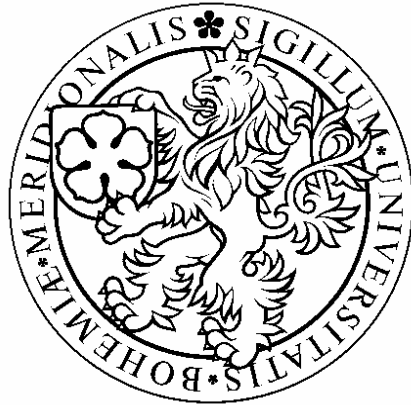


Magisterská diplomová práce  
Biologická fakulta Jihočeské univerzity v Českých Budějovicích  
2007



Populační struktura a přežívání hnědáka květeloého  
(*Melitaea didyma*)  
v Národní přírodní rezervaci Mohelenská hadcová step

Vypracovala: Bc. Martina Klímová

Vedoucí práce: Mgr. Zdeněk Fric PhD.

Klímová M (2007): Populační struktura a přežívání hnědáška květelového (*Melitaea didyma*) v Národní přírodní rezervaci Mohelenská hadcová step (Lepidoptera: Nymphalidae). [Population structure and survival of *Melitaea didyma* in National Natural Reserve Mohelno Serpentine steppe. MSc. thesis, in Czech] – 47 pp., Faculty of Biological Sciences, University of South Bohemia, České Budějovice, Czech Republic.

**Annotation:**

The presented thesis deals with habitat requirements, population size and survival of the Spotted Fritillary (*Melitaea didyma*) in national nature reserve The Mohelno Serpentine steppe. The estimated population size is about two thousands of individuals, and the individuals frequently migrate between habitat patches. The optimal habitat structure is characterized by grassy pasture steppe with occurrence of larval host plant and abundant nectar plants for adults. The most frequent male behaviour is searching for females, while the females spend most time by nectaring. Caterpillars were found on two species of family *Scrophulariaceae*.

Prohlašuji, že jsem tuto práci vypracovala samostatně, pouze s pomocí uvedené literatury.

V Českých Budějovicích, dne ..... 2007

.....

**Poděkování:**

Tímto bych chtěla poděkovat svému školiteli Zdeňku Fricovi za vytrvalou pomoc a neuvěřitelnou trpělivost, Janu Vočadlo za pomoc v terénu. Za další odborné rady jsem povinna poděkovat především Kamilu Zimmermannovi, Davidu Novotnému a Martinu Konvičkovi. A dále můj dík patří rodině Kosourových za poskytnutí ubytování a dalším kamarádům za jejich psychickou podporu a technické zázemí.

<b>1. Úvod</b>	<b>5</b>
<b>2. Metodika</b>	<b>8</b>
2.1. Historie a současnost Národní přírodní rezervace Mohelenská hadcová step	8
2.2. Podrobnější popis lokality	9
2.3. Popis studovaného druhu	9
2.4. Práce v terénu	11
2.4.1. <i>Housenky</i>	11
2.4.2. <i>Dospělci</i>	12
2.5. Velikost a struktura populace	13
2.6. Vliv struktury biotopu a rozmístění živné rostliny na výskyt jedinců	14
2.7. Mobilita jedinců	14
<b>3. Výsledky</b>	<b>16</b>
3.1. Fenologie a výsky nedospělých stádií	16
3.2. Velikost a struktura populace dospělců	17
3.3. Mobilita jedinců	22
3.4. Vliv struktury biotopu a rozmístění živné rostliny na výskyt jedinců	24
3.4.1. <i>Dospělci</i>	24
3.4.2. <i>Dospělci a larvální stádia</i>	25
3.4.3. <i>Larvální stádia v transektech</i>	27
3.5. Chování dospělců	29
<b>4. Diskuse</b>	<b>31</b>
4.1. Larvální stádia	31
4.2. Velikosti populace	32
4.3. Mobilita	33
4.4. Chování dospělců	34
4.5. Nároky hnědáška květelového	35
<b>5. Literatura</b>	<b>37</b>
<b>6. Příloha fotografií</b>	<b>44</b>

## 1. Úvod

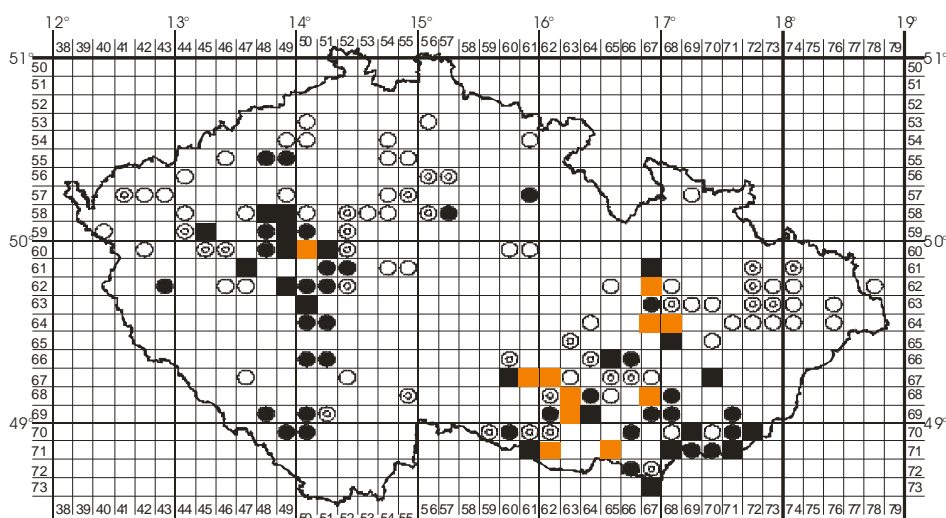
Hnědásci (Nymphalidae: Melitaeinae) hrají od 60. let, kdy Paul Ehrlich začal svoji práci na americkém druhu *Euphydryas editha* (viz Ehrlich 1961, 1965), významnou roli v porozumění populační biologii hmyzu. Práce na hnědáscích se rozšířila do mnoha oblastí od populační biologie (Wahlberg et al. 2002), populační ekologie (McLaughlin 2002) a genetiky (Wahlberg 2000, Wahlberg et al. 2005) až po evoluci vztahů hostitelských rostlin a parazitoidů (Turlings et al. 1995). Hnědásci se tedy stali ideálním podmětem pro metapopulační studie (Mennechez et al. 2003, Baguette 2004).

Zájem o hnědásky se zvýšil s přibývajícím počtem ohrožených druhů (van Swaay a Warren 1999), který reflektuje pokles biodiversity bezobratlých v celé Evropě během posledních sta let (Wenzel et al. 2006, Thomas et al. 2004). Vymírání a pokles populační hustoty některých druhů dokazují také historické záznamy. Jen na studované lokalitě, v Národní přírodní rezervaci Mohelenská hadcová step a v blízkém okolí Mohelna, se ještě v roce 1944 vyskytovalo sedm druhů hnědásků (Povolný 1945). Dnes je tu přítomen pouze jeden druh.

Zvýšená citlivost hnědásků k lokálnímu vymírání je způsobena jejich způsobem vývoje. Hnědásci totiž kladou více vajíček najednou, což je dělá výjimečnými mezi evropskými motýly (90-95% druhů ze skupiny *Lepidoptera* klade jednotlivě) (Ehrlich a Hanski 2004). Druhy kladoucí vajíčka do snůšek mají větší populační fluktuace než druhy kladoucí jednotlivě, protože celé snůšky jsou zranitelnější, což bylo zjištěno např. u hnědáška kostkovaného, *Melitaea cinxia* (Linnaeus 1758) (Hanski et al. 1995). Při nalezení snůšky predátorem nebo parazitem dojde ve většině případů k jejímu úplnému zničení a tak i k značnému poklesu populační velikosti. Pokud jsou ale vajíčka a následně housenky jednotlivě roztroušeny v prostoru není celá populace tak náchylná k výkyvům početnosti. Proto by se této skupině motýlů, ale i ostatním skupinám měla i v budoucnu nadále věnovat pozornost.

V České republice byl znám výskyt deseti druhů hnědásků, v současné době Červený seznam ohrožených druhů (Vrabcet et al. 2005) řadí jeden druh jako vymřelý, dalších pět je označeno jako kriticky ohrožených, tři ohrožené a pouze jeden druh, hnědásek jitrocelový (*Melitaea athalia*), zatím není v České republice ohrožen. Tento druh má na rozdíl od ostatních hnědásků menší nároky na biotop. Jeho populace obývají širší spektrum biotopů od lesních luk a pasek přes okraje lesů a cest až po stepi a mokřadní louky (Beneš et al. 2002). Též je schopný čtených přeletů na menší vzdálenosti (Novotný 2007).

V této práci jsem se soustředila na jeden druh – na hnědáška květelového, *Melitaea didyma* (Esper, 1779) (Nymphalidae: Melitaeinae). Tento druh jsem studovala v NPR Mohelenská hadcová step, kde se pravděpodobně vyskytuje jeho největší populace v České republice. Studovaný druh zaujímá rozsáhlý západopalearktický areál rozšíření, od severní Afriky a dále přes jižní a střední Evropu, Kavkaz, střední Asii až po střední Sibiř, Altaj a Mongolsko. Taxonomická úroveň populací z různých částí areálu však není zcela vyřešená a je možné, že jde ve skutečnosti o druhový komplex (Hesselbarth et al.1995). V České republice byl hnědásek květelový ještě v nedávné minulosti velmi rozšířený (Obr. 1), ale postupně vymizel na většině území. Do roku 2001 se v Čechách ještě vyskytovaly populace v okolí Prahy a na Křivoklátsku. Dnes se v Čechách izolovaná populace nachází pouze v Českém krasu a větší populace se stále vyskytují na střední Moravě v okolí Prostějova a Olomouce a na jižní Moravě na území Pálavy, Znojemska a Třebíčska. V Červené knize evropských motýlů z roku 1999 nebyl tento druh uváděn v rámci Evropy jako ohrožený, pouze v Lichtenštejnsku se uvádí jako vymřelý (van Swaay a Warren 1999). Aktuální souhrnná data dosud nebyla nikde publikována, a je pravděpodobné, že se okolnosti od té doby změnily. U nás je tento druh ohrožen, ale není chráněn. Jeho hlavními hrozbami jsou zarůstání lokalit a cílené zalesňování. Oba tyto faktory postupně způsobují izolaci populací (Beneš et al. 2002).



Obr.1: Síťová mapa rozšíření hnědáška květelového (*Melitaea didyma*) v ČR od nejstarších záznamů do roku 2006 včetně aktuálně získaných dat. Jednotlivé symboly znamenají rozšíření v určitém období: ○ hlášen do roku 1950, ⊙ hlášen v období 1951-1980, ● hlášen v období 1981-1994, ■ hlášen v období 1995-2001, ■ hlášen v období 2002-2006 (Beneš et al. 2002).

Tento druh je řazen mezi xerothermofily, je výskytem vázán na otevřené květnaté xerothermní (suché a teplé) biotopy, převážně na krátkostébelné trávníky, skalní stepi a

lesostepi se solitérními dřevinami i paseky. Vhodný biotop se vyznačuje přítomností dostatečného množství živné rostliny jak pro stádium larev, tak dospělců (Vogel a Johannesen 1996). Ve střední Evropě je známa celá řada využívaných živných rostlin. Jsou to druhy pocházející ze třech čeledí: **Lamiaceae**: *Stachys*; **Scrophulariaceae**: *Digitalis*, *Linaria*, *Odontites*, *Verbascum*, *Veronica*, *Melampyrum*; **Plantaginaceae**: *Plantago*. Jako nejčastěji využívaný druh se uvádí *Stachys recta* a *Plantago lanceolata* (Ebert a Rennwald 1991).

Co se týče biotopových nároků, je hnědásek květelový velmi podobný hnědásku kostkovanému, *Melitaea cinxia* (Linnaeus 1758). Oba druhy obývají biotopy v teplých oblastech, především lesostepi a skalní stepi. Společně se vyskytovali ještě v roce 2001 na Mohelenské hadcové stepi. Poté hnědásek kostkovaný vymizel a objevuje se sporadicky jen v okolí (PP Kozánek, Konvička et al., osobní sdělení). U tohoto druhu je obecně registrován pokles početnosti nejen ve střední Evropě (Thomas a Hermann 2006), ale i v severských zemích, kde se stal ústředním druhem rozsáhlých studií metapopulační dynamiky (Hanski 1999). Oproti tomu se hnědáskovi květelovému až do současnosti nevěnovalo tolik pozornosti. Ve větším měřítku byl dodnes studován jen na území Německa a to z hlediska populační biologie (Vogel 1999, Brunzel a Reich 1996), ekologie (Lütolf et al. 2006,) a populační genetiky (Johannesen et al. 1996).

Protože všechna podrobnější data o hnědáskovi květelovém pocházejí z populací studovaných v Německu, při severní hranici areálu tohoto druhu a v České republice se tomuto druhu zatím nikdo podrobněji nevěnoval, začala jsem toto studium a v předložené práci jsem se postupně pokoušela řešit následující úkoly:

- 1) zaznamenat druhy a rozmístění živných rostlin na tomto území, jak velkou roli hraje výskyt živné rostliny na obsazenost území hnědáskem květelovým, zjistit jejich využití pro snášení vajíček
- 2) pokusit se zaznamenat nároky larválních stádií
- 3) zjistit velikost populace hnědáška květelového metodami zpětných odchytů na území NPR Mohelenská hadcová step
- 4) zjistit disperzní parametry a migrace mezi jednotlivými subpopulacemi
- 5) popsat v hrubých rysech chování dospělců

## 2. Metodika

### 2.1. Historie a současnost Národní přírodní rezervace Mohelenská hadcová step

Zkoumaná lokalita národní přírodní rezervace Mohelenská hadcová step je zajímavá z mnoha hledisek, jak z hlediska historického, geologického, botanického, tak samozřejmě i zoologického.

Nejstarší dostupné zmínky o stepi pochází z konce 18. a začátku 19. století. Na začátku 20. století odstartoval systematický průzkum lokality, na kterém se podíleli především Josef Podpěra, Jindřich Suza, Rudolf Dvořák a další (Veselý 2002). Pro první krok v ochraně stepi byl významný rok 1928, kdy se na území stepi konala botanická konference. Zde byl vynesena názor, že step pro svoji unikátnost zasluhuje maximální ochranu. O několik let později, roku 1933, na základě návrhu vypracovaného R. Dvořákem, Ministerstvo školství a národní osvěty prohlásilo hadcovou step o rozloze 50 hektarů za rezervaci. Na konci 30. letech i přes protesty veřejnosti došlo k zásahu do rezervace a to stavbou silnice přes území stepi. V roce 1952 stanovilo Ministerstvo školství, věd a umění úředním sdělením přesnější parcelní vymezení a ochranné podmínky přírodní rezervace pod názvem „Mohelenská hadcová step“ a jejího ochranného pásma. Oficiální statut státní přírodní rezervace získala o čtyři roky později. V 70. letech začala výstavba nedaleké jaderné elektrárny Dukovany. 80. léta byla problematická kvůli přerůstajícím porostům borovic. Na tento problém poukázal Ing. Šmiták, borovice činila 63 % celkové plochy rezervace oproti 13% v roce 1950. Jeho názor byl podpořen z mnoha stran např. profesorem Daliborem Povolným. V 90. letech byl tedy mnoha odborníky vypracován desetiletý plán péče pro NPR. Tím začala redukce borových náletů, prořezávání keřových porostů a také byla obnovena pastva (Veselý 2002). Důležitým momentem pro další ochranu tohoto území v evropském měřítku bylo zařazení Mohelenské hadcové stepi do národního seznamu evropsky významných lokalit soustavy Natura 2000, byť zatím jen jako lokality s výskytem přástevníka kostivalového (*Callimorpha quadripunctaria*). Současný plán péče (Slavík 2005) navrhuje pokračování v pastvě, dokončení likvidace trnovníku akátu a kosení třtiny křovištní. Dále se plánuje komplexní obnova naučné stezky a nové zpracování informačních tabulí.

Převážná část podloží rezervace je tvořena hadcem (serpentinitem) s vysokým obsahem hořčíku a železa. Hadcová hornina svými chemickými a fyzikálními vlastnostmi jako je výrazně bazická reakce, vysychavost a záhřevnost, podmiňuje výskyt především xerotermofylů a výskyt drobných trpasličích forem některých druhů (nanismy). Některé



nalezené druhy zde dosahují severní hranice svého rozšíření na jihozápadní Moravě, některé druhy zde mají absolutní severní či severozápadní areálovou hranici např. podmrška hadcová (*Notholaena marantae*). V NPR jsou známy nanismy rostlin ale i motýlů (Povolný 1971) například okáče skalního (*Chazara briseis*). Neobyčejně bohatá a unikátní je fauna bezobratlých, která zahrnuje teplomilné druhy pavouků a 60 % druhů myrmekofauny ČR (Čech et al. 2002). Za zmínku stojí také výskyt žahalky (*Scolia hirta*), kudlanky nábožné (*Mantis religiosa*) nebo ploskoroha pestrého (*Libelloides macaronius*).

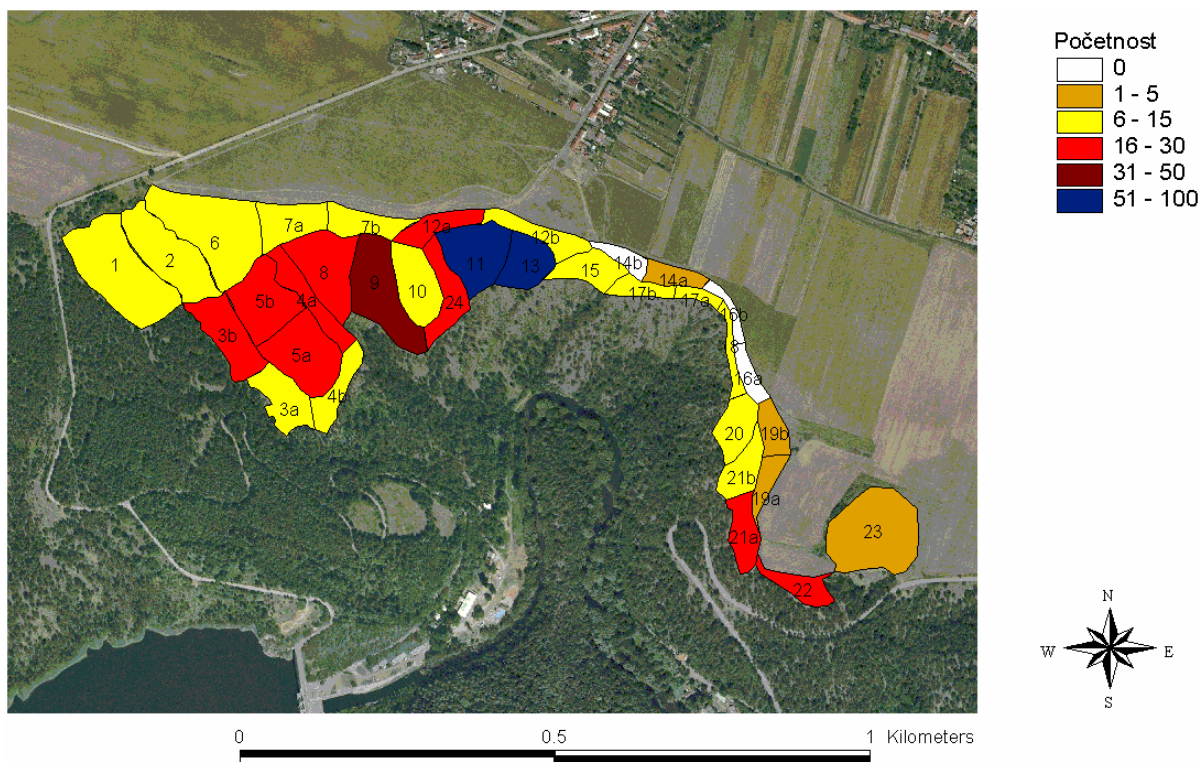
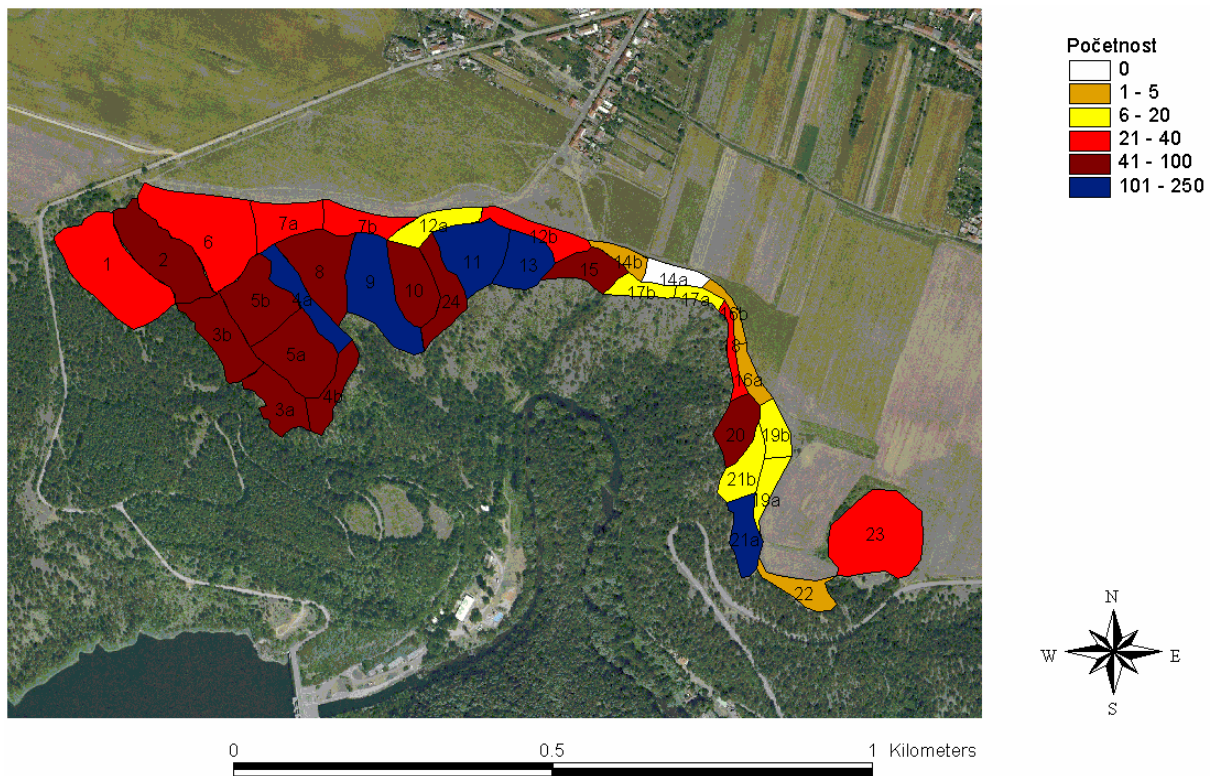
## 2.2. Podrobnější popis lokality

Sledovaná lokalita, národní přírodní rezervace Mohelenská hadcová step, se nachází v předhůří Českomoravské vrchoviny, na tzv. Náměšťské plošině, u obce Mohelno (49°6,5'SŠ, 16°11,5'VD). Celá přírodní rezervace dnes zaujímá přibližně 57 hektarů a je situována v nadmořské výšce v rozmezí 260 až 380 m n. m. Podnebí je zde teplé a průměrná roční teplota dosahuje 8,1°C. Nezanedbatelnou roli zde hraje geologické podloží tvořené hadcem. Tmavá barva hadců má za následek, že povrch skal se za slunečního počasí ohřívá na teploty o 18-24°C vyšší, než je teplota okolí ve dvou metrech nad zemí a mohou dosahovat hodnot až kolem 50°C (Trefulka 1998).

Pozorované území bylo rozděleno na 34 dílčích částí (plošek), celková rozloha sledovaných plošek dosáhla téměř 23 hektarů (viz Obr. 2). Jednotlivé části lokality byly různě strukturovány. Lišily se především velikostí a typem biotopu, ale i managementem a dalšími faktory. Některé plošky zaujímal horní část stepi – náhorní rovinnou travnatou step, ale většinu plošek tvořily skalnaté svahy orientované na jih – skalní step (Příloha 7, 8).

## 2.3. Popis studovaného druhu

Hnědásek květelový, tak jako většina ostatních evropských hnědásek, má v České republice jen jednu generaci ročně s výskytem od konce května do konce srpna až začátku září. V jižnějších zeměpisných šířkách může mít až tři generace (Ehrlich a Hanski 2004). Doba letu je ovlivněna počasím a stanovištěm. Samička klade vajíčka na spodní stranu listu živné rostliny (Příl. 1). Samice se páří obvykle jen jednou, protože samci po kopulaci ucpou samičí kopulační ústrojí tzv. „pářící zátkou“ (Wahlberg 1997). Druh je výrazně protandrický, samci se líhnou o několik dnů dříve než samice. Patrný je pohlavní dimorfismus, samice je často větší a mnohdy má líc křídel tmavě šedý (Příl. 5). Samec je většinou menší velikosti a výrazné oranžové barvy (Příl. 6). Samice hledá aktivním vyhledáváním, vyčkávací strategie u tohoto druhu nebyla zaznamenána.



Obr. 2: Mapky sledované lokality se zakresleným výskytem jedinců obojího pohlaví (horní mapka - samci, dolní samice). Počet odchytů jedinců na jednotlivých ploškách je rozlišen pomocí škály barev, nejsvětější barva znamená nepřítomnost jedinců.

Housenky prodělávají šest až sedm larválních instarů a jejich vzhled se během vývoje výrazně mění (Příl. 2, 3). Přezimují housenky ve 2., 3. nebo i 4. instaru (Hesselbarth et al.1995). K přezimování si zhotovují jednotlivě zámotky, ale mohou být nalezeny i v suchých tobolkách petrklíče (*Primula veris*) (SBN 1987). Kukla bývá přichycena na živné rostlině nebo na suchém stéble (Příl. 4).

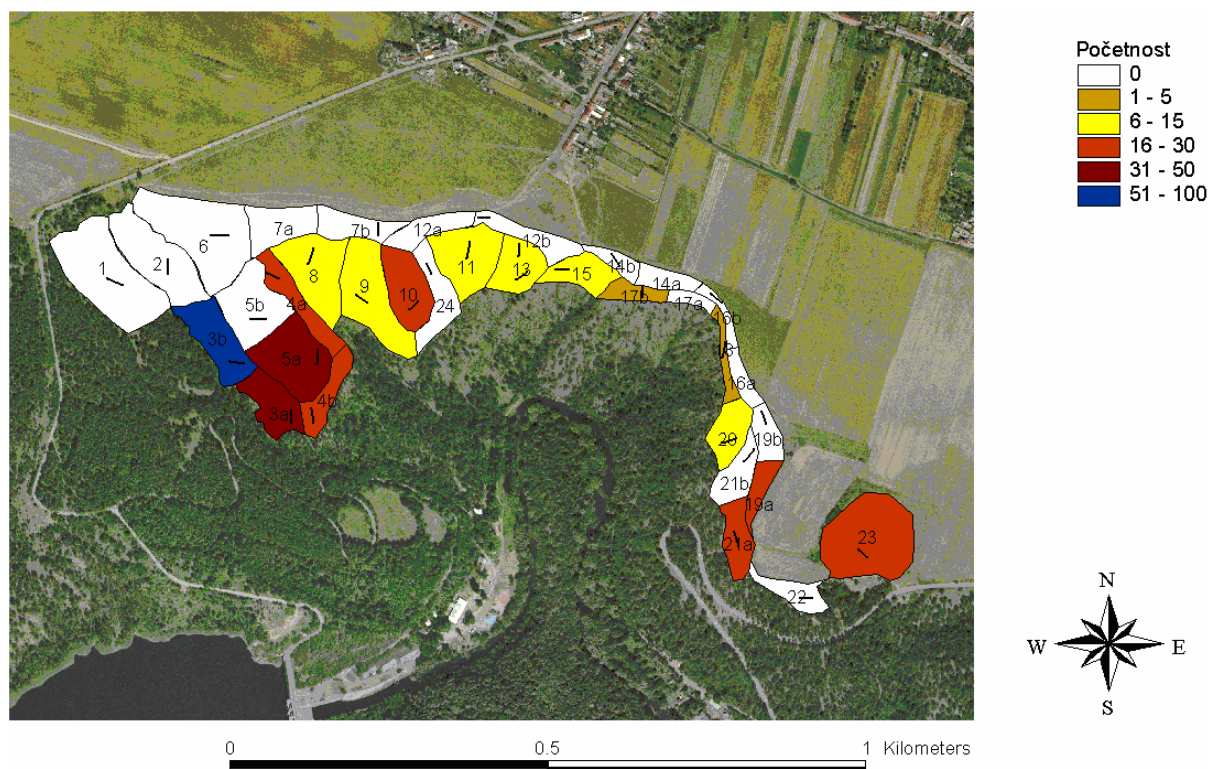
## 2.4. Práce v terénu

### 2.4.1. Housenky

V roce 2005 jsem provedla několika pilotními návštěvami vytipování vhodných plošek pro výzkum a zjišťovala jsem, kterou živnou rostlinu zde housenky hnědáška květeloého využívají.

Stěžejní část terénní práce jsem však prováděla v roce 2006. Pro zjištění počtu housenek a popsání vhodného biotopu jsem prováděla transektová sčítání housenek. V každé plošce (některé byly sloučeny) jsem vyznačila jeden transekt, kterých bylo celkem 29 (Obr. 3). Každý transekt měl délku pěti a šířku dvou metrů a byl rozdělen na další segmenty. Každý metr byl rozdělen na tři dílčí části: (1) osa transektu, (2) 50 centimetrů vpravo i vlevo od osy transektu (půlmetrové okolí transektu), (3) 100 centimetrů vpravo i vlevo od osy transektu (metrové okolí transektu). V každé části transektu i jeho segmentech jsem zaznamenávala sklon terénu (stupnice od 1-4, kde stupeň „1“ znamenal rovinu a stupeň „4“ prudký svah), výšku porostu, procentuální zastoupení travin a bylin, pokryvnost kamenitou sutí, křovím a počet nalezených housenek na jednotlivých substrátech (na živné rostlině, na zemi a suchých stéblech). Transekty jsem procházela mezi 10 a 15 hodinou, vždy za slunečného počasí, protože v noci a za špatného počasí slézají do husté vegetace (Vogel 1999). V každém transektu jsem sčítání prováděla jedenkrát. Početnost nalezených housenek v jednotlivých transektech může být částečně zkreslena díky stupni larválního stádia a chování housenek. Hůře registrovány bývají svlékající se housenky visící pod vegetací, putující na zemi pod hostitelskými rostlinami a rovněž mohou být lehce přehlédnutelné při slunění na stéblech, kdy splývají s vegetací (Vogel 1999).

Pro srovnání vývojových stadií a potravních preferencí jsem z lokality na jaře odebrala několik housenek. Dvě pocházely z lokality u Vladislavi, kde využívaly jitrocel kopinatý (*P. lanceolata*) a dvě z Mohelenské stepi, kde využívaly lnici. Chovala jsem je ve sklenici a housenkám z Vladislavi (žeroucí jitrocel) jsem nabízela lnici a housenkám z Mohelna naopak jitrocel.



Obr. 3: Mapka sledované lokality se zakreslenými transektu a výskytem housenek. Počet housenek na jednotlivých ploškách (celkové množství housenek z osy i okolí transektu) je rozlišen pomocí škály barev, nejsvětlejší barva znamená nepřítomnost jedinců.

#### 2.4.2. Dospělci

Odchyty jsem prováděla každý den (dovolilo-li to počasí) v době letu imág od 6. července do 23. srpna 2006, přibližně od 9. do 14. hodiny. Motýli byli chytáni do ruční sítě a značení lihovými popisovači. Značení jsem prováděla kombinací písmen a čísel na rubovou stranu levého křídla (Beneš et al. 2002). O každém odchyceném motýlovi jsem zaznamenala údaje o stupni opotřebovanosti křídel (olétanost), pohlaví, chování těsně před odchtem, času a místu odchyty, momentálním stavu počasí (oblačnost, povětrnostní podmínky), přítomnosti živné rostliny, typu biotopu (rozlišovala jsem tři typy: čistě travinný, smíšený a převážně kamenitý) a sklonu terénu. Stupeň opotřebovanosti křídel jsem hodnotila kategoriemi 1 - 4 (Warren 1987), kdy „1“ značí čerstvý exemplář, kdežto „4“ je již silně opotřebován. Typů chování jsem rozlišovala sedm: (1) vyhřívání na slunci („basking“), (2) let, (3) odpočinek („resting“), (4) sání na květech („nectaring“), (5) kopulace, (6) patrolování („patrolling“), tj. typ chování, při kterém samci přeletují nad vegetací a vyhledávají samice připravené ke kopulaci (Scott 1974), a (7) honička s jiným motýlem.

## 2.5. Velikost a struktura populace

K analýze demografických parametrů jsem použil lineárně vymezené modely (LVM) programového balíku MARK (White a Burnham 1999, Cooch a White 2001). Pracují tak, že matice odchyťových dat jsou numericky prokládány regresními rovnicemi  $n$ -tého řádu, dokud se nenajde konvergence v hodnotách  $n$  parametrů.

MARK při práci s parametry umožňuje srovnání vlivu času (= odchyťových dní) jako kategoriální, lineární či polynomiální proměnné a dovoluje částečně vyhladit krátkodobé výkyvy, související např. s počasím. Různě složité modely (jež se liší počtem parametrů a zbytkovou deviancí) se porovnávají podle parsimonie pomocí Akaikova informačního kritéria (AIC), které vzájemně váží vysvětlenou devianci a složitost modelů.

Vlastní postup byl následovný:

1. Nejprve jsem odhadovala dva parametry, denní rezidenci ( $\Phi_i$  – slučuje mortalitu a emigraci) a pravděpodobnost odchyty ( $p_i$ ) (tzv. Cormack-Jolly-Seber model, CJS, v modulu MARK: *Recapture only*). Pomocí funkce *predefined models* jsem zkonstruovala všechny možné modely pracující s proměnnými jako s konstantou ( $\cdot$ ), proměnou závislou na pohlaví ( $g$ ), faktoriálně závislou na čase - tj. každý den jako samostatný faktor: ( $t$ ), závislou na interakci času a pohlaví ( $g*t$ ), poté ještě ručně doplněny modely obsahující aditivní závislost na čase a pohlaví ( $g+t$ ). Jedná se tedy o 25 konkurenčních modelů. Nejparsimonnější z těchto modelů jsou vybírány podle nejnižších hodnot AIC byly dále upravovány tak, že vztah proměnných k času mohl být lineární ( $t\_lin$ ) nebo polynomiální ( $t\_sq$ ).

2. Nejparsimonnější CJS modely se staly základem pro složitější modely, využívající Jolly-Seber funkci. Ten lze parametrizovat několika způsoby, přičemž jen modulem POPAN lze v programu MARK přímo získat absolutní velikost populace. Postup pracuje tak, že přímo odhaduje tři primární parametry,  $\Phi_i$ ,  $p_i$  a  $pent_i$ , čili procento jedinců vstupujících do populace (*proportion entering*). Z těchto parametrů a známých hodnot denních odchyťů se pak odhadnou tři tzv. odvozené parametry, denní natalitu  $B_i$ , denní velikost populace  $N_i$  a celkovou velikost populace  $N$ . Při odhadu JS modelů tedy byly  $\Phi_i$  a  $p_i$  nejprve ve tvaru, jaký byl získán postupem *Recapture only*, manipulovalo se jen s  $pent_i$ , opět v podobách  $pent(\cdot)$ ,  $pent(g)$ ,  $pent(t)$ ,  $pent(g+t)$ ,  $pent(g*t)$ ,  $pent(g+t\_lin)$ ,  $pent(g+t\_sq)$ .

3. Po získání nejparsimonnějšího JS modelu založeného na manipulaci s  $pent_i$  jsem

následně opakovaně manipulovala s parametry  $\Phi$  a  $p_i$ , a to tak, že jsem zkoušela jejich lineární, konstantní a polynomiální podobu, dokud jsem nezískala model, který nebylo možno dále zlepšit.

Průměrná délka života jednotlivých jedinců byla spočtena z hodnoty  $\Phi$  ( $\phi$ ), pro obě pohlaví dohromady (Watt et al. 1977). Hodnotu  $\Phi$  jsem použila z modulu POPAN.

$$\text{Průměrná délka života jedince} = -\frac{1}{\ln \phi}.$$

## 2.6. Vliv struktury biotopu a rozmístění živné rostliny na výskyt jedinců

Použitím Redundanční analýzy (RDA) v programu Canoco for Windows 4.5 (ter Braak & Šmilauer 2002) jsem se pokusila prokázat vliv jednotlivých enviromentálních proměnných na přítomnost či nepřítomnost dospělých jedinců a larválních stádií ve zkoumaném systému plošek. Jako enviromentální proměnné pro testování přítomnosti dospělých jedinců a larválních stádií jsem vybrala: typ biotopu (rozlišovala jsem tři typy: L- čistě travinný, K- převážně kamenitý, X- tvořil přechod mezi dvěma předešlými); množství nektarových zdrojů v semilogaritmické škále 1-5; vítr (průměrné povětrnostní podmínky na jednotlivých ploškách); sklon terénu; množství živných rostlin (*Linaria* a *Verbascum*) (semilogaritmická škála 1-5); pokryvnost stromy a keři; management (paseno-nepaseno); konektivitu plošek; obvod. Jako kovariáty při analýze jsem použila velikost plošky a souřadnice v systému plošek pro odfiltrování vlivu prostorové autokorelace. Pro testování průkaznosti modelu jsem použila Monte-Carlo permutační test s 999 permutacemi, který je součástí programu.

Pro testování larválních habitatových nároků pomocí dat z transektového sčítání housenek jsem použila stejné analýzy, ale jiné enviromentální proměnné: pokryvnosti bylin, travin, lnice, kamenité suti, keřů a volné půdy; výšku porostu; sklon terénu; vzdálenost stromů od transektu. Napřed jsem zjišťovala vliv bezprostředního okolí na počet housenek v ose transektu, pak jsem výpočty opakovala se zahrnutím půlmetrového a metrového okolí transektu. Jelikož byly v systému přítomné pseudoreplikace (29 transektů a na každém 5 úseku), použila jsem jednotlivé transekty jako bloky kovariát a v rámci těchto bloků jsem držela jednotlivé úseky transektů jako „line series“ (ter Braak & Šmilauer 2002).

## 2.7. Mobilita jedinců

Pro odhad parametrů mobility na větší vzdálenosti jsem použila dvě matematické funkce. Negativní exponenciální funkce (NEF), která byla dříve používaná k odhadům pasivní

disperze, předpovídá rychlý a strmý pokles pravděpodobnosti šíření v závislosti na rostoucí vzdálenosti (Kuras et al. 2003). Zatím co obrácená mocninná funkce (IPF) předpovídá „tlustý ocas“ a tedy větší pravděpodobnost šíření jedinců na delší vzdálenosti (Baguette 2003). Negativní exponenciální funkce vyjadřuje proporcii přeletů  $I$  na vzdálenost  $D$ .

$$I = a \cdot e^{-k \cdot D}$$

nebo logaritmická podoba

$$\ln I = \ln a - k \cdot D$$

Parametry  $a$  a  $k$  jsou odhadované konstanty.

IPF zohledňuje aktivní přelety (Kuras et al. 2003).

$$I = C \cdot D^{-n}$$

nebo logaritmická podoba

$$\ln I = \ln C - n(\ln D)$$

Parametry  $C$  a  $n$  jsou opět odhadované konstanty.

Hodnoty konstant jsem odhadovala regresí kumulativní proporce jedinců v logaritmické podobě, kteří překonali určitou vzdálenost. Sklony a intercepty byly vzájemně porovnávány pomocí Tukeyho HSD testu (Zar 1996).

Pro odhad dalších disperzních parametrů jsem použila programový balík “Virtual migration“ (VM), který pracuje s daty ze zpětných odchyť (Hanski et al. 2000). Touto metodou se odhadují parametry, udávající migrační potenciál a vliv prostředí na metapopulační dynamiku. VM se pokouší separovat mortalitu v biotopové plošce od mortality během migrace. Požaduje data s mnoha ( $\geq 10$ ) lokálními populacemi obývajících biotopové plošky. Použitím dat ze zpětných odchyť program odhadne parametry popisující denní přežívání v plošce, tendenci migrace z jednotlivých plošek, efekt velikosti plošky na emigraci a imigraci, a efekt konektivity na migraci a mortalitu během migrace. Wahlberg poukazuje na to, že program VM je užitečným nástrojem pro zpracování dat ze zpětných odchyť (Wahlberg et al. 2002). Nevýhodou ovšem je, že ne vždy jsou jasně definované plošky jednotlivých subpopulací (srov. Čížek a Konvička 2005) a nebere v potaz vliv okolního prostředí (označeného jednotně jako matrix).

Model tedy pracuje s šesti parametry  $\mu$ ,  $\eta$ ,  $\zeta_{em}$ ,  $\zeta_{im}$ ,  $\alpha$  a  $\lambda$ . Parametr  $\mu$  vyjadřuje mortalitu v plošce, nezávislou na velikosti dané plošky. Nízká hodnota parametru znamená malou mortalitu. Parametr  $\eta$  popisuje tendence emigrace z plošek (míra emigrace z plošky o velikosti 1 ha za den). Obecně vyšší hodnota parametru  $\eta$  znamená větší pravděpodobnost emigrace. Parametr  $\zeta_{em}$  vystihuje rozsah emigrace z plošky. Čím je nižší hodnota parametru,

tím je nižší efekt rozlohy na emigraci. Parametr  $\zeta_{im}$  určuje vliv velikosti kolonizované plošky na konektivitu jednotlivých plošek. Efekt vzdálenosti na migraci vyjadřuje parametr  $\alpha$ . Parametr  $\lambda$  určuje mortalitu během migrace.

Z těchto parametrů model určuje pravděpodobnost emigrace pro jednotlivé plošky nezávislé na čase:

$$\varepsilon_j = \eta \cdot A_j^{\zeta_{em}}$$

a konektivitu, tj. míru izolovanosti jednotlivých plošek:

$$S_j = \sum_{k \neq j} e^{(-\alpha \cdot d_{jk}) \cdot A_k^{\zeta_{im}}}$$

$j$  – původní ploška,  $k$  – kolonizovaná ploška,  $d$  – Euklidovská vzdálenost mezi ploškami,  $A$  je velikost plochy.

### 3. Výsledky

#### 3.1. Fenologie a výsky nedospělých stádií

První kladení snůšek jsem zaznamenala 1. srpna 2005. Snůšek se mi podařilo nalézt 20, ze kterých jen jedna byla nakladena z vrchní strany listu (5%). Průměrný počet vajíček ve snůškách byl 20 (SE±1,4) kusů. Tento druh oproti jiným příbuzným druhům rozptyluje vajíčka do malých snůšek, ale celkově samice naklade až 300 vajíček (Hesselbarth et al.1995). Na označené rostlině jsem sledovala snůšku 12 vajíček. K líhnutí zde došlo po 18 dnech od nakladení.

První vylíhlé housenky jsem postřehla 9. srpna 2005, aktivní byly až do 4. září 2005. Zazimované housenky v diapauze se mi nepodařilo nalézt. Na jaře roku 2006 jsem zpozorovala první aktivitu 7. května. Z celkového počtu 361 nalezených housenek bylo 7% zastíženo na zemi, 30% na suchých stéblech, 8% na divizně, ale převážná část 55% se vyskytovala na lnici. Dne 14. srpna se objevily úplně nové čerstvé housenky.

Z údajů z transektového sčítání housenek je dobře patrná obsazenost plošek (Obr. 3). Housenky byly přítomny v polovině (17) sledovaných plošek. Ve dvou bylo jen do pěti kusů, na zbytku obsazených míst bylo vždy více jak šest jedinců. Vztah mezi počty housenek a dospělců jsem hodnotila Spearman rank korelací. Korelace ukázala, že si ani počty samců ( $R=0,588$ ,  $p=0,0002$ ,  $N=34$ ) ani samic ( $R=0,041$ ,  $p=0,0172$ ) na jednotlivých ploškách neodpovídají.



Výskyt na jednotlivých ploškách, včetně maximálních hodnot, kopíroval výskyt dospělců, ale korelace mezi výskytem housenek a dospělých samic koreloval méně než výskyt larev a samců.

Tab. 1: Souhrnné údaje o larválních stádiích

Aktivita na podzim	Aktivita na jaře	N nalezených housenek	Místa nálezu s počtem jedinců / %			
			<i>Linaria</i>	<i>Verbascum</i>	zem	such.stébla
9.8.- 4.9.05	od 7.5.06	361	195 / 55	29 / 8	27 / 7	110 / 30

Na zkoumané lokalitě využíval hnědásek jako živné rostliny dva druhy z čeledi krtičníkovitých (*Scrophulariaceae*): Inici kručinkolistou (*Linaria genistifolia*) a diviznu malokvětou (*Verbascum thapsus*). Na začátku sezony jsem nalézala housenky pouze na Inici a až konci sezony (24.6.) jsem začala nacházet některé jedince na divizně. Nálezy na divizně jsem zaznamenala pouze ve třech sledovaných ploškách. Na Inici jsem zaznamenala žír jen na listech, na divizně i na květech.

Na Mohelenské stepi jsou tyto dva druhy živných rostlin nejpočetnější, ze známých a v Evropě využívaných druhů (Ebert a Rennwald 1991). Ostatní potenciální druhy živných rostlin buď nebyly na stepi vůbec přítomny nebo jen v malých množstvích, např. *Plantago lanceolata* nebo *Stachys recta*, které ale patří mezi nejčastěji využívané v Evropě. Na studované lokalitě pro oba tyto druhy pravděpodobně nejsou vhodné podmínky. Na nedaleké lokalitě PP Kozének, kde jsem také našla několik dospělců, jsem nenalezla Inici kručinkolistou (*Linaria genistifolia*) ani Inici obecnou (*L. vulgaris*) ani diviznu (*Verbascum sp.*) Ve velkém množství tam ale byl přítomen jitrocel (*P. lanceolata*). Housenky se mi zde přes usilovné pátrání nepodařilo nalézt. Na lokalitě ve Vladislavi jsem našla housenky jen na druhu *Plantago lanceolata*, přestože divizna zde byla zastoupena ve velkém množství. Lnice zde nebyly přítomny.

Zkoušela jsem, zda housenky žeroucí na Inici budou ochotné přejít na jitrocel a naopak. V obou směrech nebyl problém a housenky na dané živné rostlině dokončily vývoj.

Kukly jsem nacházela připevněné ve vrcholových částech živné rostliny nebo na stéblech trav. Housenka odnesená z lokality, chovaná ve sklenici se zakuklila už 20. května. K zakuklování ve volné přírodě mohlo tedy docházet od druhé poloviny května.

### 3.2. Velikost a struktura populace dospělců

První exempláře jsem chytila 6. července a byli to pouze jedinci samčího pohlaví, samice se objevily o den později. Poslední zvíře bylo odchyceno 23. srpna. Dní s příznivým

počasím, kdy jedince bylo možno odchyťvat, bylo 33. Celkem jsem označila 1147 jedinců (Tab. 2). Počet migrujících jedinců v populaci se rovnal 52% u samců a 31% u samic. Jedná se o jedince, kteří přeletěli od doby prvního odchytu na jinou plošku. Počet znovu odchytených jedinců zahrnuje i jedince, kteří byli chyceni opakovaně, ale nepřemístili se na jiné místo (Tab. 3).

Tab. 2: Základní data ze zpětných odchyťů pro samce a samice. Počet zpětných odchyťů větší než počet chycených a znovu odchytených jedinců dohromady znamená, že někteří jedinci jsou odchyteny i opakovaně.

	Letová perioda	Počet chytacích dnů	Počet chycených jedinců	Počet znovu odchytených jedinců	Počet zpětných odchyťů
Samci	6.7.-23.8.	33	792	467	1443
Samice	7.7.-23.8.	32	355	132	328

Tab. 3: Mobilita u samců a samic a odhadovaná velikost populace získaná pomocí LVM modelů

	Počet migrujících jedinců	Odhadovaná velikost populace	Vzdálenost (m)	
			Průměr±SE	Maximum
Samci	408	1263±41	344±16	2201
Samice	110	824±53	256±25	2022

Sledované plošky byly obsazeny všechny buď jedním nebo druhým pohlavím. Samci se vyskytovali na všech ploškách jako samice, krom jedné. Přítomnost samic nebyla zaznamenána na třech ploškách. Neobsazené plošky byly travinné, situované v horní části stepi bez využitelné nabídky kvetoucích rostlin (viz Obr. 2).

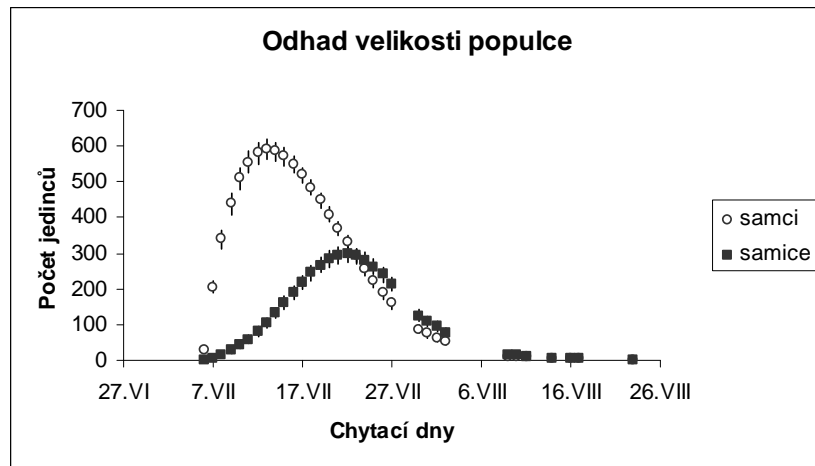
Zjištěná průměrná délka života obou pohlaví dosahovala hodnot 6,1 dne (maximálně 25 dní u samců a 12 dní u samic). Průměrné vzdálenosti přeletů se lišily mezi pohlavími, samci létali dál (Kruskal-Wallis;  $H_{1, 599} = 8,292$ ;  $p = 0,004$ ) (Tab. 3). Maximální vzdálenost přeletu byla zaznamenána u jedince samčího pohlaví.

Odhadová velikost populace činila celkem 2087 jedinců (Tab. 3). Z grafu pro odhad velikosti populace (Obr. 4) je patrný vrchol letové periody samců v první polovině července, u samic vrchol letové periody spadá na začátek druhé poloviny července.

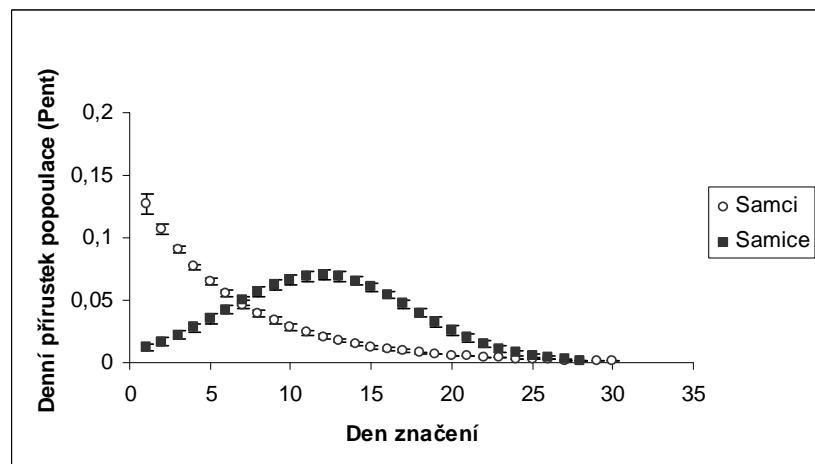
Co se týče rozdílů v pravděpodobnosti odchytu, přežití a přírůstku populace, tak nejlepší model je zobrazen v Tabulce 4.

Denní přírůstek populace byl závislý na čase a lišil se mezi pohlavím (Obr. 5). Přírůstek populace samců byl lineární a byl největší hned na začátku letové periody, což

odpovídá samčí protandrii. U samic byl vrchol přírůstku posunut pozdějším líhnutím a funkce měla kvadratický průběh.



Obr. 4: Odhad populační velikosti během letové periody pro samce a samice. Chybové úsečky udávají střední chybu průměru (SE).



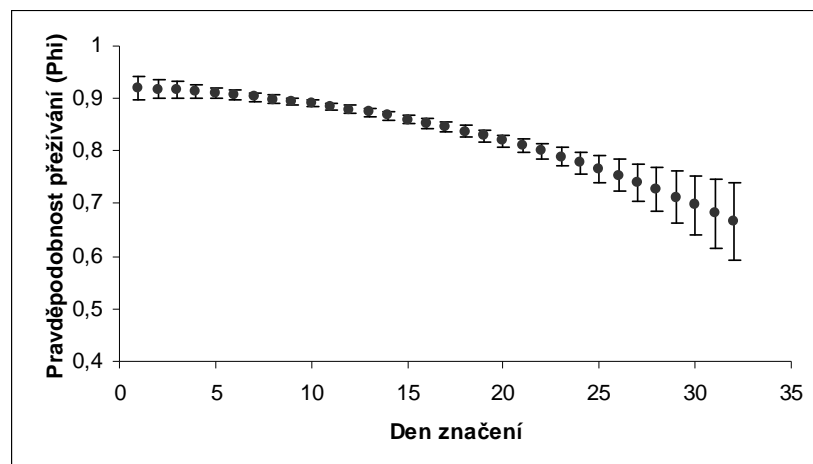
Obr.5: Vyjádření přírůstku populace samců a samic od začátku do konce letové periody. Hodnoty doplněny o SE.

Tab. 4: Srovnání nejlepších modelů (tučně) LVM programového balíku MARK přežívání, pravděpodobnosti odchyty a přírůstku populace s dalším nejlepším modelem (netučně). Hodnoty  $t_{lin}$  a  $t_{sq}$  označují vliv času v lineární a kvadratické podobě.

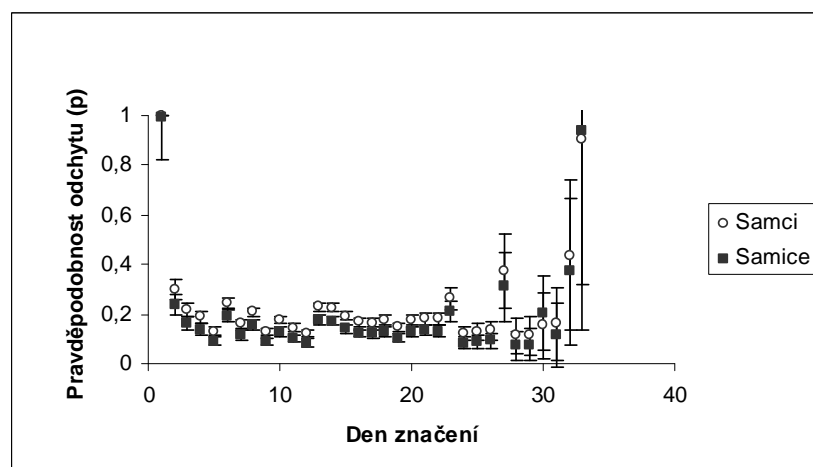
<i>Typ modelu</i>	<i>Model</i>	<i>AICc</i>	<i><math>\Delta AICc</math></i>	<i>Počet parametrů</i>
<b>Recaptures only</b>	<b>Phi (g*t_sq) p(g+t)</b>	<b>6933,77</b>	<b>0,000</b>	<b>36</b>
Recaptures only	Phi (g*t_lin) p(g+t)	6934,84	1,0648	36
<b>Popan</b>	<b>Phi (t_sq) p(g+t) Pent (g*t_sq) N (g)</b>	<b>7269,49</b>	<b>0,000</b>	<b>45</b>
Popan	Phi(t_lin) p(g+t) Pent (g*t_sq) N (g)	7270,58	1,0931	44

Pravděpodobnost přežívání lineárně klesala s dobou letu bez závislosti na pohlaví (Obr. 6). Takový lineární pokles lze přisoudit postupnému stárnutí průměrného jedince, což lze předpokládat, jestliže se většina jedinců líhne na počátku doby letu (Zimmermann 2006).

Pravděpodobnost odchyty byla nejlépe fitována jako kategoriální proměnná závislá na pohlaví a čase (Obr. 7). To značí, že zde není žádný trend a kolísání je způsobeno rozdíly v počasí a intenzitě značení. Samci se vyznačovali vyšší odchytovostí stejně jako u jiných druhů motýlů (Zimmermann 2006, Schtickzelle et al. 2002). Tím je podpořena domněnka (Baguette et al. 1996), že samci, kteří neustále patrolují, jsou lépe viditelní a mnohem snadněji chytitelní než samice. Samice se páří jen jednou za život hned po vylíhnutí a poté tráví většinu času skryté v bylinném patře, kde odpočívají nebo kladou vajíčka. Ke konci chytacího období dochází k vychýlení hodnot díky zvýšené mortalitě a tím malému množství chytaných jedinců.



Obr. 6: Vyjádření pravděpodobnosti přežívání pomocí parametru Phi (SE) pro obě pohlaví dohromady.



Obr. 7: Pravděpodobnost odchyty samců a samic v jednotlivých dnech. Hodnoty s SE.

### 3.3. Mobilita jedinců

Odhady pohybu motýlů pomocí NEF jsou následující:

samci:

$$\ln I = -2,74(SE \pm 0,47) \cdot D + 0,05(SE \pm 0,94), R^2 = 0,991$$

samice:

$$\ln I = -2,75(SE \pm 0,19) \cdot D - 0,28(SE \pm 0,15), R^2 = 0,922$$

Odhady pomocí IPF:

samci:

$$\ln I = -1,64(SE \pm 0,13) \cdot \ln D - 3,09(SE \pm 0,13), R^2 = 0,836$$

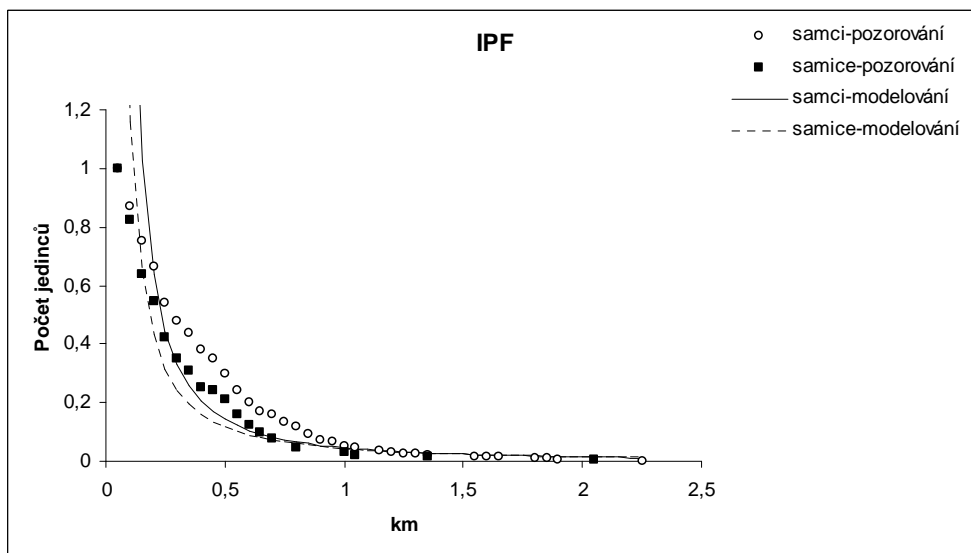
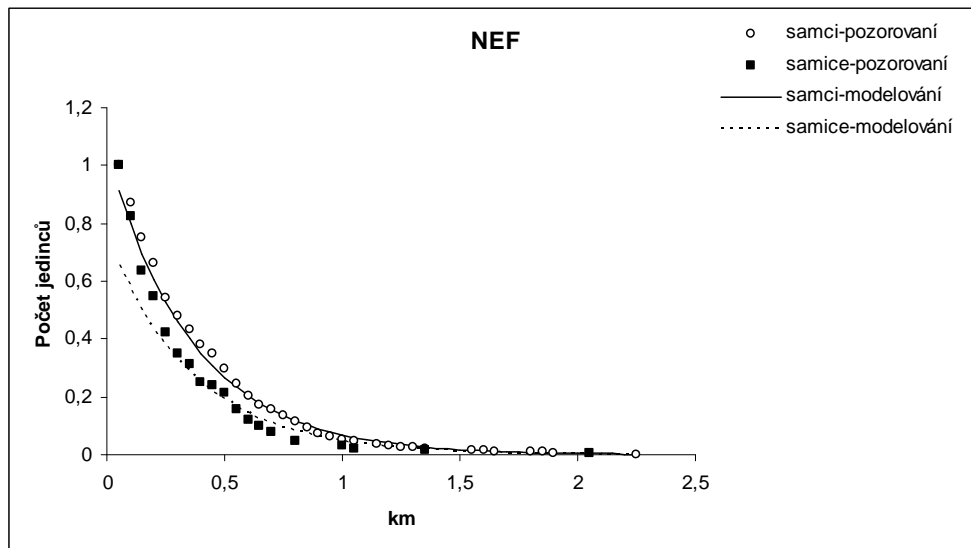
samice:

$$\ln I = -1,43(SE \pm 0,13) \cdot \ln D - 3,14(SE \pm 0,16), R^2 = 0,871$$

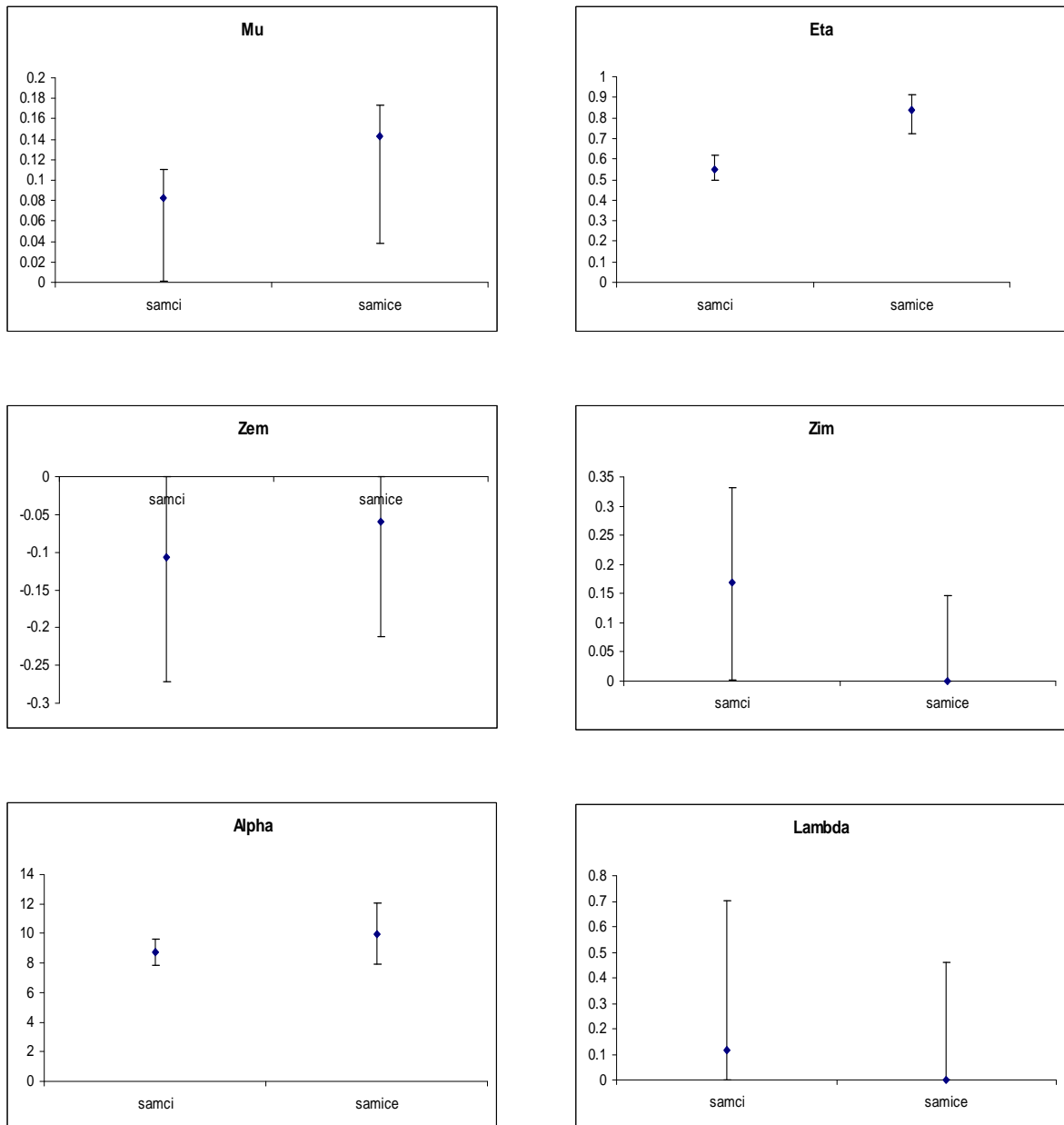
U NEF se odhadnuté hodnoty parametrů mezi pohlavími od sebe lišily, byl zde nalezen rozdíl mezi směrnici přímk i intercepty (NEF: směrnice –  $t_{48} = 3,381$ ;  $p = 0,0007$ ; intercept –  $t_{48} = 3,687$ ;  $p = 0,0003$ ). Pro IPF se odhadnuté hodnoty parametrů mezi pohlavími od sebe nelišily (IPF: směrnice –  $t_{48} = -0,994$ ;  $p = 0,837$ ; intercept –  $t_{48} = -0,608$ ;  $p = 0,727$ ).

Z hodnot regresních koeficientů je patrné, že NEF lépe fituje mobilitu jedinců a to obojího pohlaví. NEF předpokládá menší pravděpodobnost šíření na velké vzdálenosti, ale poměrně vysokou mobilitu na vzdálenosti krátké (Obr. 8).

Z modelu VM jsem získala šest parametrů, jejichž hodnoty jsou graficky znázorněné v Obr. 9. Pět parametrů se od sebe u obou pohlaví v podstatně neliší, protože jejich konfidenční intervaly se překrývají. Jediným výraznějším rozdílem mezi pohlavími je větší tendence samic emigrovat z plošky ( $\eta$ ) (nezávisle na velikosti plošky). Mortalita v plošce ( $\mu$ ) je nízká a nedochází ani k mortalitě během migrace ( $\lambda$ ). Migrace je značně ovlivněna vzdáleností mezi ploškami ( $\alpha$ ) a velikost plošky má stejný, v tomto případě malý, vliv na emigraci ( $\zeta_{em}$ ) i imigraci ( $\zeta_{im}$ ) u obou pohlaví.



Obr. 8: Srovnání pozorovaných a odhadnutých hodnot pro samce a samice hnědáška květelového použitím negativní exponenciální funkce (NEF) a obrácené mocninné funkce (IPF). Je vidět větší shoda samčích i samičích dat s NEF funkcí.



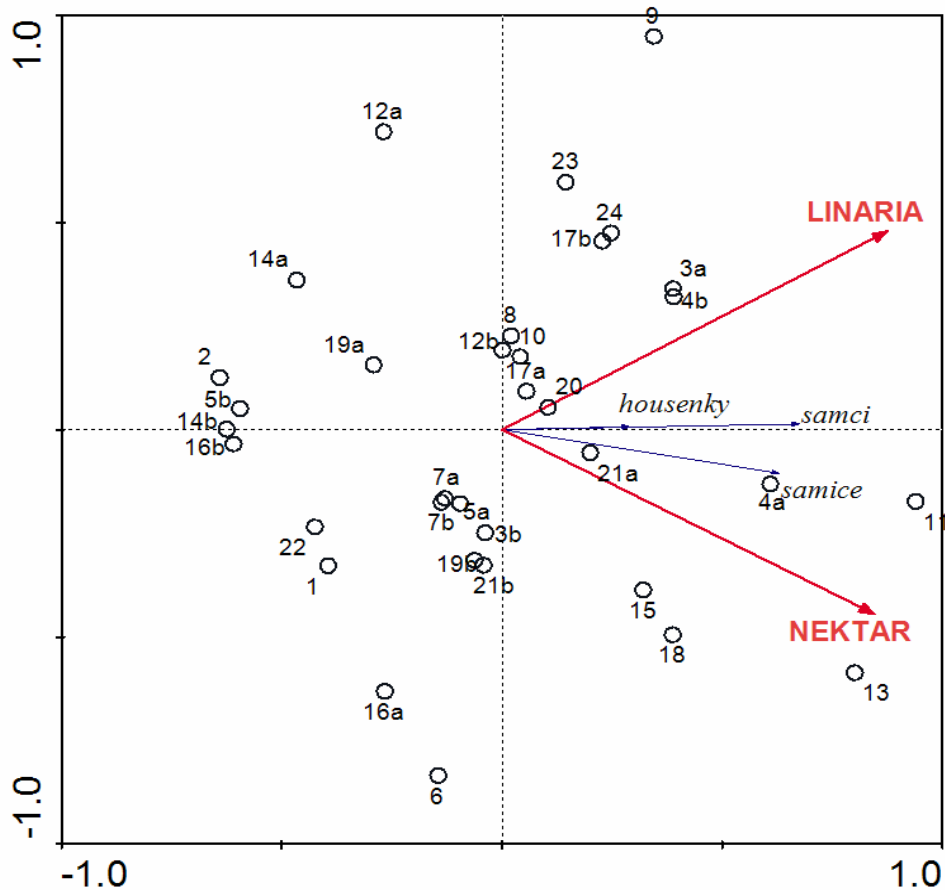
Obr. 9. Grafické znázornění hodnot parametrů z modelu Virtuální Migrace spolu s 95% konfidenčními intervaly, pro obě pohlaví.

### 3.4. Vliv struktury biotopu a rozmístění živné rostliny na výskyt jedinců

#### 3.4.1. Dospělci

Výskyt jedinců byl pozitivně závislý především na nektarových zdrojích ( $F= 19,4$ ;  $p= 0,002$ ) a na přítomnosti lnice ( $F= 6,45$ ;  $p= 0,15$ ) (Obr. 9). Zjištěné výsledky byly signifikantní, test pro první kanonickou osu:  $F= 29,28$ ;  $p= 0,001$ ; test signifikance pro všechny kanonické osy:  $F= 14,75$ ;  $p= 0,001$ . První kanonická osa vysvětlila 44,8% variability.





Obr. 10: Ordinační diagram RDA analýzy ukazující závislost přítomnosti hnědáka květového na přítomnosti nektarových zdrojů a lnice (živné rostliny). Kroužky jsou jednotlivé plošky.

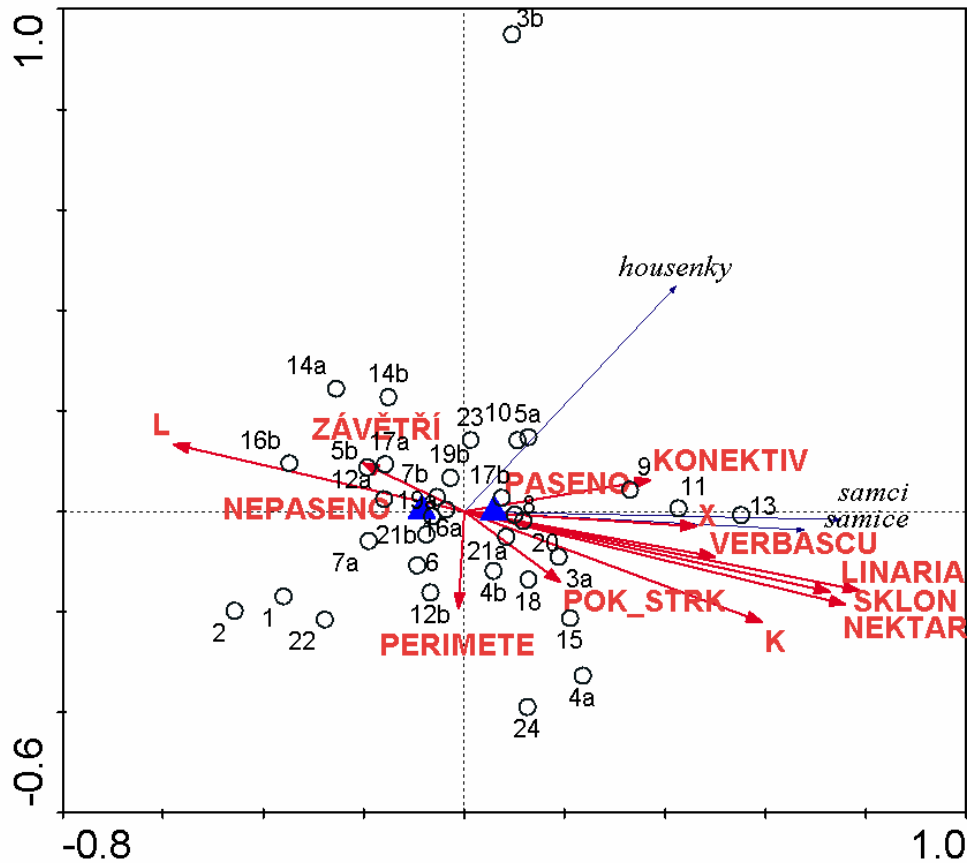
### 3.4.2. Dospělci a larvální stádia

Při testování jednotlivých enviromentálních proměnných, měly testy ukázat jejich průkaznost a samostatný vliv (Tab.5). Proto byly v následujícím grafu (Obr. 11) ponechány všechny proměnné pro ilustraci jejich pozitivního či negativního vlivu. Průkazná je pozitivní preference obou pohlaví pro plošky málo izolované na svazích s přítomností velkého množství nektarových zdrojů. Upřednostňují také jak lnici tak druhou, na stepi využívanou živnou rostlinu, diviznu. Také je dále patrný vztah k přechodnému biotopu (X), nepreferují tedy čistě travinné louky, ale více sušovitě svahy s roztroušenou vegetací a malou intenzitou pastvy. Téměř se nevyskytují na čistě travinném biotopu (L).

Tab. 5: Hodnoty testovacích kritérií pro všechny enviromentální proměnné při jejich samostatném testování. Tučně jsou vyznačeny průkazné hodnoty. Pro testování průkaznosti modelu jsem použila Monte-Carlo permutační test s 999 permutacemi.

<i>Enviromentální proměnné</i>	<i>F</i>	<i>p</i>
<b>Nektar</b>	<b>18,27</b>	<b>0,002</b>
<b>Linaria</b>	<b>17,76</b>	<b>0,001</b>
<b>Sklon</b>	<b>16,13</b>	<b>0,002</b>
<b>Verbascum</b>	<b>7,76</b>	<b>0,007</b>
<b>K</b>	<b>8,12</b>	<b>0,012</b>
<b>L</b>	<b>7,93</b>	<b>0,011</b>
<b>Konektivita</b>	<b>5,29</b>	<b>0,024</b>
<b>Nepaseno</b>	<b>5,65</b>	<b>0,027</b>
<b>Paseno</b>	<b>5,65</b>	<b>0,029</b>
<b>X</b>	<b>4,66</b>	<b>0,039</b>
Závěťří	0,87	0,309
Pokryvnost strom/keř	0,82	0,397
Obvod (Perimeter)	0,12	0,831

Při společné analýze (s následnou forward selekcí proměnných) pro dospělé i housenky vyšly výsledky obdobně jako při testování dospělců samotných. Výskyt jedinců a larválních stádií byl pozitivně závislý na přítomnosti nektarových zdrojů ( $F= 18,27$ ;  $p= 0,002$ ) a na přítomnosti živné rostliny - lnice ( $F= 6,01$ ;  $p= 0,017$ ). Zjištěné výsledky byly signifikantní, test pro první kanonickou osu:  $F= 27,24$ ;  $p= 0,001$ ; test signifikance pro všechny kanonické osy:  $F= 13,72$ ;  $p= 0,001$ . První kanonická osa vysvětlila 42,3% variability (Obr. 10). Dospělci mají rozdílné nároky. Samice preferují především místa bohatá na nektar. Samci více času tráví v okolí živných rostlin, kde mají velkou pravděpodobnost narazit na líhnoucí se samici. Housenky mají větší vztah k živné rostlině, kterou potřebují k vývoji.



Obr. 11: Ordinační diagram RDA analýzy ukazující vliv všech enviromentálních proměnných na přítomnost hnědáka květeloého. V tomto případě první kanonická osa vysvětlila 52,4% variability. Kroužky představují jednotlivé plošky a trojúhelník nominální proměnné (paseno, nepaseno).

### 3.4.3. Larvální stádia v transektech

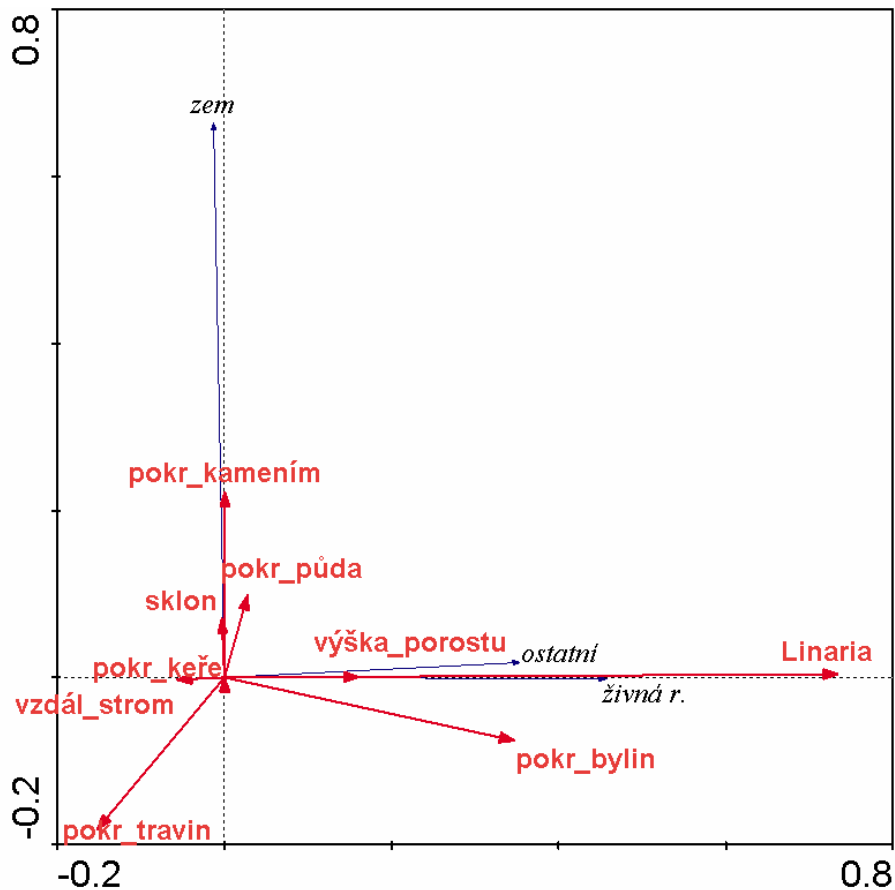
Při testech jednotlivých proměnných se projevila průkaznost jen u lnice a vzdálenosti stromu (Tab. 6). V analýzách s forward selekcí byly na ose transektu také nejdůležitější dvě proměnné: lnice a vzdálenost nejbližšího stromu (Tab. 7, Obr. 12). Dále pak jak v půlmetrovém tak metrovém okolí transektu měla vliv jen vzdálenost nejbližšího stromu. Housenky vylézají na vegetaci ve vyšším okolním porostu, kde je dostatek bylin a slézají na zem v případě, že je v okolí dostatek obnažené půdy či sutě. Nevyhovuje jim zarůstající biotop, protože se v testu projevila negativní korelace se vzdáleností stromů, pokryvností keřů a travin.

Tab. 6: Hodnoty testovacích kritérií pro všechny enviromentální proměnné při jejich samostatném testování. Tučně jsou vyznačeny průkazné hodnoty. Pro testování průkaznosti modelu jsem použila Monte-Carlo permutační test s 999 permutacemi.

<i><b>Enviromentální proměnné</b></i>	<i><b>F</b></i>	<i><b>p</b></i>
<b>Lnice</b>	<b>21,464</b>	<b>0,048</b>
<b>Vzdálenost stromu</b>	<b>4,22</b>	<b>0,032</b>
Pokryvnost travin	2,37	0,062
Pokryvnost bylin	4,81	0,076
Výška porostu	1,91	0,152
Pokryvnost kamením	0,219	0,396
Sklon	0,872	0,372
Pokryvnost půdy	0,069	0,538

Tab. 7: Nejlepší prediktory při použití RDA analýzy s následnou forward selekcí (Monte-Carlo permutační test s 999 permutacemi). Signifikantní enviromentální proměnné pro 0= osu transektu, 0.5= půlmetrové okolí a 1= metrové okolí.

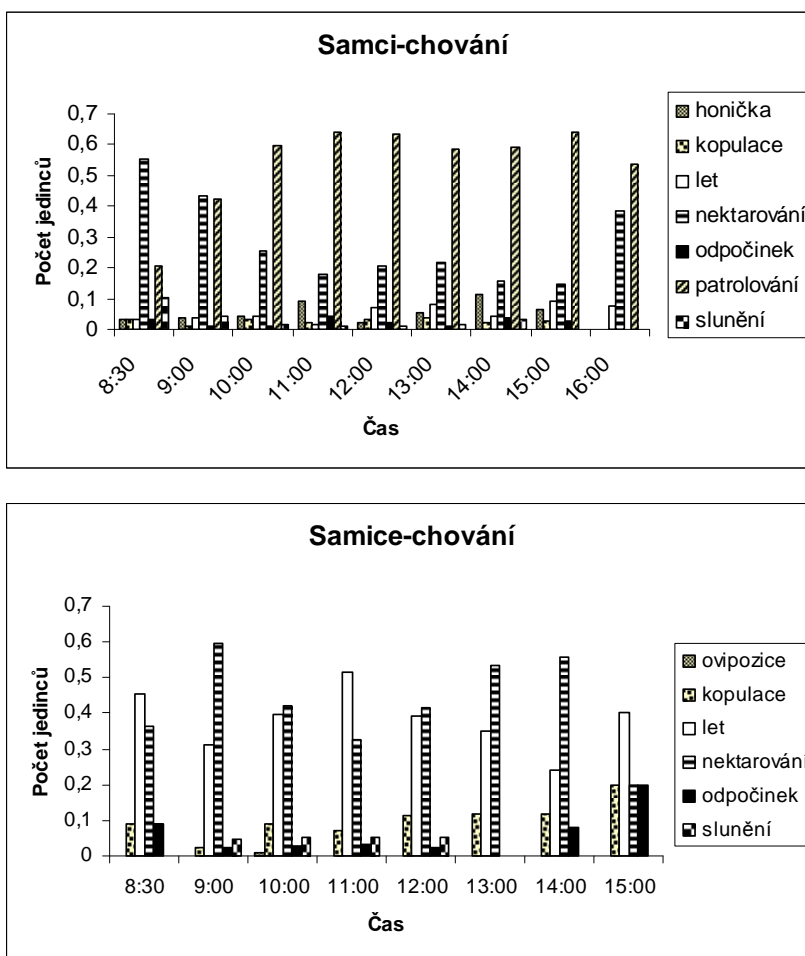
<i><b>Okolí transektu</b></i>	<i><b>Enviromentální proměnné</b></i>	<i><b>F</b></i>	<i><b>p</b></i>	<i><b>Vysvětlené % variability</b></i>
0	Lnice	21,46	0,043	
	Vzdálenost stromu	5,79	0,034	16
0,5	Vzdálenost stromu	4,13	0,037	2,8
1	Vzdálenost stromu	3,96	0,037	2,7



Obr. 12: Ordinační diagram RDA analýzy ukazující závislost larválních stádií, nalezených na různých substrátech, na všech testovaných enviromentálních proměnných. Zkratka “pokr“ znamená pokryvnost, “vzdál” vzdálenost.

### 3.5. Chování dospělců

Časně zrána, mezi osmou a desátou hodinou, bylo u samců pozorováno nejčastěji sání na květech, během dopoledne se ale nejfrekventovanějším chováním samců stávalo patrolování, tj. let nízko nad vegetací, při kterém vyhledávají sedící samice. Samci patrolovali prakticky celý den. Minimálně byli pozorováni při slunění a odpočinku. Honičky mezi samci byly pozorovány v 86 případech a z toho v 84% mezi jedinci vlastního druhu. V ostatních případech se jednalo o druhy vzhledově podobné, jako například babočka bodláková, *Vanessa cardui*, (šest pozorování), perleťovec nejmenší, *Boloria dia* (čtyři pozorování), okáč zední, *Lasiommata megera* (tři pozorování). Nejčastějším typem chování pozorovaným u samic bylo sání na květech a let, oba typy chování byly víceméně rovnoměrně rozvrženy do celého dne. Další častou kategorií chování byla kopulace a poté odpočívání. (Obr. 13).

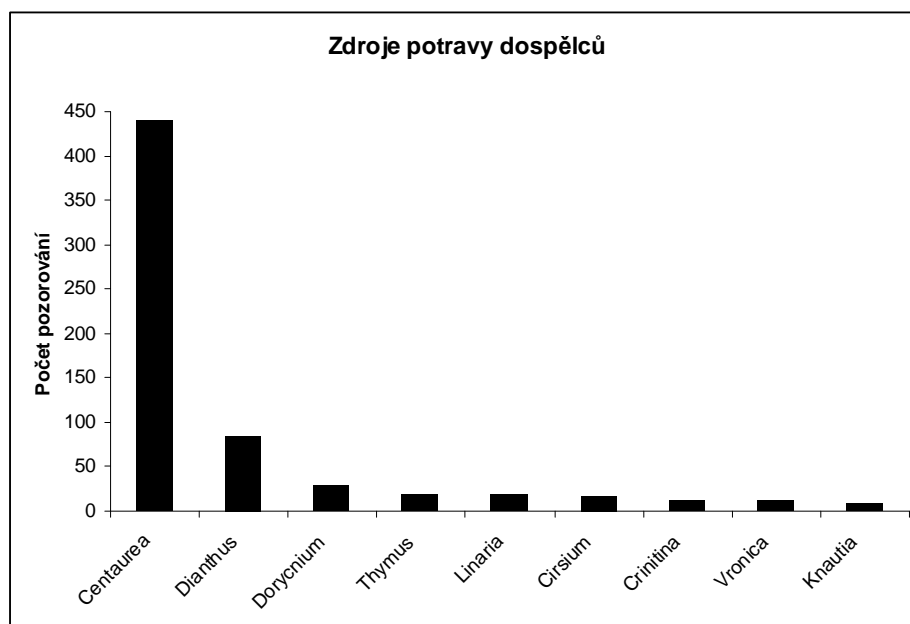


Obr. 13: Závislost chování hnědáka květelového v průběhu dne v jednotlivých časových intervalech. V grafech jsou vyneseny relativní počty jedinců.

Jako zdroje potravy dospělců jsem zaregistrovala dvanáct druhů rostlin, v grafu jsou vyneseny pouze druhy častěji využívané, tj. více jak v pěti případech (Obr.14). Značná preference byla pozorována pro chrpu čekánek (*Centaurea scabiosa*), na které sáli v 69% případech. Ta byla také na některých ploškách nejčastějším zástupcem kvetoucí květeny. Dalším často navštěvovaným zdrojem potravy byly hvozdík (*Dianthus sp.*) a bílojetel německý (*Dorycnium germanicum*). U samic jsem před naklazením snůšky pozorovala postupné hledání a jakési testování živné rostliny. Nejprve nalétávaly na daném místě na hojnější a vzhledově podobný druh bílojetel německý (*Dorycnium germanicum*), až narazily na Inici (*L. genistifolia*). Na živné rostlině nezačínaly klást hned, ale otestovaly více exemplářů.

Opotřebovanost jedinců během letové periody postupně stoupala, na konci (v posledních třech dnech odchytů) průměrná opotřebovanost u obou pohlaví více kolísala. Příčinou byl pravděpodobně zbrzděný vývoj některých jedinců. Nedospělá stádia jsem totiž

nacházela dlouho během doby letu dospělců, poslední záznam pochází z 26. července. Což se projevilo právě na konci letové periody nacházením nových nebo málo opotřebovaných jedinců, přestože většina populace již zmizela. Není vyloučené, že poslední dospělci přežívali až do konce září. V roce 2005 jsem našla ještě 26.8. jeden exemplář, ale již ve značně opotřebovaném stavu.



Obr. 14: Rostliny využívané hnědáskem květelovým jako zdroje nektaru.

## 4. Diskuse

Výskyt hnědáška květelového v Národní přírodní rezervaci Mohelenská hadcová step je značně ovlivněn kvalitou biotopu. Dospělci se vyskytují především na svazích v přítomnosti živné rostliny a nektarových zdrojů. Chování samčích a samičích jedinců se od sebe odlišuje, samci většinu času vyhledávají samice, kdežto samice nejvíce času tráví nektarováním a letem. Jedinci bez větších ztrát často migrují mezi jednotlivými biotopovými ploškami. Larvální stádia využívají na studované lokalitě dva druhy živných rostlin z čeledi krtičníkovitých (*Scrophulariaceae*) a preferují nezarostlá místa s porosty lnice.

### 4.1. Larvální stádia

Když jsem pozorovala přechod z jedné živné rostliny na druhou, tak to bylo jen na některých ploškách. Obě živné rostliny pocházejí ze stejné čeledi (*Scrophulariaceae*), která obsahuje iridoidní glykosidy, které pak činí housenky nepoživatelnými pro predátory (Wahlberg 2000). Takže přechod pro ně asi neznamenal zvýšení hrozby ze strany predátorů a

mohlo se jednat pouze o preferenci druhu, který obsahuje větší množství glykosidů a je výživnější (Bowers et al. 1992). Nebo mohlo jít jen o alternativu řešení nedostatku živné rostliny lnice. Pro potvrzení této hypotézy by ale bylo zapotřebí podrobnějšího studia.

Zajímavostí bylo nalezení odrostlejších larválních stádií 12. srpna, mohlo se jednat o parciální druhou generaci roku 2006. V takovém případě část housenek znásobí svůj žír a stačí ještě ten samý rok metamorfovat v dospělce. Pravděpodobnější je, že housenky pocházely z prvních nakladených snůšek v roce 2006, čímž dostaly náskok a v době kdy jsem našla úplně čerstvá larvální stadia (14. srpna) už byly v pokročilém stádiu růstu. Zazimované housenky v diapauze se mi nepodařilo nalézt. Je však možné že zimují v tobolkách lnice, protože jsou známy případy zimování v tobolkách petrklíče jarního (*Primula veris*) (Ebert a Rennwald 1991). Strategie přezimování jsou u hnědásků obecně dvě. Buď si zhotovují zámotky jednotlivě (např. hnědásek osikový, *Euphydryas maturna*), ale drží se ve skupinách, nebo přezimují ve společných hnízdech upředěných z jemných vláken, jako je tomu například u hnědásků kostkovaného (*Melitaea cinxia*) a chrastavcového (*Euphydryas aurinia*) (Konvička et al. 2003, Ehrlich a Hanski 2004). Skupina housenek u tohoto druhu se těsně před diapauzou rozdělí na dvě podskupiny, čímž si zvyšuje pravděpodobnost přežívání při nedostatku potravy (Ehrlich a Hanski 2004). Možná, že u hnědásky květeloité je zimování po jednotlivcích určitá strategie. Zámotek jednotlivce je pro predátora méně nápadný a pokud by byl zničen nezanikne celá snůška.

Na umístění housenek ve vegetaci může mít velký vliv mikroklima. V Belgii měřili průměrné teploty housenek druhu *M. cinxia*, teploty okolního vzduchu, vegetace a půdy (WallisDe Vries 2006). Zjistili, že půda a mrtvá vegetace má na jaře vyšší teploty než živé rostliny a okolní vzduch. Dokonce teplota půdy může být až o 18°C vyšší než teplota vzduchu. Živé rostliny se totiž odparem vody ochlazují. To by mohl být možná důvod, proč jsem na jaře našla 30% housenek na suché vegetaci a 7% na zemi. Paradoxem je, že makroklima se během posledních dekád otepluje a mikroklima ochlazuje. Důvod ochlazení mikroklimatu je dřívější začátek růstové sezony kvůli oteplení makroklimatu a zvyšující se množství dusíku. Oba tyto faktory způsobují růst větší a zelenější vegetace brzy na jaře, která pak ochladí okolí zastíněním a odparem vody (WallisDe Vries a Van Swaay 2006).

## 4.2. Velikosti populace

Podmětem studia ve všech uvedených pracích je zmenšující se areál rozšíření a zvyšující se fragmentace krajiny. Velikost populace v Národní přírodní rezervaci Mohelenská hadcová step stále dosahuje počtu tisíců kusů, ale nepodařilo se najít žádné další populace



v blízkém okolí, kde žily ještě v nedávné minulosti (Beneš et al. 2002, Beneš a Konvička osobní sdělení – výzkum jihomoravských rezervací).

Můžeme udělat srovnání se studovanými populacemi v Německu a to v severním Bavorsku. Tamní populace, studované po čtyři roky, byly větší a na menším studované území (Vogel a Johannesen 1996). Během let se populační velikost snižovala. Pokles nepřisuzují zhoršujícímu se prostředí, nýbrž přirozené populační dynamice (Vogel 1995).

Tým z Německa (Vogel a Johannesen 1996) prokázal závislost velikosti populace na velikosti plošky. Velikost obsazeného území je důležitým faktorem pro imigrace, fluktuace, ale i vymírání populací. Větší biotopy zvyšují imigraci jedinců a snižují fluktuace a tím i extinkce (Krauss et al. 2003).

Vogel (1999) prezentuje práci s larválními stádii, kde odhalila existenci vysoké korelace mezi odhadovanou populační velikostí dospělců a housenek. Ne vždy je vhodné odhadovat velikost populace dospělců podle housenek, protože některé druhy mohou být ovlivněny mortalitou kukel a ne vždy počet housenek odpovídá počtu jedinců na jednotlivých ploškách, tak jako je tomu v mé práci. U hnědáška květelového by vliv mortality kukel neměl být patrný, protože počty housenek, kukel i dospělců si odpovídají (Vogel 1999).

#### **4.3. Mobilita**

Starší studie řadily rod *Melitaea* do skupiny motýlů se sedentárními a uzavřenými populacemi (Hanski 1999, Ehrlich 1984). Myšlenka uzavřené populace byla založena na omezených experimentálních výzkumech migrací. Pozdější a především rozsáhlejší studie vyvracejí myšlenku uzavřenosti populací (Hanski et al. 2000, Baguette 2003) a dokazují, že k vzácným přeletům na velké vzdálenosti dochází prakticky ve všech populacích. I mé výsledky toto tvrzení podporují, z celkové populace hnědáška květelového bylo 45% migrujících jedinců a maximální překonané vzdálenosti přesahovaly 2 kilometry. Jiné práce zaměřené na hnědáška květelového konstatují také relativní mobilitu (Vogel a Johannesen 1996) a dlouhé maximální přelety až na vzdálenost devíti kilometrů (Brunzel a Reich 1996).

V mé studii není mobilita tohoto druhu pomocí IPF tak dobře fitována jako pomocí NEF, což značí, že jsem zaznamenala množství přeletů na krátké vzdálenosti a pouze málo přeletů delších. Mohli bychom tedy očekávat špatnou schopnost migrací a šíření do většího okolí. Ale výsledky mohou být zkreslené jak v závislosti na schopnosti dané funkce předpovídat pravděpodobnosti přeletů, tak na kvalitě datového souboru. Baguette (2003) ve své práci poukazuje na lepší schopnost NEF fitovat získaná data, ale také na podhodnocování pravděpodobností přeletů na vzdálenosti větší než jeden kilometr. Oproti tomu IPF považuje

za racionálnější, protože přelety na větší vzdálenosti se vyskytují v každé populaci. O důležitosti kvality datového souboru vypovídá práce zabývající se robustností obou funkcí (Fric a Konvička 2007), kde simulovali redukci počtu zvířat a značkovacích dní. Ukázalo se, že IPF odolává poklesům frekvence značení bez změn parametrů regrese. Oproti tomu NEF je značně citlivější na počet jedinců a dní, parametry se po redukci dat značně lišily. Signifikantní rozdíl v parametrech NEF našli například u hnědáka chrastavcového (*Euphydryas aurinia*). V reálných úvahách je třeba brát IPF funkci jako směrodatný predikátor mobility, to podporují i registrované devítikilometrové vzdálenosti přeletů u tohoto druhu (Vogel a Johannesen 1996, Brunzel a Reich 1996).

Při hodnocení mobility zůstává otázkou jaký podíl přeletů zaujímají běžné každodenní přelety spojené s hledáním zdrojů potravy či pářícím chováním a jaký podíl zaujímají skutečné přelety (migrace) na větší vzdálenosti (Dyck a Baguette 2005, Kuras et al. 2003).

K důležitým údajům o mobilitě patří i informace o disperzních parametrech. Ty jsou klíčovými procesy v metapopulační dynamice (Wahlberg et al. 2002). Pokusila jsem se je tedy porovnat s dalšími druhy hnědáků studovanými na českém území. Na Karlovarsku byly ve stejném systému plošek studovány tři druhy: hnědásek chrastavcový (*Euphydryas aurinia*), hnědásek jitrocelový (*Melitaea athalia*), hnědásek rozrazilový (*Melitaea diamina*) (Fric et al. In prep.). Jediným patrným rozdílem mezi těmito třemi druhy a hnědáskem květelovým je v tendencích emigrovat z plošek. Hnědásek květelový vykazuje mnohem větší tendence emigrace, což platí pro obě pohlaví. Jedním z důvodů může být vysoká hustota jedinců na lokalitě, která ovlivňuje počet emigrantů (Schneider et al. 2003). Pokud bychom srovnali disperzní parametry i z jiných zemí např. z Finska, kde probíhal podrobný výzkum na druhu *M. cinxia* (Wahlberg et al. 2002), jež má podobné nároky jako *M. didyma*, zaregistrujeme větší odlišnosti parametrů. Na finském území se projevila obecně vyšší mortalita jak v plošce tak i během migrace; vysoký efekt vzdálenosti na migraci a vyšší rozsah emigrace. Důsledek těchto rozdílů je nutno hledat v rozdílné struktuře studovaného území, protože ve Finsku se jednalo o vysoce prostorově fragmentovaný systém Ålandských ostrůvků.

#### **4.4. Chování dospělců**

Chování se liší mezi pohlavími, samci většinu času vyhledávají samice, kdežto samice nejvíce času tráví sáním na květech a letem. Zaznamenávání chování je určité do jisté míry zkresleno, protože největší viditelnost samic a tím i pravděpodobnost odchyty, je při letu. Pokud by většinu času trávily v trávě kladením vajíček, hůře bych je při tomto chování zaznamenala.

U samců jsem zaznamenala v chování pouze jednu zvláštnost a to pokusy samců (tři případy) o kopulaci se suchými tobolkami hvozdíků. Pravděpodobně mohly samcům připomínat abdomen samiček.

Při porovnání chování s dalšími studovanými druhy hnědásků na českém území nenajdeme mnoho rozdílů. Samci se nejvíce během dne věnují samicím. Buď je vyhledávají aktivně (tzv. patrolování), tak je tomu například u druhů *M. athalia*, *M. aurelia* a *M. diamina* (Novotný 2007, Klímová 2005), nebo na samice vyčkávají (tzv. perching – samec sedí na vyvýšeném místě a vyčkává na kolem letící samici) – *Euphydryas aurinia* a *E. maturna* (Beneš et al. 2002). U samic, jak jsem uvedla výše, může být registrace chování zkreslena. Vždy ale mezi nejfrekventovanější typy chování patří nektarování, let a odpočinek. Příjem potravy a kvalita potravního zdroje jsou obzvláště důležité a ovlivňují plodnost samic, stejně jako i přežívání potomstva (Vogel a Johannesen 1996). Přímo u druhu *M. didyma* byl studován vliv potravy na produkci vajíček. Nově vylíhlé samice byly experimentálně krmeny: 1) vodou, 2) vodou a cukrem a 3) vodou, cukrem a aminokyselinami. Ukázalo se, že samice krmené potravou bohatou na cukry kladly 3x více vajíček než samice krmené jen vodou. Přidávané aminokyseliny zvýšily pravděpodobnost přežití housenek 1. instaru (Vogel a Johannesen 1996).

#### **4.5. Nároky hnědásků květelového**

Jaké má vlastně hnědásek květelový nároky na kvalitu biotopu? Na Mohelenské stepi hnědáskovi vyhovují suťovité svahy bohaté na živné rostliny a nektarové zdroje, ale celkově nevyžaduje hustou vegetaci. Přímý vliv spásání jsem neprokázala. Jiné ekologické studie navrhuje také jako klíčové faktory pro přežívání druhu nízkou vegetační hustotu, dostatek hostitelských rostlin vhodných pro kladení vajíček a dosažitelnost nektaru. Hustota vegetace dokonce ovlivňuje ovipoziční chování samic. Čím je vegetace řidší, tím je na rostlinách nacházeno více vajíček (Vogel 1995, Vogel a Johannesen 1996). Zaznamenaná preference suťových svahů může být způsobena pastvou. Jak uvádí studie ze Švábského Albu, kde se pokoušeli vypátrat důsledek spásání na housenky a imága. V několika případech krátce po spásání ovci zaznamenali zřetelnou redukci počtu housenek o 25%. Velká část přeživších housenek se nacházela v přímé blízkosti skály nebo vápencové suti, kde zůstaly ušetřeny sežráním ovci (Brunzel a Reich 1996). Stejně tak to může platit pro dospělé, kteří se při vypásání stahují na místa, kde zbyly zdroje nektaru a to může být opět na suťovitých svazích, kam se ovce nedostanou. Pastva by měla být naplánována na podzim, aby nedocházelo

k odstraňování potřebných nektarových a larválních živných rostlin (Smallidge a Leopold 1997).

Pro zakládání nových populací jsou důležité délky přeletu. Maximální vzdálenost přeletu mezi pohlavím se lišila jen minimálně (Tab. 3). Při použití funkce IPF a momentálním uloveném počtu jedinců, tj. 792 kusů samců a 355 samic, přeletí vzdálenost 3 km šest samců a tři samice, vzdálenost 5 km přeletí dva samci a jedna samice, 10 km přeletí už jen jeden samec. Při odhadované velikosti populace 2000 jedinců a z toho pro zjednodušení po tisíci kusech od každého pohlaví, tak pro založení nové populace potřebuje vhodnou plošku ve vzdálenosti nejlépe do 5 km, kdy vzdálenost 5 km překonají 4 samice a 3 samci. Desetikilometrovou vzdálenost překoná už jen jeden pár (teoretické maximum doletu pro samice 15 km). Vyšší počty samic, které by překonaly velkou vzdálenost, potvrzuje i jejich vyšší spočtená tendence emigrovat z plošek (Obr.9). Vhodná ploška musí být v takové vzdálenosti, aby tam byla schopná doletět část populace nebo alespoň nějaká oplodněná samice, která by založila novou populaci.

V podstatě si můžeme zahrávat s myšlenkou, že jde nenáročný druh na okolní prostředí. Podnětem této úvahy je 1) relativní mobilnost na velké vzdálenosti, 2) velké množství využívaných živných rostlin, 3) velký počet obývaných stanovišť: krátkostébelné trávníky, skalní stepi a lesostepi se solitérními dřevinami, železniční násypy, zarůstající vinohrady, paseky (Beneš et al. 2002, Hesselbarth et al.1995). Výskyt se tam zdá být limitován jen nízkými teplotami. Na první pohled je v krajině vhodných biotopů více než je populací, biotopy však postupně ubývají (Ehrlich a Hanski 2004). Dá se tedy říct, že pokud by okolní plošky nebyly od sebe příliš separované, obsahovaly by alespoň jeden druh živné rostliny pro housenky a dostatek nektarových zdrojů, druh by se pravděpodobně dobře šířil. Problémem je ale homogenizace krajiny – v krajině nejsou žádná početná vhodná místa. Takováto místa zarůstají, jsou oddělena velkými lány polí či lesů a tím se od sebe vzdalují. Mizí také pro stepní druhy důležité, tzv. přechodné biotopy (stepping-stones) umožňující překonání nepříznivých biotopů (Wenzel et al. 2006).

Pro zachování hnědáška květelového v NPR Mohelenská hadcová step je důležitý správný management spojený s pastvou, ale ne příliš intenzivní. Důležité je zachovat místa s dostatkem lnice a nektarových zdrojů, prořezávat křovinné patro a především prosvětlit skalní stěny.

## 5. Literatura

**Baguette M, Convié I, Nève G** (1996) Male density affects female spatial behaviour in the butterfly *Procllossiana eunomia*. *Acta Oecologica* 17: 225-232.

**Baguette M** (2003) Long distance dispersal and landscape occupancy in a metapopulation of the cranberry fritillary butterfly. *Ecography* 26: 153-160.

**Baguette M** (2004) The classical metapopulation theory and the real, natural world: a critical appraisal. *Basic and Applied Ecology* 5: 213–224.

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

**Bowers MD, Stamp EN, Collinge KS** (1992) Early stage of host range expansion by a specialist herbivore, *Euphyryas phateon* (Nymphalidae). *Ekology* 72(3): 526-536.

**Brunzel S, Reich M** (1996) Zur Metapopulationsstruktur des Roten Scheckenfalters (*Melitaea didyma* Esper 1779) auf der Schwabischen Alb. *Zeitschrift für Ökologie und Naturschutz* 5: 243-253.

**Cooch E, White G** (2001) *Program Mark: Analysis of data from marked individuals. A gentle introduction*. [on line] available at <http://canuck.dnr.cornell.edu/mark/>

**Čech L, Šumpich J, Zabloudil V a kol** (2002) *Jihlavsko* AOPK, Praha.

**Čížek O, Konvička M** (2005) What is a patch in a dynamic population: Mobility of an endangered woodland butterfly, *Euphydryas maturna*. *Ecography*.

**Ebert G, Rennwald E** (1991) *Die Schmetterlinge Baden-Württembergs. Band 1: Tagfalter 1*. Eugen Ulmer GMBH, Hohenheim.

**Ehrlich P R** (1961) Intrinsic barriers to dispersal in the checkerspot butterfly *Euphydryas editha*. *Science* 134: 108-109.

**Ehrlich P R** (1965) The population biology of the butterfly, *Euphydryas editha*. II. The structure of the Jasper Ridge Colony. *Evolution* 19: 327-336.

**Ehrlich P R** (1984) The structure and dynamics of butterfly populations. Academic Press, London, UK.

**Ehrlich PR, Hanski I** (2004) *On the wings of checkerspots: A model system for population biology*. Oxford University Press, Oxford.

**Fric Z, Konvička M** (2007) Dispersal kernels of butterflies: Power-law functions are invariant to marking frequency. *Basic and Applied Ecology* 8: xxx-xxx.

**Hanski I, Pöyry J, Pakkala T, Kuussaari M** (1995) Multiple equilibria in metapopulation dynamics. *Nature* 377: 618-621.

**Hanski I** (1999) *Metapopulation ecology*. Oxford University Press, Oxford.

**Hanski I, Alho J, Moilanen A** (2000) Estimating the parameters of survival and migration of individuals in metapopulations. *Ecology* 81: 239-251.

**Hesselbarth G, van Oorschot H, Wagener S** (1995) *Die Tagfalter der Türkei unter Berücksichtigung der angrenzenden Länder. Band 1-3*. Selbstverlag Sigbert Wagener, Bocholt.

**Johannesen 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.

**Klímová M** (2005) *Populační struktura a přežívání hnědáka rozrazilového (Melitaea diamina) ve fragmentované krajině (Lepidoptera: Nymphalidae)*. Faculty of Biological Sciences, University of South Bohemia, České Budějovice, Czech Republic.

**Konvička M, Hula V, Fric Z** (2003) Habitat of pre-hibernating larva of the endangered butterfly *Euphydryas aurinae* (Lepidoptera: nymphalidae): What can be learned from vegetation composition and architecture? *European Journal of Entomology* 100: 313-322.

**Krauss J, Stefan-Dewenter I, Tscharrntke T** (2003) Local species immigration, extinction, and turnover of butterflies in relation to habitat area and habitat isolation. *Oecologia* 137: 591-602.

**Kuras T, Beneš J, Fric Z, Konvička M** (2003) Dispersal patterns of endemic alpine butterflies with contrasting population structures: *Erebia epiphron* and *E. sudetica*. *Population Ecology* 45: 115-123.

**Lütolf M, Kienast F, Guisan A** (2006) The ghost of past species occurrence: improving species distribution models for presence-only data. *Journal of Applied Ecology* 43: 802-815.

**McLaughlin JF, Hellmann JJ, Boggs CL, Ehrlich PR** (2002) The route to extinction: population dynamics of a threatened butterfly. *Oecologia* 132: 538-548.

**Mennechez G, Schtickzelle N, Baguette M** (2003) Metapopulation dynamics of the bog fritillary butterfly: comparison of demographic parameters and dispersal between a continuous and a highly fragmented landscape. *Landscape Ecology* 18: 279-291.

**Novotný D** (2007) *Demografie a mobilita syntopických hnědásků v postagrární krajině: kriticky ohrožený Melitaea aurelia vs. neohrožený Melitaea athalia*. Faculty of Biological Sciences, University of South Bohemia, České Budějovice, Czech Republic.

**Povolný D** (1945) Příspěvky k poznání motýlů hadcové stepi u Mohelna a jejího okolí. II. *Entomologické listy* 8: 73-83.

**Povolný D** (1971) Nanismus otakárka fenyklového (*Papilio machon* Linnaeus, 1758) z Mohelna a další významné nálezy Lepidopter z Českomoravské vrchoviny. *Sborn. Přírodověd. Kl. Západomor. Muz v Třebíči* 8: 87-94.

**Schneider Ch, Dover J, Fry G** (2003) Movement of two grassland butterflies in the same habitat network: the role of adult resources and size of the study area. *Ecological Entomology* 28: 219-227.

**Schtickzelle N, Le Boulengé E, Baguette M** (2002) Metapopulation dynamics of the bog fritillary butterfly: demographic processes in a patchy population. *Oikos* 97: 349-360.

**Schweizerischer Bund für Naturschutz [=SBN]** (1987) *Tagfalter und ihre Lebensräume*. Fotorotar, Egg.

**Scott JA** (1974) Mate-locating behavior of butterflies. *American Midland Naturalist* 91: 103-117.

**Slavík P** (2005) Plán péče o národní přírodní rezervaci Mohelenská hadcová step a její ochranné pásmo na období 2006 – 2015. Agentura ochrany přírody a krajiny ČR, Praha.

**Smallidge PJ, Leopold DJ** (1997) Vegetation management for the maintenance and conservation of butterfly habitats in temperate human-dominated landscapes. *Landscape and Planning* 38: 259-280.

**Thomas JA, Telfer MG, Roy DB, Preston CD Greenwood JJD, Asher J, Fox R, Clarke RT, Lawton JH** (2004) Comparative losses of british butterflies, Burda, and plants and global extinction crisis. *Science* 303: 1879-1881.

**Thomas F, Hermann G** (2006) *Larvalökologie von Tagfaltern und Wildderchen in Mitteleuropa*, Landschaftsverband Westfalen-Lippe, Münster.

**Trefulka J, Foral T, Štolfa V** (1998): *Mohelenská step*. Arca JiMfa. Třebíč.

**ter Braak CJF, Šmilauer P** (2002): *CANOCO Reference Manual and User's Guide to Canoco for Windows: Software for Canonical Community Ordination (version 4.52)* Microcomputer Power, Ithaca.



**Turlings TCJ, Loughlin JH, McCall PJ, Rose USR, Lewis WJ, Tumlinston JH** (1995) How caterpillar – damaged plants protect themselves by attracting parasitic wasps. *Proceedings of the National Academy of Science* 92: 4169-4174.

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

**Van Dyck H, Baguette M** (2005) Dispersal behaviour in fragmented landscapes: routine or special movements? *Basic and Applied Ecology* 9: 535-545.

**Veselý P** (2002) *Mohelenská hadcová step – historie vzniku rezervace a jejího výzkumu*. MZLU. Brno.

**Vogel K** (1995) Population biology and habitat choice in the spotted fritillary (*Melitaea didyma*, Esper 1779). *Mitteilungen der Deutschen Gesellschaft für allgemeine und angewandte Entomologie* 10: 357-360.

**Vogel K** (1999) Populationsgrößen des Roten Schneckenfalters. Eine schnelle Methode zur Abschätzung mit Hilfe der Raupen. *Naturschutz und Landschaftsplanung* 31: 37-41.

**Vogel K, Johannesen J** (1996): Research on population viability of *Melitaea didyma* (Esper, 1779) (Lepidoptera, Nymphalidae). In: Settele J, Margules C, Poschold P, Henle K (eds) *Species Survival in Fragmented Landscapes*. pp. 262-267. Kluwer Academic, Dordrecht.

**Vrabec V, Laštůvka Z, Beneš J, Šumpich J, Konvička M, Fric Z, Hrnčír J, Matouš J, Marek S, Kuras T, Hula V, Heřman P** (2005). Lepidoptera (motýli). In: Farkač J, Král D & Škorpík M [eds.]: *Červený seznam ohrožených druhů České republiky. Bezobratlí. Red list of threatened species in the Czech Republic. Invertebrates*. Agentura ochrany přírody a krajiny ČR, Praha, pp 172-237.

**Wahlberg N** (1997) The life history and ecology of *Melitaea diamina* (Nymphalidae) in Finland. *Nota Lepidopterologica* 20: 70-81.

**Wahlberg N** (2000) *The Ecology and Evolution of Melitaeine Butterflies*. Academic dissertation. University of Helsinki, Helsinki.

**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, Brower AVZ, Nylin S** (2005) Phylogenetic relationships and historical biogeography of tribes and genera in the subfamily Nymphalinae (Lepidoptera: Nymphalidae). *Biological Journal of the Linnean Society* 86: 227-251.

**WallisDe Vries M, van Swaay CAM** (2006) Global warming and excess nitrogen induce butterfly decline by microclimatic cooling. *Global change biology* 12: 1620-1626.

**WallisDe Vries M** (2006) Larval habitat quality and its significance for the conservation of *Melitaea cinxia* in northwestern Europe In: Fartmann T, Hermann G (Eds.) Larvalökologie von Tagfalter und Widderchen in Mitteleuropa. Abhandlungen aus dem Westfälischen Museum für Naturkunde 68: 281-294.

**Warren MS** (1987) The ecology and population dynamics of the heath fritillary butterfly, *Mellicta athalia*. II. Adult population structure and mobility. *Journal of Applied Ecology* 24: 483-498.

**Watt WB, Chew FS, Snyder LRG, Watt AG, Rothschild DE** (1977) Population structure of Pierid butterflies. *Oecologia* 27: 1-22.

**Wenzel M, Schmidt T, Weitzel M, Seitz A** (2006) The severe decline of butterflies on western German calcareous grasslands during the last 30 years: A conservation problem. *Biological Conservation* 128: 542-552.

**White GC, Burnham KP** (1999) Program Mark: survival estimation from populations of marked animals. *Bird Study* 46(Suppl.): 120-138

**Zar JH** (1996) *Biostatistical analysis*, 3rd edition Prentice Hall, London.

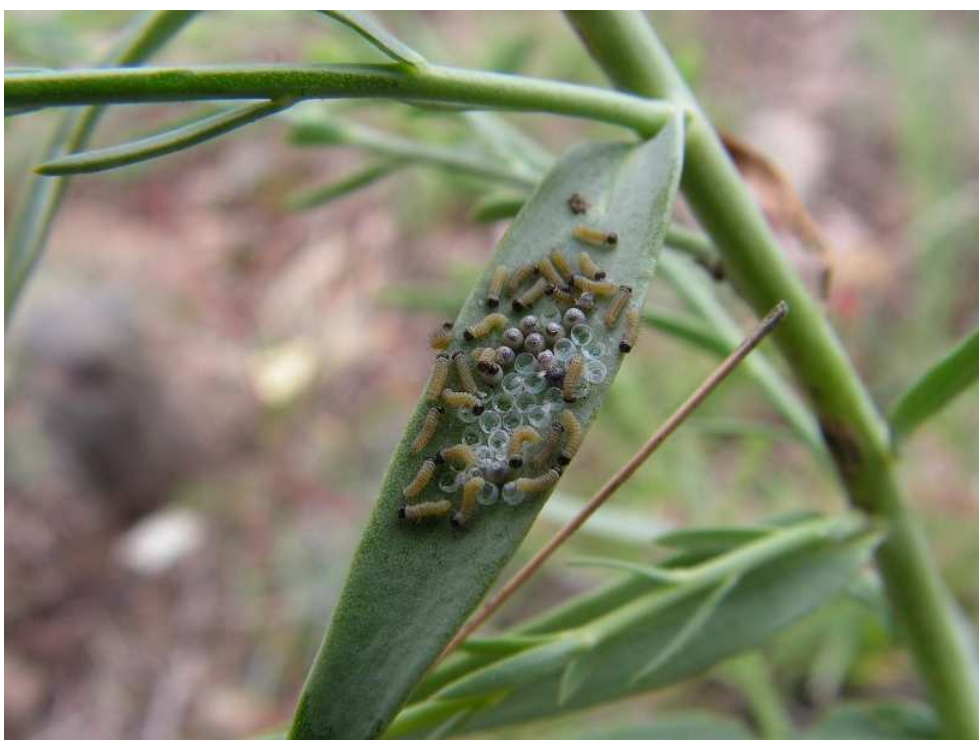
**Zimmermann K** (2006) *Populační struktura a přežívání perleťovce kopřivového ve fragmentované krajině* (Lepidoptera: Nymphalidae). Faculty of Biological Sciences, University of South Bohemia, České Budějovice, Czech Republic.

## 6. Příloha fotografií

Příloha 1. Snůška vajíček hnědáška květelového (*Melitaea didyma*), výjimečně nakladená na horní stranu listu lnice kručinkolisté (*Linaria genistifolia*).



Příloha 2. Čerstvě vylhlé housenky.



Příloha 3. Housenka hnědáška květelového v jednom z posledních larválních stádií.



Příloha 4. Kukla připevněná na lnici kručinkolisté.



Příloha 5. Vyhřívající se samice hnědáška květelového (*Melitaea didyma*).



Příloha 6. Samec sajčí na květu chrpy.



Příloha 7. Skalnaté svahy NPR Mohelenská hadcová step orientované na jih (duben).



Příloha 8. Nejvýchodnější sledovaná ploška v NPR (červen)

