin (Bogdan & Gleichman 2000). Lze předpokládat, že spousta druhů flóry a drobnějších živočichů se v přítomnosti megafauny vyvinula, koexistovala s nimi po většinu své existence a je závislá na megafaunou udržované struktuře stanovišť. V oblasti listnatých lesů mírného pásu jde s velkou pravděpodobností o druhy, které jsme donedávna pokládali za specialisty lemů, světlin, světlých lesů nebo „člověkem udržovaných“ trávníků (srov. Sadlo 2007, Vodka et al. 2009).

Za to, že značná část evropské biodiverzity přežila do dnešní doby, vdčíme zejména tomu, že tradiční hospodaření člověka (žďáření, pastva, těžba dřeva, seč atd.) nahradilo aktivitu megafauny. Avšak překotné změny lesnických a zemědělských technologií, velká míra industrializace a intenzifikace od druhé poloviny 20. století znamenala, že tyto „náhradní“ vlivy byly z působení na krajinu vyřazeny velmi nevídanou rychlostí a to plošně, na škále celých států a částí kontinentů. Se zmizením pařezení v lesích (Beneš et al. 2005, Šebek et al. 2015), lesní pastvy (Forejt et al. 2017), extensivní pastvy (Jerrentrup et al. 2014) a ruční maloplošné seče (Bonari et al. 2017) zmizely i ekologické procesy s tím spojené a zástupci biodiverzity, kteří zde přežívali po tisíce let, začali být ohroženi (Jirku & Dostal 2012).

Bez správného managementu se neobejdou cenné stepi a vřesoviště, jejichž zbytky jsou ve střední Evropě prakticky všechny chráněné, avšak podléhají degradačním procesům (Torok et al. 2016). Stejně tak jsou na tom například horské louky, smilkové trávníky, xerothermní trávníky, které už dnes nejsou udržované pastvou krav, jako za starých časů a jejich biodiverzita klesá. Stejně tak tomu je například i u písečných dun, které se stávají stále vzácnějšími.

Tradiční odpovědí ochrany přírody bylo, alespoň v člověkem ovlivněné krajině vyspělých zemí, zřizování rezervací s aktivním managementem, který napodoboval historické formy hospodaření. Zprvu se management zaměřoval hlavně na vegetaci, cílem bylo udržet lokality ve stavu, který co nejvíce odpovídal idealizovaným představám o jednotlivých „rostlinných společenstvech“ (srov. Petříček 1999). To bylo hojně kritizováno (Konvička et al. 2006), zejména entomologům bylo jasné, že pro ochranu živočichů bylo nutné péče o stanoviště maximálně rozrůznit (Morris et al. 2000, van Klink et al. 2015). Různorodá péče mnohem lépe imituje jak maloplošné hospodaření ve „staré“ zemědělské krajině (Konvička et al. 2006), tak procesy, s nimiž se většina evropské bioty vyvinula (Johnson et al. 2009).

Obecně má "tradiční" přístup mnoho nevýhod. Tou asi největší, jsou vysoké náklady za činnosti, jako je likvidace křovin, pásová seč nebo přepásání ovce a kozami. I přes velké náklady byly tyto druhy péče uplatňovány v současnosti na některých stanovištích, po čase se ale ukázalo, že tento postup je neúspěšný v zachování heterogenity habitatu. Ochranařsky motivovaná pastva (ovce, kozy, krávy) ne vždy splní požadované cíle, protože není snadné s omezeným počtem zvířat, na omezené ploše a v omezeném čase (daném dotačními termíny a podobně) imitovat procesy, které se v minulosti děly na velkých plochách. Péče se prodražuje potřebou rozvážet zvířata, budovat dočasné oplůtky a podobně. Domácí zvířata si vybírají chutnější druhy rostlin k snědku (převážně dvouděložné rostliny) mnohdy i živné rostliny housenek některých bezobratlých, a tím si konkurují například s motýly. Svou pastvou tedy spíše škodí, než aby pomáhali chránit (Janovský et al 2016, Kruse et al 2016, van Klink et al. 2015). Další možností managementu je seč, která je však velmi nákladný a vyčerpávající způsob péče, především když se jedná o rozsáhlá území. Avšak také nepomáhá k dlouhodobé ochraně habitatu, protože má velmi krátkodobý účinek (Jirku & Dostal 2012). Díky těmto managementům se proto neudrží dlouhodobá heterogenita prostředí a dochází k jeho degradaci (Morris et al. 2000). Proto je čím dál



zřetelnější důležitost výskytu velkých spásáčů ve volné přírodě, nebo jejich využití pro péči o stanoviště (Jirku & Dostal 2012).

Velcí býložravci jsou označováni za tzv. ekosystémové inženýry, kteří se velmi intenzivně podílí na tvorbě rázu krajiny a ovlivňují svojí činností pozitivně faunu a flóru ve svém okolí. Programy jejich návratu – obecně označované jako „rewilding“ – doufají obnovit ekologické procesy, které evropskou přírodu formovaly na začátku Holocénu a které by zde působily i dnes, kdyby do nich nezasáhl člověk (Lorimer & Driessen 2013). Do přírody se tak vrací ohrožení zástupci velké fauny nebo jejich ekologické ekvivalenty (Jirku & Dostal 2012). Cílem však není ochrana velkých herbivorů jako takových, ale ochrana všech procesů, interakcí a menších druhů, na činnost velkých herbivorů vázaných. V ideálním případě by rewilding probíhal na plochách dostatečně velkých na to, aby umožnil i přítomnost predátorů, sezónní migrace a podobně. Protože však takových území zbývá velmi málo, je na omezenějších prostorách a v nepřítomnosti predátorů nutno počty megaherbivorů regulovat, nebo vymezit plochy, kam mají omezený přístup, aby vznikla mozaika raně a pozdně sukcesní vegetace (Smit et al. 2015, van Klink et al. 2015).

V tuzemských podmínkách je namísto pojmu „rewilding“ užíván politicky přijatelnější termín „volná pastva velkých herbivorů“ (Jirku & Dostal 2012). Zejména na menších územích o rozloze stovek hektarů bude početnost spásáčů vždy regulována s ohledem na stav vegetace. Podstatné je, že taková pastva je celoroční, extenzivní, bez příkrmování, s minimálními zásahy do sociální struktury stád. Užívá se původních herbivorů (zubr evropský, jelen evropský, prase divoké) a jejich vyšlechtěných ekologických náhrad (pratur, divoký kůň a divoký osel). Pastva nezatěžuje okolní krajinu, ba formuje jí do té správné podoby, jako byla před mnoha tisíci lety. Volná pastva je dnes již běžnou metodou péče o biotopy v západní Evropě (příklady: Jirku & Dostal 2012). Díky zubrům se daří udržovat písečné duny v Kraansvlaku na předměstí Haarlemu v Holandsku. I přes nízký zakládající počet stáda, zde mají zubři velmi dobrou genetickou variabilitu (Jirku & Dostal 2012, wisentproject.nl). Další rewildingové projekty běží například v Dánsku ([www.rewilding.dk](http://www.rewilding.dk)), Holandsku (např. Oostvaardersplassen, [nl.wikipedia.org/wiki/Millingerwaard](http://nl.wikipedia.org/wiki/Millingerwaard)), i Německu (Doberithzer Heide, [de.wikipedia.org/wiki/Döberitzer\\_Heide](http://de.wikipedia.org/wiki/Döberitzer_Heide)).

Přirozená pastva v polodivokém chovu zajišťuje management habitatu klidně po mnoho let bez větších intervencí lidí a vysokých nákladů. Velcí býložravci si totiž vybírají

ke konzumaci spíše traviny, tím likvidují semennou banku jednoděložných rostlin, které je ve většině případů potřeba omezit. Dále okusují náletové křoviny a jejich plody, a tím zabraňují zarůstání stanovišť. V neposlední řadě také vyvábí chodníčky či kaliště a bodově tím zcela obnažují půdu a blokují sukcesi. Takto zvládají velcí spásači utvářet heterogenitu prostředí. Dalšími výhodami je celá řada. Jako například nízké náklady na provoz a údržbu. Náklady na přirozenou pastvu představují pouze vstupní investice do ohrazení a nákup vlastních zvířat. Poté je na zvířata pouze dohlíženo, je monitorován jejich pohyb a stavy, veterinární péče ani příkrmování není třeba, aby se docílilo požadovaného účinku. Velkou výhodou přirozené pastvy je také atraktivnost velkých kopytníků pro turisty, které by mohlo zvyšovat povědomí lidí o nových možnostech ochrany přírody (Jirku & Dostal 2012). V ČR byla úplně nejnověji zavedena pastva velkých býložravců na území Josefovské louky a Na Plachtě v Hradci Králové, kam byli přivezeni mladí exmoorští hřebečci, a nedaleko Velehradu, kam byli přivezeni mladí praturí býčci, z pastviny v Milovicích, založené v roce 2015.

### **3.2 Vojenské prostory a bezlesá stanoviště NP Podyjí**

Význam různorodé péče a heterogenity výborně ilustrují vojenské prostory, které co se biodiverzity týče, můžou konkurovat nejcennějším chráněným územím. Poslední studie dokazují, že rostlinné bohatství opuštěných vojenských areálů v ČR je ekvivalentní k přírodním rezervacím. Dokonce bylo zjištěno, že opuštěné vojenské areály hostí více druhů motýlů. Navíc se ukázalo, že vojenské prostory hostily více druhů vázaných na narušenou půdu a postupné sukcesní změny, než přírodní rezervace, což dokládá i původ vojenských areálů (Cizek et al. 2013). Na bývalé vojenské areály jsou také vázáni četní ptáci preferující otevřená stanoviště, kteří jsou v současnosti vesměs ohroženi (Reif et al. 2011). Ve vojenských prostorech sice megafauna vesměs nebyla, ale různorodá a proměnlivá činnost vojenské techniky zajišťovala náhradní péči o habitat. Dnes už je však většina z nich opuštěná a jsou pomalu degradovány zarůstáním a přirozenou sukcesí, protože o ně není dostatečně postaráno. Toto by mohli změnit právě velcí býložravci, pro které jsou vojenské prostory přímo ideálním místem k životu (Cizek et al. 2013, Jirku & Dostal 2012).

Zrušené vojenské cvičiště Mašovická střelnice je jedním z nejcennějších bezlesých stanovišť v Národním parku Podyjí, respektive v jeho ochranném pásmu.

Srovnatelně významným územím, byť s úplně jinou historií, je komplex bezlesých biotopů zvaný Havranická vřesoviště.

Mašovická vznikla jako střelnice pro pěchotu a později pro cvičení tanků začátkem 50. let 20. století. Již v této době začala být střelnice udržována sečí kvůli přehlednosti terénu. Poté po letech intenzivního využívání byla v roce 1997 zrušena a byla vyhlášena jako evropsky významná lokalita spadající pod ochranné pásmo NP Podyjí (<http://www.nppodyji.cz/netradicni-pece-o-masovickou-strelnici-kyprice-narusily-cast>). Tak se Mašovická střelnice stala refugiem pro druhy, které opouštěly rychle se měnící krajinu kvůli intenzifikaci zemědělství. Avšak v posledních desítkách let je zde vidět nedostatek disturbancí způsobované například pojezdy těžkou vojenskou technikou a území střelnice podléhá samovolné sukcesi i přes veškerou snahu o péči: seč, pastvu i občasné pojezdy těžké techniky.

Havranické vřesoviště původně vzniklo vymýcením části lesa na okraji údolí řeky Dyje. Poté zde několik století probíhala pastva domácích zvířat, protože prudké a skalnaté svahy nebylo možné přetvořit na zemědělsky využitelnou půdu, jako se to stalo u okolních vinic a polí. Také zde bylo prováděno kosení nepočetných luk pro seno či trávu. V mozaice pastvin vznikaly drobná políčka a ovocné sady, po válce však tyto plošky zanikly a dnes jsou po nich jen pozůstatky postagrárních lad. Později byla díky intenzifikaci zemědělství domácí zvířata přesunuta do kravínů a vřesoviště se přestalo extenzivně přepásat. Dnes je tato lokalita znovu udržována občasnou pastvou ovcí i kosením. Avšak lokalita začíná i přesto degradovat, v posledních letech zde narůstá podíl biomasy a expandují zde konkurenčně silné traviny: hlavně ovsík vyvýšený (*Arrhenatherum elatius*) a třtina křovištní (*Calamagrostis epigejos*), dále také invazní trnovník akát (*Robinia pseudoacacia*) ([nppodyji.cz](http://nppodyji.cz), [znojemsky.denik.cz](http://znojemsky.denik.cz)).

### 3.3 Hnědásci jako modelová skupina

Hnědásci se díky své malé mobilitě, relativně vysokým populačním densitám a širokým spektrem rozšíření staly jednou z nejvíce oblíbených modelových skupin bezobratlých (Ehrlich & Hanski, 2004). Za svou popularitu vděčí jednak klasickým studiím populační ekologie a genetiky amerického druhu *Euphydryas editha* (Boisduval, 1852), na němž byly

formulovány mnohé základní poznatky o ekologii motýlů fragmentovaných stanovišť (Brown & Ehrlich 1980, Harrison et al. 1988), včetně popisu stochastického vymření dlouhodobě studované populace (McLaughlin et al. 2002). Od zájmu o druh *E. editha* se zájem amerických kolegů postupně přesunul k dalším poddruhům či druhům hnědásků (Bennett et al. 2014) a potřebám jejich ochrany (např. Brown & Crone 2016).

Druhým významným počinem studia hnědásků bylo dlouhodobé sledování metapopulace druhu *Melitaea cinxia* ve Finsku (Hanski 1999, Ojanen et al. 2013). Finský tým využil fragmentovaného výskytu druhu na souostroví Alandy a relativně snadné detekce larválních stanovišť. Při znalosti údajů o mobilitě byli schopni předpovídat dlouhodobé chování metapopulace (Hanski et al. 1994, Kuussaari et al. 1996), experimentálně dokázali vlivy inbreedingu (Saccheri et al. 2007, Nieminen et al. 2001) a Alleeho efektu (Kuussaari et al. 1998) a zabývali se vlivem kvality habitatových plošek na chování metapopulace (Moilanen & Hanski 1998). Odtud šel vývoj několika směry – jednak k aplikaci metapopulačních poznatků získaných na *M. cinxia* na další finské (Wahlberg et al. 2002) a evropské (Fric et al. 2010) druhy; jednak ke stále složitějším matematickým modelům (Ovaskainen & Hanski 2004); a konečně k „metapopulační genomice“. Finský tým začal zkoumat funkce jednotlivých genů v závislosti na využívání živné rostliny a mobilitě motýlů z různých kolonií v rámci finské metapopulace (Hanski & Saccheri 2006, Orsini et al. 2009) i mezi populacemi z různých částí areálu druhu (Somervuo et al. 2014).

Do praktické ochrany přírody, omezím-li se na Evropu, se hnědásci zapsali především výzkumem biotopových nároků hnědáška jitrocelového (*Melitaea athalia*) v Anglii, díky nimž si ochránářská veřejnost uvědomila význam tradičního pařezení pro lesní hmyz (Warren 1987b, 1991, Cizek & Konvicka 2005).

Z Anglie pochází i první ochránářsky zaměřené studie hnědáška chrastavcového (*Euphydryas aurinia* (Rottemburg, 1775)) (Warren 1994), který se stal modelem pro hnědáška mokřadních či podhorských stanovišť (Botham et al. 2011, Zimmermann et al. 2011b, Janovsky et al. 2016). Například studie mobility dvou poddruhů ze dvou nadmořských výšek (ca 700 m.n.m a ca 2100 m.n.m.) ukázala, že vysokohorský poddruh vykazoval menší disperzi, zatímco poddruh žijící v menší nadmořské výšce měl disperzi větší, měl však také i větší ztráty (Cassaci et al. 2015).

Pro většinu hnědásků nelesních stanovišť se napříč státy a kontinenty ukazuje, že vyžadují stanoviště s příznivou kombinací intenzity disturbancí (resp. aktivního managementu) a zanedbání péče. Studie z Německa, která použila housenky hnědáška kostkovaného (*Melitea cinxia*) jako model pro výzkum vlivu intenzivní pastvy na larvální stádia motýlů, dokazuje, že při intenzivní pastvě bylo zničeno nebo poškozeno 64% všech monitorovaných hnízd housenek, zatímco při nepasení to bylo jen 8% hnízd a při nízké intenzitě pasení 12% hnízd. To také dokazuje, že při managementu pasení je nejdůležitější jeho načasování ve vztahu k fenologii bezobratlých živočichů (van Noordwijk et al. 2012). Rovněž v Německu se na hnědáskovi černýšovém (*Melitaea aurelia*) ukázalo, že silná disturbance podporuje klíčení živné rostliny, jitrocele prostředního (*Plantago intermedia*), ale samičky vyhledávají pro ovipozici větší jedince jitrocele a dospělci se zdržují na květnatějších, tj. méně disturbovaných, částech lokalit (Eichel & Fartmann 2008).

V naprosto jiné části světa, v čínské části pohoří Ťan-šan, se ukázalo, že samice hnědáška chrastavcového preferují živné rostliny na okrajích polí (Zhou et al. 2012). Jediná populace h. kostkovaného (*M. cinxia*) v Anglii sice závisí na pastvě, současně ale možná trpí pastvou přílišnou (srov. Curtis et al. 2015, Curtis & Isaac 2015). Nutnost dynamické péče o stanoviště se prokázala i u mokřadního hnědáška rozrazilového (*M. diamina*) – tento druh obývá ve Švédsku louky na okrajích řek, které při malé intenzitě péče zarůstají, ale při příliš velké intenzitě nejsou pro motýla vhodné.

Právě udržení dynamické heterogenity stanovišť se předpokládá od zavedení pastvy koní na Mašovické střelnici a Havranickém vřesovišti. Zavedení nového typu péče – a souběžné ukončení či utlumení péče dosavadní, např. pastvy ovcí – pravděpodobně změní poměry pro motýly, což může mít dopad na jejich populační denzitu, vzájemné poměry v hojnosti a dokonce i mobilitu. K jakémukoli soudu na toto téma je potřeba znát poměry před změnou managementu.

## 4. METODIKA

### 4.1 Zájmová území

Národní Park Podyjí je nejmenším národním parkem v ČR, hlavním předmětem ochrany je zachovalý fenomén neosídleného říčního kaňonu na rozhraní Hercynika a Panonských pánví (<https://cs.wikipedia.org>). Vedle převážně lesní vegetace říčního kaňonu jsou součástí NP, respektive jeho ochranného pásma, i významné komplexy nelesních stanovišť – Havranická vřesoviště a Mašovická střelnice.

**4.1.1 Havranická vřesoviště** (48.817N, 16.00E, nadmořská výška cca 320 m.n.m.) je komplex o rozloze cca 1,5 km<sup>2</sup>, přiléhající k intravilánům obcí Hnanice, Havraníky a Popice a táhnoucí se odtud k lesním komplexům lemujícím kaňon Dyje. Jde o biotopy vzniklé dlouhodobým potlačováním sukcese pastvou hospodářských zvířat. Střídají se zde vřesoviště a xerothermní trávníky na místech bývalých pastvin, postagrární plošky, drobné lesíky a křoviny i mezofilnější louky. Co do vegetační rozmanitosti i biodiverzity se jedná o jednu z nejvýznamnějších lokalit celého NP Podyjí. Do roku 1989 bylo území součástí nepřístupného hraničního pásma, od roku 1991 byla část území legislativně chráněna jako Přírodní památka, ta byla zrušena začleněním Havranických vřesovišť do nově vzniklého Národního parku (cit. [drusop.nature.cz](http://drusop.nature.cz)). V posledních dekádech, vinou zániku tradičního hospodaření, trpí území degradačními procesy: Ústup vřesu a jeho náhrada konkurenčně zdatnými travami (ovsík vyvýšený, třtina křovištní), expanze akátu a borovice lesní, zarůstání křovinami typu růže šípkové či trnky. Správcové území se snaží degradačním procesům čelit aktivní péčí, která zahrnuje celou škálu přístupů – pastva ovcí, výřez křovin, seč částí trávníků, maloplošné experimentální vypalování. Přes nesporné úsilí a snahu o co nediverzifikovanější péči se nedaří udržet komplex lokalit v příznivém stavu (cit. [www.nppodyji.cz/pece-o-nelesni-biotopy](http://www.nppodyji.cz/pece-o-nelesni-biotopy)), proto byla Havranická vřesoviště vybrána jako území pro volnou pastvu herbivorů.

Biodiverzitu území dokládá mj. výskyt velkého množství ohrožených druhů rostlin; k nejzajímavějším patří křivatec český (*Gagea bohemica*), vstavač kukačka (*Orchis morio*) nebo silně ohrožený kosatec nízký (*Iris pumila*) (cit. [www.nppodyji.cz/priroda](http://www.nppodyji.cz/priroda)), v letech 2004 - 2006 zde bylo zjištěno 62 druhů denních motýlů (Bartonova et al. 2016).

**4.1.2 Mašovická střelnice** (48.50 N,15.58 E, nadmořská výška cca 400 m.n.m) je bývalý vojenský areál nacházející se v ochranném pásmu NP Podyjí o rozloze přibližně 0,76 km<sup>2</sup> jižně od Mašovic a západně od Podmolí. Jižní částí hraničí s lesními komplexy lemující svažující se kaňon řeky Dyje. Jde o mozaikovitý komplex mezofilnějších louček, střídající porosty křovin (hlavně trnka, růže), drobných lesíků, travnatých plání a bývalých obnažených pásů po vojenské technice (cit. [www.nppodyji.cz/orchideje-a-motyli-mezi-tanky-masovicka-strelnice-je](http://www.nppodyji.cz/orchideje-a-motyli-mezi-tanky-masovicka-strelnice-je)). Spolu s Havranickým vřesovištěm se jedná o jednu z nejzajímavějších a nejohroženějších lokalit v NP Podyjí. Mašovická střelnice byla založena v 50. letech minulého století jako cvičební prostor pro střelby. Díky opakovanému pojezdu těžké techniky, zde vznikly zemní valy, zákopy a náspy, kde bylo zabráněno růstu náletových dřevin a tím se stala Mašovická střelnice útočištěm pro rychle mizející druhy z kolektivizující se krajiny.

V současnosti je zde management prováděn především sečí, dále jsou pak na části území paseni domácí koně a také byly zahrnuty občasné pojezdy těžké techniky. I přes veškeré snahy správců parku a nejrozmanitější druhy managementu se zde nedaří udržet různorodost, a zabránit zarůstání náletových dřevin, keřů (hloh, růže, trnka) a travinami (třtina křovištní), kvůli kterým ustupují ochránářsky zajímavější ohrožené druhy rostlin.

Biodiverzitu území dokládá mj. výskyt velkého množství ohrožených rostlin; k nejzajímavějším patří vemeník zelenavý (*Platanthera chlorantha*) (<http://www.nppodyji.cz/orchideje-a-motyli-mezi-tanky-masovicka-strelnice-je>). K roku 2009 zde bylo zjištěno 63 druhů denních motýlů (Cizek et al. 2013). Historicky byl počet denních motýlů ještě vyšší, z území zmizely druhy vázané na velké rozlohy otevřených xerothermních stanovišť, což dokládá jeho postupující degradaci (Sumpich et al 2012).

Na těchto územích by se měly vyskytovat následující druhy hnědásků. Není-li uvedeno jinak, pocházejí údaje o bionomii z Macek et al. (2015); údaje o výskytu v ČR pak z Databáze Mapování motýlů ČR, Entomologický ústav BC AV ČR (2002 – 2016) (dále DBM ENTU).

## 4.2 Sledované druhy

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

Palearktický druh s výskytem od Britských ostrovů po Dálný východ, v Evropě od jihu Skandinávie po Středomoří. Ve střední Evropě je vázán na sušší nelesní stanoviště, v ČR v současnosti znám z 82 čtverců síťového mapování v nižších a středních polohách země (Příloha 1), klasifikován jako ohrožený. Dospělci se vyskytují v 1 generaci od května do června, housenky žijí pospolitě v larválních hnízdech, v nichž i přezimují. Uváděnými živnými rostlinami pro střední Evropu je několik druhů jitrocelů (*Plantago spp.*) a rozrazilů (*Veronica spp.*). Ekologie motýla byla intenzívně zkoumána zejména ve Skandinávii, kde je modelovým druhem v metapopulační biologii, populační genetice a funkční genomice (srov. např. Saccheri et al. 1998, Hanski et al. 2017, Ahola et al. 2017).

Před započítáním studie znám z Havranického vřesoviště i Mašovické střelnice.

### 4.2.2 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 Balkánského poloostrova (vymřel v SV Itálii: Cerrato et al. 2014). Ve střední Evropě obývá křovinatá území a řídké „pařezinové“ lesy, v ČR v současnosti znám 7 čtverců, vesměs na nejjižnější Moravě (Příloha 1), klasifikován jako kriticky ohrožený. Dospělci v jedné generaci od poloviny června do července. Živnými rostlinami housenek na Jižní Moravě je rozrazil ožankový (*Veronica teucrium*) a rozrazil klasnatý (*Pseudolysimachion spicatum*) (vlastní pozorování, též Benes & Konvicka 2002), housenky žijí pospolitě v hnízdech. Vyjma pilotní populačně genetické práce z Maďarska, užívající alozymové markery, neexistují žádné informace o struktuře jeho populací (Batori et al. 2012).

Před započítáním studie znám z Havranického vřesoviště i Mašovické střelnice.



#### 4.2.3 Hnědásek květellový, *Melitaea didyma* (Esper, 1779)

Západopalearktický druh s výskytem od Severní Afriky po celou Střední Evropu, na východ pak přes Střední Asii až po Mongolsko a severně po Střední Sibiř. Ve střední Evropě je vázán na xerothermní trávníky, železniční násypy, trávníky s nízkým vegetačním krytem, ne však přímo obnažené plochy. V ČR znám z 31 čtverců v teplých oblastech státu (Příloha 1), je klasifikován jako ohrožený. Dospělci jsou ve většině ČR a obecně na severu Střední Evropy jednogenerační a létají od června do srpna. V jižních částech Evropy (u nás již na Pálavě) mívá 2 i více generací. Jeho živnými rostlinami známými ze Střední Evropy jsou například rody divizna (*Verbascum spp.*), jitrocel kopinatý (*Plantago lanceolata*) nebo na Třebíčsku hlavně lnice obecná (*Linaria vulgaris*), housenky se po přezimování rozlézají a žijí jednotlivě. Ekologie motýla byla studována při severní hranici areálu v Německu, kde se molekulárními markery podařilo ukázat na intenzivní genový tok na škále desítek až stovek km, dokazující překvapivě vysokou mobilitu druhu (Vogel & Johannesen 1996, Johannesen et al. 1996).

Před započítáním studie znám z Havranického vřesoviště i Mašovické střelnice.

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

Palearktický druh s areálem rozšířeným od východní Evropy, přes Turecko, Asii až do Japonska a Číny. Ve střední Evropě obývá nejčastěji okraje lesů, průseky, světliny a lesní louky. V ČR znám ze 400 čtverců (Příloha 1), v současnosti u nás není ohrožený. Dospělci se vyskytují v 1 generaci, která létá od května do července, v nejteplejších oblastech má i druhou generaci. Housenky žijí pospolitě, časem se rozlézají a přezimují soliterně. V Evropě má více druhů živných kyttek: jitrocel kopinatý (*Plantago lanceolata*), černýš luční (*Melampyrum pratense*), světlík lékařský (*Euphrasia rostkoviana*) a rozrazil rezekvítek (*Veronica chamaedrys*). Dospělci jsou extrémně sedentární a mnohdy neobývají areál větší než 0,5 ha, a i velmi malá překážka v podobě nevhodné vegetace je pro ně velkou bariérou. V současnosti je pro ně velkou hrozbou ubývání světlých lesů, zarůstání lesních luk nebo ničení lesních lemů. V Británii, kde je tento druh ohrožen, byly jeho lesní populace

zkoumány už v 80. letech a jejich ochrana se stala vzorem pro aktivní ochranu lesních motýlů (Warren 1987b, Warren 1991, Barnett & Warren 1995).

Před započítím výzkumu byl znám z Havranického vřesoviště i Mašovické střelnice.

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

Západopaleoarktický druh s výskytem od východní poloviny Francie, přes jižní část střední Evropy, po balkánský poloostrov, kromě Řecka. Východně pak jižní Polsko, Pobaltí, část Ruska po severní Kazachstán a Ťan-šan. Je vázán na skalní stepi, lesostepi a sprašné stepi, porostlé nízkou vegetací dokonce v ČR i xerothermní lemy dálnic a ve staré opuštěné lomy. Je znám z 39 čtverců (jižní a střední Morava a severozápadní Čechy (Příloha 1)) a v současnosti je u nás veden jako kriticky ohrožený, vymírající druh. Dospělci se vyskytují v 1 generaci, létají 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. Z posledních let se objevují zprávy o spontánním návratu na některé lokality. Ekologické nároky motýla byly zkoumány zejména v Německu (Eichel & Fartmann 2008), odtud pochází i studie genetické struktury populací (Habel et al. 2009). Novotny et al. (2012) se zabývali mobilitou druhu na jižní Moravě.

Před započítím studie znám z Mašovické střelnice.

#### **4.3 Studium dospělců metodami zpětných odchyť**

Ve dnech 16. 5. – 29. 7. byly ve 2 – 4 osobách prováděny zpětné odchyty všech sledovaných druhů. Typicky se pracovníci rozdělili mezi obě sledované lokality, ty se snažili soustavně procházet a označit co nejvíc pozorovaných hnědásků. Značení probíhalo denně, vyjma dní

s deštivým počasím, přibližně od 10 do 17 hodin, přičemž byla snaha znáhodněně projít celé rozlohy lokalit a pracovníci se střídali mezi lokalitami.

Odchycení motýli byli značeni unikátními kódy – kombinací písmene, které určovalo pracovníka, a čísla. Pro každý odchyt byly kromě kódu zaznamenány následující údaje: lokalita, druh, pohlaví, datum, čas (nejbližší hodina), olétanost, počasí, vítr, přítomnost keřů, holá půda v průměru metr od odchytu, výška vegetace, přítomnost zdroje nektaru; dále byly rozlišovány aktivity před vyrušením: létání, odpočinek, slunění, interakce, nektaring. Každý odchyt byl spolu s kódem a případně časem dále zaznamenán do výtisku letecké mapy (měřítko cca 1: 8000).

## 5. ANALÝZY

### 5.1 Odhady demografických parametrů

Samostatně pro každou lokalitu a druh jsem použila metodu POPAN, což je parametrizace Jolly-Seberova modelu pro otevřené populace s natalitou, mortalitou a migrací, inkorporována v programu MARK v. 6.2 (White & Burnham 1999).

Program MARK používá k odhadu demografických parametrů obecnou metodologii zobecněných lineárních modelů. Matice odchytů jedinců v čase (v podobě  $1/0$ ) je prokládána různě složitými alternativními modely, lišícími se počtem a matematickou podobou parametrů, a z konkurenčních modelů jsou ty nejparsimonnější vybírány informačně-teoretickým přístupem (srov. Akaike 1974). Program MARK k tomu využívá tzv. kvazi-Akaikeho kritérium (qAIC).

Parametrizace POPAN odhaduje tři primární parametry – přežití (*aparent survival*,  $\phi$ , tento parametr kombinuje vliv mortality a emigrace), pravděpodobnost odchytu (*probability of capture*,  $p$ ), a proporční nárůst (*proportional recruitment*,  $p_{ent}$ , tento parametr kombinuje vliv natality a imigrace). Z nich jsou spočteny tzv. odvozené parametry: Denní přírůstek ( $B_i$ ), denní velikost populace ( $N_i$ ) a celková velikost populace ( $N'$ ). Při definování jednotlivých modelů se mohou parametry chovat jako konstantní ( $\bullet$ ), závislé na pohlaví ( $g$ ), a závislé na čase, a to faktoriálně ( $t$  – každý den jiná hodnota), linárně ( $T$ ) nebo polynomiálně (kvadraticky:  $T^2$ , kubicky:  $T^3$ ). Čas a pohlaví též mohou vykazovat aditivní (např.  $g + t$ ,  $g + T \dots$ ) nebo multiplikativní ( $g \times t$ ,  $g \times T \dots$ ) interakce.

## 5.2 Studium mobility

Údaje o každém jednotlivém odchytu, zaznamenaném v letecké mapě, jsem zadala do programu ArcGIS verze 10.5.1 jako jednotlivé body ve vrstvě a do příslušné atributové tabulky jsem zadala datum, čas odchytu, druh a pohlaví jedince.

Spojením takto zaznamenaných údajů pro každého jedince jsem získala tři proměnné – délku *celkové trajektorie*, délku *nejdelšího přeletu* a délku *průměrného přeletu*. Celková trajektorie měří, jak velké jsou motýli schopni překonat vzdálenosti za život; nejdelší přelet a průměrný přelet pak jsou měřítky pohyblivosti mezi dvěma odchyty. Další dva parametry pro každého jedince, použité v dalších analýzách jako kovariáty, byly celkový *počet odchytnů* a celkový *počet hodin* mezi prvním a posledním odchytem.

Z těchto údajů jsem jednak spočítala základní deskriptivní statistiky pro všechny kombinace druh x pohlaví x lokalita (tj. průměr, standardní odchylku, medián, minimum a maximum), jednak jsem je porovnávala pomocí zobecněných lineárních modelů (glm) v programu R (R Core Team 2012). Při analýzách jsem vždy pracovala s logaritmovanou ( $\log_{10}$ ) hodnotou vysvětlované proměnné link funkcí „identity“ (příkaz „gaussian“). Při výběru modelů jsem postupovala podle informační teorie (tzv. Akaikeho informační kritérium), tj. srovnávala jsem modely s nulovým modelem ( $y \sim +1$ ) s tím, že modely s  $\Delta AIC \leq 2.0$  jsem pokládala za identické („nesignifikantní“ rozdíl).

Protože ne všechny druhy se vyskytovaly na obou lokalitách a mě zajímaly rozdíly v mobilitě mezi druhy, pohlavími a lokalitami, postupovala jsem ve dvou krocích – nejprve jsem provedla porovnání v rámci druhu, následně mezi druhy.

Pro analýzu v rámci druhu jsem pro každou ze tří vysvětlovaných proměnných nejprve hledala *kovariátový model* – kombinaci počtu odchytnů a počtu hodin, která nejlépe popsala data. Předpokládala jsem totiž, že s rostoucím počtem odchytnů či hodin roste zaznamatelná mobilita. Až na kovariátový model jsem přidala pohlaví, případně lokalitu.

### 5.3 Biotopové nároky dospělců

Pro získání biotopových nároků druhů jsem nejprve v GISu zvektorizovala polygonové vrstvy nazvané "landcover" a "landuse" u obou lokalit. Vegetační pokryv lokality (tzv. "landcover") byl členěn do následujících polygonů: souvislý les, středněstébelný trávník (výška ca do výše kolen), vysokostébelný trávník (ca nad kolena), holá půda (včetně vegetace ca po kotníky), vysoké keře (ca do 1,5 m), nízké keře (od výše kolen po 1,5 m), stromy, skalky, pole a mokřad. Vrstva péče o lokalitu (tzv. "landuse") byla rozdělena do následujících částí: trávník pasený ovce, sečená louka, zemní valy, ponecháno ladem, sečený sad, sad pasený ovce, trávník pasený koňmi, mokřad a pole (Příloha 3 - 4).

Dále byla provedena topologická kontrola na objevení drobných překryvů a chyb. Po jejich vyčištění jsem provedla pomocí funkce "Intersect" tzv. průnik vrstev landcover, landuse a vrstvy s body odchytů. Kolem každého bodu vytvořen tzv. buffer (obalová zóna), pomocí funkce "Buffer" v průměru 20 a 50 m. Poté byla vygenerována tabulka podle unikátních kódů, která obsahovala jednotlivé kódy a zastoupení jednotlivých částí vrstev landcover nebo landuse. Ta se pomocí funkce "Pivot table" musela převést na formát převeditelný do programu excel, importovatelný do programu CANOCO 5.0 (Cajo & Smilauer 2002).

V programu CANOCO jsem použila redundanční analýzu (RDA) v níž land use a land cover hodnoty vystupovaly jako vysvětlovaná („species“) data, zatímco druhy motýlů jako faktoriální vysvětlující („environmental“) data. Statistickou významnost ordinací jsem testovala 999 permutacemi Monte-Carlo permutačního testu. Údaj o každém jednom odchytu motýla byl „vzorek“. Pro obě úrovně analýz – průměr 20 a 50 metrů – jsem spočítala, nakolik nároky motýlů vysvětlí landcover, nakolik landuse, a nakolik landcover po odfiltrování vlivu landuse a naopak.

## 6. VÝSLEDKY

### 6.1 Zpětné odchyty a demografické modely

Celkově jsem spolu s kolegy označila 8 515 dospělců 5 druhů hnědásků: 1 498 jedinců v Havraníkách, kde byli zjištěni *M. cinxia*, *M. athalia* a *M. didyma*, a 7 017 jedinců v Mašovicích, kde bylo zjištěno všech pět sledovaných druhů (Tab. I).

Na obou lokalitách se fenologicky nejdříve vyskytovala *M. cinxia*. V Havraníkách byl tento druh v plném letu už na začátku výzkumu, zatímco v Mašovicích jsme při prvních návštěvách zaznamenávali jen nižší jednotky jedinců a jejich počet rychle stoupal, tj. podařilo se zachytit celou dobu letu. *M. didyma* se na obou lokalitách objevila koncem května, ale ve velmi nízkých počtech a v malých počtech byla zaznamenávána až do konce července. Výjimkou byl početnější výskyt mezi koncem června a polovinou července v Havraníkách, naopak poslední kus v Mašovicích byl zastižen ještě v polovině srpna. *M. athalia* se v Havraníkách objevila v prvním červnovém týdnu, byla zaznamenávána jen v malých počtech do třetí dekády téhož měsíce. V Mašovicích začala její doba letu dříve a trvala ca o týden déle. *M. britomartis* a *M. aurelia* nebyly v Havraníkách nalezeny. Naopak v Mašovicích se oba druhy vyskytovaly po prakticky identickou dobu, od poloviny června do konce července (Tab. I).

Počty odchycených jedinců i procento jedinců zpětně odchycených se výrazně lišily mezi druhy i lokalitami. V Havraníkách byla nejpočetněji chytána *M. cinxia* (celkem samců a samic  $N = 1171$ ), následovaná *M. didyma* ( $N = 242$ ) a *M. athalia* ( $N = 85$ ). V Mašovicích byla nejpočetněji chytána *M. aurelia* ( $N = 2726$ ), následovaná srovnatelně *M. britomartis* ( $N = 2277$ ), méně početnými *M. athalia* ( $N = 1322$ ), *M. cinxia* ( $N = 652$ ) a nejméně početnou *M. didyma* ( $N = 40$ ). Celkové počty zpětně odchycených jedinců i počty odchytových událostí s počty označených jedinců úzce korelovaly (jedinci:  $r = 0.948$ ,  $t = 7.32$ , 6 df.  $P < 0.001$ ; události:  $r = 0.991$ ,  $t = 44.38$ , 6 df.  $P < 0.001$ ) (Tab. I).

V procentu zpětných odchytů vedla jednoznačně, s ca 30 procenty na obou lokalitách, málo početná *M. didyma*. Následovala ji *M. cinxia* z Mašovic (28 procent pro sloučená pohlaví). U ostatních druhů bylo zpětně odchycených jedinců 10-14 procent. Napříč druhy procento odchycených jedinců nekorelovalo ani s počtem označených jedinců ( $r = -0.583$ ,  $t =$

-1.76, 6 df,  $P = 0.129$ ), ani s počty zpětně odchycených jedinců ( $r = -0.398 = -1.06$ , 6 df,  $P = 0.328$ ), ani s počtem odchyťových událostí ( $r = -0.556 = -1.64$ , 6 df,  $P = 0.152$ ).

Pokud jsem data rozdělila podle pohlaví, bylo u všech druhů odchyceno více samců než samic, totéž platí pro zpětně odchycené jedince a odchyťové události (Tab. I). Co se týče procenta zpětných odchytů, tam byla jedinou výjimkou *M. aurelia*, kde byla procenta zpětně odchycených samců a samic prakticky totožná (13.3 vs. 13.6 procent). Výrazně nejnižší procenta zpětně odchycených samic (poloviční proti zpětně odchyceným samcům) byla zjištěna u *M. athalia* z obou lokalit a *M. didyma* z Mašovic.

Parametrická struktura jednotlivých POPAN modelů byla velmi variabilní (Tab. II). V několika případech popsal demografii dané populace vícero alternativních modelů, které se však prakticky nelišily v odhadnutých počtech jedinců. Jednalo se spíše o případy méně početných populací – *M. athalia* z Havraníků, *M. didyma* z obou lokalit, obě populace *M. cinxia*. Pokud lze ve všech modelech najít nějaké společné vlastnosti, tak je to častý lineární pokles přežívání jedinců  $\varphi$  v čase (*M. cinxia* z Mašovic, *M. aurelia*, *M. athalia* z Havraníků), případně kvadratická odpověď přežívání na čas. Pravděpodobnost odchyty  $p$  se prakticky vždy měnila faktoriálně se dnem odchyty, někdy závisle (*M. cinxia* z Havraníků) a někdy nezávisle (*M. didyma* z obou lokalit, *M. britomartis*) na pohlaví. Natalita  $pent$  se v čase zpravidla měnila kvadraticky (*M. cinxia* a *M. athalia* z obou lokalit), případně kubicky (*M. didyma* z Mašovic, *M. britomartis*) (příklady Obr. 1). Modely založené na menším počtu jedinců (např. *M. didyma* z obou lokalit) měly jednodušší parametrickou strukturu než modely založené na velkých počtech označených jedinců.

Délky života odvození z rezidence  $\varphi$  se pohybovaly mezi 1,7 dny (*M. didyma*, samice, Mašovice) po 13,5 dne (*M. athalia*, samice, Havraníky), s tím, že pro většinu druhů a pohlaví se délka života pohybovala mezi 4 – 6 dny. Samci byli v populacích déle (alespoň o 1 celý den) přítomni u *M. didyma* (Havraníky) a *M. cinxia*, *M. britomartis* a *M. aurelia* (Mašovice); samice pak v případech *M. cinxia* (Havraníky) a *M. athalia* (Havraníky) (Tab. II).

Pravděpodobnost odchyty  $p$  byla nejčastěji faktoriální v čase (a různá nebo stejná pro obě pohlaví), výjimkou byl případ *M. didyma* v Mašovicích, kde bylo  $p$  nejlépe modelováno jako konstantní v čase i pohlaví. Modelovaná celková pravděpodobnost odchyty byla větší

pro samce u *M. cinxia* (obě lokality) a *M. britomartis*. Pro druhy *M. athalia* (obě lokality) a *M. didyma* (obě lokality) se konfidenční intervaly odhadnutých hodnot  $p$  překrývaly, což naznačuje shodnou pravděpodobnost odchyty. Naopak pro *M. aurelia* modely předpokládají vyšší odchytitelnost samic (Tab. II).

Průběhy parametru *pent* byly opět variabilní, ale prakticky vždy odrážely měnící se natalitu v čase (příklady Obr. 1). V několika případech (např. *M. didyma* z Havraníků, *M. britomartis* z Mašovic) nabídl program několik alternativních modelů nelišících se v hodnotách  $\Delta AIC$ , výsledné odhady velikosti populace z těchto alternativních modelů se však překrývaly v hodnotách standardních chyb.

Odhadnuté velikosti populací pro jednotlivé druhy se lišily až o tři řády (Tab. II). Nejméně početná na obou lokalitách byla vícegenerační *M. didyma*; ovšem v Havraníkách bylo možné odhadnout pouze výraznou červencovou („letní“) generaci s cca 700 jedinci, zatímco v Mašovicích, kde jednotlivé generace nebyly výrazně odděleny, se podařil odhad pro celou dobu letu čítající pouhé desítky jedinců. Počty *M. cinxia* na obou lokalitách dosáhly nižších tisícovek, větší počet v Havraníkách nejspíš odrážel celkově větší rozlohu lokality. Druhy *M. aurelia* a *M. britomartis*, zjištěné pouze v Mašovicích, tvořily velmi početné populace o přibližném počtu 17 000 a 20 000 dospělců. Konečně početnost *M. athalia* byla v Mašovicích odhadnuta na ~ 11 000 jedinců, zatímco v Havraníkách byla nepočtená, okolo 500 jedinců. Průběh výskytu dospělců v čase zobrazuje Obr 2.



Tab. I: Základní údaje o zpětných odchytech pěti druhů hnědásků na xerothermních lokalitách NP Podyjí.

<i>Lokalita / druh</i>		<i>Od - do</i>	<i>Chytacích</i>	<i>Jedinců</i>	<i>Jed. zpět.</i>	<i>Proc. Zpětně</i>	<i>Capture</i>
<b>Havraníky</b>							
M. cinxia	♂♂	16.v-14.vi	27	800	122	15,3	947
	♀♀	16.v – 14.vi	28	371	39	10,5	416
M. athalia	♂♂	4.vi – 21.vi	9	63	8	12,7	71
	♀♀	9.vi – 21.vi	6	23	1	4,3	24
M. didyma	♂♂	24.v. – 28.vii <sup>1)</sup>	23	183	59	32,2	274
	♀♀	1.vi – 28.vii	13	60	17	28,3	79
<b>Mašovice</b>							
M. cinxia	♂♂	17.v-19.vi	21	390	126	32,3	583
	♀♀	19.v-18.vi	21	268	58	21,6	340
M. athalia	♂♂	28.v-7.vii	31	1008	152	15,1	1188
	♀♀	1.vi-17.vii	33	318	15	4,7	334
M. didyma	♂♂	23.v-29.vii	14	28	10	35,7	41
	♀♀	28.v – 28.vii	6	12	2	16,7	14
M. britomartis	♂♂	10.vi-22.vii	34	1572	182	11,6	1769
	♀♀	14.vi-29.vii	34	707	69	9,8	783
M. aurelia	♂♂	12.vi-22.vii	35	1721	228	13,3	1973
	♀♀	14.vi-29.vii	34	1011	138	13,6	1175

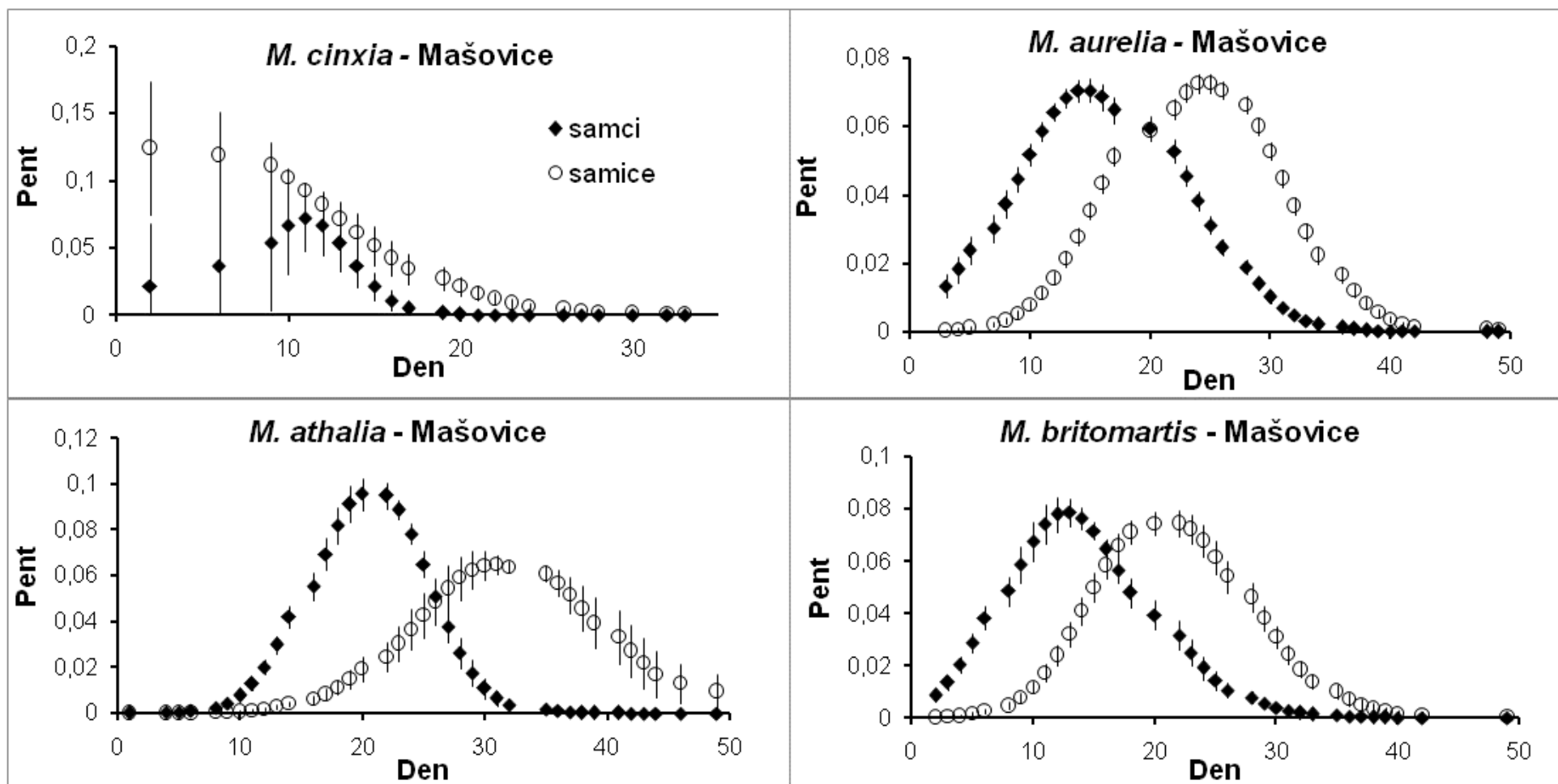
<sup>1)</sup>pravděpodobně více generací, květnová (23.v-5.vi) a červen - červenec (27.vi-17.viii)

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

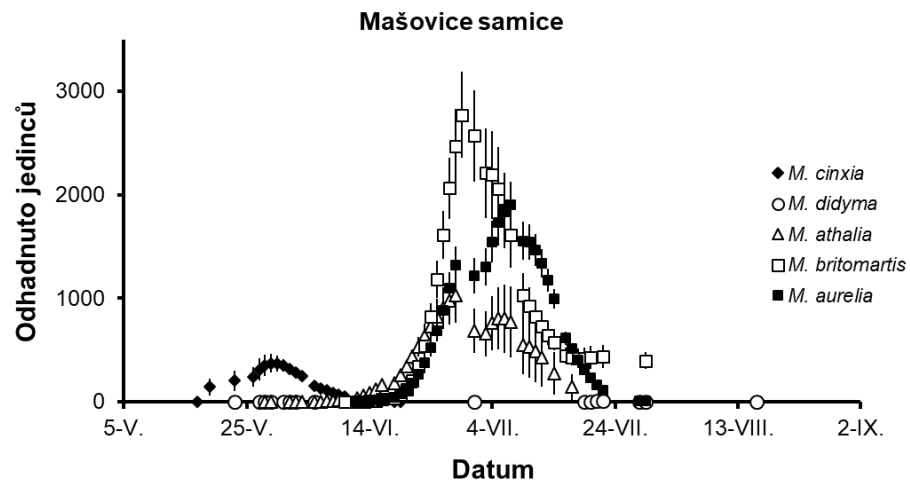
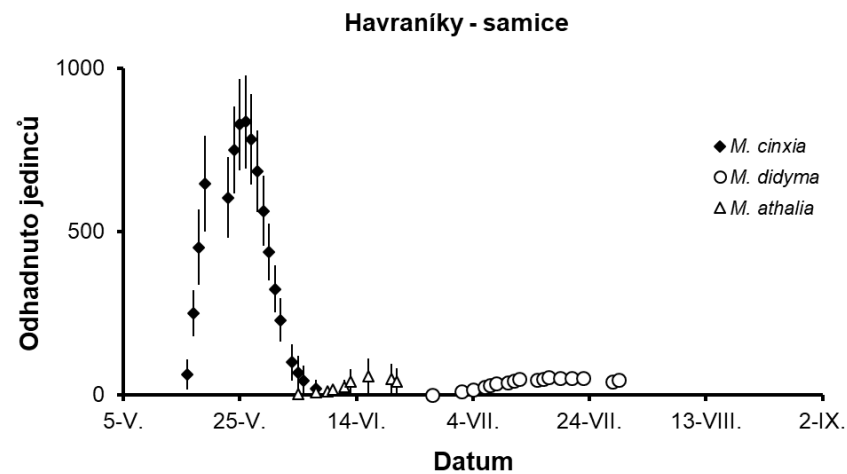
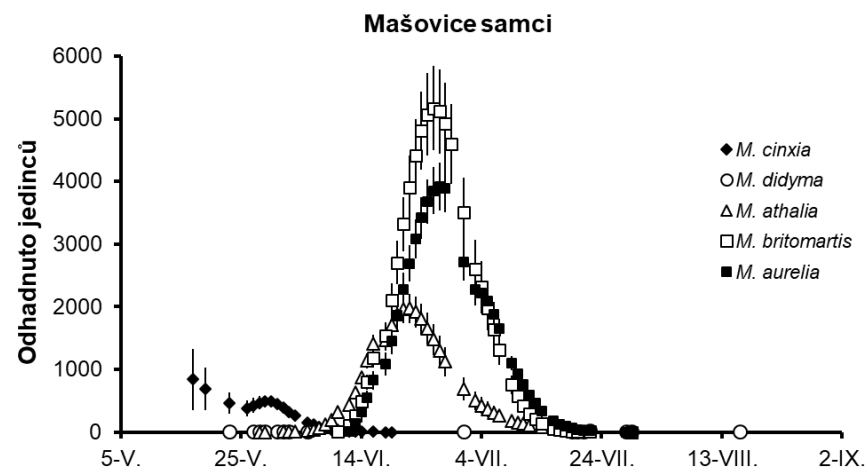
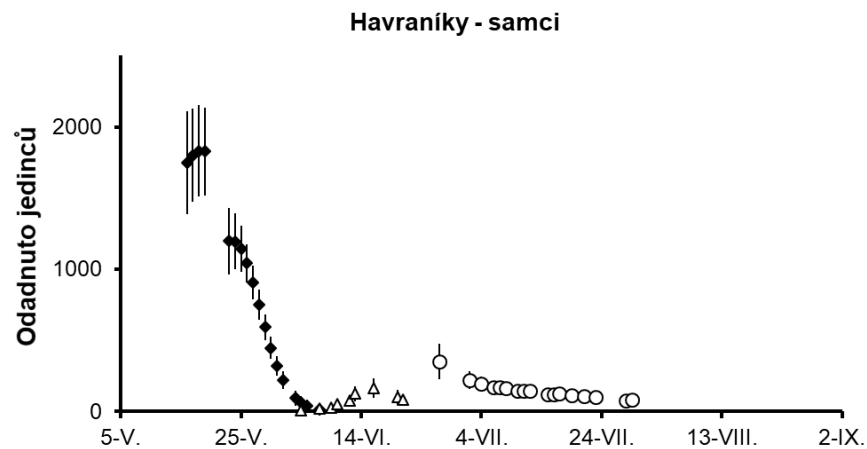
Legenda: *AIC* – Akaikovo informační kritérium;  $\Delta AIC$  – rozdíl v AIC proti nejlepšímu modelu; *par* – počet parametrů příslušného modelu; *Odh* ♂♂/♀♀ – odhad celkového počtu jedinců  $\pm SE$ ;  $\varphi_{kon}$  ♂♂/♀♀ – rezidence v modelu s konstantní rezidencí; *DD* ♂♂/♀♀ – délka života jedince odvozená z modelu s konstantní rezidencí; ;  $p_{kon}$  ♂♂/♀♀ – pravděpodobnost odchyty jedince dle modelu s konstantní pravděpodobností odchyty

Lokalita / druh	Model/y	AIC	$\Delta AIC$	par	Odd ♂♂	Odd ♀♀	$\varphi_{kon} MM$	$\varphi_{kon} \text{♀♀}$	DD ♂♂	DD ♀♀	$p_{kon} \text{♂♂}$	$p_{kon} \text{♀♀}$
<b>Havraníky</b>												
<i>M. cinxia</i>	$\varphi(tSQ) p(g+t) pent(g + tSQ) N(g)$	1977.3	0	28	3517±355,4	2207±286.2	0,808±0,020	0,851±0,030	4,7	6,2	0,073±0,008	0,044±0,008
	$\varphi(g + tLIN) p(g+t) pent(g + tCUB) N(g)$	1977.8	0.450	29	3546±331,9	2288±318,0						
<i>M. athalia</i>	$\varphi(g + tLIN) p(.) pent(tSQ) N(g)$	154.4	0	9	317±106,5	110±40,7	0,862±0,088	0,929±0,095	6,7	13,5	0,112±0,064	0,038±0,041
	$\varphi(g * tLIN) p(.) pent(tSQ) N(g)$	154,9	0.551	10	287±103,1	116±54,6						
	$\varphi(g + tLIN) p(.) pent(g + tSQ) N(g)$	156,3	1.898	10	318±107,1	108±40,1						
<i>M. didyma</i> <sup>1)</sup>	$\varphi(.) p(t) pent(g) N(g)$	901,5	0	22	575±107,5	144±17,6	0,903±0,017	0,859±0,041	9,5	6,6	0,15±0,020	0,12±0,029
	$\varphi(.) p(t) pent(g + tLIN) N(g)$	902,3	0,845	23	585±100,2	154±21,8						
	$\varphi(g) p(t) pent(g) N(g)$	902,4	0,902	23	565±104,6	164±27,4						
<b>Mašovice</b>												
<i>M. cinxia</i>	$\varphi(g + tLIN) p(g + t) pent(g * tSQ) N(g)$	2177,9	0	36	1524±390,8	1141±212,2	0,78±0,015	0,72±0,029	4,0	3,0	0,18±0,015	0,11±0,019
	$\varphi(g + tSQ) p(g + t) pent(g * tSQ) N(g)$	2178,8	0.913	33	1453±338,1	1179±227,3						
<i>M. athalia</i>	$\varphi(g) p(g + t) pent(g * tSQ) N(g)$	2165.3	0	50	4905±384,5	5341±1482,4	0,843±0,020	0,670±0,006	5,9	2,5	0,03±0,002	0,03±0,002
<i>M. didyma</i>	$\varphi(g) p(.) pent(g + tCUB) N(g)$	179,3	0.000	9	49±10,7	26±9,1	0,840±0,060	0,567±0,196	5,7	1,7	0,34±0,111	0,42±0,361
	$\varphi(g) p(.) pent(g + tCUB) N(g)$	180	0,71	10	51±13,3	28±10,1						
	$\varphi(.) p(.) pent(g + tCUB) N(g)$	180	0,724	9	54±12,5	23±6,6						
<i>M. britomartis</i>	$\varphi(g * tSQ) p(t) pent(g * tCUB) N(g)$	3120,7	0	53	12617±1095,2	7349±902,5	0,78±0,013	0,80±0,021	4,0	4,5	0,04±0,004	0,03±0,006
<i>M. aurelia</i>	$\varphi(g + tLIN) p(g + t) pent(g * tSQ) N(g)$	4425,5	0	49	10454± 6713	6551±594,0	0,787±0,001	0,770±0,020	4,2	3,8	0,04±0,004	0,06±0,007

<sup>1)</sup>letní generace *M. didyma*



Obr. 1: Příklady denních průběhů parametru *pent* v populacích hnědásků na xerothermních lokalitách v NP Podyjí. Body zobrazují absolutní odhady se standardními chybami. Osy *x* a *y* nejsou ve stejné škále.



Obr. 1: Odhady denních počtu jedinců (metoda POPAN v programu MARK) v populacích pěti druhů hnědásků na 2 xerothermních lokalitách v NP Podyjí. Body zobrazují absolutní odhady se standardními chybami. Osy x a y nejsou ve stejné škále.

## 6.2 Mobilita

Základní parametry mobility shrnuje Tabulka III. Průměrné hodnoty celkových trajektorií dosahovaly (až na samice *M. athalia* z Havraníků a *M. didyma* z Mašovic, kde jsou hodnoty založeny na velmi nízkých počtech jedinců) stovek metrů, s maximy pro samce *M. didyma* z Havraníků a samice *M. cinxia* z Mašovic. Maximální zaznamenané trajektorie přesáhly prakticky vždy 1 km, s tím, že > 5 km dosáhla maximální trajektorie samců *M. cinxia* (Mašovice), > 4 km samci *M. athalia* (Mašovice), a > 2 km obě pohlaví *M. cinxia* (Havraníky) a samice *M. didyma* (Havraníky); konečně < 2 km samci *M. aurelia* a *M. britomartis* (oba Mašovice). Nejdelší jednotlivé přelety se po zprůměrování pohybovaly ve stovkách metrů, s maximy pro samce *M. athalia* (Mašovice) a samice *M. didyma* (Havraníky). Maxima nejdelších přeletů nepřesáhly 1.5 km. Co se týká hodnot průměrných přeletů, i ty byly nejvyšší pro samce *M. athalia* (Mašovice) a samice *M. didyma* (Havraníky).

Při formálním srovnání parametrů mobility mezi pohlavími a lokalitami v rámci druhů vždy platilo, že zjištěná mobilita stoupala s počtem odchytů, nebo časem mezi odchty, nebo nějakou kombinací těchto kovariát (Tab. IV.). Po zahrnutí kovariát do modelů vykazovali samci větší mobilitu u všech druhů kromě *M. didyma*, kde se pohlaví nelišila. U tří druhů, které se vyskytovaly na obou lokalitách, jsem zjistila všechny představitelné možnosti: vyšší mobilitu *M. cinxia* v Havraníkách, shodnou mobilitu mezi lokalitami u *M. didyma*, a vyšší mobilitu *M. athalia* v Mašovicích.

Při srovnání mezi druhy, u kterého jsem pominula vliv lokality, jsem zjistila, že samci létají více u všech třech druhů ve všech třech kategoriích. Napříč druhy ovládla mobilitu *M. athalia*, po ní následovala *M. cinxia*, nižší mobilitu měla *M. didyma*, a nejnižší mobilitu měly druhy *M. britomartis* a *M. aurelia* (Tab. V., Obr. 3).

Tab. III: Základní výsledky mobility pěti druhů hnědásků na xerothermních lokalitách NP Podyjí.

lokality/druh/dr	celková trajektorie			nejdelší přelet			průměrný přelet			
		průměr ±SD	median	rozsah	průměr ±SD	median	rozsah	průměr ±SD	median	rozsah
<b>Havraníky</b>										
<i>M. cinxia</i>	♂♂	388 ±455,7	212	2,1-2667,4	275 ±269,0	202	2,1-1289,6	249 ±248,7	173	2,1-1289,6
	♀♀	255 ± 405,4	156	5,0- 2170,1	175 ±169,4	133	5,0-743,7	160 ±148,1	130	5,0-743,7
<i>M. athalia</i>	♂♂	304 ±384,1	207	4,3-1366,9	215 ±205,7	201	4,3-654,4	197 ±172,4	191	4,3-469,3
	♀♀	42 ± 0.00 <sup>a)</sup>	42	42,5-42,5	42 ±± 0.00 <sup>a)</sup>	42	42,5 – 42,5	42 ±± 0.00 <sup>a)</sup>	42	42,5-42,5
<i>M. didyma</i>	♂♂	528 ±593,4	257	0,7-2280,6	289 ±286,4	160	0,7-1023,3	238 ±245,3	127	0,7-1023,3
	♀♀	216 ±130,3	205	14,7-540,6	198 ±132,7	201	14,7-540,6	195 ±136,1	201	14,7-540,6
<b>Mašovice</b>										
<i>M. cinxia</i>	♂♂	494 ±766,3	224	1,3-6133,4	250 ±264,2	182	1,3-1376,1	213 ±240,5	140	1,3-1376,1
	♀♀	258 ±298,5	134	1,4-1117,4	173 ±217,3	112	1,4-1117,4	158 ±214,2	84	1,4-1117,4
<i>M. athalia</i>	♂♂	415 ±570,1	213	0,5-4755,3	302 ±303,6	189	0,5-1296,2	276 ±271,1	174	0,5-1279,1
	♀♀	227 ±351,3	116	0,4-1535,5	184 ±194,0	116	0,4-762,7	170 ±155,1	116	0,4-511,8
<i>M. didyma</i>	♂♂	185 ±252,4	102	27,4-885,0	164 ±256,0	62	27,4-885,0	160 ±257,8	54	27,4-885,0
	♀♀	54 ±27,4	54	34,3-73,1	54 ±27,4	54	34,3-73,1	54 ±27,4	54	34,3-73,1
<i>M.aurelia</i>	♂♂	218 ±289,7	101	0,1-2008,8	182 ±216,1	93	0,1-981,1	173 ±208,7	92	0,1-933,8
	♀♀	172 ±289,8	74	2,6-1630,4	127 ±170,2	71	2,6-957,9	115 ±147,9	65	2,6-957,9
<i>M. britomartis</i>	♂♂	264 ±310,8	133	0,4-2038	213 ±222,8	120	0,4-1181,5	201 ±213,7	113	0,4-1181,5
	♀♀	176 ±209,6	101	0,9-1184,9	152 ±151,8	97	0,9-696,3	145 ±147,4	83	0,9-696,3

Tab. IV: Výsledky srovnání parametrů mobility pěti druhů hnědásků na xerothermních lokalitách NP Podyjí prostřednictvím glm regresí zaměřených na vnitrodruhové rozdíly mezi pohlavími, případně populacemi. Parametry „lokalita“ a „pohlaví“ byly srovnávány s kovariátovým modelem, postaveném na počtu odchytů a čase mezi odchty.

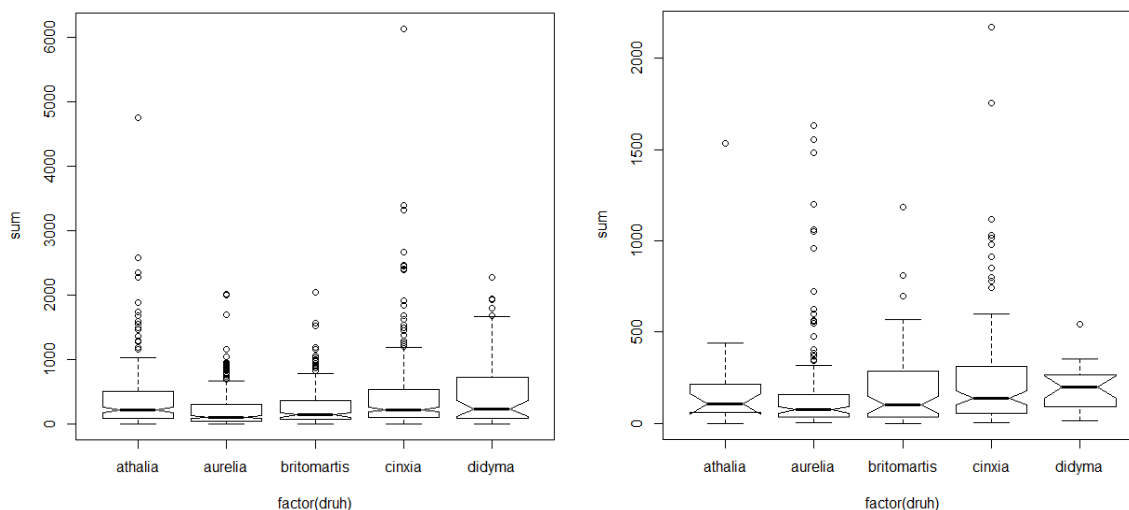
Dev, df, AIC – deviance, počet stupňů volnosti a AIC příslušného modelu.

	<i>Celková trajektorie</i>		<i>Nejdelší přelet</i>		<i>Průměrný přelet</i>	
	<b>Struktura modelu</b>	<b>Dev, df, AIC</b>	<b>Struktura modelu</b>	<b>Dev, df, AIC</b>	<b>Struktura modelu</b>	<b>Dev, df, AIC</b>
<b><i>M. cinxia</i></b>						
Nulový model		782, 392, 1390		591, 392, 1280		563.3, 392, 1261
Kovariáty	Odchyty*hodiny	537, 389, 1248	Odchyty*hodiny	533.5, 389, 1245	Hodiny	534.7, 391, 1242
Pohlaví	Samci > samice	525.7, 388, 1242	Samci > samice	522.2, 388, 1239	Samci > samice	524.7, 390, 1237
Lokalita	Havraníky > Mašovice	532.6, 388, 1247	Havraníky > Mašovice	529.2, 388, 1244	Havraníky > Mašovice	529.5, 390, 1240
Lokalita + pohlaví				Samci > samice, Havraníky > Mašovice		520.5, 389, 1236
<b><i>M. athalia</i></b>						
Nulový model		468, 210, 771		401.9, 210, 738.7		385.7, 210, 730.1
Kovariáty	Odchyty +hodiny	368, 208, 723.9	Odchyty +hodiny	367.5, 208, 723.9	Hodiny	366.5, 209, 721.3
Pohlaví	Samci > samice	362.4, 207, 722.9	Samci > samice	362.4, 207, 722.9	Samci > samice	361.1, 208, 720.1
Lokalita	Mašovice > Havraníky	365.9, 207, 725	Mašovice > Havraníky	365.6, 207, 724.8	Mašovice ≈ Havraníky	364.7, 208, 722.3
<b><i>M. didyma</i></b>						
Nulový model		179.4, 91, 326.5		136.8, 91, 301.6		131.7, 91, 298.1
Kovariáty	Odchyty + hodiny	125.8, 89, 297.9	Hodiny	124.4, 90, 294.9	Hodiny	126.9, 90, 296.7
Pohlaví	Samci ≈ samice	125.4, 88, 299.6	Samci ≈ samice	123.9, 89, 296.4	Samci ≈ samice	126.2, 89, 298.1
Lokalita	Mašovice ≈ Havraníky	124, 88, 298.5	Mašovice ≈ Havraníky	122.5, 89, 295.4	Mašovice ≈ Havraníky	124.9, 89, 297.2
<b><i>M. britomartis</i></b>						
Nulový model		586.5, 296, 1049		528.2, 296, 1018		519.5, 296, 1013
Kovariáty	Odchyty +hodiny + odchyty*hodiny	457.1, 293, 980.9	Hodiny	462.8, 295, 980.6	Hodiny	462.8, 295, 980.6
Pohlaví	Samci > samice	440.4, 292, 971.9	Samci > samice	444.4, 294, 970.5	Samci > samice	443.3, 294, 969.8
<b><i>M. aurelia</i></b>						
Nulový model		1011, 440, 1621		932, 440, 1585		922, 440, 1581
Kovariáty	Odchyty +hodiny	882, 438, 1568	Hodiny	889, 439, 1567	Odchyty +hodiny	885, 438, 1567
Pohlaví	Samci > samice	881, 437, 1567	Samci > samice	882, 438, 1565	Samci > samice	878, 437, 1565

Tab. V: Výsledky srovnání mezi pěti druhy hnědásků na xerothermních lokalitách NP Podyjí. Dev, df, AIC – deviance, počet stupňů volnosti a AIC příslušného modelu.

	<i>Celková trajektorie</i>		<i>Nejdelší přelet</i>		<i>Průměrný přelet</i>	
	<b>Struktura modelu</b>	<b>Dev, df, AIC</b>	<b>Struktura modelu</b>	<b>Dev, df, AIC</b>	<b>Struktura modelu</b>	<b>Dev, df, AIC</b>
<b>Nulový model</b>		3177, 1433, 5214		2699, 1433, 4980		2614, 1432, 4937
<b>Kovariáty</b>	hodiny*odchyty	2499, 1430, 4876	hodiny*odchyty	2491, 1430, 4871	hodiny	2495, 1432, 4870
<b>Pohlaví</b>	Samci > samice	2421, 1425, 4841	Samci > samice	2444, 1429, 4846	Samci > samice	2450, 1431, 4846
<b>Druh</b>	athalia > cinxia > didyma > britomartis > aurelia	2389, 1426, 4819	athalia > cinxia > didyma > britomartis > aurelia	2383, 1426, 4816	athalia > cinxia > didyma > britomartis > aurelia	2378, 1424, 4817
<b>Druh + pohlaví</b>	athalia > cinxia > didyma > britomartis > aurelia	2358, 1425, 4802	athalia > cinxia > didyma > britomartis > aurelia	2352, 1425, 4799	athalia > cinxia > didyma > britomartis > aurelia	2363, 1427, 4802





Obr. 3: Porovnání délky celkových trajektorií pěti druhů hnědásků na xerothermních lokalitách NP Podyjí pro samce (vlevo) a samice (vpravo). Všimněte si rozdílného škálování osy y.

Boxy zobrazují medián, pozici 1. a 3. kvartilu; chybové úsečky zobrazují dvojnásobek rozsahu mezi kvartily, tzn. 1,5 dvojnásobek SD. Body nad chybovými úsečkami jsou tzv. extrémní hodnoty definované tím, že jsou  $< 1,5$  dvojnásobek SD. Nepřekrývající se zářezy v boxech napovídají na případy se signifikantně rozdílnými mediány.

### 6.3 Biotopy

Už ve fázi zpětných odchytů bylo patrné, že druhy neobývaly zájmová území rovnoměrně (Příloha 2).

Odchyty *M. cinxia* pocházely na obou lokalitách převážně ze stepních trávníků, často při okraji lesa či jinak závětrných míst. V Havraníkách druh prakticky chyběl ve východní polovině území (sady), v Mašovicích bylo minimum údajů ze sečených luk i z křovinaté jižní části území. *M. athalia* se v Havraníkách koncentrovala do lesních lemů na SV území. V Mašovicích se naopak vyskytovala plošně v křovinaté jižní části území a při lesních lemech, jednotlivě pak u větších skupin keřů po celé ploše. Výskyt *M. didyma* v Havraníkách byl podobný výskytu *M. cinxia* – převážně otevřené stepní trávníky. Od *M. cinxia* se lišil velkým počtem odchytů na jedné sečené mezofilnější louce na západě území a dále větším počtem odchytů z cest mezi sady. V Mašovicích byl druh koncentrován na sečených k jihu obrácených loukách, záznamy odjinud byly naprosto ojedinělé. Dva druhy vyskytující se jen v Mašovicích se lišily velmi nápadně. *M. britomartis* převažoval v křovinatých ladem ponechaných částech území; oproti druhu *M. athalia*, s níž sdílel náklonnost ke křovinám, však nebyl tak vázán na blízkost lesa. *M. aurelia* se křovinatým

partiím naopak spíše vyhýbal, mnoho odchytů pocházelo z krátkostébelných porostů podél zemních valů vytvořených činnostmi armády.

Pročištěná tabulka s biotopovými nároky dospělců obsahoval celkem 10 220 řádků – jednotlivých údajů o stanovištích odchytů dospělců.

Jak vegetační pokryv, tak péče o stanoviště, vysvětlily rozdíly mezi druhy vysoce signifikantně, a to na obou úrovních obalových zón, přičemž vysvětlená variabilita byla na obou úrovních a v obou analýzách přibližně stejná, 3-4 procenta (Tabulka VI.). Při přidání kovariát (péče pro vegetaci a naopak) klesla vysvětlená variabilita přibližně o 1 procento, ale modely zůstaly vysoce statisticky významné, z čehož plyne, že jak vegetační pokryv, tak péče o stanoviště, samostatně vysvětlily přibližně stejný podíl ve výskytu dospělců na lokalitách.

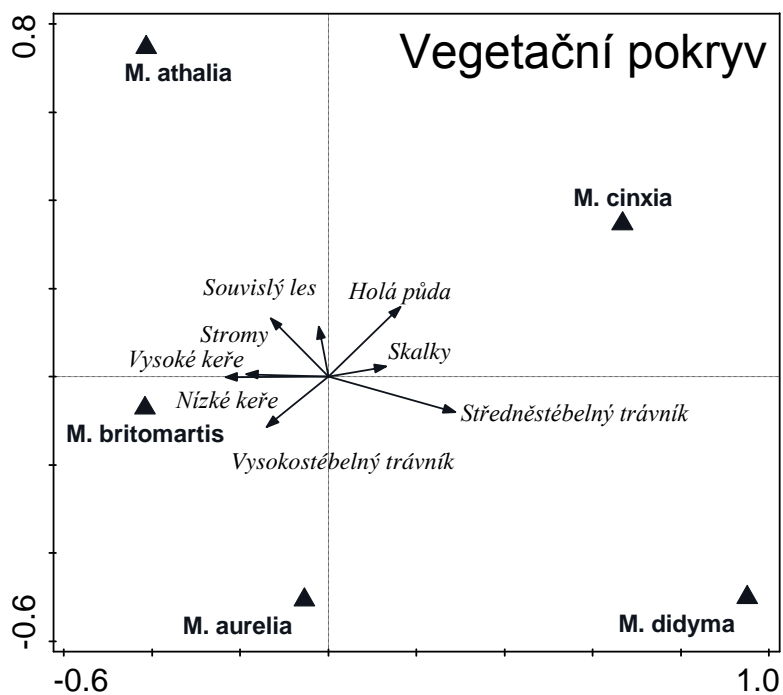
Všechny RDA analýzy s vegetačním krytem (Obr. 3) oddělily podél 1. osy druhy *M. athalia* a *M. britomartis* od *M. cinxia* a *M. didyma*; *M. aurelia* se ocitla ve střední pozici. *M. athalia* vykazovala nejsilnější vztah ke stromové a keřové vegetaci. *M. britomartis* preferoval kombinaci keřů a vysokostébelného trávníku. *M. aurelia* má afinitu k trávníkům, vyhýbá se stromové vegetaci. *M. cinxia* vyhledávala plochy se skalkami či holou půdou, ovšem v blízkosti stromové vegetace. Konečně *M. didyma* se vyhýbala stromové vegetaci, vyhledávala vegetaci středněstébelnou a blízkost skalek.

Situace s péčí o stanoviště byla odlišná v tom, že 1. osa rozlišila dvojici *M. aurelia* a *M. britomartis* od dvojice *M. cinxia* a *M. didyma*, s druhem *M. athalia* ve střední poloze ordinačního diagramu. *M. aurelia* preferovala zemní valy po činnosti armády v sečených středněstébelných trávnících. *M. britomartis* vyhledával plochy ponechané ladem. *M. didyma* byla nejčastější na sečených plochách, případně plochách pasených ovci. *M. cinxia* byla nejčastější na plochách pasených ovci, s přítomností cest, ovšem v blízkosti souvislého lesa. *M. athalia* preferovala plochy ponechané ladem, opět v blízkosti souvislého lesa; vyhýbala se seči i pastvě (Obr. 4).

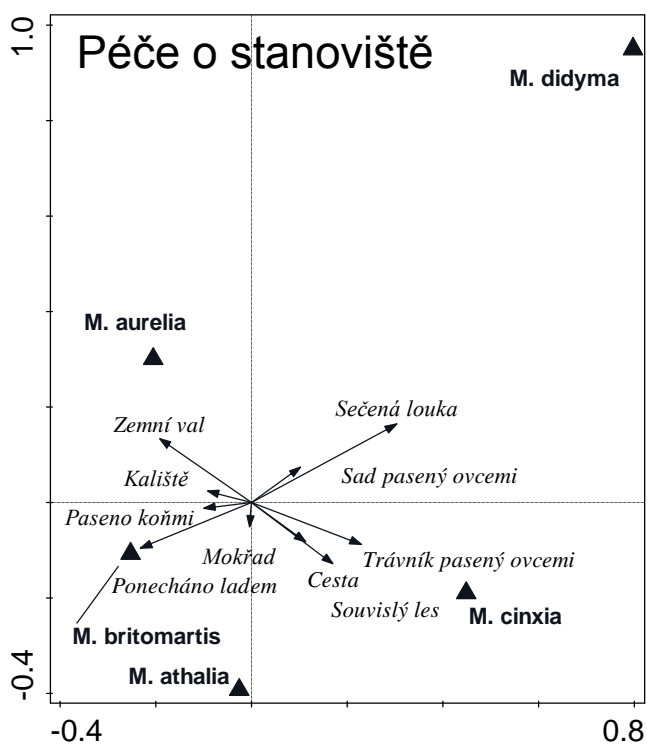
Tab. VI.: Výsledky RDA analýz, porovnávajících odchvyt dospělčů pěti druhů hnědásků na xerothermních lokalitách NP Podyjí.

Legenda: Osa1-Osa4 – vlastní hodnoty ordinačních os. Var – celková variabilita v datech vysvětlená modelem. F, p – výsledky Monte-Carlo permutačního testu.

	<i>Osa1</i>	<i>Osa2</i>	<i>Osa3</i>	<i>Osa4</i>	<i>var</i>	<i>F, p (1. osa)</i>	<i>F, p (vš. osy)</i>
<b>20 m</b>							
Land covers	0.0255	0.0080	0.0007	0.0004	3.4%	268.0***	91.6***
Land uses	0.0237	0.0074	0.0022	0.0009	3.4%	248.0***	90.6***
Covers   uses	0.0146	0.0022	0.0004	0.0001	2.8%	250.0***	74.7***
Uses   covers	0.0164	0.0042	0.0015	0.0002	3.7%	243.0***	83.4***
<b>50 m</b>							
Land covers	0.0309	0.0114	0.0019	0.0001	4.4%	326.0***	119.1***
Land uses	0.0211	0.0086	0.0025	0.0009	3.3%	221.0***	87.5***
Covers   uses	0.0149	0.0030	0.0002	0.0001	3.4%	295.0***	90.7***
Uses   covers	0.0114	0.0038	0.0011	0.0002	2.6%	185.0***	68.0***



Obr. 3: Výsledky vegetačních nároků jednotlivých druhů hnědásek na xerothermních plochách NP Podyjí.



Obr. 4: Výsledky stanovištních nároků jednotlivých druhů hnědásek na xerothermních plochách NP Podyjí.

## 7. DISKUSE

Studiem demografie a biotopových nároků pěti druhů hnědásků obývajících dvě xerothermní lokality NP Podyjí se podařilo získat poznatky o koexistenci těchto druhů na lokalitách, pro které se připravuje péče formou volné pastvy divokých koní. Vedle toho jsem získala celou řadu poznatků, vztahujících se k biologii studovaných motýlů.

### 7.1 Velikost populací a jejich fenologie

Fenologicky první *M. cinxia* se objevuje o několik dní dříve v Havraníkách, kde jsem nepodchytila úplný začátek doby letu a je to nejspíš dáno teplejším charakterem této lokality ve srovnání s Mašovickou střelnicí. Rovněž zde tento druh o několik dní dřív vymizel. Podobné fenologické posuny mezi lokalitami nejsou u motýlů, včetně hnědásků, ničím překvapivým (Weiss et al. 1988, Zimmermann et al. 2011a). Předpokládá se, že na krajinných škálách desynchronizují lokální kolonie a tím stabilizují metapopulační dynamiku (Tack et al. 2015). Na obou lokalitách druh dosahoval několikatisícové populace, větší počet v Havraníkách pravděpodobně odrážel větší plochu území s příhodnými podmínkami.

První dospělci *M. athalia* se objevovali zhruba od poloviny letu *M. cinxia*, zpočátku s pomalým nástupem. Z Havraníků, kde odhady populace nepřesáhly 500 jedinců, se krátce nato zcela vytratili. V Mašovicích byli naopak velmi početní (11 000 jedinců), po pomalém nástupu následoval výrazný vrchol populace před koncem června (samci), respektive začátkem července (samice).

*M. aurelia* a *M. britomartis* se vyskytovali jen na Mašovické střelnici, a to v desetitisícové, resp. dvacetitisícové populaci. Začátek doby letu se kryl s koncem doby letu *M. cinxia*, vrchol – který se u obou druhů kryl – připadal na začátek července, tedy asi týden po vrcholu *M. athalia*. U *M. britomartis* vrcholily obě pohlaví ve zhruba stejnou dobu, u *M. aurelia* předcházela vrchol samců asi o týden vrchol samic (tzv. protandrie: Fagestrom & Wiklund 1982).

Zatímco žádný z předchozích druhů se fenologicky nelišil od údajů uváděných v literatuře, *M. didyma* se chovala naprosto překvapivě. U tohoto druhu uvádějí různí autoři z různých částí Střední Evropy proměnlivý počet generací (Johannesen et al. 1997: jedna ve středním Německu; Beneš et al. 2002: jednu pro střední Čechy a až dvě pro jihovýchodní

Moravu; Klímová 2007: jedna generace v NPR Mohelenská hadcová step; Macek et al. 2015: tři pro jižnější oblasti Střední Evropy). Ze Středomoří Evropy pak je uváděn výskyt od března do října (Tolman & Lewington 2008). V našem případě se první jedinci na obou lokalitách objevili už koncem května, ovšem ve velmi nízkých počtech. Zatímco v Mašovicích tento „jednotlivý výskyt“ bez jakéhokoliv píku trval do konce července, v Havraníkách se na přelomu června a července objevila výrazná letní generace, která koncem července už doznívala. Získaná data vygenerovala pro Mašovice POPAN model s konstantní (a překvapivě vysokou, srov. Tab. II) denní pravděpodobností odchytů, napovídající, že zde žádné oddělené generace nebyly, respektive že počty jedinců mezi nimi byly tak vyrovnané, že je modelovací proces nerozlišil. Naopak v Havraníkách, vzhledem k výrazné červencové generaci, generoval POPAN pro všechny odchty naprosto nesmyslné odhady (tisíce ks) a až po redukci dat pouze na červenec se začal chovat realisticky. Interpretaci komplikuje skutečnost, že jsme lokality nesledovali v měsících srpnu – září, kdy by se mohla objevit třetí generace *M. didyma*. Navíc se právě v posledních letech objevují zprávy o zpětném šíření druhu do nedávno ještě opuštěných oblastí v rámci ČR – více lokalit ve Středních Čechách a na Střední a Západní Moravě. Ostatně ani v Mašovicích nebyl druh ještě před dekádu zaznamenán při sběru dat pro práci Čížek et al. (2013).

Popsaná situace má vícero možných vysvětlení, od dvou, respektive tří oddělených generací v Havraníkách a kontinuální doby letu bez výrazně oddělených generací v Mašovicích, až po možnost, že nejasně oddělených generací souvisejících se současným šířením motýla – v Mašovicích jsem mohla s kolegy zaznamenávat jedince, kteří se na lokalitě zastavovali jen během probíhající expanze druhu.

## 7.2 Mobilita

V analýze mobility jsem se omezila jen na základní popisné statistiky – celkovou trajektorii, nejdější přelet a průměrný přelet, které jsem srovnávala pro kombinace druhů, pohlaví a lokalit. Formálnější vyhodnocení mobility pomocí tzv. dispersal kernel funkcí (Hill et al. 1996), které jsou robustní například vůči nestejnému prochytní jednotlivých populací (Fric & Konvicka 2007), jsem zatím nestihla provést.

I ze současných předběžných výsledků je zřejmé, že téměř všechny kombinace druh x lokalita x pohlaví dokázaly překonat několikakilometrové vzdálenosti, a tudíž obsáhnout skoro celé plochy sledovaných lokalit. Výjimkami byly samice *M. athalia* z Havraníků, tam ale šlo o jedinou zpětně odchycenou samici, a samice *M. didyma* z Havraníků a Mašovic (17 označených a 2 zpětně odchycené samice). Průměrné a nejdelší přelety a průměrné přelety se pohybovaly v nižších stovkách metrů, což odpovídá situaci z mnoha studií hnědásků (např. Warren 1987a, Wahlberg et al. 2002, Zimmermann et al. 2011b, Novotny et al. 2012). V souladu s předpokladem závisely zjištěné délky celkových trajektorií na počtu odchyťů a době mezi odchyty, avšak u nejdelších přeletů a průměrných přeletů byla častější závislost pouze na počtu hodin mezi odchyty (přelety se nesčítají) (srov. Tab. IV).

Ze srovnání mobility uvnitř druhů jsem ve čtyřech případech zjistila větší mobilitu samců, u *M. didyma* stejnou mobilitu obou pohlaví. Mobilita samic je samozřejmě důležitější pro šíření druhů v krajině (např. Zimmermann et al. 2011b). Na druhé straně je mobilita samic hnědásků omezena tím, že musí nést velkou váhu vajíček a že nemalou část dospělého času tráví kladením, zatímco aktivní vyhledávání partnerů u samců je nutí přesunovat se v rámci lokality. Detailnější analýza dat by se měla zaměřit na možnost, že u samic jde spíše o cílené jednosměrné přelety, avšak u samců o kratší přelety v rámci lokality

Srovnání mezi lokalitami ukázalo na větší mobilitu *M. cinxia* v Havraníkách. Při vyšší prochytnosti Mašovic (Tab. I.) a srovnatelných počtech jedinců (Tab. II.) to odpovídá poznatku, že pozorovaná mobilita roste s plochou zkoumané lokality (Stevens et al. 2010). Vyšší mobilita *M. athalia* v Mašovicích odrážela o dva řády vyšší počet jedinců i to, že tento motýl využíval v Havraníkách jen zlomek lokality, kdežto v Mašovicích celou lokalitu. Ke shodné mobilitě *M. didyma* mezi lokalitami lze jenom připomenout nízké počty jedinců a rozložení doby letu do velmi dlouhé doby.

Srovnání mezi druhy ukázalo pro všechny tři parametry shodnou hierarchii. Nejmobilnější *M. athalia* je současně ze všech druhů nejrozšířenější v ČR. Cowley et al. (2001) zjistil, že v Británii vykazují rozšířenější motýli vyšší mobilitu. Druhým nejrozšířenějším ze sledovaných druhů je *M. cinxia*, z ČR je v posledních letech hlášeno jak zpětné šíření do některých oblastí (DBM ENTU) Solidní mobilitu vyžaduje i z Finska popsaná dynamika metapopulací s dočasným vymíráním a rekolonizací kolonií (Hanski 1999). Naopak u nejméně mobilní *M. aurelia* víme, že během minimálně jedné dekády se

nedokázala rozšířit z Mašovic přes kaňon Dyje do Havraníků, a o *M. britomartis* víme, že po vyhynutí v Havraníkách někdy po roce 2013 (DBM ENTU) ještě nestačila lokalitu zpětně obsadit.

### 7.3 Biotopové nároky

Tato práce se omezuje na biotopy dospělců. To nemůže k plnému pochopení nároků sledovaných druhů stačit, protože „habitem“ každého druhu je průnik jeho nároků ve všech vývojových stádiích (Dennis et al. 2003, Maes et al. 2014, Slancarova et al. 2015, Tropek et al. 2017). V sezóně, kdy vznikla tato práce, jsme s kolegy první data o larválních nárocích sebrali, nejsou však dosud statisticky zpracovány. Odkazuji na ně, kde mohou přispět k interpretaci výsledků o dospělých.

Záznamy o stanovištních nárocích získané ze zpětných odchyťů mohou samozřejmě být zatíženy chybou, optimálním přístupem pro studium stanovištních nároků by bylo rozdělení lokalit na stejně velké plošky (body, transekty apod.) a rovnoměrný čas trávený na každém z nich. To reálně skoro nikdo nedělá kvůli poměru pracnosti a získaných výsledků. Při obrovském datovém souboru, který jsem získala ze zpětných odchyťů, lze předpokládat, že údaje o preferencích dospělců budou věrohodné. Přesněji, že případné chyby se ve velkém datovém souboru ztratí (srov. též Slamova et al. 2013).

Pro analýzu nároků dospělců jsem zvolila dva pohledy na stanoviště, jeden charakterizující fyziognomii vegetace, jeden péči o území. V ordinačních analýzách vysvětlily oba přístupy srovnatelné procento variability. To, že nějaká vysvětlitelná variabilita i v modelech s kovariátami, napovídá, že skutečné nároky motýlů jsou dány nějakou kombinací fyziognomie vegetace a péče o ni. Digitalizované údaje o vzhledu vegetace jsou samozřejmě předem generalizovány a nejspíš trpí chybou danou velkou různorodostí vegetace přímo v terénu. Možná proto je variabilita vysvětlená ordinačními modely relativně malá. Přístup vhodný k podchycení detailu biotopových nároků prezentoval např. Tropek et al. (2017), který pro okáče *Hipparchia semele* zaznamenával detaily stanoviště přímo při zpětných odchycích. Šlo ale o druh žijící v mnohem nižší abundanci, zaznamenávat takto detailní údaje pro všechny odchycené hnědásky nebylo prakticky možné.



Vedle toho, že v Havraníkách oproti Mašovicím chyběly dva z pěti druhů, nebyli motýli různých druhů na svých lokalitách rozmístěni rovnoměrně (srov. Příloha I a Obr. 3-4). *M. cinxia* vyhledávala trávníky v blízkosti lesních okrajů, často udržované pastvou. Bylo to v souladu výskytem na suchých pastvinách a lesních lemech, uváděném od Skandinávie (Ojanen et al. 2013, Hanski et al. 2017) po Čínu (Zhou et al. 2012). Na těchto místech byly v době letu dospělců pozorovány velké porosty pravděpodobné živné rostliny, *Plantago lanceolata*, a byla zde pozorována i kladení (typicky do mírně disturbovaných míst, např. v zarůstajících kolejích po vozidlech). V pozdním srpnu, kdy by měla být zjiitelná larvální hnízda, se nám zde ale housenky nepodařilo detekovat. Rok 2017 byl na obou lokalitách extrémně suchý, Tack et al. (2015) uvádí, že sucho v době raných larválních instarů může populace naprosto zdecimovat. Bude zajímavé srovnat loňské a letošní údaje o dospělcích z probíhajícího transektového monitoringu. V Havraníkách připadala značná část záznamů imág z ploch, jež byly v plném létě paseny ovce, přičemž pastva v kombinaci se suchem na čas prakticky zlikvidovala dvouděložné rostlinstvo na pastvinách. I to ukazuje na nemožnost najít „optimální“ podmínky pastvy domácími zvířaty.

Inklinace druhu *M. athalia* k lesním lemům, stromům a absenci managementu rovněž koresponduje se známými nároky druhu – častou vazbou na lesní světliny a lemy (Warren 1987, Barnett & Warren 1995, Hodgson et al. 2009), které kolonizuje i v NP Podyjí (Sumpich 2011, Sebek et al. 2015). Z tohoto hlediska dávají smysl nízké počty zjištěné na bezlesých Havraníkách oproti vysokému odhadu početnosti na křovinaté Mašovické stělnici, i vysoká celková mobilita. Záznamy v Havraníkách pravděpodobně zachytily jen okraj vzájemně propojené „lesní“ populace, obývající kaňon Dyje. Navíc se odtud motýli během suchého a horkého července mohli stáhnout do stinnějších biotopů. V Mašovicích motýl naopak nacházel optimální podmínky v partiích s vyššími keři a mladými stromy.

*M. didyma* inklinovala ke středně vysokým trávníkům, udržovaným pastvou a sečí; v Havraníkách pak ještě k exponovaným skalkám. Klímová (2007) popsala afinitu k nejvyprahlejším, pastvou ovce udržovaným částem NPR Mohelenská hadcová step, kde se motýl vyvíjí na lnici kručinkolisté (*Linaria genistifolia*). Literatura však uvádí celou řadu živných rostlin (srov. např. Macek et al. 2015). Pospolité housenky jsou snadno detekovatelné jen po velmi krátkou dobu, proto jsme na jejich hledání rezignovali. Lnice kručinkolistá je hojná v nejteplejších částech Havranického vřesoviště (extrémní jihozápad

území). Na Mašovické střelnici jsem koncem srpna našla dospělou housenku na hojnější a ruderalní lnici obecné (*Linaria vulgaris*). Zatímco ve střední Evropě je *M. didyma* pokládána za silně teplomilnou, v jižnějších oblastech nemá tak vyhraněné stanovištní nároky, a v horkých létech se stává méně náročnou i ve Střední Evropě. Navíc byla nově z východní části areálu zjištěna neobvykle vysoká variabilita chromozomů i cytochromoxidázy I (tzv. bar-code) motýlů řazených k druhu *M. didyma*, což autoři interpretují jako polymorfní nebo dokonce polyfyletický “druh” (Pazhenkova et al. 2016). Podobně jako u jiných polymorfních druhů by kryptická diverzita mohla vysvětlit některé rozpory ohledně ekologie, počtu generací a podobně (srov. Dinca et al. 2011, Junker et al. 2015). Přesnější závěry o stanovištních nárocích druhu na sledovaných lokalitách zatím nelze učinit.

*M. britomartis* vykazoval nápadný vztah k vysokostébelným porostům s nízkými keři, ležícími ladem, v menší míře pak pasenými koňmi. V tomto typu porostů jsme nacházeli i larvální hnízda, využívající dva druhy vysokých rozrazilů: r. klasnatý (*Veronica spicata*) a r. ožankový (*V. teucrium*). Pro tento druh z Evropy prakticky chybí údaje o stanovištích, nepočítám-li údaj z Itálie, kde jej pokládají za relativně vlhkomilný (Cerrato et al. 2014) a zmínku z Maďarska, hovořící o společném výskytu s *M. athalia* a *M. aurelia* (Batori et al. 2012). Pozorování kolegů (J. Beneš, ústní sdělení) však popisují jeho biotopy z centra areálu (Jižní Ural) jako „řídké lesy a zarůstající pastviny“ a toto odpovídá našim zjištěním. Rovněž se zdá, že motýl býval v Podýjí rozšířen mnohem hojněji, než v současnosti (Šumpich 2011) a není vyloučeno, že obýval i dnes již zaniklé světlé lesy na svazích kaňonu. Nově prosvětlené experimentální plochy ve vlastním kaňonu však zatím nekolonizoval (Sebek et al. 2015). Výskyt na Mašovické střelnici je naopak znám teprve od poloviny minulé dekády (DBM ENTU), nejspíš zde zpočátku nebýval tak masový. Například roku 2009, při sběru dat pro práci Cizek et al. (2013) zde nebyl zaznamenán. Z uvedeného plyne, že ladem ponechané části Mašovické střelnice s vysokostébelnou vegetací a nízkými keři, připomínající pařezinu v prvých fázích obrázení dřevin, představují pro motýla právě v současné době optimální biotop.

Stanovištní nároky *M. aurelia* přímo vyplývají z vazby jeho larev na bohaté porosty jitrocele prostředního v kombinaci s hojným nektarem (Eichel & Fartmann 2008) a snad i úkrytem a zvětvím. Zatímco analýza založená na fyziogonomii vegetace poukázala na vazbu k trávníkům jakéhokoli typu, analýza založená na péči o vegetaci ukázala na úzký

vztah k zemním valům a přítomnosti kališť zvířat. Právě zde tvořil jitrocel kopinatý souvislé porosty a zde jsme našli nejvíce larválních hnízd. Jitrocel prostřední se vyskytoval i v sečených lučních porostech, ty však jednak byly čerstvě posečeny v době letu motýla a také zde možná dochází k poškozením larválních hnízd.

#### 7.4 Druhov<sup>á</sup> ochrana a potenciální dopady volné pastvy koní

Na základě dosavadních poznatků lze předpokládat, že pastva bude mít jednoznačně pozitivní dopad na populace *M. cinxia*, *M. aurelia* a *M. didyma*. V prvním případě udrží či rozšíří krátkostébelné trávníky a lemy, a to bez nárazově negativních dopadů stávající pastvy ovci (preferance dvouděložných před jednoděložnými a tím podpora travin). Ve druhém případě dojde zcela jistě ke zvětšení krátkostébelných narušovaných plošek, včetně kališť, a k zastavení sukcese dřevin na zemních valech. Pro *M. didyma* pak bude pozitivní obecné rozšíření výhřevných ploch na úkor náletu dřevin.

Co se týká *M. athalia*, tam může pastva koní v Mašovicích mírně zredukovat současné porosty vysokých keřů – optimální habitat druhu. Protože však na obou lokalitách zasáhne pastva i do stávajících lesních porostů, které se pro druh stanou vhodnějšími, bude výsledek neutrální (Mašovice) až pozitivní (Havraníky). Mějme však na paměti, že stepní trávníky nejsou pro motýla klíčovým stanovištěm v NP Podyjí, mnohem důležitější pro něj bude prosvětlení lesních porostů ve vlastním kaňonu Dyje (srov. Sebek et al. 2015).

Méně jednoznačné jsou dopady na *M. britomartis*. Mašovická střelnice pravděpodobně v současnosti představuje poslední životaschopnou populaci tohoto kriticky ohroženého motýla v ČR a je pro jeho ochranu absolutně klíčová. První fáze pastvy koní jsou situovány do centra výskytu hnědáka a redukce „vysokostébelné“ bylinné vegetace by mohla být ohrožující. Na druhé straně je třeba připomenout, že bez pastvy by tato stanoviště brzy podlehla sukcesi a motýl by vymizel. Proto bude nutné udržovat pastvu na takové intenzitě, která na Mašovické střelnici udrží i vysokostébelnou vegetaci s dostatkem kvetoucích bylin a oběma živými rostlinami motýla. Protože však pravým stanovištěm *M. britomartis* bývaly pařeziny, mělo by současně s pastvou koní být přistoupeno k prosvětlení přilehlých lesních porostů.

Nedávné vymizení *M. britomartis* z Havraníků si vysvětlují tak, že péče o lokalitu, byť vzorně různorodá, je vzhledem k nárokům motýla buď příliš intenzivní (pastva ovcí, seč), nebo nedostatečná (zarůstání SZ partií dřevinami, včetně invazního trnovníku akátu (*Robinia pseudoacacia*)). V tomto případě může pastva koní jediné pomoci, a pokud *M. britomartis* Havranická vřesoviště sám zpětně nekolonizuje, bude na místě provést jeho repatriaci.

Pro spekulace o dopadech pastvy koní je dále podstatné, že mobilita všech druhů umožňuje jedincům překonání celých ploch lokalit. Znamená to, že i kdyby pastva měla lokálně negativní dopady, dopady v některé části území mohou být kompenzovány vznikem vhodných podmínek jinde.

## 8. ZÁVĚR

Přestože je doplnění přírodních stanovišť o chybějící ekosystémové inženýry (rewilding, v tuzemských poměrech skromněji volná pastva velkých spásačů) hojně diskutováno a čím dál častěji i prakticky realizováno, existuje jen málo projektů, které by zahrnuly důkladné zmapování přírodních podmínek před akcí. V tomto ohledu jsou projekty zahajované v ČR unikátní a mají velkou šanci přispět nejen k ochraně přírody, ale i k ekologickému poznání. Na xerothermních stanovištích NP Podyjí jsou vedle populační ekologie pěti hnědásků monitorovány i změny fauny ostatních druhů motýlů, hmyz padající do zemních pastí, koprofágní hmyz a změny vegetace. Protože každý „rewildingový“ projekt je nutně unikátní, doporučují např. Root-Bernstein et al. (2017) obejít problém tzv. pseudoreplikací právě detailním studiem dopadů na jednotlivé druhy.

Popis populačních parametrů pěti druhů hnědásků na lokalitách určených k volné pastvě herbivorů může být dobrým základem tohoto přístupu. Dalšími kroky, které by měly navázat na moji bakalářskou práci, by měla být důkladnější analýza biotopových nároků larev studovaných druhů, a opakování studie na dospělících, jakmile budou v terénu patrné dopady volné pastvy.

## 9. LITERATURA

- AHOLA V., WAHLBERG N. & FRILANDER M. J. 2017. Butterfly genomics: insights from the genome of *Melitaea cinxia*. *Annales Zoologici Fennici*, 54, 275-291
- AKAIKE H. 1974. New look at statistical-model identification. *AC19*, 716-723
- BENES J. & KONVICKA M. (eds.) 2002. Motýli České republiky: Rozšíření a ochrana, vol. 1 + 2, 857 pp.
- BOCHERENS H., HOFMAN-KAMIŃSKA E., G. DRUCKER D., SCHMÖLCKE U. & KOWALCZYK R. 2015. European Bison as a Refugee Species? Evidence from Isotopic Data on Early Holocene Bison and Other Large Herbivores in Northern Europe. *PLoS One*, 10(2)
- BARNETT L. K. & WARREN M. S. 1995. Species Action Plan: Heath Fritillary *Melitaea athalia*. *Butterfly Conservation*, East Lulworth, UK. 24p.
- BATORI E., PECSENYE K., BERECZKI J. & VARGA Z. 2012. Patterns of genetic and taxonomic differentiation in three *Melitaea* (subg. *Melicta*) species (Lepidoptera, Nymphalidae, Nymphalinae). *Journal of Insect Conservation*, 16, 647-656
- BENES J., CIZEK O., DOVALA J. & KONVICKA M. 2006. Intensive game keeping, coppicing and butterflies: The story of Milovický Wood, Czech Republic. *Forest Ecology and Management*, 237, 353-365
- BENNETT V. J., BETTS M. G. & SMITH, W. P. 2014. Influence of thermal conditions on habitat use by a rare spring-emerging butterfly *Euphydryas editha taylori*. *Journal of Applied Entomology*, 138, 623-634
- 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, 415-431
- BONARI G., FAJMÓN K., MALENOVSKY I., ZELENY D., HOLUSA J., JONGEPIEROVA I., KOCAREK P., KONVICKA O., URICAR J. & CHYTRY 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
- BOTHAM M. S., ASH D., ASPEY N., BOURN N. A. D., BULMAN C. R., ROY D. B., SWAIN J., ZANNESE A. & PYWELL R. F. 2011. The effects of habitat fragmentation on niche requirements of the marsh fritillary, *Euphydryas aurinia*, (Rottensburg, 1775) on calcareous grasslands in southern UK. *Journal of Insect Conservation*, 15, 269-277
- BROWN I. L. & EHRLICH P. R. 1980. Population biology of the checkerspot butterfly, *Euphydryas chalcedona* structure of the Jasper ridge colony. *Oecologia*, 47, 239-251
- BROWN L. M. & CRONE E. E. 2016. Minimum area requirements for an at-risk butterfly based on movement and demography. *Conservation Biology*, 30, 103-112

- CAJO J. F. T. B. & SMILAUER P. 2002. Canoco for Windows version 4.5 – Biometris Plant Research International, Wageningen
- CASACCI L. P., CERRATO C., BARBERO F., BOSSO L., GHIDOTTI S., PAVETO M., PESCE M., PLAZIO E., PANIZZA G., BALLETO E. VITERBI R. & BONELLI S. 2015. Dispersal and connectivity effects at different altitudes in the *Euphydryas aurinia* complex Across its European range, the *Euphydryas aurinia* complex (Annex II of the Habitats Directive). *Journal of Insect Conservation*, 19, 265-277
- CERRATO C., BONELLI S., LOGLISCI N. & BALLETO 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, 163-170
- CIZEK O. & KONVICKA M. 2005. What is a patch in a dynamic metapopulation? Mobility of an endangered woodland butterfly. *Euphydryas maturna*. *Ecography*, 28, 791-800
- CIZEK O., VRBA P., BENES J., HRAZSKY Z., KOPTIK J., KUCERA T., MARHOUL P., ZAMECNIK J. & KONVICKA M. 2013. Conservation Potential of Abandoned Military Areas Matches That of Established Reserves: Plants and Butterflies in the Czech Republic. *PLoS ONE* 8(1)
- COWLEY M. J. R., THOMAS C. D., ROY D. B., WILSON R. J., LEON-CORTES J. L., GUTIERREZ 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, 410-425
- CURTIS R. J., BOTHAM M. S., BRERETON T. M. & ISAAC N. J. B. 2015. The Rise and Demise of the Glanville fritillary on the Isle of Wight. *Journal of Insect Conservation*, 19, 305-311
- CURTIS R. J. & ISAAC N. J. B. 2015. The effect of temperature and habitat quality on abundance of the Glanville fritillary on the Isle of Wight: implications for conservation management in a warming climate. *Journal of Insect Conservation*, 19, 217-225
- DENNIS R. L. H., SHREEVE T. G. & VAN DYCK H. 2003. Towards a functional resource-based concept for habitat: a butterfly biology viewpoint. *Oikos*, 102, 417-426
- DINCA V., LUKHTANOV V. A., TALAVERA G. & VILA R. 2011. Unexpected layers of cryptic diversity in wood white Leptidea butterflies. *Nature communications*, 2, 324
- EICHEL S. & FARTMANN T. 2008. Management of calcareous grasslands for Nickerl's fritillary (*Melitaea aurelia*) has to consider habitat requirements of the immature stages, isolation, and patch area. *Journal of Insect Conservation*, 12, 677-688
- EHRlich P.R. & HANSKI I (eds.) 2004. On the Wings of Checkerspot: A Model System for Population Biology. Oxford University Press, 371 + xii pp.
- FABRITIUS H. & MCBRIDE M. 2017. Modelling habitat persistence and impacts of management on the habitats of an endangered butterfly. *Insect Conservation and Diversity*, 10, 200-210

- FAGERSTROM T. & WIKLUND C. 1982. Why do males emerge before females – protandry as a mating strategy in male and female butterflies. *Oecologia*, 52, 164-166
- FOREJT M., SKALOS J., PEREPONOVA A., PLIENINGER T., VOJTA J. & SANTRUCKOVA M. 2017. Changes and continuity of wood-pastures in the lowland landscape i Czechia. *Applied Ecology*, 79, 235-244
- FRIC Z. & KONVICKA M. 2007. Dispersal kernels of butterflies: Power-law functions are invariant to marking frequency. *Basic and Applied Ecology*, 8, 377-386
- FRIC Z., HULA V., KLIMOVA M., ZIMMERMANN K. & KONVICKA M. 2010. Dispersal of four fritillary butterflies within identical landscape. *Ecological Research*, 25, 543-552
- GILPHIN M. & HANSKI I. 1991. Metapopulation dynamics: Empirical and theoretical investigations. *Biological Journal of the Linnean Society*, 42, 1,2
- HABEL J. C., MEYER M. & SCHMITT T., 2009. The genetic consequence of differing ecological demands of a generalist and a specialist butterfly species. *Biodiversity and Conservation*, 18, 1895-1908
- HANSKI I. 1999. Metapopulation Ecology. Oxford Series in Ecology and Evolution, Oxford University Press, 324 pp.
- HANSKI I. & SACCHERI I. 2006. Molecular-level variation affects population growth in a butterfly metapopulation. *Plos Biology*, 4, 719-726
- HANSKI I., SCHULZ T., WONG S. C., AHOLA V., RUOKOLAINEN A. & OJANEN SP. 2017. Ecological and genetic basis of metapopulation persistence of the Glanville fritillary butterfly in fragmented landscapes. *Nature Communications*, 8, 14504
- HANSKI I., KUUSSAARI M. & NIEMINEN M. 1994. Metapopulation structure and migration in the butterfly *Melitaea cinxia*. *Ecology*, 75, 747-762
- HARRISON S., MURPHY D. D. & EHRLICH P. R. 1988. Distribution of the Bay Checkerspot butterfly, *Euphydryas bayensis* – Evidence for metapopulation model. *American Naturalist*, 132, 360-382
- HENNING K., LORENZ A., VON OHEIMB G., HAERDTLE W. & TISCHEW S. 2017. Year-round cattle and horse grazing supports the restoration of abandoned, dry sandy grassland and heathland communities by suppressing *Calamagrostis epigejos* and enhancing species richness. *Journal for Nature Conservation*, 40, 120-130
- HILL J. K., THOMAS C. D. & LEWIS O. T. 1996. Effects of habitat patch size and isolation on dispersal by *Hesperia comma* butterflies: Implications for metapopulation structure. *Journal of Animal Ecology*, 65, 725-735
- 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, 2743-2751

JANOVSKY Z., JANOVSKA M., WEISER M., HORCICKOVA E., RIHOVA D. & MÜNZBERGOVÁ Z. 2016. Surrounding vegetation mediates frequency of plant–herbivore interactions in leaf-feeders but not in other herbivore groups. *Basic and Applied Ecology*, 17, 352-359.

JERRENTROP J. S., WRAGE-MONNIG N., ROVER K. U. & ISSELSTEIN J. 2014. Grazing intensity affects insect diversity via sward structure and heterogeneity in a long-term experiment. *Journal of Applied Ecology*, 51, 968-977

JIRKU M. & DOSTAL D. 2015. Alternativní management ekosystémů: Metodika zavedení chovu býložravých savců jako alternativního managementu vybraných lokalit. 189 pp.

JOHANNESSEN J., VEITH M. & SEITZ A. 1996. Population genetic structure of the butterfly *Melitaea didyma* (Nymphalidae) along a northern distribution range border. *Molecular Ecology*, 5, 259-267.

JOHNSON C. N. 2009. Ecological consequences of Late Quaternary extinctions of megafauna. *Proceedings of the Royal Society B-biological Sciences*, 276, 2509-2519

JUNKER M., ZIMMERMANN M., RAMOS A. A., GROS P., KONVICKA M., NEVE G., RAKOSY L., TAMMARU T., CASTILHO R. & SCHMITT T. 2015. Three in One-Multiple Faunal Elements within an Endangered European Butterfly Species. *Plos one*, 10, e0142282

KLIMOVA M. 2007. Populační struktura a přežívání hnědáka květelového (*Melitaea didyma*) v Národní přírodní rezervaci Mohelenská hadcová step (Lepidoptera: Nymphalidae). MSc. thesis, in Czech] – 47 pp., Faculty of Biological Sciences, University of South Bohemia, České Budějovice, Czech Republic

KONVICKA M., BENES J. & CIZEK L. 2005. Ohrožený hmyz nelesních stanovišť: ochrana a management. *Sagittaria*, 127 pp.

KRUSE M., STEIN-BACHINGER K., GOTTWALD F., SCHMIDT E., HEINKEN T. 2016. Influence of grassland management on the biodiversity of plants and butterflies on organic suckler cow farms. *Tuexenia*, 36, 97-119

KUUSAARI M., NIEMINEN M. & HANSKI I. 1996. An experimental study of migration in the Glanville fritillary butterfly *Melitaea cinxia*. *Journal of Animal Ecology*, 65, 791-801

KUUSAARI M., SACCHERI I., CAMARA M. & HANSKI I. 1998. Allee effect and population dynamics in the Glanville fritillary butterfly. *Oikos*, 82, 384-392

LONG E. C., THOMSON R. C. & SHAPIRO A. M. 2014. A time-calibrated phylogeny of the butterfly tribe Melitaeini. *Molecular Phylogenetics and Evolution*. 79, 69-81

LONG E. C., HAHN T. P. & SHAPIRO A. M. 2014. Variation in wing pattern and palatability in a female-limited polymorphic mimicry system. *Ecology and Evolution*. 4, 4543–4552



- 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 Science of the United States of America*, 113, 838-846
- MAES D., JACOBS I., SEGERS N., VANREUSEL W., VAN DAELE T., LAURIJSSENS G. & VAN DYCK H. 2014. A resource-based conservation approach for an endangered ecotone species: the Ilex Hairstreak (*Satyrrium ilicis*) in Flanders (north Belgium). *Journal of Insect Conservation*, 18, 939-950
- 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, 538-548
- MERCKX T. & PEREIRA H. M. 2015. Reshaping agri-environmental subsidies: From marginal farming to large-scale rewilding. *Basic and Applied Ecology*, 16, 95-103
- MOILANEN A. & HANSKI I. 1998. Metapopulation dynamics: Effects of habitat quality and landscape structure. *Ecology*, 79, 2503-2515
- MURPHY D.D., MENNINGER M.S., EHRLICH P.R. & WILCOX, 1986. Balocal-population dynamics of adult butterflies and the conservation status of 2 closely related species. *Special biological conservation*, 37, 201-223
- NIEMINEN M., SINGER M. C., FORTELIUS W., SCHOPS K. & HANSKI I. 2001. Experimental confirmation that inbreeding depression increases extinction risk in butterfly populations. *American Naturalist*, 157, 237-244
- NOVOTNY D., KONVICKA M. & ZDENEK F.F. 2012. Can brief marking campaigns provide reliable dispersal estimates? A Nickerl's Fritillary (*Melitaea aurelia*, Lepidoptera: Nymphalidae) case study. *Entomologica Fennica*, 23, 155-164
- ÖCKINGER E., ERIKSSON A. K. & SMITH H. G. 2006. Effects of grassland abandonment, restoration and management on butterflies and vascular plants. *Biological Conservation*, 133, 291-300
- OLFF H. & RITCHIE M. E. 1998. Effects of herbivores on grassland plant diversity. *Trends in Ecology & Evolution*, 13, 261-265
- OJANEN S. P., NIEMINEN M., MEYKE E., POYRY J. & HANSKI I. 2013. Long-term metapopulation study of the Glanville fritillary butterfly (*Melitaea cinxia*): survey methods, data management, and long-term population trends. *Ecology and Evolution*, 3, 3713-3737
- ORSINI L., WHEAT C. W., HAAG C. R., KVIST J., FRILANDER M. J. & HANSKI I. 2009. Fitness differences associated with Pgi SNP genotypes in the Glanville fritillary butterfly (*Melitaea cinxia*). *Journal of Evolutionary Biology*, 22, 367-375
- OVASKAINEN O. & HANSKI I. 2004. From individual behavior to metapopulation dynamics: Unifying the patchy population and classic metapopulation models. *American Naturalist*, 164, 364-377

- PETRICEK V. 1999. Péče o chráněná území: I. Nelesní společenstva. 451 pp. *AOPK ČR Praha*, monografie
- PAZHENKOVA 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, 697-717
- PIRES M. M., GUIMARAES P. R., GALETTI M. & JORDANO P. 2018. Pleistocene megafaunal extinctions and the functional loss of long-distance seed-dispersal services. *Ecography*, 41, 153-163
- POLECHOVA J. & STORCH D. 2008. Ecological Niche. *Encyclopedia of Ecology*, Pages 1088-1097
- POSCHLOD P. & WALLISDEVRIES M. F. 2002. The historical and socioeconomic perspective of calcareous grasslands - lessons from the distant and recent past. *Biological conservation*, 104, 361-376
- R CORE TEAM. 2012. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria
- REIF J., MARHOUL P., CIZEK O. & KONVICKA M. 2011. Abandoned military training sites are an overlooked refuge for at-risk open habitat bird species. *Biodiversity and Conservation*, 20, 3645-3662
- ROOT-BERNSTEIN M., GALETTI M. & LADLE R. J. 2017. Rewilding South America: Ten key questions. *Perspectives in Ecology and Conservation*, 15, 271-281
- SACCHERI I., KUUSSAARI M., KANKARE M., VIKMAN P., FORTELIUS W. & HANSKI I. 1998. Inbreeding and extinction in a butterfly metapopulation. *Nature*, 392, 491-494
- SADLO J., CHYTRY M. & PYSEK P. 2007. Regional species pools of vascular plants in habitats of the Czech Republic. *Preslia*, 79, 303-321
- SEBEK P., BACE R., BARTOS M., BENES J., CHLUMSKA Z., DOLEZAL J., DVORSKY M., KOVAR J., MACHAC O., MIKATOVA B., PERLIK M., PLATEK M., POLAKOVA S., SKORPIK M., STEJSKAL R., SVOBODA M., TRNKA F., VLASIN M., ZAPLETAL M. & CIZEK L. 2015. Does a minimal intervention approach threaten the biodiversity of protected areas? A multi-taxa short-term response to intervention in temperate oak-dominated forests. *Forest Ecology and Management*, 358, 80-89
- SLAMOVA I., KLECKA J. & KONVICKA M. 2013. Woodland and grassland mosaic from a butterfly perspective: habitat use by *Erebia aethiops* (Lepidoptera: Satyridae). *Insect Conservation and Diversity*, 6, 243-254
- SLANCAROVA J., BEDNAROVA B., BENES J. & KONVICKA M. 2012. How life history affects threat status: Requirements of two *Onobrychis*-feeding lycaenid butterflies, *Polyommatus damon* and *Polyommatus thersites*, in the Czech Republic. *Biologia*, 67, 1175-1185

- SLANCAROVA J., VRBA P., PLATEK M., ZAPLETAL M., SPITZER L. & KONVICKA M. 2015. Co-occurrence of three Aristolochia-feeding Papilionids (*Archon apollinus*, *Zerynthia polyxena* and *Zerynthia cerisy*) in Greek Thrace. *Journal of natural history*, 49, 1825-1848
- SMIT C., RUIFROK J. L., VAN KLINK R. & OLFF H. 2015. Rewilding with large herbivores: The importance of grazing refuges for sapling establishment and wood-pasture formation. *Biological conservation*, 182, 134-142
- SOMERVUO P., KVIST J., IKONEN S., AUVINEN P., PAULIN L., KOSKINEN P., HOLKM L., TAIPALE M., DUPLOUY A., RUOKOLAINEN A., SAARNIO S., SIREN J., KOHONEN J., CORANDER J., FRILANDER M. J., AHOLA V. & HANSKI I. 2014. Transcriptome Analysis Reveals Signature of Adaptation to Landscape Fragmentation. *Plos One*, 9, e101467
- STEVENS V. M. & BAGUETTE M. 2010a. A meta-analysis of dispersal in butterflies. *Biological Reviews*, 85, 625–642.
- SUMPICH J. 2011. Motýli Národních parků Podyjí a Thayatal. Die Schmetterlinge der Nationalparke Podyjí und Thayatal. Správa Národního parku Podyjí, Znojmo, 428 pp.
- SUMPICH J. & KONVICKA M. 2012. Moths and management of a grassland reserve: regular mowing and temporary abandonment support different species. *Biologia*, 67, 973-987
- 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, 20150173
- TOLMAN T. & LEWINGTON R. 2008. Collins Butterfly Guide: The most complete guide to the butterflies of Britain and Europe. *HarperCollins Publishers*, 384 pp.
- TOROK P., AMBARLI D., KAMP J., WESCHE K. & DENGLER J. 2016. Step(pe) up! Raising the profile of the Palaearctic natural grasslands. *Biodiversity and conservation*, 25, 2187-2195
- TRAPPE J., KUNZ F., WEKING S. & KAMP J. 2017. Grassland butterfly communities of the Western Siberian forest steppe in the light of post-Soviet land abandonment. *Journal of Insect Conservation*, 21, 813-826
- TROPEK R., CIZEK O., KADLEC T. & KLECKA J. 2017. Habitat use of *Hipparchia semele* (Lepidoptera) in its artificial stronghold: necessity of the resource-based habitat view in restoration of disturbed sites. *Polish Journal of Ecology*, 65, 385-399
- VANDEGEHUCHTE M. L., TRIVELLONE V., SCHUTZ M., FIRN J., DE SCHAETZEN F. & RISCH A. C. 2018. Mammalian herbivores affect leafhoppers associated with specific plant functional types at different timescales. *Functional Ecology*, 32, 545-555

- VAN KLINK R., VAN DER PLAS F., VAN NOORDWIJK C. G. E., WALLIS DE VRIES M. F. & OLFF H. 2015. *Biological reviews*, 90, 347-366
- VAN NOORDWIJK C. G. E., FLIERMAN D.E., REMKE E., WALLISDEVRIES M. F. & BERG M. P. 2012. Impact of grazing management on hibernating caterpillars of the butterfly *Melitaea cinxia* in calcareous grasslands. *Journal of insect conservation*, 16, 909-920
- VODKA S., KONVICKA M. & CIZEK L. 2009. Habitat preferences of oak-feeding xylophagous beetles in a temperate woodland: implications for forest history and management. *Journal of Insect Conservation*, 13, 553-562
- VOGEL K. & JOHANNESSEN J. 1996. Research on population viability of *Melitaea didyma* (Esper, 1799) (Lepidoptera, Nymphalidae). In: Settele J, Margules C, Poschold P, Henle K (eds), *Species survival in Fragmented Landscapes*. pp. 262-267. Kluwer Academic, Dordrecht.
- WAHLBERG N., KLEMETTI T., SELONEN V. & HANSKI I. 2002. Metapopulation structure and movements in five species of checkerspot butterflies. *Oecologia*, 130, 33-43
- WAHLBERG N. & SACCHERI I. 2007. The effects of Pleistocene glaciations on the phylogeography of *Melitaea cinxia* (Lepidoptera: Nymphalidae). *European Journal of Entomology*, 104, 675-684
- WARREN M. S. 1987a. The ecology and conservation of the Heath fritillary butterfly, *Mellicta athalia*. 2. Adult-population structure and mobility. *Journal of Applied ecology*, 24, 483-498
- WARREN M. S. 1987b. The Ecology and Conservation of the Heath Fritillary Butterfly, *Mellicta athalia*. III. Population Dynamics and the Effect of Habitat Management. *Journal of Applied Ecology*, 24, 499-513
- WARREN M. S. 1991. The successful conservation of an endangered species, the Heath fritillary butterfly *Mellicta athalia*. *Britain Biological Conservation*, 55, 37-56
- WARREN M. S. 1994. The UK status and suspected metapopulation structure of a threatened European butterfly, the Marsh fritillary *Eurodryas aurinia*. *Biological Conservation*, 67, 239-249
- WEISS S. B., MURPHY D. D. & WHITE R. R. 1988. Sun, Slope, and Butterflies: Topographic Determinants of Habitat Quality for *Euphydryas Editha*. *Ecology*, 69, 1486-1496
- WHITE G. C. & BURNHAM K. P. 1999. Program MARK: survival estimation from populations of marked animals. *Bird study*, 46, 120-139
- ZHOU Y., CAO Y. D., CHEN H. Q., LONG Y., YAN F. M., XU C. R. & WANG R. J. 2012. Habitat utilization of the Glanville fritillary butterfly in the Tianshan Mountains, China, and its implication for conservation. *Journal of insect conservation*, 16, 207-214

ZIMMERMANN K., BLAZKOVA P., CIZEK O., FRIC Z., HULA V., KEPKA P., NOVOTNY D., SLAMOVA I. & KONVICKA M. 2011a. Demography of adults of the Marsh fritillary butterfly, *Euphydryas aurinia* (Lepidoptera: Nymphalidae) in the Czech Republic: Patterns across sites and seasons. *European Journal of Entomology*, 108, 243-254

ZIMMERMANN K., FRIC Z., JISKRA P., KOPECKOVA M., VLASANEK P., ZAPLETAL M. & KONVICKA M. 2011b. Mark-recapture on large spatial scale reveals long distance dispersal in the Marsh Fritillary, *Euphydryas aurinia*. *Ecological Entomology*, 36, 499-510

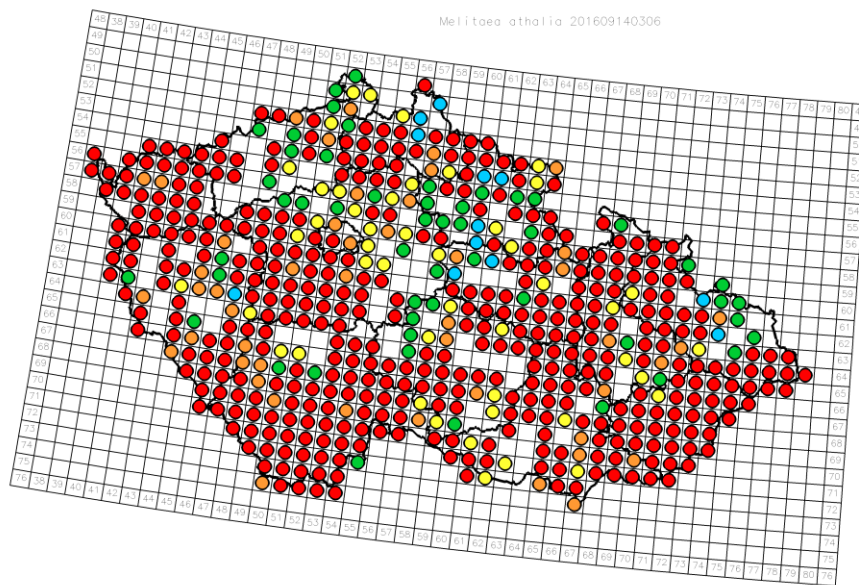
ZIMMERMANN M., AUBERT J. & DESCIMON H. 1999. Molecular systematics of the Melitaeinae, *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences - Series III - Sciences de la Vie – Life Sciences*, 322, 429-439

## 10. PŘÍLOHY

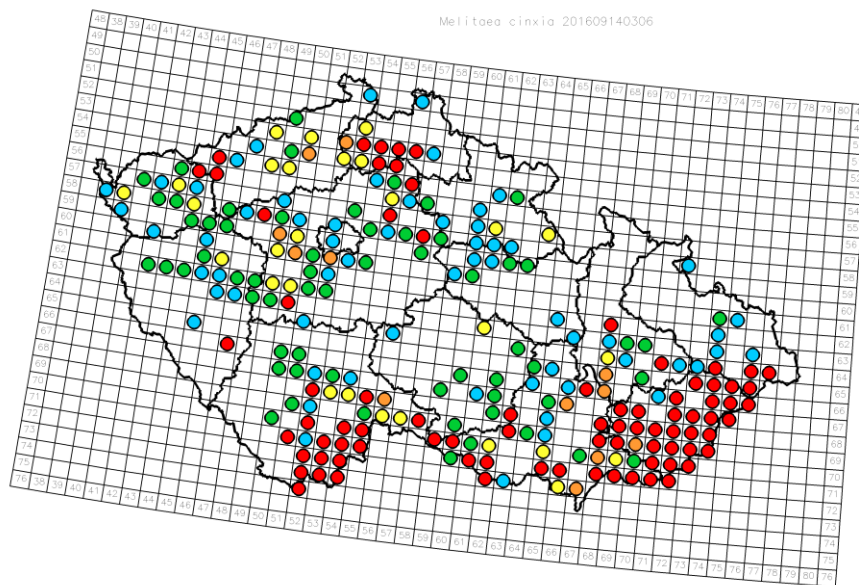
**Příloha 1** Mapky se čtvercovým zobrazením výskytu jednotlivých druhů hnědásků. (Data ze databáze Mapování motýlů ČR, Entomologický ústav BC AV ČR)

Legenda: červeně výskyt 2002-16, oranžově 1995-2001, žlutě 1981-1994, zeleně 1951-80, modře do roku 1950

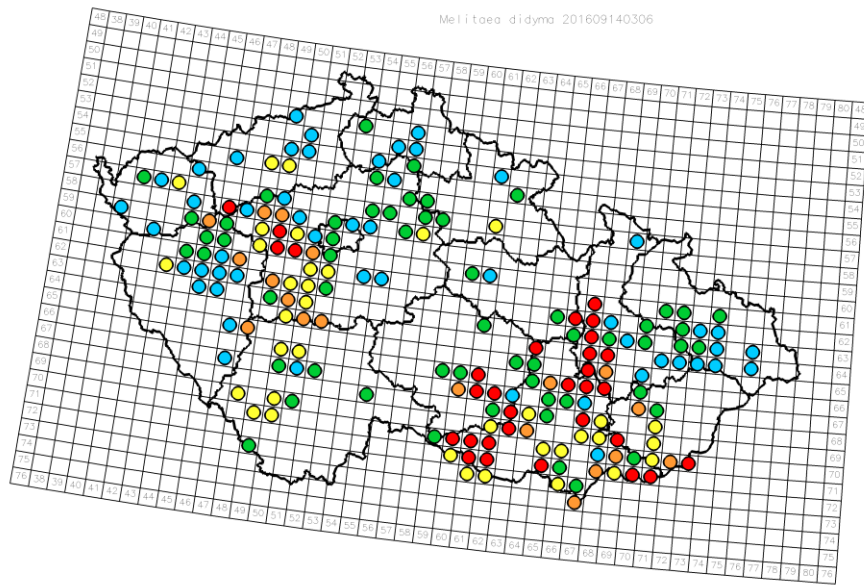
*M. athalia*



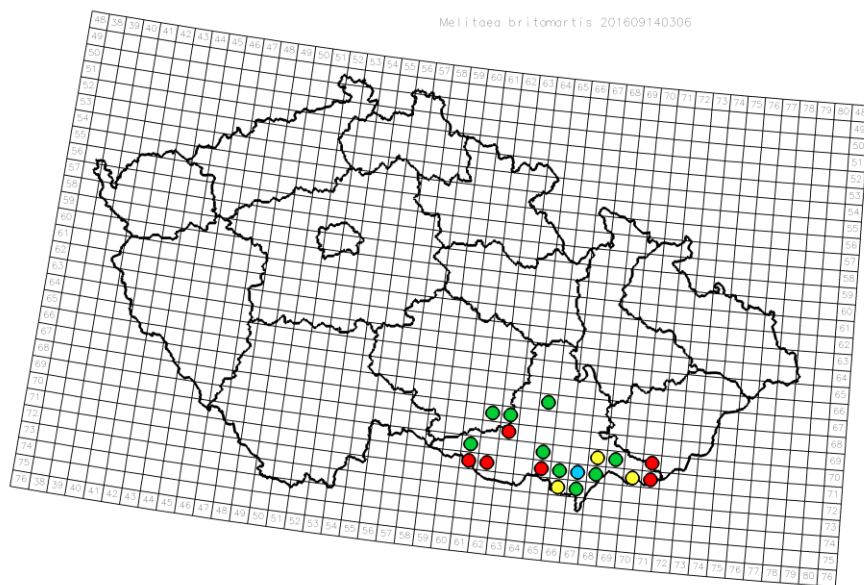
*M. cinxia*



*M. didyma*

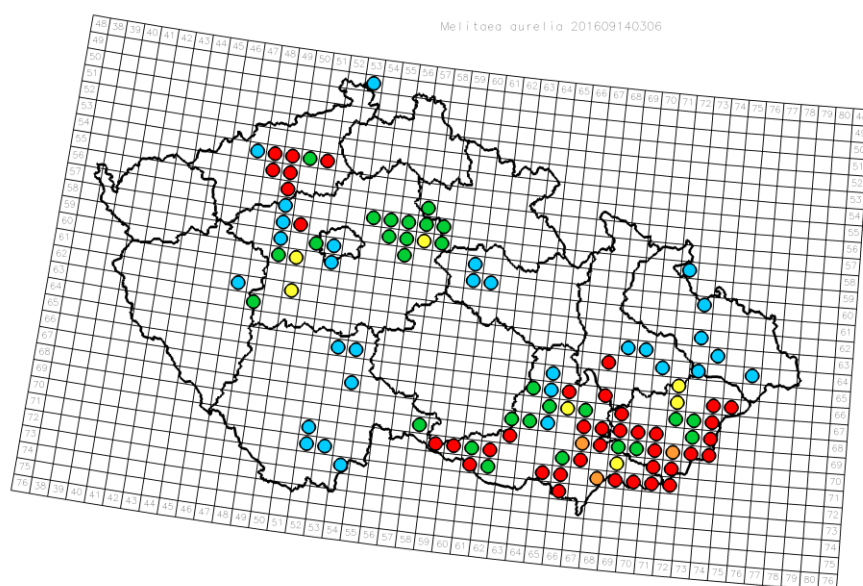


*M. britomartis*



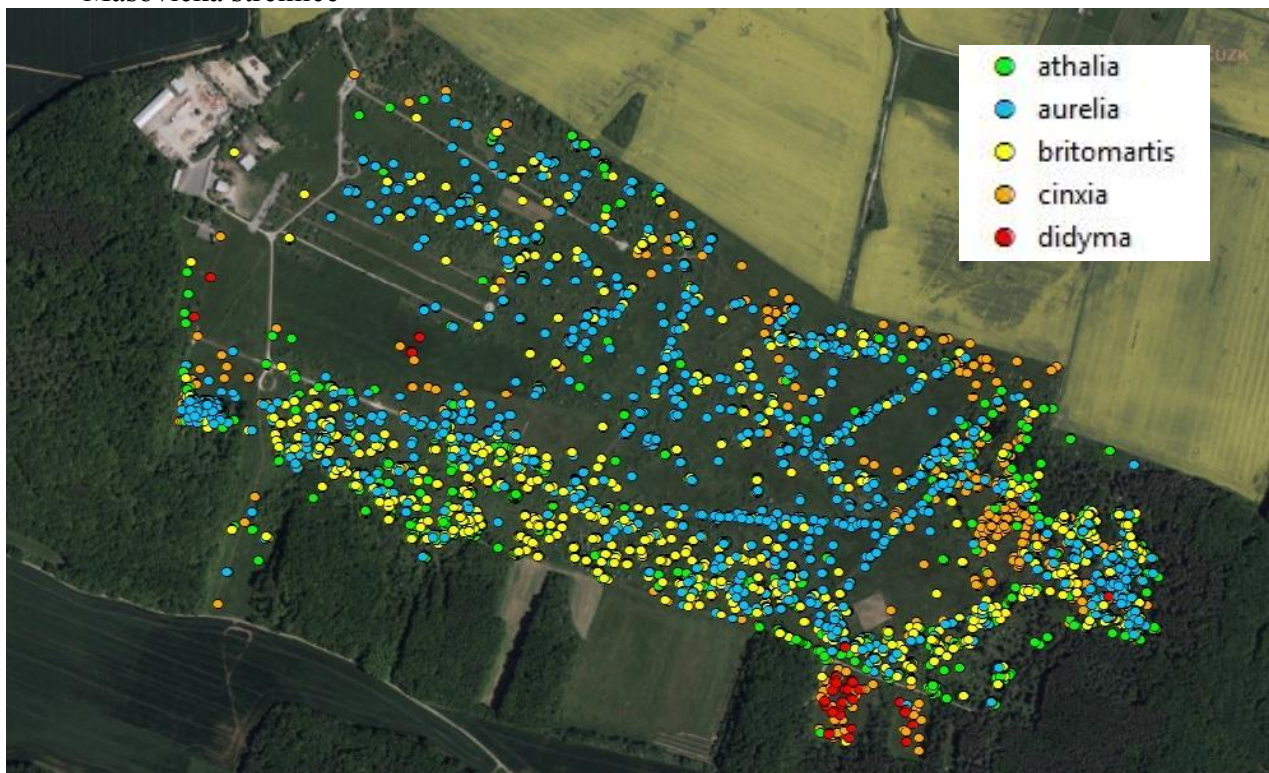


*M. aurelia*



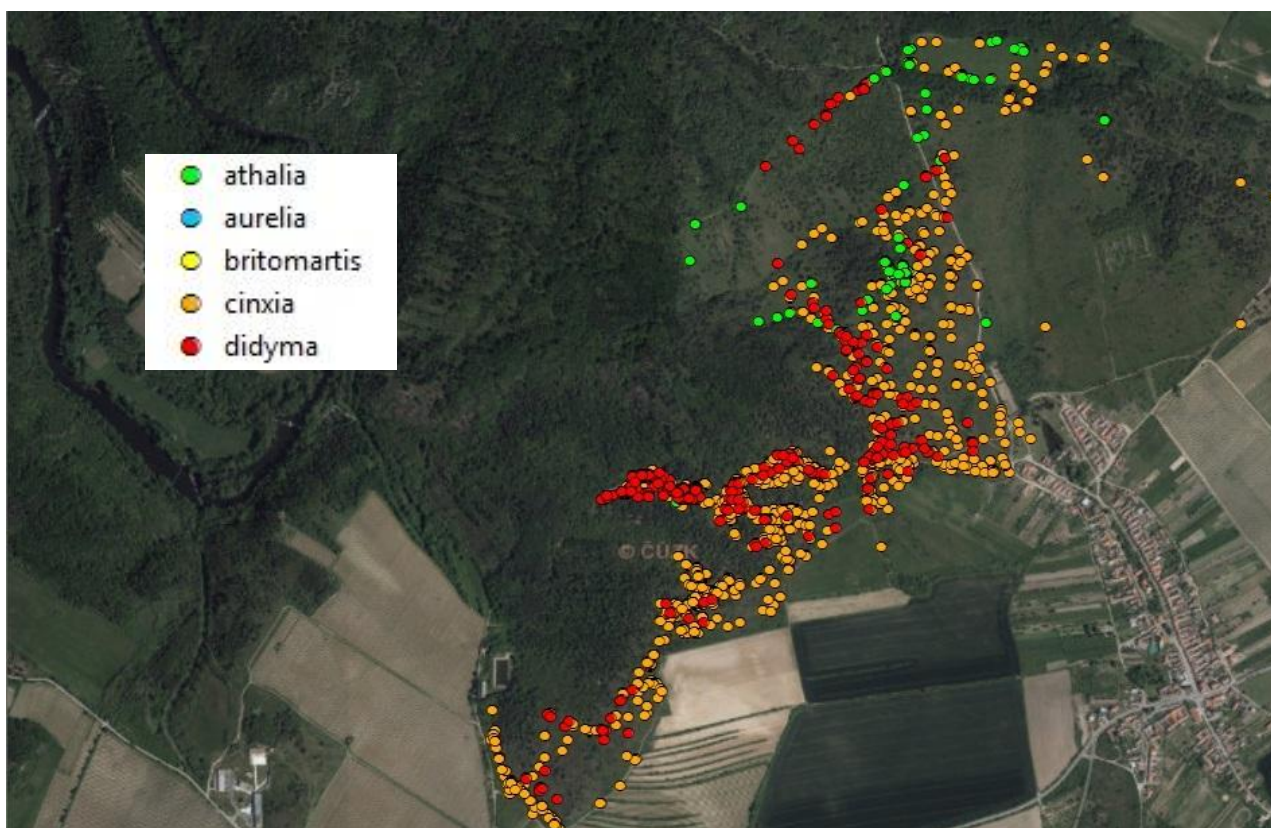
**Příloha 2** Výsledek mé práce v GISu ve vrstvě s jednotlivými odchvy motýlů pro představu jak lokality vypadají. Měřítko 1 : 7 500 u Mašovické střelnice a 1 : 12 500 u Havranického vřesoviště.

Mašovická střelnice





## Havranické vřesoviště



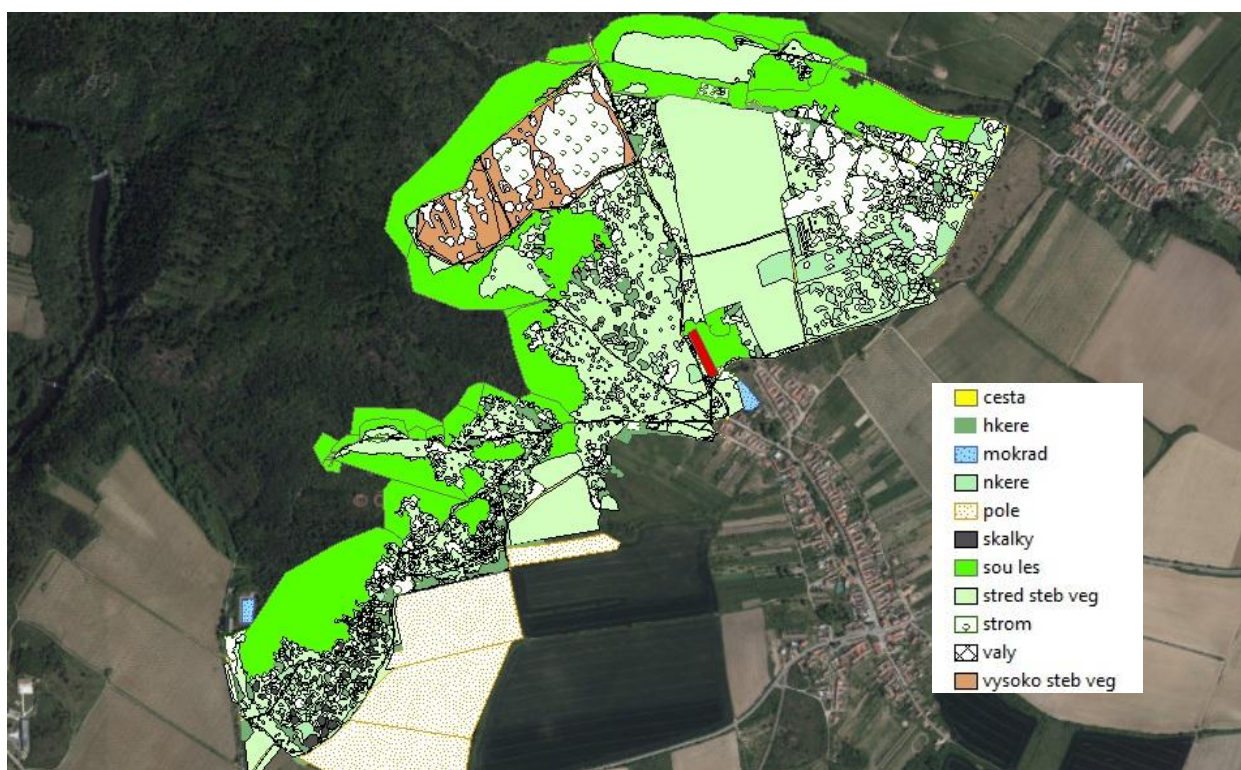
**Příloha 3** Výsledek zvektorizování ploch v GISu podle vegetačního pokryvu lokality (tzv. landcover). Měřítko 1: 7 500 u Mašovické střelnice a 1 : 12 500 u Havranického vřesoviště.

### Mašovická střelnice





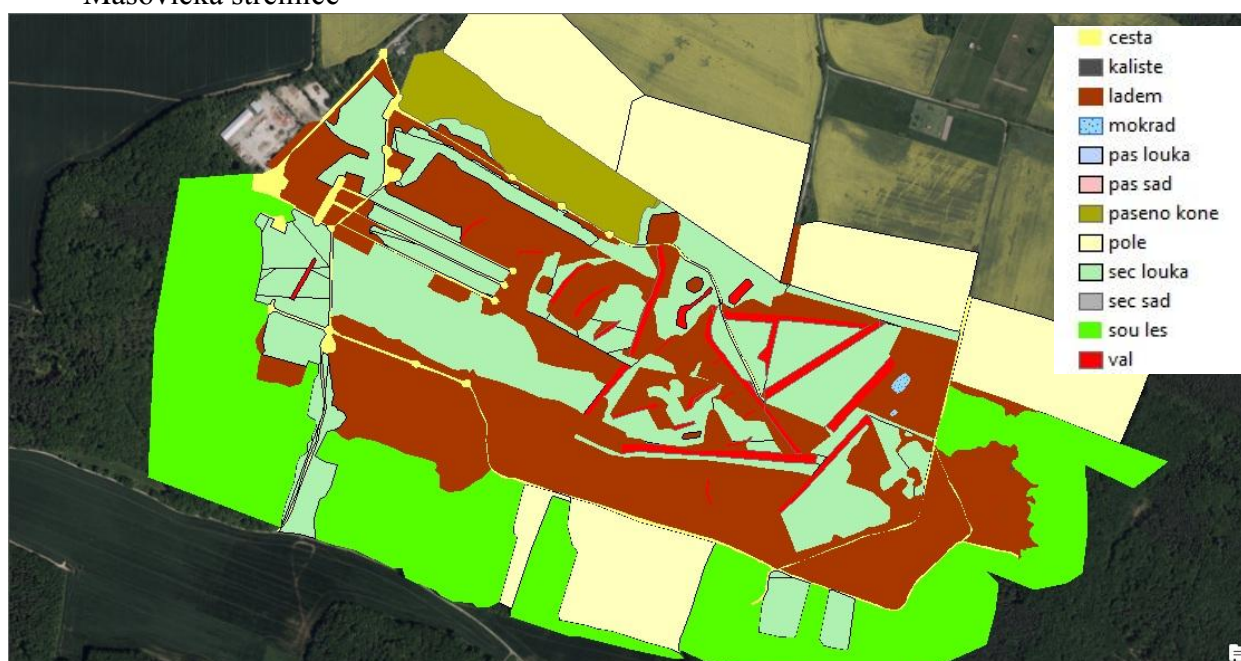
## Havranické vřesoviště



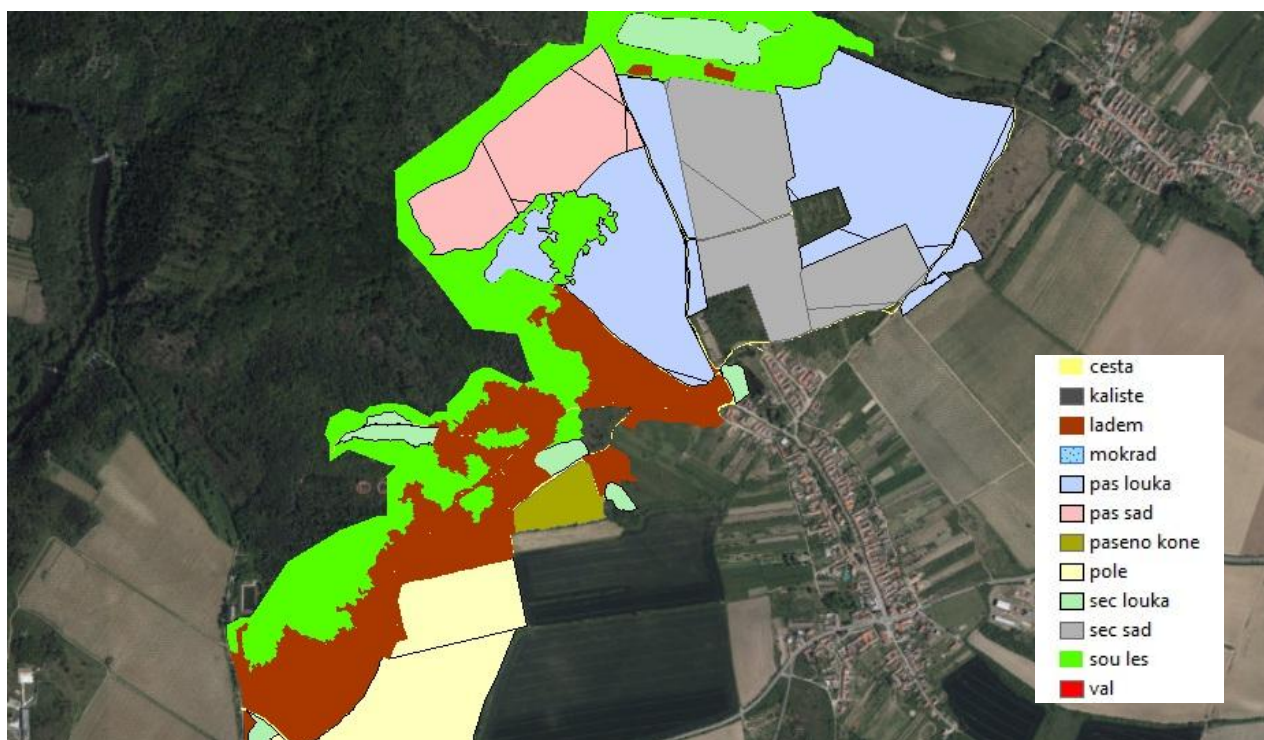
Pozn.: *nkere* = nízké keře, *hkere* = vysoké keře, *sou les* = souvislý les, *sred steb veg* = středněstébelný trávník, *valy* = zemní valy, *cesta* = holá půda, *vysoko steb veg* = vysokostébelný trávník

**Příloha 4** Výsledek zvektorizování ploch v GISu podle péče o lokalitu (tzv. landuse).  
Měřítko 1 : 7 500 u Mašovické stělnice a 1 : 13 000 u Havranického vřesoviště.

## Mašovická stělnice



## Havranické vřesoviště



Pozn.: *pas louka* = louka pasená ovce, *pas sad* = sad pasený ovce, *paseno kone* = trávník pasený koňmi, *sec louka* = sečený trávník, *sec sad* = sečený sad, *sou les* = souvislý les, *val* = zemní val