

**Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích
Přírodovědecká fakulta**

**Populace ohniváčka rdesnového (*Lycaena helle*) v NP
Šumava: Revize stavu a stanovištní nároky**

Bakalářská práce

Terezie Peškařová

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

České Budějovice
2024

Bibliografické údaje

Peškařová T., 2024: Populace ohniváčka rdesnového (*Lycaena helle*) v NP Šumava: Revize stavu a stanovištní nároky. [The population of the violet copper (*Lycaena helle*) in Šumava National Park: Status review and habitat requirements. Bc. Thesis, in Czech.] – 39 pp., Faculty of Science, University of South Bohemia, České Budějovice, Czech Republic.

Anotace:

This bachelor thesis evaluates the introduced population of violet copper (*Lycaena helle*) (Lepidoptera: Lycaenidae) in Šumava Mts., Czech Republic. The theoretical part summarizes available information about the focal species. The practical part reports results of survey of the current distribution of the transferred population and its habitat requirements, assessed according to parameters of inhabited grassland patches. The introduced population of the violet copper prefers waterlogged grasslands with a large abundance of its larval host plant, *Bistorta officinalis*. On the other hand, dry meadows with higher diversity of flowering plants are avoided. The population of the *Lycaena helle* in Šumava contains several thousand individuals, the summed area of inhabited grassland patches is 1.7 km², while the total distribution extend is about 4.5 km². Until recently, the population expanded with speed 0.2 km/year, which is slower than other introduced population of the species and has not yet crossed wide expansions of contiguous evergreen forests.

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

V Českých Budějovicích dne Podpis studenta

Poděkování

Tímto bych chtěla poděkovat zejména svému školiteli doc. Mgr. Martinu Konvičkovi, Ph.D. za odborné vedení, čas, ochotu, trpělivost a cenné rady v průběhu vypracování mé bakalářské práce. Dále bych chtěla poděkovat Ing. Aloisi Pavlíčkovi, Ph.D. za uvedení do problematiky a poskytnutí cenných informací. Taktéž bych ráda poděkovala Mgr. Zdeňku Faltýnkovi Fricovi, Ph.D. za pomoc při statistickém zpracování dat. V poslední řadě bych chtěla poděkovat příteli a rodině za podporu a pomoc v terénu.

Obsah

1 Úvod	1
2 Literární přehled	3
2.1 Biologie, ekologie, rozšíření a ochrana ohniváčka rdesnového.....	3
2.1.1 Biologie a popis	3
2.1.2 Rozšíření	4
2.1.3 Stanovištní nároky	5
2.1.4 Ohrožení a ochrana	6
2.2 Introdukce druhu na lokalitu Nové Údolí	8
3 Materiál a metody	10
3.1 Popis území výskytu	10
3.2 Práce v terénu.....	11
3.3 Statistická analýza.....	11
4 Výsledky	13
5 Diskuze	22
6 Závěr	26
7 Použitá literatura	27

1 Úvod

V dnešní době se potýkáme s úbytkem motýlů, v podstatě hmyzu obecně. Je to způsobeno zejména intenzivním zemědělstvím, lesnickým hospodařením a zarůstáním prostředí. Přežívají druhy, které jsou nejvíce odolné a obecně ztrácíme ty, které jsou specializované z hlediska biotopu. Nejvíce ohroženými jsou druhy vázané na světlé lesy. V České republice vyhynulo již 18 druhů motýlů a ze zbylých 143 druhů spadá 50 % do ohrožených. Ti motýli, co nevyhynuli, se vyskytují na několika málo lokalitách (Hejda et al. 2017). Zabránit úbytku denních motýlů bude v nadcházejících deseti letech náročným úkolem. Vyžaduje to inovativní ochranná řešení a mezi ně mohou patřit péče o stávající stanoviště, rekonstrukce zaniklých stanovišť, reintrodukce na původní lokality vyhynulých druhů a zakládání nových populací tam, kde existují nově vzniklá stanoviště (Sedláček & Kadlec 2019).

Reintrodukční biologie je samostatným odvětvím vědy, která se v mezinárodním měřítku podílela na záchraně řady rostlinných a živočišných druhů, kterým hrozilo vyhynutí (Ewen et al. 2012). Mezi hmyzem je asi nejvíce reintrodukcí a transferů zaznamenáno právě mezi motýly, a to díky popularitě skupiny. Vědeckou literaturou asi nejlépe pokrytá byla reintrodukce modráška černoskvřnného (*Phengaris arion* (Linnaeus, 1758)) do Británie (Thomas et al. 2009). První, a ještě starší tuzemskou vědecky podloženou reintrodukcí byla reintrodukce jasoně červenookého (*Parnassius apollo* (Linnaeus, 1758)) ve Štramberku v Podbeskydí (Lukášek 1997). Z translokací do nových lokalit zmíním vypuštění okáče horského (*Erebia ephron* (Knoch, 1783)) z Hrubého Jeseníku do Krkonoš (Soffner 1967, Schmitt et al. 2005). Klasickou reintrodukcí představuje i snaha rozšířit současný český výskyt hnědáška osikového (*Euphydryas maturna* (Linnaeus, 1758)) do lesů v Polabí (John 2021). V současnosti probíhají záchranné chovy několika druhů stepních okáčů, jež mají v kombinaci reintrodukce a péče o stanoviště obnovit jejich funkční metapopulace (Sucháčková-Bartoňová et al. 2021). Z transferů motýlů podhorských mokřadních stanovišť bych zmínila založení populace perleťovce mokřadního (*Proclissiana eunomia* (Esper, 1799)) v pohoří Morvan ve Francii (Barascud et al. 1999), a konečně dva transfery ohniváčka rdesnového (*Lycaena helle* (Denis & Schiffermüller, 1775)) do francouzských pohoří Morvan a Forez (Descimon & Bachelard 2014).

Populační transfery motýlů jsou někdy vědci či ochranáři kritizovány a někdy naopak chváleny. Schvalovat nelze transfery nelegální, nijak nezdokumentované, ohrožující

dárcovskou populaci, například přenosem chorob na zbytkovou cílovou populaci, a hlavně přenášející motýly do nevhodných biotopů, nebo biotopů, které budou brzy nějak ohroženy (srov. Konvička 2005). Zásadním argumentem pro transfery je naopak stav současné přírody a krajiny, kdy populace při svém šíření nemohou překonat člověkem vytvořené bariéry. Toto může být ještě závažnější v měnícím se klimatu, kdy se druhy přes zničenou krajinu nemohou šířit do nových stanovišť.

Sedláček a Kadlec (2019) shrnuli zkušenosti z dosavadních reintrodukcí. Klíčovým předpokladem pro úspěšnou reintrodukci je pochopení důvodů vyhynutí druhu na konkrétní lokalitě a odstranění těchto překážek a zároveň je potřeba mít perfektní znalost daného druhu. Klíčovými kritérii by měly být maximální genetická variabilita a ekologická podobnost. Pro vytvoření nové kolonie s dostatečnou genetickou diverzitou by mělo být použito minimálně 30 oplozených samic. Před zahájením procesu reintrodukce je nutné mít jasný důkaz o tom, že druh na daném místě opravdu vyhynul. Reintrodukce přispívá nejen k ochraně druhů motýlů, ale je to i nástroj pro ochranu jiných druhů a celých biotopů, a tak díky reintrodukci můžeme pomoci zlepšit a udržet zdraví a stabilitu celých ekosystémů. Motýli slouží jako indikátory kvality prostředí, jsou citliví na změny a jejich přítomnost či absence může být signálem pro stav ekosystému. Někteří jedinci nebo celé skupiny provádějí výsadky motýlů bez konzultace nebo schválení odborníky. Tyto protizákonné výsadky jsou vnímané jako negativní, jelikož mohou narušit ekologickou rovnováhu, zavést invazivní druhy nebo ohrozit původní populace.

Ohniváček rdesnový (*Lycaena helle*) je motýl obývající rozsáhlý eurosibiřský areál. V jeho evropské části, zejména v jižnějších oblastech, ustupuje, a proto byl zahrnut do Směrnice o stanovištích EU (Tolman & Lewington 1997, Bozano et al. 2001, Kudrna et al. 2011). Většina jeho lokalit ve střední a západní Evropě je vzájemně izolovaná (van Swaay & Warren 1999), druh tam je ohrožen a intenzivně zkoumán i aktivně chráněn (Fischer 1999, Habel et al. 2011, Habel et al. 2014). V České republice, kde se historicky vyskytoval jednak v nižších polohách, jednak v předhůří, vyhynul v polovině 20. století (Beneš et al. 2002). To změnila jeho introdukce do NP Šumava v roce 2002, kdy bylo na horské mokřadní louky v oblasti Nového Údolí introdukováno 35 jedinců (Pavlíčko 2013). Jedná se o počin mimořádný nejen v České republice, ale i ve světovém měřítku. V minulosti byl ohniváček rdesnový rozšířen na několika lokalitách v České republice, a to především na Moravě. Poslední doložené záznamy o jeho výskytu na území ČR pocházejí z druhé poloviny 20. století (Beneš

et al. 2002). Ohniváček preferuje podmáčené, vlhké a rašelinné louky na kterých se vyskytuje rdesno hadí kořen, *Bistorta officinalis* Delarbre (Beneš et al. 2002). Introdukce byla již hodnocena v letech 2010–2012, tedy po deseti letech, v rámci bakalářské práce (Předotová 2013). Autorka metodou zpětných odchytů odhadla velikost populace dospělců na místě introdukce (šlo až o 150 jedinců) a současně popsala spontánní kolonizaci nových stanovišť až do vzdálenosti necelého 1 km od místa transferu.

Cílem této práce je zhodnotit introdukci ohniváčka rdesnového dekádu poté, co ji hodnotila Předotová (2013) a odpovědět na otázky:

- 1) Kam dnes uměle založená populace ohniváčka rdesnového sahá, jak velké území obývá?
- 2) Jaké stanovištní podmínky druh využívá?
- 3) Jaký je obecnější význam introdukce druhu na Šumavu, zda v transferech ohniváčka rdesnového pokračovat.

2 Literární přehled

2.1 Biologie, ekologie, rozšíření a ochrana ohniváčka rdesnového

Ohniváček rdesnový je v Evropě intenzivně zkoumán, jelikož jde o druh chráněný Směrnicí o stanovištích EU, a tudíž je pod ochranou soustavy chráněných území NATURA 2000.

2.1.1 Biologie a popis

Ohniváček rdesnový, *Lycaena helle* (Lycaenidae) je jedním z přibližně 70 druhů rodu *Lycaena* (Fabricius, 1807) (Espeland et al. 2018). I když celková fylogeneze tohoto rodu dosud nebyla publikována, Wiemers et al. (2020) zahrnuli všech 13 druhů tohoto rodu, které se vyskytují v západním palearktu, do analýzy fylogeneze evropských motýlů.

Ohniváček rdesnový je spíše menší motýl, s rozpětím křídel 25–28 mm. Dospělec je nápadně zbarvený a je pro něj typický pohlavní dimorfismus, samci jsou zbarveni do intenzivního fialově měděného odstínu, zatímco u samic nalézáme spíše oranžové až hnědé zbarvení (Biewald & Nunner 2005, Nunner 2006). Klasická taxonomie rozlišuje devět poddruhů dle morfologických rozdílů (Meyer & Helming 1994).

Počet generací se mění s nadmořskou výškou. V nižších nadmořských výškách je tento druh motýla ve střední Evropě dvougenerační, první generace se líhne v období dubna až června a druhá generace v období července až srpna (Kašpar 1939, Craioveanu 2014). Ve vyšších nadmořských výškách je první generace opožděná až do poloviny července, tudíž se nevytváří generace druhá (Biewald & Nunner 2005). Na Šumavě se druhá generace zřejmě nevytváří (Pavličko in verb.). Druhá generace bývá méně zbarvená a líhne se z kukel jarní generace. Většina kukel však přezimuje a dává opět vznik jarní generaci (Beneš et al. 2002).

Párovacím chováním je tzv. perching, neboli vyčkávání, kdy si samci hájí dočasná teritoria na prominentních bodech vegetace, často květech nebo listech živné rostliny. Odtud vylétávají vstříc samicím a projevují agresi vůči jiným samcům, ostatním druhům motýlů i vůči jiným druhům hmyzu (Beneš et al 2002, Craioveanu et al. 2014). Naopak samice jsou mobilnější a často se pohybují, zejména při hledání vhodných rostlin pro kladení vajíček, tedy živných rostlin pro housenky. Pro tento druh je typické, že vytváří tzv. uzavřené populace, což znamená, že jednotlivé lokální kolonie jsou relativně izolované od sebe, migrace mezi nimi jsou vzácné. Druh je tudíž relativně sedentární, jedinci se drží v blízkosti svého biotopu a opouští ho vzácně (Bink 1992, Fischer et al. 1999, Chuluunbaatar 2008, Habel et al. 2010a, Craioveanu et al. 2014).

Dospělé samičky kladou bílá vajíčka, a to buď jednotlivě nebo po malých skupinkách, na rub listu živné rostliny, rdesna hadího kořene, *Bistorta officinalis* (na dalekém severu je namísto něj využíváno rdesno živorodé, *Bisorta vivipara* (L.) Delarbre, výjimečně může housenka konzumovat šťovíky, *Rumex* spp.) (van Swaay & Warren 1999). Nejčastěji kladou na velké listy, které jsou velkou část dne osvětleny sluncem. Z vajíčka se po jednom až dvou týdnech líhne zelená housenka, která list nekouše postupně, ale vykusuje okénka v jeho středu (Biewald & Nunner 2005). Na listu zůstává housenka celý život. Ke kuklení dochází po čtyřech až pěti týdnech od snůšky. Kukla je umístěna na povrchu půdy, často ve vrstvě stařiny (Turlure 2009).

2.1.2 Rozšíření

Ohniváček rdesnový je palearktický druh, rozšířený od západní Evropy po severní Čínu (Nunner 2006, Habel et al. 2011). V Evropě je výskyt ostrůvkovitý, nejvíce populací najdeme v Ardenách, ve Francii kolem Ariège, v západním Švýcarsku, Lucembursku a v Německu. Dále je hojný i v Asii, a to od Uralu přes centrální Sibiř, v Mongolsku,

v Zabajkalsku a v severní Číně (van Swaay & Warren 1999). Na severu od Skandinávie po Sibiř se zdá, že se vyskytuje plošně (Tolman & Lewington 1997).

Charakter výskytu i poznatky molekulární biogeografie (Habel et al. 2010a) ukazují, že motýl se v dobách ledových vyskytoval plošně v evropských nížinách jižně od periglaciálního pásma. S oteplováním na počátku postglaciálního období začal kolonizovat severní šířky a také horské polohy. Z většiny nížin byl postupně vytlačen. Populace díky oteplování zůstávají pouze v horských oblastech, jako jsou pohoří západní a střední Evropy.

Fylogeografie ohniváčka rdesnového prozradila prostřednictvím analýzy mikrosatelitních dat existenci osmi geneticky unikátních skupin v západní Evropě. Každá tato skupina je charakteristická pro konkrétní pohoří (Habel et al. 2010a). Jde o populace s převážně genetickou koherencí, s výjimkou pohoří Jura ve Francii, kde výsledky naznačují existenci dvou geneticky odlišených populací, a to v severní a jižní Juře. Pravděpodobným důvodem je oddělení těchto populací v důsledku ústupu do vyšších nadmořských výšek během postglaciálního oteplování. Výzkum rovněž identifikoval vysokou genetickou diverzitu u motýlů z východní Evropy, především z oblasti Polska a Litvy. Zároveň výzkum potvrdil pouze minimální pokles genetické diverzity mezi západními a východními populacemi ohniváčka rdesnového (Habel et al. 2010a).

2.1.3 Stanovištní nároky

Ohniváčka rdesnového nejčastěji najdeme na rašeliništích, slatinách, chladných a vlhkých loukách, podél potoků a mokřadů, na lesních pasekách a v nižších horských oblastech s hojným výskytem rostliny rdesna hadího kořene (van Swaay & Warren 1999, Anwander 2001, Konvička et al. 2002, Biewald & Nunner 2005, Habel et al. 2009, Habel et al. 2014). Výškové rozpětí výskytu závisí na zeměpisné poloze, ve střední Evropě to dnes jsou již jen horské polohy (Beneš et al. 2002, van Swaay et al. 2010, Habel et al. 2014). Podmínkou výskytu je samozřejmě přítomnost larvální živné rostliny, která je současně hlavním zdrojem nektaru pro dospělé (Turlure et al. 2009). Další podmínkou výskytu je přítomnost stromů nebo keřů na dané ploše, kde se motýl vyskytuje. Ohniváček totiž stromy či keře využívá k nocování či k přečkání nepříznivého počasí, slouží mu i jako zástěna před větrem (Kašpar 1939, Goffart et al. 2010).

Fischer et al. (1999) si už před čtvrtstoletím všimli, že stanovištěm jsou zarůstající kulturní louky a vyjádřili obavu, jak takové louky chránit. O živné rostlině, rdesnu hadím

kořenu, je známo, že dosahuje vysokých dominancí na neobhospodařovaných, sukcesně pokročilých loukách (Pecháčková & Krahulec 1995, Krahulec et al. 1997). Takové louky jsou jen přechodným stadiem, které by v další fázi podlehl dominanci několik málo konkurenčně nejzdatnějších travin, případně keřů a stromů. To berou v potaz současné projekty aktivní ochrany. Například v Belgii se snaží o obnovu degradovaných vlhkých luk. Degradace vzniká dvěma hlavními způsoby. Prvním je invaze tužebníkem jilmovým (*Filipendula ulmaria* (L.) Maxim.), popřípadě kopřivou dvoudomou (*Urtica dioica* L.) nebo břízou, olší a osikou. Druhým způsobem degradace luk je zkrácení vegetace a úbytek rdesna hadího kořene, a to v důsledku nadměrné pastvy dobytka či sešlapu zvěří, například prasaty divokými. O obnovu degradovaných luk se v Belgii snaží už několik let různými způsoby. Mezi hlavní patří letní seč luk, což potlačí dominanci tužebníku jilmového a ponechá prostor rdesnu hadímu kořenu. Belgičané k obnově degradovaných luk dále využívají mulčování a frézování. V těchto případech je třeba zvolit stroje s nízkým zdvihem, aby se zabránilo vyježdění a zhutnění půdy, která je vhodná k náletům, například sítiny rozkladité (*Juncus effusus* L.). Nevhodné jsou herbicidy používané na pařezy již vykácených stromů, které ohrožují i jiné organismy, například obojživelníky. Nejúčinnější variantou, jak dostat pařezy s kořeny ven z půdy, je natáhnout pařezy na lanko a drápem je vytáhnout ze země. To má navíc ten pozitivní účinek, že vzniklé díry se zalijí vodou a vznikají malá jezírka pro vodní organismy (Goffart et al. 2014).

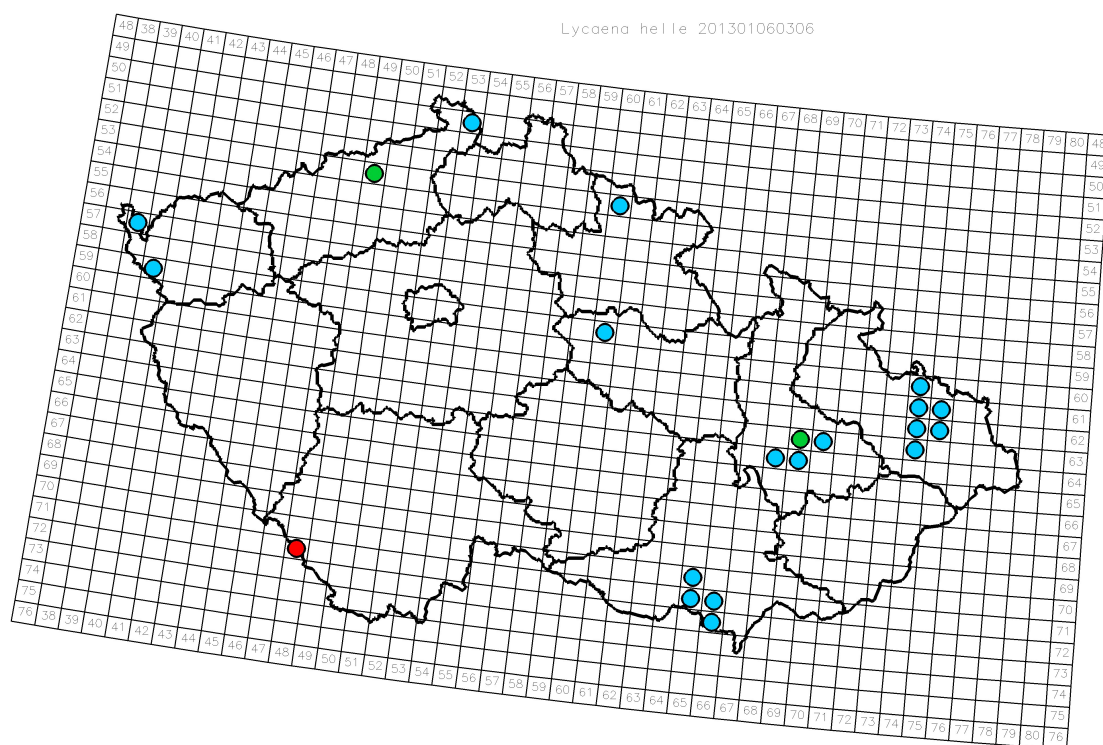
2.1.4 Ohrožení a ochrana

Druh zažil v nedávných letech výrazný ústup kvůli rozsáhlé fragmentaci svého rozšíření, omezené mobilitě a specifickým požadavkům na strukturu stanovišť. Mezi faktory, které negativně ovlivňují druh v jeho přirozeném prostředí patří změny v krajině, jako je parcelace půdy, nadměrná pastva nebo dokonce absence pastvy, a také ponechání luk opuštěnými. Dalšími faktory jsou změny v kvalitě lokalit, jako je záměrné zalesňování území, odvodňování a těžba rašeliny, a nevhodné plány péče o tyto oblasti (Anwander 2001). Ve střední a západní Evropě vyžaduje tento druh určitou míru managementu, avšak správně se provádí pouze na několika málo evropských lokalitách (van Swaay & Warren 1999, Habel et al. 2014).

V průběhu posledních desetiletí populace ohniváčka rdesnového ubývají téměř po celé Evropě. Velmi rychle klesají populace v severských zemích jako jsou Norsko, Švédsko a Finsko (Mutanen & Välimäki 2014, Ryrholm 2014). V těchto zemích má tento motýl těžišťe

výskytu v Evropě (van Swaay & Warren 1999). Ve spoustě evropských zemích již vymřel, mezi tyto státy patří Maďarsko, Litva, Itálie a Slovensko. V Červené knize evropských motýlů spadá mezi druhy zranitelné (van Swaay & Warren 1999). Evropská Unie legislativně chrání tento druh prostřednictvím systému chráněných území evropského významu NATURA 2000. Ohniváček rdesnový je zařazen v přílohách II a IV Směrnice 92/43/EHS o ochraně přírodních biotopů a volně žijících živočichů a rostlin. Toto zařazení znamená, že druh je považován za zvláště ohrožený a vyžaduje přísnou ochranu a péči, aby bylo zajištěno jeho přežití a zachování biologické rozmanitosti. Ohniváček rdesnový je u nás v České republice legislativně pod ochranou vyhlášky č. 395/1992 Sb. a to ve znění pozdější vyhlášky č. 175/2006 Sb. Tento druh je klasifikován jako druh silně ohrožený. V Červeném seznamu ohrožených druhů České republiky je ohniváček rdesnový uveden jako vymizelý pro území České republiky (Farkač et al. 2005, van Swaay et al. 2010).

Motýl pravděpodobně v ČR nikdy nebyl hojný (Obr. 1.). Dobře doloženými oblastmi výskytu byly nivy nížinných řek na jižní, střední a severní Moravě a Chebská pánev. Velmi ojedinělá historická hlášení pak pocházejí z Podkrkonoší, Lužických hor, Podkrušnohoří, a Českomoravské vrchoviny. Jediný historicky zaznamenaný údaj z oblasti Šumavy pochází z lokality Křišťanovického rybníka z roku 1976 (Beneš et al. 2002, Pavlíčko 2013). Z toho lze soudit, že motýl u nás historicky obýval spíše slatinné louky v nížinách a podhůří. Pokud existovaly horské populace, nebyly entomologům známy. Nížinná slatiniště byla jedním z prvních typů stanovišť, která padla za oběť intenzifikaci zemědělství, odvodňováním, a podobně. Posledním takovým stanovištěm bylo slatiniště Černovír u Olomouce (srov. Kašpar 1939), kde byl druh naposledy zachycen roku 1952 (Beneš et al. 2002, Pavlíčko 2013). Možná posledním fragmentem obyvatelného nížinného biotopu je nedaleká PR Plané loučky, kde bylo po motýlovi opakovaně pátráno (Konvička 1999). Je možné, že PR je příliš malá (20 ha, z toho asi polovina slatinných luk), a po desítky let zde nebyl provozován vhodný management, takže se zde motýl neudržel.



Obr. 1. Mapka vývoje rozšíření ohniváčka rdesnového (*Lycaena helle*) v České republice. Barvy bodů znázorňují čas posledního nálezu, kde modrá: do roku 1950, zelená: 1951–1980, červená: současnost. Podle Beneš et al. (2002) a novějších poznatků.

2.2 Introdukce druhu na lokalitu Nové Údolí

V České republice existují nejen státní iniciativy, ale také neziskové organizace, jako je Společnost pro ochranu motýlů (SOM), které se snaží chránit motýly. Členové této organizace se již dlouho pokoušejí o obnovu populace ohniváčka rdesnového na území ČR. Mezi další projekty patří reintrodukce žluťáčka barvoměnného (*Colias myrmidone* (Esper, 1781)) na Lipně v letech 1999 až 2000 nebo repatriace motýla jasoně červenookého (*Parnassius apollo*) na Štramberku.

Koncem 90. let 20. století byla navržena introdukce ohniváčka rdesnového na potenciálně vhodnou lokalitu v Novém Údolí. Tato volba byla podložena botanickým a ekologickým průzkumem oblasti, který stanovil podmínky, které by vyhovovaly druhu. V červnu roku 2002 bylo vypuštěno 35 jedinců (2 samci a 33 samic) lepidopterologem A. Pavlíčkem. Jednou z podmínek pro výběr jedinců bylo, aby pocházeli z co nejbližšího regionu. Zdrojovou lokalitou se stalo horské údolí v hornorakouských Türitzských Alpách (součást Severních vápencových Alp, podél silnice L101 Schmelz – Ulreichberg, střední koordináty

47.8407 N, 15.4092 E, nadmořská výška 900 m) (Obr. 2.), situované asi 10 km severovýchodně od města Mariazell. Horské slatinné louky na vápencovém podloží zde jsou situovány v údolí podél silnice. Na této lokalitě došlo koncem 20. století k zalesňování smrkem, takže panovala obava, že populace zanikne. Situaci dále zhoršilo, že roku 2005 byly části luk odvodněny a tím zanikly. V letech 2018–2020 byly dvě nejbližší lokality k Annabergu ohniváčkem rdesnovým opět osídleny, stalo se tak díky vyřezání a seštěpkování starých výsadeb dřevin a také díky tomu, že se tam zachovala nejmokřejší louka pokrytá živnou rostlinou, rdesnem hadím kořenem (koordináty: 47.8511 N, 15.3913 E). Ostatní, dříve osídlené, lokality jsou nyní bez výskytu.



Obr. 2. Zdrojová lokalita v hornorakouských Tünnitzských Alpách (koordináty: 47.8407 N, 15.4092 E, stav roku 2002), foto A. Pavlíčko.

Vlastní introdukce na Šumavě proběhla na dvě rdesnem bohaté rašelinné louky, vzdálené od sebe ca 200 metrů (střed spojnice mezi nimi: 48.8243 N, 13.8014 E). V následujících letech byl motýl sledován při každoročních, leč nepravidelných návštěvách A. Pavlíčkem, byla pozorována postupná kolonizace luk v širším okolí. V roce 2023 uplynulo 21 let od introdukce ohniváčka rdesnového na Šumavu (Pavlíčko 2013).

3 Materiál a metody

3.1 Popis území výskytu

Cílovou lokalitou introdukce byly louky v prostoru zaniklé obce Nové Údolí (Jihočeský kraj, okrese Prachatice, 48.8291 N, 13.7940 E, 860 m n.m.). Obec leží 3.5 km na jih od obce Stožec, při státní hranici s Německem. Lokalita se nachází v Národním parku Šumava, klimaticky patří do chladných oblastí středoevropského středohorského typu a spadá k povodí řeky Vltavy (Strnad 2003).

Osada Nové Údolí byla založena roku 1795 jako dřevařská osada na panství Schwarzenbergů. Roku 1910 zde byla vybudována železniční trať, která vedla přes celnici v Haidmühle do Pasova. Toho roku zahrnovala obec 34 domů a 271 obyvatel, z čehož 95 % bylo německé národnosti (Kozák 2003). Tradičním hospodařením zde bylo, vedle prací v lese, pastva dobytka a kosení luk, což udržovalo sekundární bezlesí. Primární bezlesí bylo historicky přítomno, ale většinou tvořilo menší plochy v blízkosti řeky Studené Vltavy a rašelinišť. I přes lidskou činnost se zde zachovala přírodní vrchoviště, která byla do určité míry ovlivněna právě lidmi, jako například místní těžbou rašeliny na Spáleném luhu (Albrecht et al. 2003). Po skončení druhé světové války nastal úpadek osady, protože většina německojazyčných obyvatel byla odsunuta. Po dobu 39 let se lokalita nacházela v nepřístupném hraničním pásmu tzv. železné opony, což výrazně ovlivnilo způsob využívání této krajiny. Většina obdělávané půdy zůstala ladem a docházelo k postupné sukcesi (Kozák 2003).

Po pádu železné opony a zřízení Národního parku Šumava (zal. 1991) bylo jedním z úkolů Správy NP udržet rozlohu bezlesých stanovišť a najít pro ně takový způsob péče, který zabráni sukcesi směrem k lesu, ale současně je udrží ve „zpuštělé“ fázi pokročilejší sukcese. Cestou k tomu je velmi lehká rotační pastva, místy kombinovaná s nepravidelnou sečí a dočasným ponecháváním jednotlivých pozemků ladem. Dnes zde vedle pozůstatků dřívějšího osídlení najdeme pestrou mozaiku biotopů s lučními úseky ponechanými ladem, které se prolínají s podmáčenými stanovišti, skupinami stromů a prameništi. Některé sušší louky jsou občasné využívány pro pastvu ovcí či skotu, zatímco mokré louky a rašeliniště zůstávají neporušené pastvou a pouze zřídka je zde zasahováno s cílem omezit růst dřevin (Albrecht et al. 2003).

3.2 Práce v terénu

Protože jsem se snažila zjistit stanovištní nároky motýla a současně zmapovat rozsah jeho současného výskytu, postupovala jsem následovně: S pomocí letecké a topografické mapy jsem ve dnech 1.–3. 6. a 7.–10. 6. 2023, vždy mezi 9. a 16. hodinou a za počasí vhodného pro aktivitu motýlů, postupně procházela všechny louky v prostoru Nového Údolí a dalších lučních enkláv v příslušné části Šumavy. Jednotlivé louky byly definovány jako jednotky ohraničené v terénu viditelnými hranicemi typu pásů dřevin, kamenných hrází, a podobně. Procházela jsem je po klikaté trajektorii, čas trávený na louce rostl s její rozlohou.

Pro každou louku jsem polohu jejího středu zaznamenala do aplikace mapy.cz. Dále jsem zaznamenala: datum; denní dobu (nejbližší celou hodinu); oblačnost (škála 1–3: 1 – jasno, 2 – polojasno, 3 – zataženo); vítr (škála 1–3: 1 – bezvětří, 2 – slabý vánek, 3 – mírný vítr); pokryvnost dřevin (průmět na plochu, v %); svažitost (škála 1–3: 1 – rovina, 2 – mírný svah, 3 – prudký svah); neprůchodnost (zohledňující výšku porostu, množství stařiny atd., škála 1–3: 1 – snadno průchodná, 2 – hůře průchodná, 3 – špatně průchodná); zamokřenost (škála 1–3: 1 – suchá, 2 – mírně zamokřená, 3 – bahnitá). Během pochůzky jsem zaznamenala pokryvnost rdesna hadího kořene (v % celkové plochy); nabídku nektaru (škála 1–3: 1 – nektar téměř chybí, 2 – nektar přítomen, 3 – nektar bohatě přítomen); diverzitu nektaru (počet druhů kvetoucích rostlin, škála 1–3: 1 – do 5 druhů, 2 – do 10 druhů, 3 – do 20 druhů); a management (ano/ne, lokalita udržována sečí či pastvou, nebo neudržovaná). Po skončení prací v terénu jsem pro každou louku zjistila její rozlohu (v metrech čtverečních) a charakterizovala její hranice (3 stavy, otevřená, mezernatá, souvislá, vyjádřeno přibližným procentem z celkové délky hranic). Konečně jsem změřila vzdálenost středu každé louky od místa, kde byl motýl roku 2002 introdukován.

Vysvětlovanou proměnnou byla přítomnost motýla, vyjádřena dvěma způsoby: binomicky (1/0), tj. zda jsem motýla zaznamenala, a ordinálně (škála 1–5: 1 – jeden jedinec, 2 – do 5 jedinců, 3 – do 10 jedinců, 4 – do 20 jedinců, 5 – vyšší desítky jedinců).

3.3 Statistická analýza

Před statistickými analýzami jsem provedla transformaci všech ordinálních a numerických prediktorů tak, že jsem od každé hodnoty odečetla průměrnou hodnotu a vydělila je směrodatnou odchylkou.

$$x_1 (trans) = \frac{(x_1 - \bar{x})}{SD(x_1)}$$

K vizualizaci vzájemných vztahů mezi prediktory jsem použila mnohorozměrnou nepřímou ordinační metodu, analýzu hlavních komponent (principal component analysis, PCA) v programu CANOCO v. 5 (Ter Braak & Šmilauer 2018). V této analýze jsem použila jen ty prediktory, které charakterizovaly jednotlivé louky, tj. nepoužila jsem datum, hodinu, prediktory popisující počasí a prediktory popisující polohu jednotlivých luk. Prezence i abundance ohniváčka rdesnového vstoupily do analýzy jako suplementární proměnné (jsou zobrazeny v ordinačním diagramu, ale neovlivní vzájemné vztahy ostatních proměnných).

Pro statistické analýzy jsem zvolila regrese v prostředí zobecněných lineárních modelů v programu R studio verze 2023.09.1+494 (2023.09.1+494), se dvěma alternativami kódování vysvětlované proměnné – binomickým (ohniváček přítomen/nepřítomen, link-funkce „binomial“) a ordinálním (početnost vyjádřena škálou 1–5, link-funkce „poisson“). Při hodnocení regresních modelů jsem vycházela z informační teorie, kdy se modely porovnávají podle tzv. Akaikova informačního kritéria (AIC), které váží přesnost modelů (tj., míru vysvětlené deviance) a jejich složitost.

V prvním kroku jsem pro obě vysvětlované proměnné zkonstruovala jednocestné modely $y \sim x$, kde x jsou jednotlivé prediktory. Pro denní dobu a pořadový den jsem vyzkoušela i polynomiální závislost $y \sim x + x^2$.

Dále jsem definovala kovariátový model, který zohledňoval topologickou polohu, a tudíž vzájemnou pozici jednotlivých luk (dále „zeměpisný model“). Získala jsem ho postupnou manuální selekci z latitudy, longitudy, jejich polynomů druhého řádu a interakcí. Alternativní kovariátový model zahrnoval jediný prediktor, vzdálenost od místa introdukce (dále „vzdálenostní model“).

Pak jsem k oběma kovariátovým modelům postupně manuálně přidávala ty prediktory, které se projeví jako signifikantní (podle AIC) v jednocestných modelech.

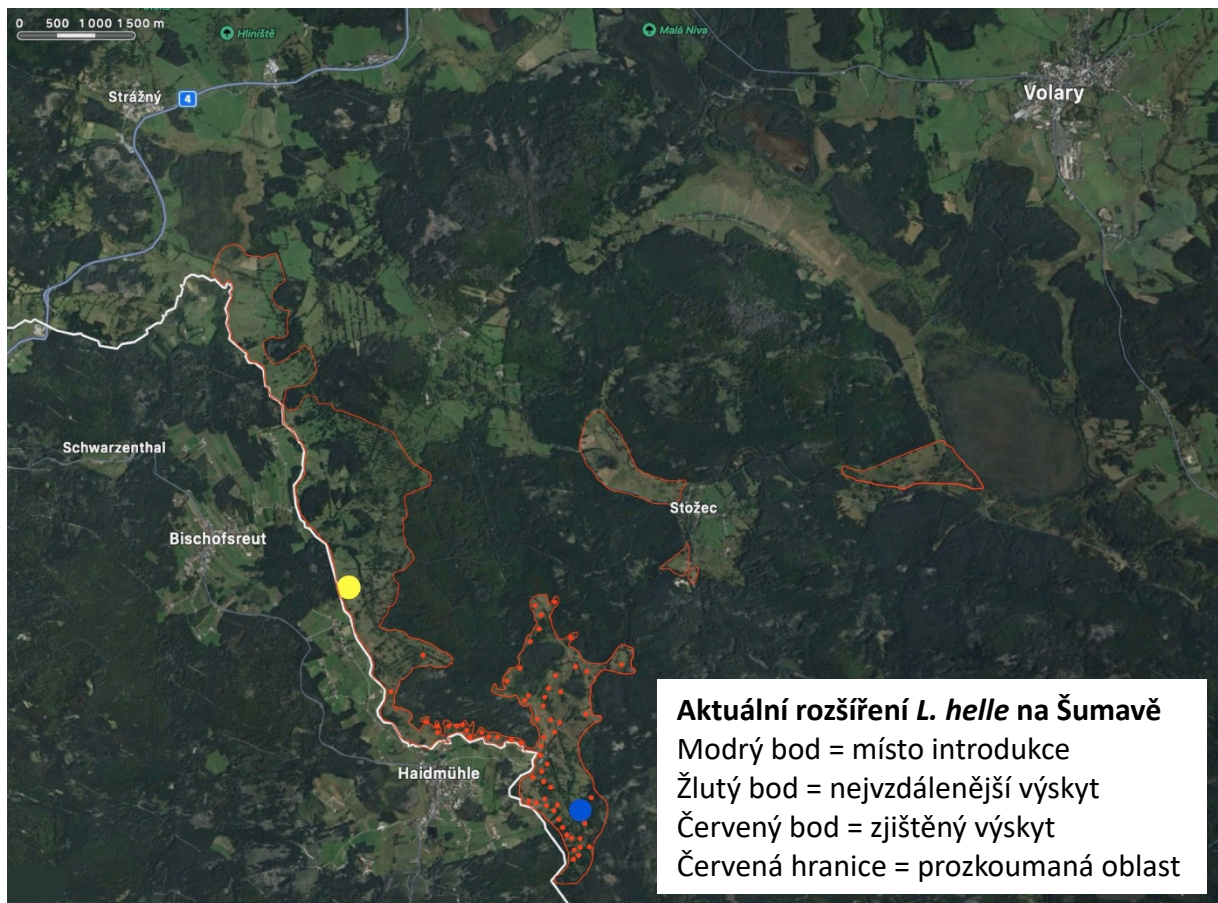
Nakonec jsem zkonstruovala vícecestné regresní modely pro prezenční i ordinální data o výskytu motýla. Postupovala jsem tak, že jsem připravila model, který obsahoval vzdálenost od místa vysazení a polynom pořadového dne, coby proměnné *a priori* silně ovlivňující pozorovanou situaci. K tomuto modelu jsem přidala všechny proměnné signifikantní

v jednocestných regresích, a pak jsem pomocí funkce *drop1* (tj., metodou *stepwise elimination*) odstraňovala jednotlivé prediktory, dokud jsem nenašla model, který už (podle AIC hodnot) nešlo dále zjednodušit.

4 Výsledky

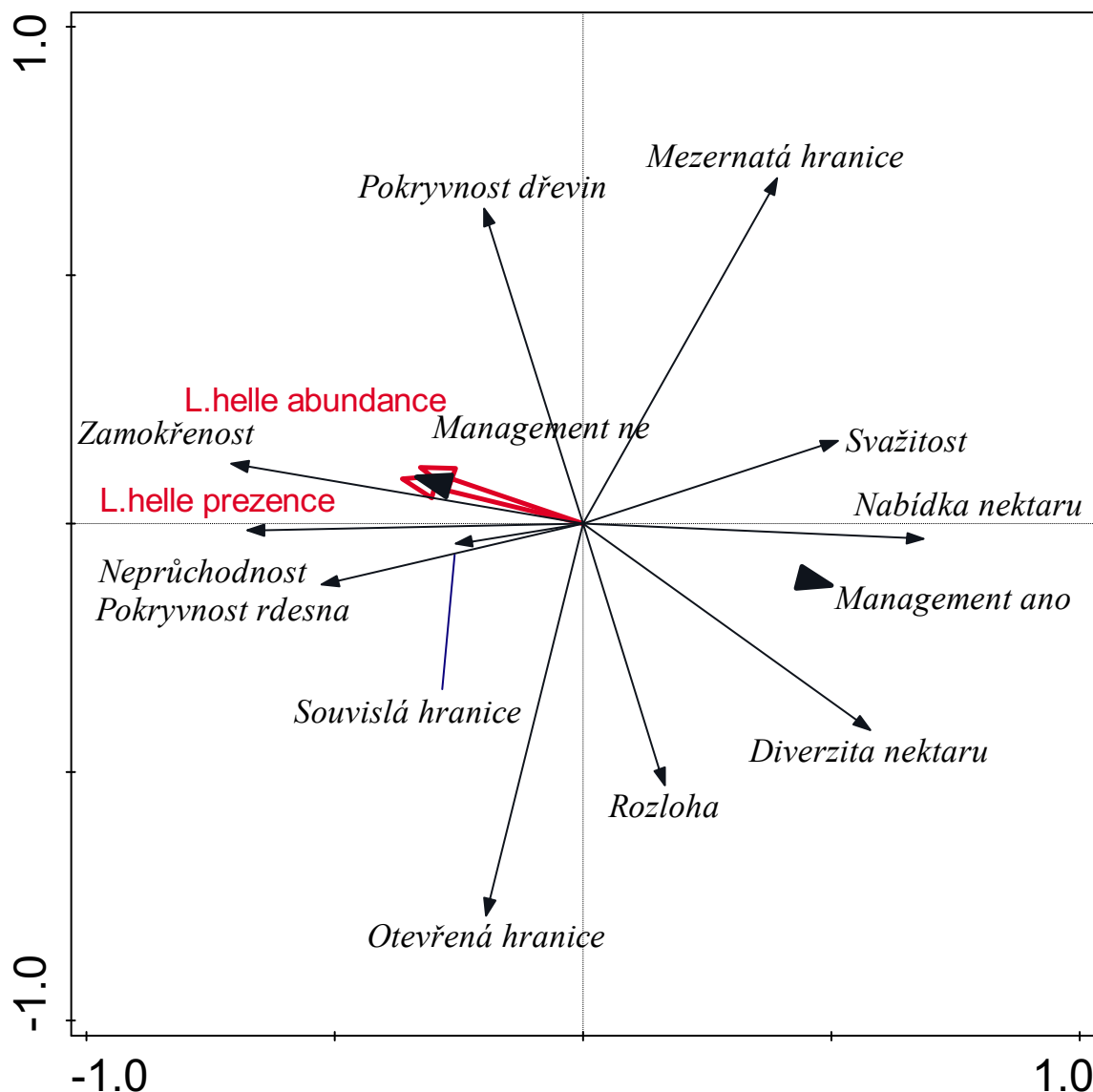
Celkem jsem navštívila 212 jednotlivých lokalit. Lokality se rozprostírají v prostoru kolem zaniklé obce Nové Údolí, k severu podél hranic s Německem po obec Strážný. Dále jsem propátrala nivu Studené Vltavy v oblasti Spáleného luhu (včetně niv levostranných přítoků), dále oblast Stožce včetně Stožeckých luk a konečně nivu Vltavy od železniční stanice Černý Kříž po západní okraj rašeliniště Mrtvý luh (Obr. 3.).

Motýla jsem zaznamenala na celkem 71 loukách, tj. 33.5 % navštívených ploch. V oblasti Nového Údolí byl nalézán velmi často, totéž platilo i pro oblast Spáleného luhu (nejzazší výskyt 48.8486 N, 13.7965 E, 2800 m severně od místa introdukce). Směrem na sever se vyskytoval spíše ojediněle, nejdále jižně od pěšího hraničního přechodu Krásná hora (48.8496 N, 13.7579 E, 960 m n.m., 4210 m SZ směrem od místa introdukce). Na Stožeckých loukách ani v oblasti Černého Kříže zjištěn nebyl. Rozloha obývaného území činí ≈ 4.5 km², součet rozloh luk s pozitivním záznamem ≈ 1.7 km². Předpokládám-li, že motýl se během 21 let rozšířil do vzdálenosti ≈ 4200 m od místa reintrodukce, získám rychlost expanze ≈ 0.2 km/rok.



Obr. 3. Mapový záznam sledovaného území, ukazující prozkoumanou oblast, zjištěné výskyty ohniváčka rdesnového (*Lycaena helle*), pozici jeho introdukce a nejvzdálenějšího výskytu od místa introdukce.

Analýza hlavních komponent vizualizující vysvětlující proměnné (vlastní hodnoty 1.–4. ordinační osy: 0.231, 0.169, 0.143, 0.087; suplementární proměnné vysvětlily 4.77 % variability) ukázala, že v záporných hodnotách první ordinační osy byly louky zamokřené, špatně průchodné, s vysokou pokryvností rdesna hadího kořene a souvislými hranicemi. V kladných hodnotách první ordinační osy se nacházely louky svažité, s velkou nabídkou i diverzitou nektaru a managementem. Druhá ordinační osa vedla od luk s vysokou pokryvností dřevin a mezernatými hranicemi k loukám rozlehlým, s otevřenými hranicemi. Prezence i abundance ohniváčka rdesnového stoupaly směrem k záporným hodnotám první ordinační osy.



Obr. 4. Ordinační diagram (analýza hlavních komponent, 1. a 2. osa) vizualizující vzájemné vztahy prediktorů jednotlivých luk, na nichž byly sledovány biotopové preference introdukované populace ohniváčka rdesnového (*Lycaena helle*) na Šumavě. Prezenze a abundance motýla jsou zobrazeny jako suplementární proměnné.

Jednocestné regresní modely (Tabulka 1.) ukázaly, shodně pro binomicky i ordinálně kódovaný výskyt ohniváčka, že výskyt ovlivňoval pořadový den sledování. Pravděpodobnost výskytu i abundance klesaly při zatažené obloze a ve větru, a dále na plošně rozsáhlých, svažitéch, aktivně udržovaných loukách s mnoha druhy kvetoucích rostlin a mezernatými hranicemi. Pravděpodobnost výskytu i abundance naopak rostly na loukách silně zamokřených, s uzavřenými hranicemi, a především s vysokou abundancí živné rostliny (tento

prediktor vysvětlil 11.9 a 17.3 % variability v datech v binomickém, respektive ordinálním, modelu).

Vůbec nejsilnějším prediktorem, ovšem s negativním vlivem, byla vzdálenost od místa introdukce (vysvětlená variabilita: prezence: 32.3 %, abundance: 40.3 %). Prezence i abundance motýla byly též silně ovlivněny vzájemnou polohou jednotlivých luk. Geografický model vysvětlil 37.7 % variability v prezenci a 46.9 % variability v abundanci motýla (Tabulka 2.).

Přidávání dalších proměnných na model obsahující vzdálenost od místa introdukce (Tabulka 3.) podpořilo vyšší pravděpodobnost výskytu na silně zamokřených loukách s vysokou abundancí rdesna hadího kořene. Pravděpodobnost výskytu klesala na loukách udržovaných aktivní péčí. Totéž platilo pro abundanci motýla, kde se navíc projevil negativní vztah k pestrosti nektaru a pozitivní vztah k neprůchodnosti.

I přidávání proměnných do modelu s geografickou polohou (Tabulka 4.) podpořilo platnost vyšší pravděpodobnosti výskytu na silně zamokřených loukách s vysokou abundancí rdesna hadího kořene. Abundance rovněž rostla se zamokřeností a pokryvností rdesna hadího kořene. V těchto modelech se neprojevil vliv vzdálenosti od místa introdukce, protože ta je kolineární se zeměpisnou polohou.

Tabulka 1. Výsledky jednocestných regresních modelů, vztahujících prezenci a ordinální abundanci ohniváčka rdesnového (*Lycaena helle*) k vlastnostem jednotlivých lučních ploch v oblasti šumavského Nového Údolí. Modely s ΔAIC proti nulovému modelu ≥ 2.0 jsou zvýrazněny **tučně**.

Model	Prezence				Ordinální abundance			
	Koeficienty	D.f.	Residualní deviance	AIC	Koeficienty	D.f.	Residualní deviance	AIC
~+1	–	211	270.3	272.3	–	211	382.4	574.1
datum	-1.471x	210	198.2	202.2	-1.150x	210	245.6	439.2
datum ²	-23.516x -5.200x ²	209	194.6	200.6	-18.717x -2.601x ²	209	241.7	437.4
hodina	-0.022x	210	270.3	274.3	0.056x	210	381.9	575.5
hodina ²	-0.320x +3.170x ²	209	268.0	274.0	0.712x +1.504x ²	209	380.0	575.6
oblačnost	-0.654x	210	254.1	258.1	-0.559x	210	346.3	540.0
vítr	-0.335x	210	265.1	269.1	-0.350x	210	363.2	556.8
pokryvnost rdesna hadího kořene	0.887x	210	236.0	240.0	0.622x	210	316.2	509.9
nabídka nektaru	-0.817x	210	246.5	250.5	-0.549x	210	346.9	540.5
neprůchodnost	0.174x	210	268.9	272.9	0.084x	210	381.2	574.9
svažitost	-0.304x	210	266.2	270.2	-0.139x	210	379.4	573.0
pokryvnost dřevin	0.084x	210	270.0	274.0	0.081x	210	381.3	574.9
zamokřenost	0.412x	210	262.6	266.6	0.323x	210	365.9	559.5
management	-1.421x	210	258.6	262.6	-1.054x	210	363.4	557.0
diverzita nektaru	-0.540x	210	259.1	263.1	-0.351x	210	366.8	560.4
hranice souvislá	1.359x	210	264.3	268.3	0.227x	210	373.7	567.3
hranice mezernatá	-0.269x	210	267.1	271.1	-0.147x	210	379.2	572.8
hranice otevřená	-0.073x	210	270.1	274.1	-0.085x	210	381.3	574.9
rozloha	-0.928	210	248.9	252.9	-0.816 x	210	334.2	527.8

Tabulka 2. Výsledky regresních modelů, vztahujících prezenci a ordinální abundanci ohniváčka rdesnového (*Lycaena helle*) v oblasti šumavského Nového Údolí ke vzdálenosti jednotlivých lučních ploch od místa introdukce, a k jejich vzájemné topografické poloze.

Model	Prezence				Ordinální abundance			
	Koeficienty	D.f.	Residualní deviance	AIC	Koeficienty	D.f.	Residualní deviance	AIC
~+1	–	211	270.3	272.3	–	211	382.4	574.1
vzdálenost od místa introdukce	-2.050x	210	183.0	187.0	-1.373x	210	228.2	421.8
latituda	0.639x	210	253.1	257.1	-1.172x	210	245.8	439.4
latituda ²	-6.911x -77.594x ²	209	178.3	184.3	-38.163x -15.266x ²	209	225.1	439.4
longituda	0.639x	210	253.1	257.1	0.363x	210	356.0	420.8
longituda ²	-6.911x -77.594x ²	209	178.3	184.3	-0.749x -50.636x ²	209	227.6	549.7
Výsledný zeměpisný model	-28.589 lat -14.294 lat ²	207	169.3	179.3	-19.930 lon -7.062 lon ²	207	203.0	402.6
latituda ² +longituda ²	+2.143 lon -47.293 lon ²				-0.345 lon -34.834 lon ²			

Tabulka 3. Výsledky kovariátových regresních modelů, vztahujících prezenci a ordinální abundanci ohniváčka rdesnového (*Lycaena helle*) v oblasti šumavského Nového Údolí k vlastnostem jednotlivých lučních ploch po apriorním zahrnutí vzdálenosti od místa introdukce do modelů. Modely s ΔAIC proti modelu se vzdáleností od místa introdukce ≥ 2.0 jsou zvýrazněny **tučně**.

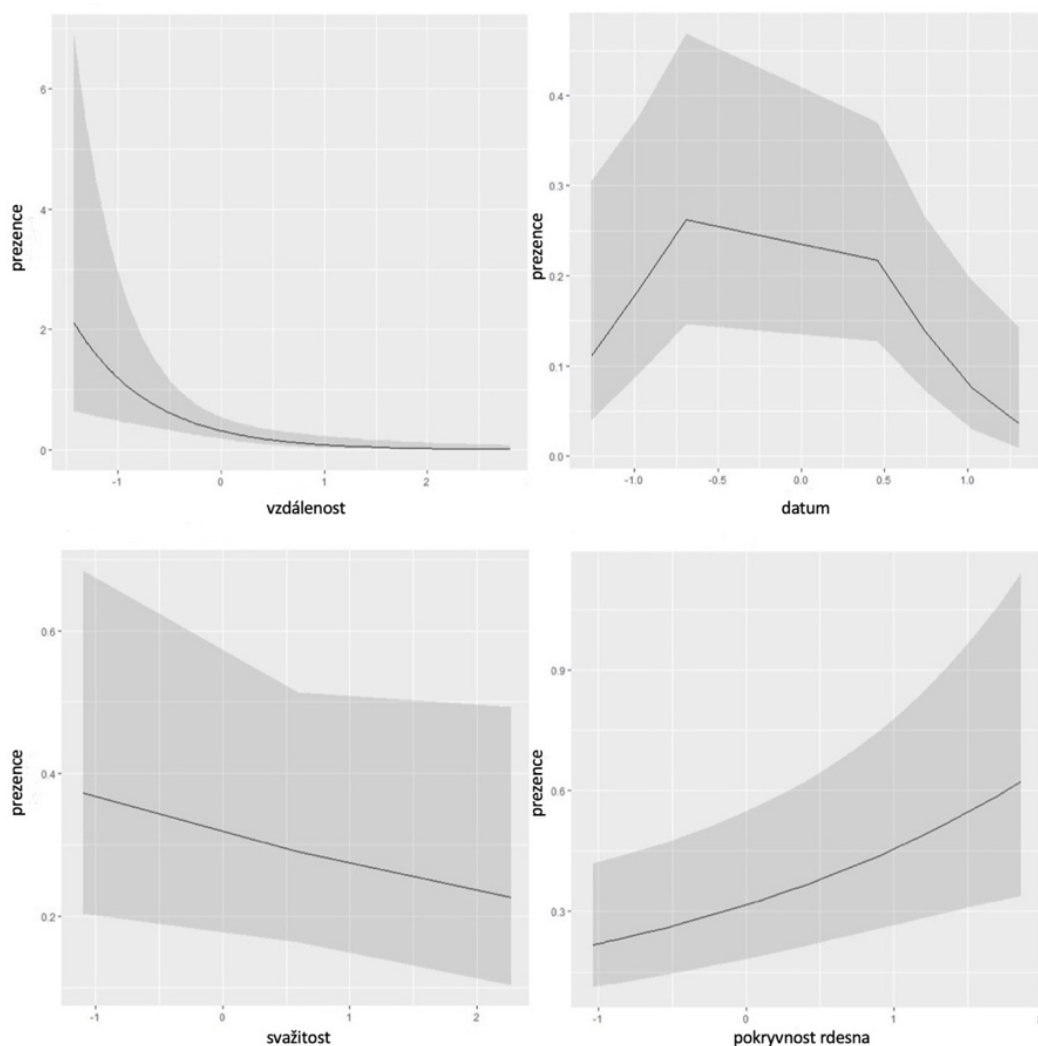
Model	Prezence				Ordinální abundance			
	Koeficienty	D.f.	Residualní deviance	AIC	Koeficienty	D.f.	Residualní deviance	AIC
Vzdálenost od místa introdukce	-2.050x	210	183.0	187.0	-1.373x	210	228.2	421.8
datum	-0.439x	209	181.3	187.3	-0.377x	209	224.5	420.2
datum ²	-9.577x	208	171.7	179.7	-7.809x	208	208.9	406.6
	-11.043 x ²				-6.433 x ²			
hodina	0.095x	209	182.7	188.7	0.076x	209	227.2	422.9
hodina ²	2.001x	208	180.0	188.0	0.896x	208	225.8	423.4
	-4.488x ²				+1.227x ²			
oblačnost	-0.100 x	209	182.8	188.8	-0.116 x	209	227.0	422.7
vítr	0.104 x	209	182.7	188.7	0.022 x	209	228.1	423.8
pokryvnost rdesna hadího kořene	1.266x	209	146.6	152.6	0.495x	209	185.7	381.4
nabídka nektaru	-0.438 x	209	179.4	185.4	-0.227 x	209	223.6	419.2
neprůchodnost	0.320x	209	180.0	186.0	0.191x	209	222.9	418.6
svažitost	-0.329 x	209	179.9	185.9	-0.105x	209	226.4	422.0
pokryvnost dřevin	-0.002x	209	183.0	189.0	-0.006x	209	228.2	423.8
zamokřenost	0.599 x	209	173.2	179.2	0.332 x	209	211.0	406.6
management	-1.209x	209	178.8	184.8	-0.635x	209	222.0	417.7
diverzita nektaru	-0.162 x	209	182.4	188.4	-0.051 x	209	227.9	423.5
hranice souvislá	0.153 x	209	182.2	188.2	0.053 x	209	227.8	423.4
hranice mezernatá	-0.156 x	209	182.4	188.4	-0.677 x	209	227.6	423.3
hranice otevřená	-0.012x	209	183.0	189.0	0.009x	209	228.2	423.8
rozloha	0.267 x	209	182.3	188.3	0.070 x	209	228.0	423.6

Tabulka 4. Výsledky kovariátových regresních modelů, vztahujících prezenci a ordinální abundanci ohniváčka rdesnového (*Lycaena helle*) v oblasti šumavského Nového Údolí k vlastnostem jednotlivých lučních ploch po apriorním zahrnutí vzájemné polohy luk do modelů. Modely s ΔAIC proti zeměpisnému modelu ≥ 2.0 jsou zvýrazněny **tučně**.

Model	Prezence				Ordinální abundance			
	Koeficienty	D.f.	Residualní deviance	AIC	Koeficienty	D.f.	Residualní deviance	AIC
Zeměpisný model	-28.589 lat -14.294 lat ² +2.143 lon -47.293 lon ²	207	169.3	179.3	-19.930 lat -7.062 lat ² -0.345 lon -34.834 lon ²	207	203.0	402.6
datum	-0.821x	206	165.1	177.1	-0.414x	206	199.1	400.7
datum ²	-11.941x -0.319x ²	205	165.1	179.1	-6.486x -1.437 x ²	205	198.7	402.3
hodina	0.346x	206	166.7	178.7	0.137x	206	199.9	401.6
hodina ²	6.085x +4.318x ²	205	165.0	179.0	1.976x +0.058x ²	205	199.9	403.6
oblačnost	-0.131x	206	169.0	181.0	-0.109x	206	202.0	403.6
vítr	-0.118x	206	169.0	181.0	-0.103x	206	201.8	403.4
pokryvnost rdesna hadího kořene	1.386x	206	132.0	144.0	0.489x	206	163.0	364.7
nabídka nektaru	-0.228x	206	168.5	180.5	-0.076x	206	202.5	404.2
neprůchodnost	0.125x	206	168.9	180.9	0.097x	206	201.7	403.3
svažitost	-0.251x	206	167.8	179.8	-0.076x	206	202.1	403.7
pokryvnost dřevin	0.089x	206	169.1	181.1	0.036x	206	202.8	404.4
zamokřenost	0.527x	206	162.6	174.6	0.287x	206	191.5	393.1
management	-0.765x	206	167.8	179.8	-0.451x	206	200.1	401.7
diverzita nektaru	-0.025x	206	169.3	181.3	0.007x	206	202.9	404.6
hranice souvislá	0.053x	206	169.2	181.2	0.039x	206	202.7	404.4
hranice mezernatá	0.063x	206	169.2	181.2	0.030x	206	202.9	404.5
hranice otevřená	-0.117x	206	168.9	180.9	-0.074x	206	202.2	403.8
rozloha	0.255x	206	168.8	180.8	0.054x	206	202.9	404.5
vzdálenost od místa introdukce	0.818x	206	169.1	181.1	0.778x	206	202.0	403.6

Konstrukce vícenásobného regresního modelu s binomickou závislou proměnnou (prezence motýla) dospěla k modelu ve tvaru:

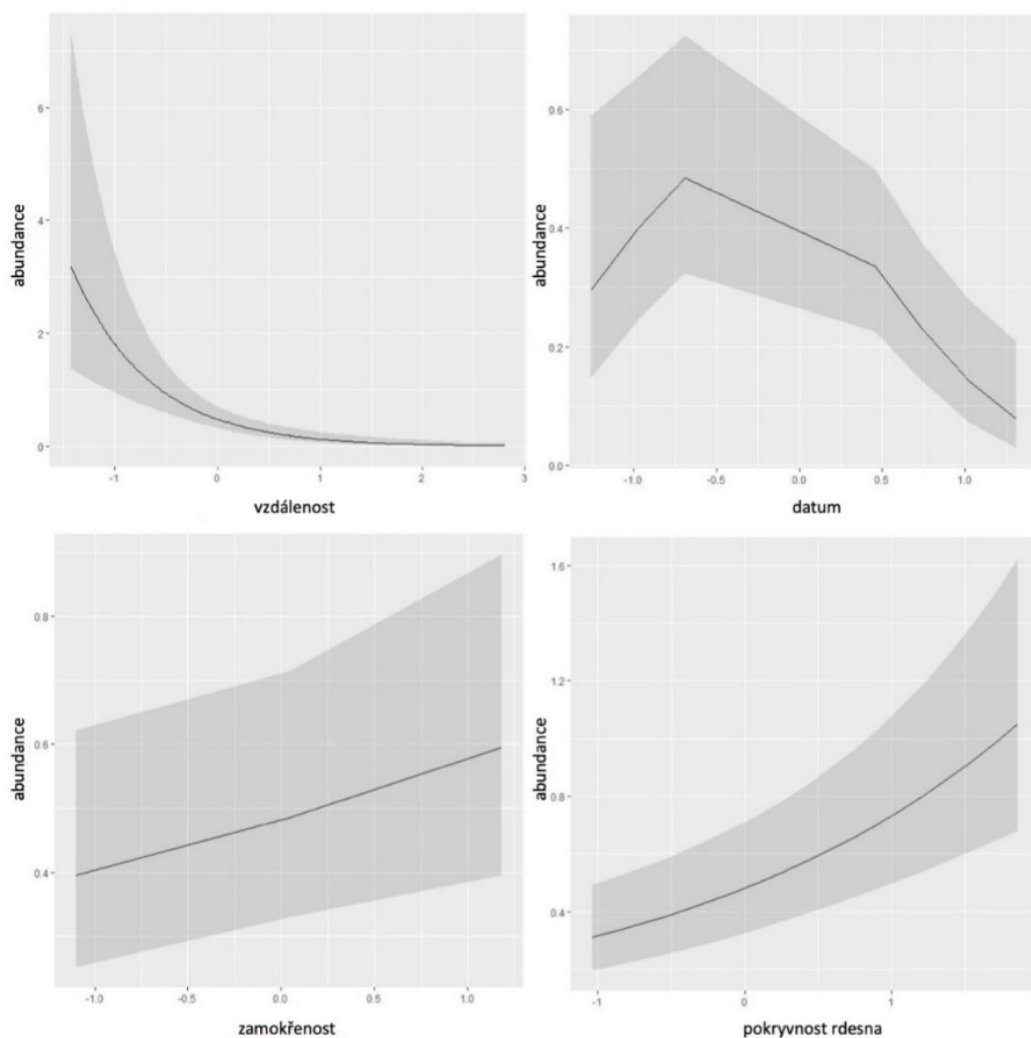
$$\text{Prezence} \sim -2.558 - 10.276(\text{datum}) - 13.539(\text{datum})^2 - 2.986(\text{vzdálenost}) - 0.412(\text{svažitost}) + 1.321(\text{pokryvnost rdesna})$$



Obr. 5. Prvky vícenásobného regresního modelu vysvětlujícího prezenci ohniváčka rdesnového (*Lycaena helle*) vlastnostmi obývaných luk. Vztahy k datu a vzdáleností od místa introdukce byly do modelu zahrnuty a priori, dále bylo postupováno postupnou eliminací nominálně signifikantních proměnných. (Residuální deviance 134.1; 5, 206 d.f.; $D^2 = 50.38$ %, AIC = 146.1; hodnoty nulového modelu v Tabulce 1).

Obdobně, výsledný model s ordinální závislou proměnnou (relativní početnost motýla) dospěl ke tvaru:

$$\text{Abundance motýla} \sim -1.422 - 6.641(\text{datum}) - 4.766(\text{datum})^2 - 1.323(\text{vzdálenost}) + 0.419(\text{pokryvnost rdesna}) + 0.179(\text{zamokřenost})$$



Obr. 6. Prvky vícenásobného regresního modelu vysvětlujícího ordinální abundanci ohniváčka rdesnového (*Lycaena helle*) vlastnostmi obývaných luk. Vztahy k datu a vzdáleností od místa introdukce byly do modelu zahrnuty a priori, dále bylo postupováno postupnou eliminací nominálně signifikantních proměnných (Residuální deviance 168.1; 5, 206 d.f.; $D^2 = 56.04\%$, AIC = 369.7; hodnoty nulového modelu v Tabulce 1).

Vícenásobné regrese tudíž podpořily význam bohaté nabídky rdesna hadího kořenu (prezence i abundance), stejně jako malé svažitosti (prezence) a velkého zamokření (abundance) obývaných lučních ploch.

5 Diskuze

Dvacet let po introdukci do šumavského Nového Údolí ohniváček rdesnový obývá 1.7 km² vlhkých luk, roztroušených v necelých 5 km² bezlesé oblasti zahrnující bývalou osadu Nové Údolí a přilehlou nivu Studené Vltavy od soutoku s Hraničním potokem po proudu, včetně oblasti Spáleného luhu, po tzv. Údolní louku, kde jsou bezlesá území přerušena souvislým lesním komplexem. Motýl zde jednoznačně vyžaduje silně zamokřená stanoviště, chráněná souvislými porosty dřevin před větrem a obsahující vysokou abundanci rdesna hadího kořene. Naopak se vyhýbá sušším lučním úsekům, nechráněným před větrem a aktivně udržovaným sečí nebo pastvou, s pestřejší diverzitou nektaronosných rostlin. Pravděpodobnost výskytu i abundance klesaly se vzdáleností od místa introdukce. Pátrání v širším okolí obývané oblasti naznačuje, že motýl dosud nebyl schopen překonat souvislé lesní celky.

V letech 2010–2012, tj. dekádu po založení introdukované populace, ji Předotová (2013) studovala metodou zpětných odchytů. Protože zpětné odchyty nelze v malém počtu pracovníků provádět na velkém množství ploch současně (srov. Zimmermann et al. 2011), omezila tento detailní postup na čtyři vzájemně oddělené luční plochy o celkové rozloze $\approx 0.03 \text{ km}^2$. Pro tyto plochy odhadla v součtu ≈ 70 dospělců v roce 2010 a ≈ 150 dospělců v roce 2011. Na stejných čtyřech loukách prováděla transektové sčítání. Ohniváčka tenkrát nejdále od místa introdukce zjistila u hraničního přechodu s Německem (48.8287 N, 13.7925 E), tedy 900 metrů od místa introdukce. Celková plocha obývaného území činila $\approx 2 \text{ km}^2$.

Dnes se tak motýlem obývané území oproti situaci před dekádou více než zdvojnásobilo. Mnou zjištěný nejvzdálenější výskyt od místa introdukce činí 4210 metrů (48.8496 N, 13.7579 E), což je o 3310 metrů více než před 10 lety. Kdybych měla velmi hrubě odhadnout současnou velikost populace, předpokládám, že pokud letech 2010 a 2011 obývalo 0.03 km² přibližně 110 jedinců (dvouletý průměr), může dnešních 1.7 km² obývat přibližně 6000 jedinců ($1.7/0.03 * 110$). Je to samozřejmě horní odhad, protože kolegyně Předotová založila své odhady na plochách s velkou denzitou motýla. I má pozorování z terénu však naznačují, že se zde vyskytovaly tisíce dospělců.

Ze srovnání situace před dekádou a dnes vyplývá, že introdukovaná populace oproti letům 2010–2012 dále expandovala, expanze se však omezila na vzájemně přiléhající bezlesá území. Motýl nedokázal překonat bariéry souvislých jehličnatých lesů, což je zvláště patrné v severovýchodním směru (v oblasti obce Stožec a Vltavského luhu se nacházejí vhodné biotopy, ale motýl je neosídlil).

Transektovým sčítáním zjistila Předotová (2013), že aktivita motýla reagovala pozitivně na vyšší teploty a negativně na vítr. Autorka ovšem nesledovala méně vhodná stanoviště, a tudíž nevyzozorovala vztahy k dalším parametrům luk. Stejně jako moje předchůdkyně jsem ukázala, že motýl potřebuje sluneční svit, teplo a bezvětrí. Díky tomu, že jsem svým sledováním pokryla veškeré spektrum nelesních stanovišť v oblasti současného výskytu motýla, jsem navíc ukázala, že vyhledává vlhké louky s vysokou abundancí rdesna hadího kořene. Takové louky vesměs nejsou udržovány žádným ochrannářským managementem. Zajímavé je, že jsem zjistila negativní vztah k výskytu ostatních nektaronosných rostlin a svažitosti, a pozitivní vztah k neprůchodnosti. Svažité louky bývají sušší než ploché nivy potoků či rašeliníště. Sečené nebo pasené louky byly průchodnější a obsahovaly v době výzkumu větší počet kvetoucích rostlin, ale malou abundanci rdesna hadího kořene. Naopak vlhké a zanedbané louky hostily velmi málo nektaronosných rostlin, mezi nimiž rdesno hadí kořen jednoznačně dominovalo. To potvrzuje pozorování z Krkonoš, kde dominance rdesna hadího kořene indikuje absenci péče o louky (Krahulec et al. 1997). Diverzita ostatních nektaronosných druhů tak může sloužit jako ukazatel intenzity managementu, a tudíž negativní indikátor výskytu motýla.

Pozitivní vztah k vlhkosti a zanedbanosti obývaných luk odpovídá zjištěním z jiných oblastí výskytu, jako z německých pohoří Westerwald (Fischer et al. 1999) a Eifel (Scherer et al. 2021), z povodí řeky Lăpuș v Rumunsku (Craioveanu et al. 2014), nebo například z pohoří Khentey na severu Mongolska (Chuluunbaatar 2009). V belgických Ardenách, kde byl druh zkoumán zvláště podrobně (Turlure 2009, Goffart et al. 2010, Turlure et al. 2014), se ukázalo, že ohniváček rdesnový sice vyhledává zamokřené louky s vysokou abundancí rdesna hadího kořene, ale nároky na abundanci rdesna jsou nižší než u perleťovce mokřadního (*Procllossiana eunomia*), který využívá stejnou živnou rostlinu. Perleťovec mokřadní je podstatně větší, takže jeho housenky zkonzumují rdesna podstatně více. Dále se zde ukázalo, že dospělci ohniváčka rdesnového během života sají nektar i na jiných květech, než je rdesno hadí kořen, takže

přítomnost nějakého dalšího nektaru je pro ně prospěšná. Monodominantní porosty rdesna by tudíž představovaly jeden extrém, bohatě kvetoucí louky s minimem rdesna druhý extrém.

Negativní vztah k managementu současně ukazuje obtížnost udržení motýla v krajině. Pravidelná péče o obývané louky (seč, pastva) by rychle vedla k poklesu dominance rdesna a tím i mizení motýla (Goffart et al. 2010). Absence péče by na druhé straně vedla k dalšímu zarůstání luk, nástupu dřevin a opět ztrátě motýla. Ukázali to například Scherer et al. (2021) v pohoří Eifel, nebo Goffart et al. (2014) v belgických Ardenách. Z těchto poznatků vyplývá, že o stanoviště ohniváčka rdesnového se musí pečovat jen velmi zřídka. Nejdůležitější je zachovat dominanci živné rostliny rdesna hadího kořene na lokalitě. Rdesno může ubývat buď vinou nadměrné seče nebo pastvy, nebo naopak vinou příliš pokročilé sukcese. Oba procesy vytlačí ohniváčka rdesnového z jeho stanoviště. Potřebu aktivního managementu může indikovat nástup dřevin, které je nutné potlačovat, a tím udržovat plochy vhodné pro rdesno hadí kořen i motýla (Goffart et al 2010).

Rychlost expanze ohniváčka rdesnového na Šumavě (0.2 km/rok) lze srovnat se dvěma uměle založenými populacemi, v pohoří Morvan (součást Hercynského systému, region Burgundsko-Franche-Comté, nejvyšší vrchol Haut-Folin, 901 m n.m.) a Forez (severní okraj pohoří Massif Central, nejvyšší vrchol Pierre-sur-Haute, 1 631 m n.m.). Zde proběhly introdukce v letech 1975, respektive 1992 (Descimon & Bachelard 2014), a to na základě šesti samic z Arden do Morvanu a 15 samic a tří samců z pohoří Madeleine (jižní okraj Vogéz) do Forezu. V pohoří Morvan se motýl spontánně rozšířil do vzdálenosti 11 km během 21 let, což ukazuje na rychlost expanze ≈ 0.5 km/rok. V pohoří Forez pak do vzdálenosti 9 km během 20 let, tj. ≈ 0.45 km/rok. Šíření na Šumavě je tudíž přibližně dvakrát pomalejší. Vysvětlit tuto pomalejší expanzi nedokážu, na základě literatury však mohu vyloučit možnost, že to souvisí s genetickou diverzitou donorských populací. Habel et al. (2010b) uvádí míru mikrosatelitové pozorované a očekávané (Ho/He) heterozygotity populací z pohoří Madeleine, jižních Arden i Tünnitzerských Alp, a ta činila 49/68, 65/76 a 54/77. Alpská populace, jež byla zdrojovou populací pro šumavskou introdukci, tudíž nebyla geneticky ochuzená. Geneticky ochuzená naopak je (rychle expandující) populace introdukovaná v pohoří Morvan (40/59), pocházející z pouhých šesti samic (Habel et al. 2011).

Je zajímavé, že před dekádu (srov. Předotová 2013) byla rychlost expanze ohniváčka rdesnového na Šumavě ještě nižší, 0.1 km/rok. Situace, kdy vysazený nebo invazní druh kolonizující nové území expanduje zpočátku pomalu, a pak rychleji, byly popsány například

z terénu u invaze ropuchy obrovské (*Rhinella marina* (Linnaeus, 1758)) v Austrálii (Phillips et al. 2006) nebo experimentálně u mandelinky *Callosobruchus maculatus* (Fabricius, 1775) (Ochocki & Miller 2017) a potemníka moučného (*Tribolium castaneum* (Herbst, 1797)) (Weiss-Lehman et al. 2017). Příčiny tohoto jevu jsou v současnosti intenzivně hledány (Miller et al. 2020).

Celá situace ohniváčka rdesnového si zaslouží srovnání s již zmíněným denním motýlem závislým na rdesnu hadím kořeni, perleťovcem mokřadním (*Proclissiana eunomia*). I on je ve střední Evropě chápán jako glaciální relikv, navíc se s ohniváčkem rdesnovým často vyskytuje syntopicky. Proto různí autoři sledovali oba druhy současně (Sawchik et al. 2005, Turlure 2009, Goffart et al. 2010, Turlure et al. 2014). I perleťovec mokřadní reaguje negativně na příliš častou seč a pastvu, jak bylo ukázáno například v Belgii (Goffart et al. 2010) nebo Pyrenejích (Hart & Bowles 2014). Na rozdíl od ohniváčka rdesnového je perleťovec na Šumavě původní. I on zde ovšem výrazně expandoval, když v posledních ca 50 letech z hrstky lokalit v oblasti Vltavského luhu spontánně osídlil prakticky celou Šumavu (Pavličko 1996a,b). Expanzi umožnilo opuštění hospodaření po odsunu šumavských Němců, kdy se rdesno hadí kořen na mnoha dříve obhospodařovaných loukách stalo dominantní rostlinou. Néve et al. (2009) hodnotili tuto expanzi na základě analýzy izoenzymů. Podpořili hypotézu, že zdrojová populace se skutečně nacházela v oblasti Vltavského luhu. S růstem vzdálenosti od Vltavského luhu byl prokázán pokles genetické variability.

Pro srovnání s ohniváčkem rdesnovým je podstatné, že perleťovec mokřadní byl také několikrát experimentálně vysazen do nových oblastí, a to v západní Evropě (Baguette & Néve 1994, Néve et al. 1996). Vysazené populace rovněž expandovaly a vykazovaly rychlost expanze 0.4 km/rok. To až nápadně odpovídá rychlosti expanze tohoto druhu na Šumavě: ≈ 20 km od zdrojové populace k populacím okrajovým, ≈ 50 let od objevu druhu ve Vltavském luhu do genetické studie (Néve et al. 2009).

V současnosti se tedy zdá, že šumavská populace ohniváčka rdesnového se šíří pomaleji, než se šířily introdukované populace v jiných pohořích. Současně šumavští ohniváčci dosud nezvládli překonat bariéry souvislých jehličnatých lesů (srov. Obr. 3.) (Descimon & Bachelard (2014) překonání souvislých lesů vysloveně zmiňují z pohoří Morvan). Pomalé šíření určitě souvisí s omezenou mobilitou. Při zpětných odchytech byly maximální zaznamenané přelety jen kolem 600 metrů (Fischer et al. 1999, Craioveanu et al. 2014). Další faktor pro nepřekonání lesních porostů je výběr stanovišť, kdy motýl preferuje

chráněná závětrí, což zase souvisí s chováním dospělců. Jako druh užívající vyčkávací párovací strategii (Beneš et al 2002, Craioveanu et al. 2014) se jedinci jen málo vzdalují ze své lokality a jsou prakticky neaktivní za silnějšího větru. Naopak perleťovec mokřadní tyto bariéry překonal. Může to souviset s tím, že při hledání partnerů soustavně prolétává nad lokalitami (tzv. patrolovací párovací strategie) a může být odnesen poryvy větru. Kilometrové vzdálenosti jsou tudíž pro ohniváčka rdesnového těžko překonatelné (Fischer et al. 1999), byť je zjevně překonaly populace introdukované do francouzských pohoří (Descimon & Bachelard 2014).

Zde bych si dovolila odhadnout, že jedním z důvodů, proč šumavský ohniváček rdesnový zůstává omezen na širší pramennou oblast Studené Vltavy, by mohlo být to, že se jedná o plochou kotlinu, uzavřenou z většiny stran vyššími zalesněnými hřbety. Srovnat tuto situaci s pohořími Morvan a Forez by vyžadovalo důkladné studium tamní orografie. Dále odhaduji, že vzhledem k tomu, že motýl již osídlil nejvyšší polohy mezi kotlinou Studené Vltavy a Stráženskou kotlinou, bude jeho další postup k severu pravděpodobně rychlý. Podobně rychlý bude jeho postup, pokud někdy v budoucnu překoná lesní komplex severovýchodně od Nového Údolí. Platnost těchto odhadů překoná až budoucnost.

6 Závěr

Jak tedy hodnotit celou introdukci ohniváčka rdesnového na Šumavu? Přítomnost ohniváčka rdesnového na Šumavě pravděpodobně neovlivňuje prostředí biotopů ani jiné druhy. Živná rostlina, tedy rdesno hadí kořen, kterou sdílí s perleťovcem mokřadním, se na šumavských mokřadních loukách vyskytuje hojně. A ví se z jiných publikací, že si motýli vzájemně nevadí, i přesto že mají stejnou živnou rostlinu. Pozitivem může být zpestření přírodní krajiny v tomto regionu, což bývá často důkazem i díky návštěvnosti fotografů. Tento fakt by se však mohl považovat vzhledem k 1. zóně NP i jako negativní. Další významné pozitivum bych uvedla posílení možností ohroženého druhu, které je díky mému pozorování motivační i pro další ohrožené druhy, které mohou být introdukovány. Introdukce ohniváčka rdesnového by tak mohla být na našem území provedena i v jiných, podobně situovaných lokalitách a horských oblastech. Především by se mohlo jednat o lokalitu u Božího Daru (Božídarské rašeliniště) v Krušných horách nebo podobné lokality v Krkonoších. Jako negativum by někdo mohl brát, proč introdukovat motýla na novou lokalitu, kde se přirozeně nikdy nevyskytoval. Já si ale naopak myslím, že nemusíme druhy pouze vracet na původní

lokality výskytu, ale objevovat lokality nové, které by mohly být pro daný druh vhodné. O to víc v případech, když se jedná o silně ohrožený druh.

7 Použitá literatura

Albrecht J (ed.) (2003) Chráněná území ČR – Českobudějovicko, svazek VIII., 1st ed., Agentura ochrany přírody a krajiny ČR, Praha, 807 pp.

Anwander H (2001) Artenhilfsprogramm für gefährdete Tagfalter der voralpinen Moorregion, In: Artenhilfsprogramme: Schrittenreihe Heft 156, Beiträge zum Artenschutz 23. Augsburg. Bayerisches Landesamt für Umweltschutz: 319–340.

Barascud B, Martin JF, B Aguette M, Descimon H (1999) Genetic consequences of an introduction-colonization process in an endangered butterfly species. *Journal of Evolutionary Biology* 12, 697–709.

Baguette M, Neve G (1994) Adult Movements Between Populations in the Specialist Butterfly *Proclissiana-eunomia* (Lepidoptera, Nymphalidae). *Ecological Entomology*, 19(1), 1–5.

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

Biewald G, Nunner A (2005) *Lycaena helle* (Denis & Schiffermüller, 1775). In: Petersen, B. und Ellwanger, G. (Bearb.) *Das europäische Schutzgebietssystem Natura 2000. Ökologie und Verbreitung von Arten der FFH – Richtlinie in Deutschland. Band 3: Arten der EU-Osterweiterung.* - Bonn-Bad Godesberg (Landwirtschaftsverlag) - Schriftenreihe für Landschaftspflege und Naturschutz 69 (3): 139–153.

Bink FA (1992) *Ecologische Atlas van de Dagvlinders van Noordwest-Europa.* Schuyt and Co., Haarlem, 512 pp.

Bozano GC, Weidenhoffer Z, DellaBruna D (2001) Guide to the butterflies of the Palearctic Region. *Lycaenidae: pt. 1. Subfamily Lycaeninae; Lycaena, Athamanthia, Phoenicurusia, Hyrcanana.* *Omnes Artes*, 62 pp.

Craioveanu C, Sitar C, Rákósy L (2014) Mobility, behaviour and phenology of the Violet Copper *Lycaena helle* in North-Western Romania. Pp 91–105 in Habel JS, Meyer M,

Schmitt T (eds.), *Jewels In The Mist*, A synopsis on the endangered Violet Copper butterfly *Lycaena helle*. Pensoft, Sofia, 246 pp.

Descimon H, Bachelard P (2014) Results of two introductions of *Lycaena helle* in France. Pp 185–196 in Habel JS, Meyer M, Schmitt T, *Jewels In The Mist*, A synopsis on the endangered Violet Copper butterfly *Lycaena helle*. Pensoft, Sofia, 246 pp.

Espeland M, Breinholt J, Willmott KR, Warren AD, Vila R, Toussaint EF, Kawahara AY (2018) A comprehensive and dated phylogenomic analysis of butterflies. *Current Biology*, 28(5), 770–778.

Ewen JG, Armstrong DP, Parker KA, Seddon PJ (eds.) (2012) *Reintroduction biology: integrating science and management*. Wiley-Blackwell, 528 pp.

Farkač J, Král D, Škorpík M (2005) *Červený seznam ohrožených druhů České republiky. Bezobratlí*. Agentura ochrany přírody a krajiny ČR, Praha, 73 pp.

Fischer K, Beinlich B, Plachter H (1999) Population structure, mobility and habitat preferences of the violet copper *Lycaena helle* (Lepidoptera: Lycaenidae) in Western Germany: implications for conservation. *Journal of Insect Conservation*, 3, 43–52.

Goffart P, Schtickzelle N, Turlure C (2010) Conservation and Management of the Habitats of Two Relict Butterflies in the Belgian Ardenne: *Proclissiana eunomia* and *Lycaena helle*, In: Habel JC, Schmitt T (eds.), *Relict Species: Phylogeography and Conservation Biology*, pp. 357–370. Springer, Berlin Heidelberg.

Goffart P, Cavelier E, Lighezzolo P, Rauw A, Lafontaine D (2014) Restoration and management of habitat networks for *Lycaena helle* in Belgium. Pp 197–216 in Habel JS, Meyer M, Schmitt T, *Jewels In The Mist*, A synopsis on the endangered Violet Copper butterfly *Lycaena helle*. Pensoft, Sofia, 246 pp.

Habel JC, Finger A, Schmitt T, Nève G. (2010a) Survival of the endangered butterfly *Lycaena helle* in a fragmented environment: Genetic analyses over 15 years. *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research*. 19(1), 25–31.

Habel JC, Schmitt T, Meyer M, Finger A, Rödder D, Assmann T, Zachos FE (2010b) Biogeography meets conservation: the genetic structure of the endangered lycaenid butterfly

Lycaena helle (Denis & Schiffermüller, 1775). *Biological Journal of the Linnean Society*, 101(1), 155–168.

Habel JC, Rödder D, Schmitt T, Nève G (2011) Global warming will affect the genetic diversity and uniqueness of *Lycaena helle* populations. *Global Change Biology* 17(1), 194–205.

Habel JC, Meyer M, Schmitt T, Jewels (eds.) (2014) *Jewels In The Mist*, A synopsis on the endangered Violet Copper butterfly *Lycaena helle*. Pensoft, Sofia, 246 pp.

Hart G, Bowles N (2014) The Violet Copper *Lycaena helle* in the Pyrenees: Distribution and ecology at the species southern distribution margin. Pp 37–56 in Habel JS, Meyer M, Schmitt T, Jewels In The Mist, A synopsis on the endangered Violet Copper butterfly *Lycaena helle*. Pensoft, Sofia, 246 pp.

Hejda R, Farkač J, Chobot K (2017) Červený Seznam Ohrožených Druhů České republiky: Bezobratlí: Red List of Threatened Species of Czech Republic: Invertebrates. *Příroda*, Praha, 611 pp.

Chuluunbaatar G, Barua KK, Muehlenberg M (2009) Habitat association and movement patterns of the violet copper (*Lycaena helle*) in the natural landscape of West Khentey in Northern Mongolia. *Journal of Entomology and Nematology*, 1(5), 056–063.

Chuluunbaatar G, Muehlenberg M, Altantsetseg M (2008) Habitat Occupancy and Mobility of the Violet Copper (*Lycaena helle*) in West Khentii, Northern Mongolia. *Mongolian Journal of Biological Sciences*, 6, 39–44

John V (2021) Záchranný program hnědáka osikového po deseti letech. *Veronika* 2020 (3), 20–21.

Kašpar A (1939) *Chrysophanus amphidamas* Esp., nový motýl pro Moravu. *Časopis Vlasteneckého Spolku Muzejního Olomouc* 52, 175–178.

Konvička M. (1999) Macrolepidoptera of the Litovelské Pomoraví Protected Landscape Area – I., II. *Časopis Slezského zemského muzea A Vědy přírodní*, 48, 41–64, 107–123.

Konvička M (2005) Rešerše a hodnocení realizovaných a probíhajících projektů aktivní ochrany motýlů v České republice. Pp 45–81. In Kumstátová T, Nová P, Marhoul P (eds.), Hodnocení projektů aktivní podpory ohrožených živočichů v České republice. Příroda, Praha.

Kozák R (2003) Šumava: příroda, historie, život., Baset, Praha, 800 pp.

Krahulec F, Blažková D, Balátová-Tuláčková E, Štursa J, Pecháčková S, Fabšicová M (1997) Meadows in the Krkonoše Mts – plant communities and their dynamics. Opera Corcontica 33, 3–250.

Kudrna O, Harpke A, Lux K, Pennerstorfer J, Schweiger O, Settele J, Wiemers M (2011) Distribution atlas of butterflies in Europe. Gesellschaft für Schmetterflingschutz, Halle, Germany, 576 pp.

Lukášek J (1997) Dosavadní poznatky z reintrodukce jasoně červenookého (*Parnassius apollo*) ve Štramberku. Příroda, Praha, 2, 28–39.

Meyer M, Helminger T (1994) Untersuchungen zu einer Population von *Lycaena helle arduinnae* Meyer, 1980 im nordwestlichen Ösling (Lepidoptera, Lycaenidae). Bulletin de la Societe des Sciences Medicales du Grand Duché de Luxembourg (Luxembourg). 95, 315–326.

Miller TEX, Angert AL, Brown CD, Lee-Yaw JA, Lewis M, Lutscher F, Marculis NG, Melbourne BA, Shaw AK, Szűcs M, Tabares O, Usui T, Weiss-Lehman C, William JL (2020) Eco-evolutionary dynamics of range expansion. Ecology, 101, e03139.

Mutanen M, Välimäki P (2014) Habitat requirements, threats and trends in the distribution of the Violet Copper *Lycaena helle* at its northern distribution margin in Finland. Pp 23–36 in Habel JS, Meyer M, Schmitt T, Jewels In The Mist, A synopsis on the endangered Violet Copper butterfly *Lycaena helle*. Pensoft, Sofia, 246 pp.

Néve G, Barascud B, Hughes R, Aubert J, Descimon H, Lebrun P, Baguette M (1996) Dispersal, colonization power and metapopulation structure in the vulnerable butterfly *Proclissiana eunomia* (Lepidoptera: Nymphalidae). Journal of Applied Ecology, 33, 14–22.

Néve G, Pavlíčko A, Konvička M (2009) Loss of genetic diversity through spontaneous colonization in the bog fritillary butterfly, *Procllossiana eunomia* (Lepidoptera: Nymphalidae) in the Czech Republic. *European Journal of Entomology*, 106(1), 11–19.

Nunner A (2006) Zur Verbreitung, Bestandssituation und Habitatbindung des Blauschillernden Feuerfalters (*Lycaena helle*). In: Fartmann T, Hermann G (eds.), *Larvalökologie von Tagfaltern und Widderchen in Mitteleuropa*. Westfälisches Museum für Landeskunde, Münster, 68, 153–170.

Ochocki BM, Miller TEX (2017) Rapid evolution of dispersal ability makes biological invasions faster and more variable. *Nature Communications* 8, article 14315.

Pavlíčko A (1996a) Rozšíření perleťovce mokřadního (*Procllossiana eunomia*) na Šumavě a jeho vztah k hospodaření v krajině. *Silva Gabreta* 1, 197–202

Pavlíčko A (1996b) Výskyt perleťovce mokřadního (*Procllossiana eunomia* Esp.) a perleťovce severního (*Boloria aquilonaris* St.) na Šumavě. *Zlatá Stezka, Sborník Prachatického Muzea* 3, 311–323.

Pavlíčko A (2013) (Re) introdukce motýlů kdy ano – ne. Abstrakt přednášky. Pp 19–20 in Kuras T, Mazalová M, Trnka F (eds.), VII. Lepidopterologické kolokvium, 24. 1. 2013. Přírodovědecká fakulta Univerzity Palackého v Olomouci, Olomouc.

Pecháčková S, Krahulec F (1995) Efficient Nitrogen Economy: Key to the Success of *Polygonum bistorta* in an Abandoned Mountain Meadow. *Folia Geobotanica et Phytotaxonomica*, 30(2), 211–222.

Phillips BL, Brown GP, Webb JK, Shine R (2006) Invasion and the evolution of speed in toads. *Nature* 439(7078), 803.

Předotová M (2013) Stav introdukované populace ohniváčka rdesnového (*Lycaena helle*) v oblasti Nového Údolí (Národní park Šumava). Bakalářská práce, Přírodovědecká fakulta Univerzity Palackého v Olomouci, 45 pp.

Ryrholm N (2014) The Violet Copper *Lycaena helle* at its northern distribution range. Pp 15–22 in Habel JS, Meyer M, Schmitt T, *Jewels In The Mist*, A synopsis on the endangered Violet Copper butterfly *Lycaena helle*. Pensoft, Sofia, 246 pp.

Sawchik J, Dufrêne M, Lebrun P (2005) Distribution patterns and indicator species of butterfly assemblages of wet meadows in southern Belgium. *Belgian Journal of Zoology*, 135(1), 43–52.

Sedláček J, Kadlec T (2019) Reintrodukce denních motýlů v ČR – zbytečná zábava, nebo legitimní nástroj ochrany přírody? *Živa* 2019(6), 306–308.

Scherer G, Löffler F, Fartmann T (2021) Abandonment of traditional land use and climate change threaten the survival of an endangered relict butterfly species. *Insect Conservation and Diversity* 14(5), 556–567.

Schmitt T, Cizek O, Konvicka M (2005) Genetics of a butterfly relocation: large, small and introduced populations of the mountain endemic *Erebia epiphron silesiana*. *Biological Conservation*, 123(1), 11–8.

Soffner J (1967) *Erebia epiphron silesiana* im Riesengebirge (Lep., Satyridae). *Entomologische Zeitschrift Frankfurt* 77, 125–128.

Strnad E (2003). Podnebí Šumavy. In Anděra, M., & Zavřel, P. *Šumava: příroda, historie, život*. Baset, Praha, 35–44.

Sucháčková Bartoňová A, Konvička M, Marešová J, Bláhová D, Číp D, Skala P, Andres M, Hula V, Dolek M, Geyer A, Böck O, Kadlec T, Faltýnek Fric Z (2021) Extremely endangered butterflies of scattered central European dry grasslands under current habitat alteration. *Insect Systematics and Diversity*, 5(5), 6, 1–18

Ter Braak C J F & Šmilauer P (2018) *Canoco reference manual and user's guide: software for ordination, version 5.1x*. Microcomputer Power, Ithaca, USA, 536 pp.

Thomas JA, Simcox DJ, Clarke RT (2009) Successful conservation of a threatened *Maculinea* butterfly. *Science*, 325(5936), 80–83.

- Tolman T, Lewington R (1997) *Butterflies of Britain & Europe*. HarperCollins Publishers, United Kingdom, 384 pp.
- Turlure C (2009) *Habitat from a butterfly's point of view: How specialist butterflies map onto suitable resources*. PhD-thesis, Université catholique de Louvain, 315 pp.
- Turlure C, Van Dyck H, Schtickzelle N, Baguette M (2009) Resource-based habitat definition, niche overlap and conservation of two sympatric glacial relict butterflies. *Oikos*, 118(6), 950–960.
- Turlure C, Van Dyck H, Goffart P, Schtickzelle N (2014) Pp 67–85 in *Resource-based habitat use in *Lycaena helle*: significance of a functional, ecological niche-oriented approach*, in Habel JS, Meyer M, Schmitt T, *Jewels In The Mist, A synopsis on the endangered Violet Copper butterfly *Lycaena helle**. Pensoft, Sofia, 246 pp.
- van Swaay Ch, Warren M (1999) *Red data book of European butterflies (Rhopalocera)*. Council of Europe, 105–106.
- van Swaay Ch, Wynhoff I, Verovnik R, Wiemers M, López Munguira M, Maes D, Sasic M, Verstrael T, Warren M, Settele J (2010) *Lycaena helle*. In: IUCN. *Red List of Threatened Species*. Version 2012.2. <http://www.iucnredlist.org/details/174383/1> downloaded on 26 April 2013.
- Weiss-Lehman C, Hufbauer RA, Melbourne BA (2017) Rapid trait evolution drives increased speed and variance in experimental range expansions. *Nature Communications* 8, Article number: 14303.
- Wiemers M, Chazot N, Wheat C W, Schweiger O, Wahlberg N (2020) A complete time-calibrated multi-gene phylogeny of the European butterflies. *ZooKeys*, 938, 97.
- Zimmermann K, Fric Z, Jiskra P, Kopeckova M, Vlasanek P, Zapletal M, Konvicka M (2011) Mark–recapture on large spatial scale reveals long distance dispersal in the Marsh Fritillary, *Euphydryas aurinia*. *Ecological Entomology*, 36(4), 499–510.

Fotografické přílohy



Příloha 1. Pářící se samec se samicí ohniváčka rdesnového (*Lyaena helle*) na listu živné rostliny rdesna hadího kořene (*Bistorta officinalis*) (koordináty lokality: 48.8230 N, 13.7959 E).



Příloha 2. Samice ohniváčka rdesnového (*Lycaena helle*) (koordináty lokality: 48.8313 N, 13.7937 E).



Příloha 3. Samice ohniváčka rdesnového (*Lycaena helle*) na živné rostlině rdesnu hadím kořenu (*Bistorta officinalis*) (koordináty lokality: 48.8340 N, 13.7732 E).



Příloha 4. Lokalita výskytu ohniváčka rdesnového (*Lycaena helle*). Na fotografii je vidět vysoké zastoupení larvální živné rostliny, rdesna hadího kořene (*Bistorta officinalis*) (koordináty lokality: 48.8495 N, 13.7581 E).



Příloha 5. Lokalita výskytu ohniváčka rdesnového (*Lycaena helle*). Vidíme, že jde o delší dobu neudržovanou louku s nemalým zastoupením nízkých listnatých keřů a roztroušených jehličnatých stromů. Dospělci motýla takto rozptýlené dřeviny využívají k nocování a přečkání nepříznivých podmínek, ale ještě pokročilejší sukcese by louku učinila pro motýla neobyvatelnou (koordináty lokality: 48.8182 N, 13.8018 E).



Příloha 6. Lokalita výskytu ohniváčka rdesnového (*Lycaena helle*) podél břehu klikaticí se Studené Vltavy. Rdesno hadí kořen zde bylo zastoupeno jen málo, zejména ve formě sterilních rostlin pod porostem ostřice *Carex bisoides*, která by živnou rostlinu ohniváčka rdesnového časem pravděpodobně potlačila (koordináty lokality: 48.8407 N, 13.8080 E).