

Magisterská diplomová práce  
Přírodovědecká fakulta Jihočeské univerzity v Českých Budějovicích  
2009



**Bionomie, denní chování a habitatové preference zranitelného  
motýla *Erebia aethiops***

Bc. Irena Slámová

Vedoucí práce: **Doc. Mgr. Martin Konvička, Ph.D.**

Slámová I. (2009) Bionomie, denní chování a habitatové preference zranitelného motýla *Erebia aethiops* [Bionomics, diurnal behaviour and habitat selection of a vulnerable butterfly *Erebia aethiops* in South Bohemia Bohemia, MSc. thesis, in Czech] – 44 p., Faculty of Science, University of South Bohemia, České Budějovice, Czech Republic.

Annotation:

*Erebia aethiops* (Esper, 1777) is a lowland representative of prevalingly mountain butterfly genus *Erebia* (Dalman, 1816). As many other butterfly species, it is declining in Central and Western Europe. I carried out an extensive mark-recapture study of its large population inhabiting Vyšenské Kopce Natural Reserve, the largest complex of calcareous grasslands in South Bohemia, Czech Republic. This thesis relates the demographic parameters to behavioral information, which indicate its habitat use. It also provides original observations of diurnal behaviour and bionomics of this little-studied and ecologically unusual species.

Prohlašuji, že v souladu s § 47b zákona č. 111/1998 Sb. v platném znění souhlasím se zveřejněním své diplomové práce, a to v nezkrácené podobě – v úpravě vzniklé vypuštěním vyznačených částí archivovaných Přírodovědeckou fakultou - elektronickou cestou ve veřejně přístupné části databáze STAG provozované Jihočeskou univerzitou v Českých Budějovicích na jejích internetových stránkách.

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

V Českých Budějovicích, dne 7. 1. 2009

.....

## Poděkování

Chtěla bych poděkovat svému školiteli Martinu Konvičkovi za rady ve všech stadiích práce, Správě CHKO Blanský les za přístřeší, vlídné přijetí, poskytnutí map a údajů o managementu, Českému hydrometeorologickému ústavu za údaje o počasí, Kamilu Zimmermannovi a Zdeňku Fricovi mj. za zaučení v MARKu a VM, Honzovi Klečkovi za pomoc se statistickým zpracováním dat, Aleně Vítové za vytvoření fytoocenologických snímků lokalit a dále Jindrovi Kadrmanovi, Terce Dudíkové, Danovi Hisemovi a jeho známým, Honzovi Daňkovi, Vaškovi Pouskovi, Zuzce Kárové, Petru Vlašánkovi a mým rodičům za rozveselení a pomoc v terénu a konečně Michalovi Tušerovi, Honzovi Klečkovi a Petru Vlašánkovi za připomínky k předběžným verzím magisterské práce. A hlavně děkuji rodičům za podporu ve studiích, nadšení a rozličné zvědavé dotazy, kterými mě jako školeného biologa častují. Práce byla zaštitěna granty MŠMT (LC-06073) a GA AV (600070601).

## OBSAH

ÚVOD .....	4
CÍLE .....	6
METODIKA.....	7
STUDOVANÉ ÚZEMÍ.....	7
ZPĚTNÉ ODCHYTY (Mark Recapture, MR).....	7
ODHAD VELIKOSTI POPULACE.....	7
CHARAKTERISTIKY PROSTŘEDÍ.....	8
VZTAH CHOVÁNÍ MOTÝLA K CHARAKTERISTIKÁM PROSTŘEDÍ.....	9
VZTAH POMĚRU POHLAVÍ K CHARAKTERISTIKÁM PROSTŘEDÍ.....	10
DENNÍ VZOREC CHOVÁNÍ.....	10
SCHOPNOSTI DISPERZE.....	11
VÝSLEDKY .....	12
BEHAVIORÁLNÍ POZNATKY .....	12
ZPĚTNÉ ODCHYTY .....	12
ODHAD VELIKOSTI POPULACE.....	13
VZTAH CHOVÁNÍ MOTÝLA K CHARAKTERISTIKÁM PROSTŘEDÍ.....	13
VZTAH POMĚRU POHLAVÍ K CHARAKTERISTIKÁM PROSTŘEDÍ.....	14
DENNÍ VZOREC CHOVÁNÍ.....	14
SCHOPNOSTI DISPERZE.....	14
DISKUZE.....	16
STRUKTURA A VELIKOST POPULACE.....	16
BIONOMIE A CHOVÁNÍ V PRŮBĚHU DNE.....	17
CHOVÁNÍ V PRŮBĚHU DNE - SROVNÁNÍ S HORSKÝMI DRUHY.....	18
VZTAH CHOVÁNÍ A POMĚRU POHLAVÍ K CHARAKTERISTIKÁM PROSTŘEDÍ.....	19
SCHOPNOSTI DISPERZE.....	20
OCHRANA DRUHU .....	20
ZÁVĚR.....	22
LITERATURA.....	23
TABULKY .....	28
OBRÁZKY.....	32
PŘÍLOHA.....	43

## ÚVOD

Ochuzování evropské biodiverzity ve dvacátém století se promítá i do ztrát fauny motýlů. Odhaduje se, že z denních motýlů je na kontinentální úrovni ohrožena asi pětina druhů (Van Swaay *et al.* 1999, Van Swaay *et al.* 2006), v ČR pak možná až polovina druhů (Beneš *et al.* 2002). Jako hlavní příčiny ubývání druhů motýlů jsou uváděny změny nebo zánik vhodných biotopů (Maes *et al.* 2001, Beneš *et al.* 2006, Bolliger *et al.* 2007, Rabasa *et al.* 2007) spolu s fragmentací tohoto prostředí, jejímž následkem je snížená schopnost motýlů osídlit vzniklé ostrůvky (Van Dyck *et al.* 2005, Bergman *et al.* 2001, Dennis *et al.* 1997). Zbytky vhodných biotopů se snažíme uchovat napodobováním původního způsobu hospodaření v rezervacích, jejichž síť by měla umožnit přežití druhů adaptovaných na tradičně obhospodařovanou krajinu a být případným zdrojem, ze kterého se mohou druhy šířit. Tradičně používaným kritériem pro vytyčování rezervací bývala vegetační společenstva (Rodwell 1991). Výskyt určitých druhů rostlin však zcela neodráží kvalitu prostředí – jako sedentární organismy využívají rostliny zdroje pouze z jednoho místa a navíc je jejich odpověď na změnu faktorů prostředí (např. na management území) mnohem pomalejší než reakce živočichů pohybujících se v krajině mezi různými zdroji (Helm *et al.* 2006). V současné době se při stanovování vhodného managementu prosazuje souhrnný přístup, kdy se bere v potaz i druhové zastoupení bezobratlých (De Vries *et al.* 2002, Davies *et al.* 2007, Webb *et al.* 2006). Denní motýli jsou často využíváni jako indikační druhy kvality biotopu a přítomnosti méně nápadných skupin, důvodem je jejich snadná detekovatelnost a relativně rychlá reakce na změnu podmínek prostředí (Davies *et al.* 2007, Kuussaari *et al.* 2007, Swengel *et al.* 1999). Výskyt určitého druhu motýla se dá předpovídat na základě určitého stadia sukcese vegetace nebo vegetačního společenstva. Toto pojetí však vede ke zkreslenému vnímání habitatu druhu, protože vegetační společenstva nejsou totožná s požadavky druhů na habitat (Vanreusel *et al.* 2007). Definování habitatu z pohledu motýla umožňuje studium behaviorálních reakcí motýlů na jednotlivé charakteristiky prostředí (Dennis 2004, Shreeve *et al.* 2001). Získané poznatky o bionomii a habitatových preferencích druhu mohou být aplikovány v managementu rezervací. Při výběru charakteristik životního prostředí se využívá přístup, který definuje habitat jako multidimenzionální niku vytyčenou určitou kombinací zdrojů („resources“ např. dostupnost nektaru) a doplňkových charakteristik („utilities“ např. struktura vegetace), z nichž některé mohou být limitující (Dennis *et al.* 2003). Doplňkové charakteristiky jsou struktury, kde motýl odpočívá, sluní se, kopuluje, nebo kde se vyskytují kukly, vajíčka atd. Habitat je chápán jako průnik požadavků dospělce a larev k různým environmentálním faktorům.

V předložené studii jsem se snažila na základě analýzy struktury populace, schopnosti disperze a biotopových preferencí zjistit příčiny mizení okáče kluběnkového *Erebia aethiops* (Esper, 1777) z evropské krajiny. Okáč kluběnkový (*Nymphalidae: Satyrinae*) má euroasijský areál rozšíření – od Skotska a střední Francie přes střední a východní Evropu, Balkán, jižní okraj Sibiře po Altaj a Zabajkalsko. Chybí ve Středomoří a Skandinávii. V Čechách obývá jen velmi omezený areál: od teplých oblastí v širším okolí Prahy se výskyt táhne kaňony Vltavy a jejích přítoků do Pošumaví (Beneš *et al.* 2002). Na Moravě je kriticky ohrožen – přežívá zde pouze na třech lokalitách ve Vsetínských Vřších a v Javornících. V rámci jižních Čech se jedná o regionálně významný druh. Je uváděn jako druh křovinných, postupně zarůstajících trávníků a okrajů lesů (Beneš *et al.* 2002, Loertscher 1991, Kirkland 1995), i jako lesní specialista (Van Swaay *et al.* 2006) nižších nadmořských výšek, s poměrně omezenou schopností disperze (Kirkland 1995, Loertscher 1991). Přestože obývá biotopy, které nejsou obecně považovány za kriticky ohrožené, mizí okáč kluběnkový z řady evropských zemí (Leopold 2006, Ebert *et al.* 1991, Asher *et al.* 2001). V České republice byl po roce 1980

zaznamenán jeho varující úbytek z původně osídleného území 73 mapovacích čtverců na 59 známých a druh je hodnocen jako zranitelný (Beneš *et al.* 2002). Bionomii okáče kluběnkového je v odborné literatuře věnována poměrně malá pozornost. Warren (1936), Loertscher (1991), Kirkland (1995) se shodují, že jeho přítomnost na lokalitě je určena strukturou vegetace. Loertscher (1991) zdůrazňuje závislost okáče kluběnkového na člověkem utvářeném prostředí, které je v dnešní době náchylné k intenzifikaci nebo k zanedbání. Kirkland (1995) jako potenciální příčiny mizení druhu z Anglie uvádí zastínění v důsledku změn v lesním hospodářství a intenzivní pastvu – negativní vliv pastvy zdůvodňuje změnou struktury vegetace a ohrožením vajíček nalepených na stéblech trav (Brakefield *et al.* 1992). Franco *et al.* (2006) prokázali, že mizení druhu v Anglii je také důsledkem globálního oteplování, kdy došlo k posunu jižních hranic výskytu na sever, posun hranice do vyšších nadmořských výšek ale tato studie nedoložila.

Jedná se o univoltinní druh létající od poloviny července do konce srpna. Dospělci jiných zástupců rodu se líhnou v ranních hodinách (Kuras *et al.* 2002), pravděpodobně stejně jako okáč kluběnkový. Samci létají nad místy, kde jsou uloženy kukly a hledají čerstvě vylíhlé samice. Po kopulaci klade samice jednotlivá vajíčka za slunného počasí ve výšce 5 – 20cm. Larvy se líhnou do dvou týdnů od nakladení vajíček. Živnými rostlinami jsou *Bromus erectus*, *Brachypodium pinnatum*, *Calamagrostis epigejos*, *Luzula nivea*, *Brachypodium sylvaticum*, *Dactylis glomerata*, *Carex* sp., *Festuca* sp., *Briza media* a další (Sonderegger 2005). Lokální specializaci larev na jednu živnou rostlinu zaznamenal Leopold (2006) v Severním Porýní – za klíčový faktor výskytu larev považuje přítomnost *Brachypodium pinnatum* a dále 6 – 10cm vrstvu stařiny a hustý zápoj trávy. Larvy jsou tedy patrně vázány na specifické mikroklima. Ebert *et al.* (1991) uvádí zvýšený výskyt larev v blízkém okolí křoví a mlází. Ve studii ze severního Porýní je uváděn výskyt larev v řídkém lese, na trávnicích na vápenatém podloží a v křovinatém biotopu (Leopold 2006). Larva přezimuje ve druhém instaru a celkově prochází čtyřmi vývojovými stadii (Sonderegger 2005). Kuklu lze nalézt od poloviny června do poloviny srpna v hustém mechu nebo stařině (Ascher *et al.* 2001, Kuras *et al.* 2001).

Okáč kluběnkový s okáčem rosičkovým *E. Medusa* (Denis & Schiffermüller, 1775) jsou jediní dva zástupci jinak druhově početného rodu *Erebia* (Dalman, 1816), kteří neobývají chladná stanoviště. Okáč kluběnkový se vyskytuje již od 300m n. m., nejvýše pak v 1500m n. m. (Kirkland 1995). Mezi horskými druhy najdeme specialisty na nejrůznější typy biotopů – od druhů preferujících alpské bezlesí, po druhy lavinových polí a druhy montánního pásu. Odlišné preference ke struktuře vegetace hrají významnou roli při rozrůznění nik u sympatricky žijících horských zástupců rodu, kteří jinak využívají stejné zdroje (Konvička *et al.* 2002, Kuras *et al.* 2000). Horští okáči rodu *Erebia* vykazují jasný denní vzorec chování, který je zmiňován i u okáče kluběnkového (Lear 1986). U alpského druhu okáče horského *E. epiphron* (Knoch, 1783) a okáče rudopásného *E. euryale* (Esper, 1805) obývajících horské lesy byl prokázán shodný průběh diurnálního chování samců; letová aktivita vrcholila před polednem, odpoledne se věnovali udržovacím aktivitám (Konvička *et al.* 2002). Tato strategie předpokládá, že samci mají největší šanci narazit na neoplozenou receptivní samici v dopoledních hodinách a odpoledne, kdy je nižší pravděpodobnost setkání s neoplozenou samicí, přepínají na méně vyčerpávající taktiku. Konvička *et al.* (2002) v rozporu s touto teorií zaznamenal i odpolední kopulace. Předpokládá, že buď mohou být samice oplodněny několikrát (také Kuras *et al.* 2001) anebo že samci alternují mezi vyhledávacím a udržovacím chováním, s tím že s postupem denní doby se prodlužují intervaly strávené udržovacími aktivitami. Samice horských druhů nevykazovaly výraznou strukturaci chování v průběhu dne (Konvička *et al.* 2002). Horští motýli, žijící v silně proměnlivých klimatických podmínkách, by měli mít vzorec chování výrazněji ovlivněný počasím ve srovnání s druhy obývajícími

méně extrémní prostředí, ve kterém se pravděpodobně bude strukturace chování řídit spíše denní dobou. Otázkou tedy je, do jaké míry je chování určitého druhu dáno pro rod konzervativním vzorcem chování a jak je tento vzor případně ovlivněn klimatickými podmínkami.

## **CÍLE**

1. Získat základní observační údaje o bionomii dospělců okáče kluběnkového
2. Zjistit velikost a demografickou strukturu jeho populace v Národní přírodní rezervaci (NPR) Vyšenské kopce a dalších (sub)xerothermních lokalitách v jejím okolí
3. Popsat vztah distribuce a chování dospělců k jednotlivým charakteristikám habitatu
4. Porovnat průběh denní aktivity s horskými druhy téhož rodu

## METODIKA

### STUDOVANÉ ÚZEMÍ

Výzkum proběhl v okolí obce Vyšný, 2 km severně od Českého Krumlova (přibližně 48°49' N, 14°18' E; 505 – 610m n. m.). Tato oblast se vyznačuje, v rámci jižních Čech ojedinělou teplomilnou vegetací (Filipová 2004) a živočichy (Spitzer *et al.* 1989, Hanč 2005, Ložek 2002) vázanými na teplé klima, které je důsledkem polohy ve srážkovém stínu Šumavy, jižní expozice svahů a vlivu teplého fěnu vanoucího od Alp. NPR Vyšenské kopce je tvořena mozaikou lesních, křovinných a travobylinných společenstev. Rezervace je udržována s cílem udržet původní ráz krajiny a s ním se pojící výjimečnou druhovou bohatost. Charakter vegetace ovlivňuje také geologické podloží tvořené krystalickými vápenci s výchozy rul a amfibolitů. Vývoj krajiny v této oblasti nastiňuje Ložek (2002), který předpokládá, že se zde bezlesí udrželo od vrcholného glaciálu.

Ve studovaném území jsem si stanovila tři prostorově oddělené sekce (A, B, C), v nichž jsem vymezila celkem 27 stanovišť výskytu *E. aethiops* (Obr. 1). Sekce A zahrnovala NPR Vyšenské kopce (rozloha 55ha), sekce B jižní svah bývalého lomu Vyšný (cca 5ha) a sekce C jihozápadní svah Liščí hory (cca 15ha). Vzhledem k cílům práce byla stěžejní sekce A (s dobře dokumentovaným managementem celé NPR) a sekce B (zde rovněž proběhlo několik zásahů směřujících k potlačení přítomnosti stromů a keřů). Odhady velikosti populace okáče kluběnkového v sekci C měly nastínit velikost populace v krajině mimo rezervaci a také napovědět jaké jsou schopnosti disperze studovaného druhu.

### ZPĚTNÉ ODCHYTY (Mark Recapture, MR)

Motýly jsem značila od začátku až do konce doby letu (tj. od 17. 7. 2007 do 23. 8. 2007) na stanovištích v sekci A a B denně, v sekci C alespoň jedenkrát do týdne. Značení probíhalo od 9 hodin ráno přibližně do 16 hodin. Jednotlivá stanoviště byla navštěvována v různou denní dobu. Každý neoznačený chycený motýl byl označen číselným kódem. U nově i zpětně odchycených jedinců bylo zaznamenáno stanoviště a čas odchyty, doba strávená na stanovišti, přítomnost defektu na křídlech, pohlaví a chování motýla před odchytem. Jako kategorie chování jsem stanovila: slunění (basking), odpočinek se složenými křídly (resting), přímý let vysoko nad zemí (fly), patrolling (nepřímý let samce pátrajícího po samici či nektaronosné rostlině), sání nektaru (nectaring, zaznamenán druh nektaronosné rostliny), kontakt s jiným motýlem (contact, zaznamenán druh kontaktovaného motýla) a kopulace.

### ODHAD VELIKOSTI POPULACE

K odhadu velikosti populace jsem použila metody lineárně vymezených modelů (LVM) v programu MARK 5.1. LVM používají postupy zobecněných lineárních modelů k fitování dat o zpětných odchycích pomocí množiny předem definovaných parametrů. Zvolila jsem metodu Jolly-Seber (JS), která je pro motýly prosazována (Schtickzelle *et al.* 2002). Metoda



odhaduje tři primární parametry: denní přežívání ( $\varphi_i$ ), denní pravděpodobnost odchytu ( $p_i$ ) a denní přírůstek do populace ( $pent$ ). Všechny mohou být konstantní v čase – např.  $\varphi$  ( $\cdot$ ), faktoriální  $\varphi$  ( $t$ ), lineární  $\varphi$  ( $T$ ) nebo polynomiální  $\varphi$  ( $T^2$ ), a dále aditivně nebo interaktivně závislé na pohlaví (např.  $g + t$ ,  $g \times T$ ;  $g$  = pohlaví) (Lebreton *et al.* 1992). V rámci JS metody jsem používala parametrizační metodu POPAN, která předpokládá existenci hypotetické superpopulace ( $N$ ), z níž jsou jedinci rekrutováni a odhaduje přírůstek do populace jako procento narozených jedinců z celé populace ( $pent$ ). POPAN je jediná z JS metod, jejímž uplatněním získáme přímý odhad velikosti populace v jednotlivých dnech ( $N_i$ ) a dále celkovou velikost populace ( $N_t$ ). Při vlastním výpočtu jsem si definovala nejsložitější POPAN model, tedy  $\varphi_i(g \times t) p(g \times t) pent(g \times t) N(g)$ . Ten jsem postupně zjednodušovala pomocí odstraňování interakcí a aditivních členů a pomocí linearizace a polynomizace vztahů mezi časem a jednotlivými parametry. Pro výběr optimální složitosti modelu jsem používala AIC (Akaike 1981). Používala jsem generické link-funkce  $\sin$  – pro  $\varphi_i$  a  $p$ , Mlogit – pro  $pent$ , a identity – pro  $N$ . Provedla jsem celkem čtyři odhady – zvlášť pro sekce A, B, C a pro celkovou populaci (A+B+C).

## CHARAKTERISTIKY PROSTŘEDÍ

(I) Proměnné zaznamenané pro každé stanoviště, s konstantní hodnotou po celou dobu výzkumu:

a) *Geografické kovariáty*: zeměpisná délka (a1), zeměpisná šířka (a2) a rozloha stanoviště (a3). Údaje poskytnuty správou CHKO Blanský les

b) *Geomorfologie terénu*: expozice vzhledem k světovým stranám (b1; kódováno jako ordinální proměnná, nejvyšší expozice JZ – 6, nejnižší S – 1), svažitost terénu (b2, ordinální proměnná: 1 = rovina, 3 = příkrý svah)

c) *Architektura vegetace*: odhadla jsem procentuální pokryvnost soliterních stromů (c1), stromů ve skupinách (c2), soliterních keřů vyšších než 1,5m (c3), soliterních keřů pod 1,5m (c4), keřů vyšších než 1,5m rostoucích ve skupinách (c5), keřů nižších než 1,5m rostoucích ve skupinách (c6), bylinného patra vyššího než 15cm (c7), bylin nižších než 15cm (c8), a stařiny (c9, litter)

d) *Charakter hranic stanoviště*: odhadla jsem procentuální zastoupení hustého lesa (d1), řídkého lesa s křovinným podrostem (d2), keřů nad 1,5m (d3), keřů pod 1,5m (d4), bezlesí (d5; louka, cesta atd.)

e) *Management stanoviště*: kategoriální proměnná se 4 stavy – pravidelná seč, občasná seč, pastvina, bez managementu. V případě kombinovaného managementu odhadnut poměrný podíl

f) *Celková míra zastoupení nektaronosných rostlin*: odhadnuto množství rostlin na stanovišti (ordinální proměnná 1 = málo, 3 = hodně nektaronosných rostlin)

Dále byly pro každé stanoviště zhotoveny fytoecologické snímky 10x10m (Alena Vítová), z nichž byly odvozeny charakteristiky prostředí g), h), i):

g) *Druhové složení vegetace*: pokryvnosti bylin přítomných ve fytoocenologickém snímku

h) *Patrovitost vegetace*: pokryvnost mechového, bylinného, keřového a stromového patra

i) *Živná rostlina larev*: pokryvnosti *Bromus erectus* a *Brachypodium pinnatum*, které jsou jako živné rostliny uváděny v Beneš *et al.* 2002

(II) Proměnné zaznamenané pro každé stanoviště, ale měnící se s dobou výzkumu:

j) *Zastoupení druhů nektaronosných rostlin*: v týdenních intervalech jsem pro každé stanoviště odhadla procento jednotlivých druhů nektaronosných rostlin z celkového množství nektaronosných rostlin

k) *Lovecké úsilí*: doba strávená na stanovišti (k1), celkový počet jedinců ulovených na daném stanovišti (k2), interakce k1 a k2 (k3)

l) *Denní doba* – čas zaokrouhlený na celé hodiny

(III) Proměnné zjištěné pro celou sledovanou oblast, měnící se s dobou výzkumu:

m) *Meteorologické proměnné (počasí)*: relativní vlhkost vzduchu (m1), oblačnost (m2), denní úhrn srážek (m3), denní úhrn slunečního svitu (m4), teplota vzduchu ve 14 hodin (m5), maximální denní teplota vzduchu (m6), minimální denní teplota vzduchu (m7), rychlost větru (m8). Údaje byly poskytnuty Českým hydrometeorologickým ústavem z meteorologické stanice v obci Přísečná, ležící 3 km od obce Vyšný

(IV) Odhady velikosti populace pro jednotlivé sekce (program MARK)

n) *Odhady velikosti populace samců a samic*: celkové a denní odhady velikosti populace

## VZTAH CHOVÁNÍ MOTÝLA K CHARAKTERISTIKÁM PROSTŘEDÍ

Základním principem bylo užití relativního zastoupení kategorií chování odchycených motýlů/pohlaví jako „druhových dat“. Veškeré analýzy jsem prováděla na dvou časových škálách: pro celou sezónu a pro každý den. Vztah chování motýlů k charakteristikám prostředí jsem testovala v programu CANOCO 4.5 (Ter Braak *et al.* 1998) pro úroveň celé sezóny pomocí RDA, na úrovni dnů pomocí CCA. „Druhová data“ jsem logaritmicky transformovala, centrovala a standardizovala. Pro testování signifikance jsem použila Monte Carlo permutační test s 999 permutacemi. Pro všechny analýzy jsem nejprve odfiltrovala kovariáty, o nichž jsem předpokládala, že by mohly ovlivnit distribuci chování, aniž by měly vztah ke struktuře stanovišť: geografické údaje (a1 – a3), lovecké úsilí (k1 – k3), meteorologické proměnné (m1 – m8) a velikost populace (n, celosezónní a denní odhady celkové velikosti populace). Postupnou selekcí (*forward selection*) jsem vybrala ty, které měly průkazný vliv. Jako charakteristiky prostředí, které by mohly ovlivňovat chování *E. aethiops* jsem testovala: geomorfologii terénu (b1, b2), architekturu vegetace (c1 – c9), charakter vegetace tvořící hranice stanoviště (d1 – d5), vliv managementu (e), celkového množství nektaronosných rostlin na stanovišti (f), zastoupení druhů nektaronosných rostlin na stanovišti (j), druhového složení vegetace (g), patrovitosti vegetace (h), pokryvnosti živné

rostliny larev (i) a denní doby (l). Testována byla vždy celá skupina charakteristik prostředí (např. geomorfologie, architektura vegetace). Relativní zastoupení druhů nektaronosných rostlin na stanovišti (j) a druhové složení vegetace (g) jsem zjednodušila pomocí PCA. Získaná skóre jednotlivých vzorků (centrovaná přes směrodatnou odchylku) na 1. až 4. kanonické ose jsem použila v dalších analýzách jako vysvětlující proměnné (interpretace jednotlivých os viz Příloha).

Pro analýzy na úrovni celé sezóny jsem jako druhová data jsem použila procentuální zastoupení samců a samic v jednotlivých kategoriích chování motýlů označených v průběhu celé sezóny na daném stanovišti. Jako kovariáty jsem použila počet ulovených motýlů na stanovišti (k2) a interakci počtu ulovených jedinců a doby strávené na stanovišti (k3). V analýzách na úrovni dnů jsem oproti analýzám na úrovni celé sezóny nově testovala i vliv denní doby (l) na chování motýlů. Druhovými daty byly tentokrát procentuální zastoupení kategorií chování samců a samic pro každý den a stanoviště. „Druhová data“ byla logaritmicky transformována. Nově jsem pro úroveň dnů zahrнула kovariátu „počasí“ (m1 – m8), skládající se z velkého množství vzájemně korelovaných meteorologických proměnných. Tento komplex proměnných jsem zjednodušila pomocí PCA. Odfiltrovanými kovariátami byly denní odhady populačních početností samců a samic (n) a čtyři kanonické osy z PCA analýzy počasí. Jelikož se na úrovni dnů jednalo o časovou řadu, použila jsem jako kovariátu definující bloky pořadové číslo dne, v němž probíhala MR studie. V rámci jednoho dne byla jednotlivá stanoviště volně kombinovatelná.

## VZTAH POMĚRU POHLAVÍ K CHARAKTERISTIKÁM PROSTŘEDÍ

Vztah poměru pohlaví k charakteristikám prostředí jsem testovala na úrovni dnů. Jako druhová data jsem použila počty samců a samic pro daný den a stanoviště. Testované charakteristiky prostředí byly stejné jako v předchozí kapitole, navíc jsem testovala závislost poměru pohlaví na počasí. Použila jsem metodu RDA. Druhová data byla logaritmicky transformována, centrovaná a standardizována, jednotlivé vzorky, tj. návštěvy jednoho stanoviště byly standardizovány. Pro Monte Carlo test jsem použila permutační design, kdy byly jednotlivé bloky definovány pořadovým číslem dne. Testována byla vždy celá skupina charakteristik prostředí (geomorfologie, architektura vegetace atd.).

## DENNÍ VZOREC CHOVÁNÍ

Vzorec chování samců a samic v průběhu dne jsem testovala pomocí CCA Jako druhová data jsem použila procenta samců resp. samic v jednotlivých kategoriích chování pro každou hodinu dne, kdy probíhalo značení. Denní průběh relativního zastoupení jednotlivých typů chování jsem dále studovala pomocí zobecněných aditivních modelů (GAM) v programu v programu CanoDraw 4 (binomická distribuce, logit link funkce). Optimální složitost modelů jsem vybírala postupným výběrem pomocí AIC.

## SCHOPNOSTI DISPERZE

K vyjádření disperze okáže kluběnkového mezi jednotlivými stanovišti jsem použila model Virtuální migrace (VM) vycházející z dat získaných metodou zpětných odchyť (Hanski *et al.* 2000). VM jsou založeny na osudech jednotlivých individuí. Jedinec přežívá na ploše, dokud neumře nebo neemigruje. Přežívání na ploše je nezávislé na její rozloze. Model VM vychází z předpokladu, že populace na jednotlivých plochách jsou oddělené. Do analýz musí být zahrnuto více než deset ploch. Pro práci s VM modelem jsem sloučila na sebe těsně navazující stanoviště, u kterých jsem předpokládala propojenost populací. Zjišťovala jsem tak disperzi mezi sedmnácti oddělenými plochami s různou rozlohou. Do analýz vstupují údaje o rozloze a pozici jednotlivých ploch, dni a ploše odchyty (resp. zpětného odchyty) každého označeného jedince. Výstupem VM jsou nejen údaje o disperzi mezi jednotlivými plochami, ale i odhady pravděpodobnosti disperze z/na plochu v průběhu dne, odhady mortality dispergujících jedinců a celkové mortality (zahrnující mortalitu při disperzi a mortalitu uvnitř plochy) (Matter *et al.* 2004). Model odhaduje šest parametrů:

- $\mu$  (mu) – průměrná mortalita na jedné ploše
- $\eta$  (eta) – míra emigrace z plochy o rozloze 1ha
- $\zeta_{em}$  (zeta<sub>em</sub>) – míra negativní závislosti emigrace na rozloze plochy
- $\zeta_{im}$  (zeta<sub>im</sub>) – míra pozitivní závislosti imigrace na rozloze plochy
- $\alpha$  (alpha) – převrácená hodnota průměrné denní disperzní vzdálenosti (km)
- $\lambda$  (lambda) – mortalita během disperze

VM jsem počítala zvláště pro obě pohlaví. Disperzi jsem proložila obrácenou mocninou funkcí (IPF), která předpokládá větší frekvenci přeletů na velké vzdálenosti a je robustnější pro odhadování parametrů VM oproti negativně exponenciální funkci (NEF) (Fric *et al.* 2007, Baguette 2003). Výsledné modely jsem otestovala testem dobré shody ( $\chi^2$ ,  $\alpha = 0,05$ ). VM odhadují pro každou plochu i pravděpodobnost disperze, mortalitu při disperzi a celkovou mortalitu obou pohlaví.

Zda pravděpodobnost disperze, mortalita při disperzi či celková mortalita okáže kluběnkového na dané ploše vykazuje vztah k charakteristikám prostředí, jsem testovala použitím Spearmanova korelačního koeficientu v programu Statistica 7. Plocha byla charakterizována následujícími proměnnými: rozloha, index izolace (jeden z výstupů VM), architektura vegetace (c1 – c9), charakter hranic plochy (d1 – d5), druhové složení rostlin (h), množství dostupného nektaru (f), zastoupení druhů nektaronosných rostlin na stanovišti (j) a počet jedinců stejného i opačného pohlaví zaznamenaný v průběhu sezóny na ploše. Druhové složení rostlin a zastoupení druhů nektaronosných rostlin jsem zjednodušila pomocí PCA a výsledné jednotlivé kanonické osy jsem použila pro počítání korelací (interpretace kanonických os pro zastoupení druhů nektaronosných rostlin viz Příloha).

## VÝSLEDKY

### BEHAVIORÁLNÍ POZNATKY

Ráno či za chladného počasí byli okáč kluběnkový zároveň s okáčem prosíčkovým *Aphantopus hyperantus* (Linnaeus, 1758) prvními aktivujícími motýly. Samci *E. aethiops* začínali aktivovat asi o hodinu dříve než samice a patrolovali nad nízkým křovím, vyšší trávou, v podrostu lesa a v místech výskytu živných rostlin larev. Běžně prolétávali křovím v rozvolněném zápoji a v podrostu řídkého borového lesa.

Nejčastějším typem kontaktního chování samců byly vnitrodruhové interakce, kterých jsem zaznamenala 22. Mezdruhový kontakt jsem zaznamenala s okáčem lučným (*Maniola jurtina* (Linnaeus, 1758), N = 11), okáčem poháňkovým (*Coenonympha pamphilus* (Linnaeus, 1758), N = 2), okáčem prosíčkovým (*A. hyperantus*, N = 1) a s perleťovcem stříbropáskem (*Argynnis paphia* (Linnaeus, 1758), N = 1). Samci v ohrožení zalétávali do křovin, kde posléze usedali na větve. U samic jsem zaznamenala 6 vnitrodruhových kontaktů. Při ohrožení samic jsem pozorovala jsem „propadávání“ za letu, kdy samice sevře křídla a padá na zem. Večer jsem několikrát zaznamenala „padání“ při vyrušení odpočívající samice.

Jako zdroje nektaru motýli nejčastěji navštěvovali květy *Centaurea* sp., *Origanum* sp. a *Knautia* sp. (Obr. 13). V období déletrvajícího sucha jsem nejčastěji pozorovala sání na *Melampyrum* sp. Za horkého počasí motýli létali ve stínu či odpočívali. Odpočinek jsem pozorovala na stéblech trav (cca 10cm nad zemí) a na nízkých keřích. Kopulaci jsem postřehla čtyřikrát, bohužel jen dvakrát se mi podařilo dvojici chytit a označit. Motýli kopulovali kolem poledne na keřích (líska, dřišťál), případně na hrazení pastviny, ve výšce od 30cm do 1m. Při vyrušení vzlétli do výše, přeletěli několik metrů a dosedli na další keř, popřípadě zalétli do řídkého lesa.

### ZPĚTNÉ ODCHYTY

V průběhu sezóny jsem číselným kódem označila 906 jedinců (541 samců a 365 samic). Spolu s následnými odchvy se jednalo o 2011 motýlů (1277 samců, 734 samic), pro něž jsem zaznamenala stanoviště odchvy a chování před odchvy. Počet zpětných odchvtů byl 1105 (tj. 736 zpětných odchvtů u samců a 369 u samic).

Nejméně odchvtů bylo v sekci C, nejvíce v sekci A (Tab. 1). Podíl zpětných odchvtů v sekci A byl stejný jako v sekci B (65% samců, 58% samic), v sekci C byl podíl zpětně odchycených motýlů nižší z důvodu řidších návštěv (27% samců, 19% samic). Populace měla heterogenní věkovou strukturu, líhnutí dospělců se odehrávalo po celé sledované období. V průběhu značení jsem u odchycených jedinců zaznamenala minimum defektů.

## ODHAD VELIKOSTI POPULACE

Velikosti populace v sekcích A a C byly srovnatelné, nejmenší velikost populace byla odhadnuta pro sekci B (Tab. 2). Denní odhady velikosti populace naznačují, že se jedná o protandrický druh. Samice se ve větších počtech začaly objevovat týden po vylétnutí samců. Velikosti populace samců byly nejvyšší v prvních týdnech studie, samic až po polovině doby letu. Přibližně v polovině letové sezóny dosahovali samci a samice stejných populačních početností. Celkově byl poměr pohlaví podle odhadů celkové velikosti populace mírně vychýlen ve prospěch samic. V sekci A v druhé polovině doby letu bylo vyšší relativní zastoupení samic ku samcům oproti sekci B (Tab. 2, Obr. 2).

## VZTAH CHOVÁNÍ MOTÝLA K CHARAKTERISTIKÁM PROSTŘEDÍ

Analýzy vztahu chování okáče kluběnkového k charakteristikám prostředí prokázaly vliv architektury vegetace (c1 – c9), charakteru vegetace tvořící hranice stanoviště (d1 – d5), patrovitosti vegetace (h) a denní doby (l) (Tab. 3).

Na úrovni celé sezóny byla nejvýznamnější charakteristikou životního prostředí okáče kluběnkového architektura vegetace. Behaviorální reakce motýla na architekturu vegetace naznačily, že druh rozlišuje struktury rostoucí soliterně a struktury rostoucí ve skupinách a také, že rozlišuje výšku bylinného patra (Obr. 3). Samci a samice se lišili svými habitatovými preferencemi. Samci upřednostňovali stanoviště se skupinově rostoucími stromy a nízkými keři. Samice byly vázány na stanoviště se soliterními keři se stařinou v podrostu. Patrolling vykazoval nejméně výrazný vztah ke struktuře vegetace, ale byl lokalizováno spíše do okolí soliterních struktur, v jejichž blízkosti se zároveň ve zvýšené míře vyskytovaly samice. Kontakty mezi pohlavími probíhaly převážně na stanovištích s nízkými skupinově rostoucími keři. Sání samců i samic se odehrávalo zejména na stanovištích s vyšším bylinným patrem.

Na úrovni dnů byl kromě vlivu architektury a patrovitosti vegetace prokázán také vliv charakteru hranic stanoviště a denní doby. Vztah chování k denní době je podrobně řešen v kapitole DENNÍ VZOREC CHOVÁNÍ. Chování okáče kluběnkového vykazovalo vztah k charakteru vegetace tvořící hranice stanoviště. (obr. 4). První ordinační osa popisovala gradient od hranic stanoviště tvořených rozvolněným lesem po hranice tvořené nízkými keři. Druhá ordinační osa zachycovala gradient od hranic tvořených hustým lesem po hranice tvořené bezlesím. Pokud hranice stanoviště tvořily z větší části nízké keře, bylo na něm zaznamenáno více kontaktního chování a také kopulací. Motýli se slunili převážně na stanovištích, jejichž hranice byla z větší části tvořena bezlesím. Odpočinek a sání samců jsem častěji zaznamenala na stanovištích, jejichž hranice tvořil les, odpočinek samic častěji na stanovištích, jejichž hranice byla tvořena nízkými keři. Sání samic jsem zaznamenala na stanovištích, jejichž hranice byla tvořena hustým nebo rozvolněným lesem. Patrolling nebyl příliš ovlivněn strukturou hranic stanoviště. Podobně jako na úrovni celé sezóny se samci a samice lišili v preferencích jednotlivých prvků architektury vegetace (Obr. 5). První ordinační osa popisovala gradient od nízkého bylinného patra po soliterně rostoucí nízké keře. Druhá ordinační osa byla v negativním směru korelována s rostoucí pokryvností vysokých soliterních stromů, v pozitivním se skupinově rostoucími strukturami. Samci preferovali stanoviště s vyšším podílem skupinově rostoucích stromů a vysokých keřů. Naopak samice upřednostňovaly soliterně rostoucí vegetační struktury. Výraznější vazbu na architekturu vegetace vykazovalo chování samic – a to jednak sání a let samic, které jsem častěji

zaznamenala na stanovištích s větší pokryvností vysokých solitérních keřů, tak odpočinek, jenž byl vázán na nízké solitérní keře a na solitérní stromy se sušinou v podrostu. I na úrovni dnů byly solitérní stromy vnímány spíše jako skupinově rostoucí struktury. Také vztah chování k patrovitosti vegetace se výrazněji projevil u samic – sání bylo častěji zaznamenáno, pokud byla ve fytoocenologickém snímku reprezentujícím dané stanoviště zaznamenána zvýšená pokryvnost bylinného patra, kontakty byly vázány vyšší pokryvností stromového a keřového patra (obr. 6). Let samic byl častěji zaznamenán na stanovištích s vyšší pokryvností mechového patra. Přítomnost keřového a stromového patra byla v pozitivním vztahu k počtu zaznamenaných kontaktů obou pohlaví.

## VZTAH POMĚRU POHLAVÍ K CHARAKTERISTIKÁM PROSTŘEDÍ

Poměr pohlaví byl ovlivněn geomorfologií stanoviště (b1, b2), charakterem vegetace tvořící hranice stanoviště (d1 – d5), architekturou vegetace (c1 – c9), managementem (e), druhovým složením nektaronosných rostlin na stanovišti (j) a pokryvností živné rostliny ve fytoocenologickém snímku (i) (Tab. 4). Relativní zastoupení samců vzhledem k počtům samic bylo vyšší na pastvinách (Obr. 7) a stanovištích s vyšší sklonitostí a expozicí (Obr. 8) s vyšší pokryvností skupinově rostoucích struktur (Obr. 10) a s hranicemi tvořenými nízkými keři a rozvolněným lesem (Obr. 9). Ve prospěch samic byl poměr pohlaví vychýlen na stanovištích, na kterých neprobíhal management (Obr. 7), na kterých byl vyšší podíl vysokých keřů (Obr. 10) a s hranicemi tvořenými vyšším podílem lesa (Obr. 9). Relativní zastoupení samců a samic bylo ovlivněno druhovou skladbou dostupných zdrojů nektaru (Obr. 11). Relativní zastoupení samců bylo pozitivně korelováno se čtvrtou, samic se druhou ordinační osou PCA zastoupení nektaronosných rostlin. Poměr pohlaví také vykazoval vztah k pokryvnosti živné rostliny ve fytoocenologickém snímku (Obr. 12) – samci vykazovali výraznější vazbu na přítomnost *B. pinnatum* a *B. erectus*. Zaznamenaný poměr pohlaví na stanovišti nebyl ovlivněn počasím ani denní dobou.

## DENNÍ VZOREC CHOVÁNÍ

Samice vykazovaly výrazné změny chování v průběhu dne ( $F = 3,833$ ;  $p = 0,002$ ), na rozdíl od samců ( $F = 1,503$ ;  $p = 0,202$ ). Výsledky GAM analýz (Tab. 5) závislosti jednotlivých kategorií chování na čase ukazují, že v ranních hodinách se motýli obou pohlaví slunili, s postupující denní dobou docházelo ke vzrůstu zaznamenaného aktivního chování jako je let a kontaktní chování. Samice reagovaly na kontaktní chování samců jen v poledních hodinách (Obr. 15). Samci se o námluvy pokoušeli i odpoledne (Obr. 14).

## SCHOPNOSTI DISPERZE

Model VM správně predikoval 65% přeletů pro samce a 75% pro samice. Parametry VM pro samce a samice jsou graficky znázorněny v Obr. 16. Mortalita v rámci plochy  $\mu$  byla u obou pohlaví nízká, u samic nižší než u samců. Disperze z plochy o velikosti 1ha  $\eta$  byla pro obě pohlaví srovnatelná (17% samců resp. 20% samic). Parametr  $\zeta_{em}$  pro vztah míry emigrace

k velikosti plochy se u samic blížil nule. Na míru emigrace samic tedy neměla vliv rozloha plochy. U samců nabýval parametr  $\zeta_{em}$  hodnoty 0,21 což naznačuje, že mají větší tendenci emigrovat z malých plošek. Obě pohlaví uletí za den přibližně stejnou vzdálenost (cca 100m,  $1/\alpha$ ). Motýl je schopný uskutečnit i delší přelety – zaznamenala jsem 16 přeletů mezi jednotlivými sekcemi (13 samců, 3 samice), z toho 9 (8 samců, 1 samice) byla výměna mezi sekcemi A a C, které jsou od sebe 1 500m vzdáleny. Pouze jeden přelet jsem zaznamenala mezi sekcemi B a C. Nejvýrazněji se u samců a samic odlišoval parametr  $\lambda$  – samice trpěly vyšší mortalitou při disperzi. Samice v rámci plochy přežívaly více než samci. Velikost plochy u obou pohlaví pravděpodobně nemá vliv na míru imigrace  $\zeta_{im}$  ( $\zeta_{im}$ ).

Pravděpodobnost disperze samců z/na danou plochu nekorelovala s ani jednou z testovaných charakteristik prostředí (Tab. 6). Pravděpodobnost disperze samic byla pro všechny plochy konstantní. Mortalita vzrůstala s rostoucím zastoupením skupinově rostoucích stromů na ploše (c2), naopak klesala s vzrůstající izolovaností plochy (pouze u samců), s rostoucím počtem jedinců (stejného i opačného pohlaví) a s rostoucím zastoupením *Knautia* sp. (kanonickou osou Nt3) (Tab.6).



## DISKUZE

### STRUKTURA A VELIKOST POPULACE

Okáč kluběnkový je protandrický stejně jako ostatní zástupci rodu *Erebia*. Samice se začaly hojněji objevovat první týden po vylíhnutí samců. Poměr pohlaví 1:1 byl dosažen v polovině letové sezóny; Kirkland (1995) uvádí vyrovnaný poměr pohlaví až na konci doby letu. Rozdíl může být dán odlišnou populační strukturou či načasováním ukončení studie. Čerstvě vylíhlé larvy se patrně líhnou s poměrem pohlaví 1:1 (experiment na *E. epipsodea*, Brussard *et al.* 1970), v MR studiích však bývá zaznamenávána převaha samců. Ta může být důsledkem pohlavně specifického přežívání larev nebo snazší detekovatelnosti samců v terénu. Odhad velikosti populace pro celou studovanou oblast je přibližně 1500 jedinců, což je srovnatelné s výsledky studie ze švýcarských hor (Loertscher 1991). V sekci A s propracovaným managementem a sekci C bez cíleného managementu, jsem zjistila srovnatelné populační početnosti (cca 800 jedinců). Tato skutečnost koresponduje i s výsledky analýz vztahu poměru pohlaví k typům managementu, kdy samci a samice upřednostňovali buď pastviny anebo neobhospodařovaná stanoviště. V sekci B byl odhad velikosti populace pouhých 200 jedinců, patrně důsledkem malé rozlohy. Na rozdíl od mé a Loertscherovy (1991) studie s odhady velikostí populace kolem tisíce jedinců, byla v Británii zaznamenána populace v řádech desetitisíců (Kirkland 1995). Charakter biotopů a rozloha studovaných oblastí, v nichž proběhly tyto studie, se zdají být srovnatelné s charakterem mnou studované oblasti. Podobně výrazný rozdíl ve velikostech populací byl zaznamenán i u *E. epiphron* – zatímco ve Velké Británii tvoří tento druh malé ostrůvkovité populace (Franco *et al.* 2006), v České republice žije ve velkých otevřených populacích (Beneš *et al.* 2002, Kuras *et al.* 2003). Odlišnosti v populační struktuře by mohly být způsobeny rozdílnou strukturou habitatu či jeho relativním zastoupením v krajině anebo genetickou odlišností kontinentálních a britských populací (genetickou odlišnost populací v důsledku izolace v glaciálech u jiných zástupců rodu *Erebia* popisují např. Varga *et al.* 2008, Schmitt *et al.* 2001).

V každodenně navštěvovaných sekcích A a B jsem zpětně odchytila neobvykle vysoký podíl z označených jedinců ve srovnání s jinými studii (Loertscher 1991, Kirkland 1995). Tento vysoký rozdíl pravděpodobně nebude dán rozlohou studovaných oblastí, ale spíše velikostmi populací a intenzitou značení. Loertscher (1991) značil pouze v šesti dnech rozložených v průběhu celé doby letu a pravděpodobně ani Kirkland (1995) neznačil každodenně. Kirkland (1995) označil za celou dobu letu 1000 jedinců, přestože velikost populace odhaduje na desetitisíce. Malá obměna jedinců v mnou studované populaci je dokladem relativní izolovanosti lokality, která je v rámci Jižních Čech pravděpodobně největší lokalitou výskytu studovaného druhu.

Sekce A a B se odlišovaly zaznamenaným poměrem pohlaví. V sekci A byl v druhé polovině doby letu poměr pohlaví vychýlen ve prospěch samic výrazněji, než ve stejnou dobu v sekci B, kde rozdíl mezi počtem samců a samic nebyl výrazný. Možná se jednalo o důsledek odlišných biotopových preferencí samců a samic. Samci upřednostňovali bezlesí postupně zarůstající náletem keřů, samice byly vázány spíše na biotopy, kde je sukcese blokována např. pastvou nebo sporadickým kosením. V sekci B je celkově menší výměra bezlesí (jde spíše o „samčí biotop“) oproti sekci A, kde je v rámci managementu cíleného na udržení stepních společenstev udržována velká rozloha bezlesí („samičí biotop“). Výsledky odhadů velikosti populace samců a samic v sekci C jsou patrně zkresleny nižší frekvencí návštěv, obzvláště na

začátku doby letu (kdy v populaci převažují samci).

## BIONOMIE A CHOVÁNÍ V PRŮBĚHU DNE

Samci patrně celodenně se stejnou intenzitou aktivně pátrali po samicích. Samice se kontaktů účastnily pouze kolem poledne, kdy docházelo ke kopulaci. U jiných druhů bývají uváděny jako nejčastější doby kopulace dopolední hodiny, kdy vylétávají vylíhlé samice (Konvička *et al.* 2002, Kuras *et al.* 2002). Kopulující páry byly nejčastěji usazeny na keřích, kde byly obtížně detekovatelné a lépe maskované před potenciálními predátory. Samci kromě vlastního druhu nejčastěji kontaktovali okáče lučního (*M. jurtina*), který se okáči kluběnkovému podobá barvou a velikostí. Spářené samice odpoledne pravděpodobně aktivně vyhledávaly vhodná místa pro ovipozici a také zdroje nektaru, čemuž nasvědčuje i vzrůst letové aktivity s postupující denní dobou. Skutečnost, že jsem nezaznamenala ovipozici, může být zapříčiněna kombinací vlivu metodiky studie a chováním samic při kladení. Při snaze udržet vyrovnanou intenzitu značení studii nezbyvá čas na detailní behaviorální pozorování a v literatuře uváděné rychlé dosednutí spojené s ovipozicí nebo kladení jednotlivých vajíček na báze trav (Sonderegger 2005, Ascher *et al.* 2001) jsem tedy nemusela zaznamenat. Dalším možným vysvětlením je, že jsem pohybem po lokalitě kladoucí samice plašila. Tomu nasvědčuje opakované pozorování vylétávání samic od země z vyšší trávy, kde mohlo docházet ke kladení (*B. pinnatum*, *B. erectus*, *C. epigejos*).

Horští okáči odpočívající v trsech dlouhostébelných trav (*E. euryale*) a na keřících borůvek (*E. epiphron*) a v případě vyrušení reagují „propadáváním“ do podrostu (Ribarič & Gogala 1996, Kuras *et al.* 2002, Konvička *et al.* 2002). U okáče kluběnkového jsem odpočinek pozorovala na stéblech trav (cca 10cm nad zemí) a na nízkých keřích. „Propadání“ odpočívajících jedinců jsem zaznamenala pouze několikrát, stejně jako „propadávání“ samic za letu – při ohrožení samice spadla na zem a zůstala nehybně ležet. Může se jednat o obranou strategii proti hmyzožravým ptákům, kteří jsou společně s hlodavci považováni za hlavní predátory rodu *Erebia* (Ehrlich 1956, Kuras *et al.* 2002). Únik před ptačím predátorem na zem však může zvyšovat riziko predace drobnými savci.

Dalším fenoménem typickým pro chování horských zástupců rodu jsou hromadná nocoviště, kdy se na vhodných keřících a trsech trav vyskytuje velké množství odpočívajících jedinců (Schwarz 1949, Kuras *et al.* 2002). V Británii bylo toto chování zaznamenáno i u okáče kluběnkového (Kirkland 1995), ale na Vyšenských kopcích jsem jej nezaznamenala. V Británii se okáč kluběnkový vyskytuje ve vyšších populačních hustotách (stejně jako horští zástupci rodu). Hromadná nocoviště tedy mohou být důsledkem sdílení nedostatkových zdrojů – vhodných nocovišť, kterých je na Vyšenských kopcích vzhledem k nízké populační denzitě okáče nadbytek. Jako nektaronosné rostliny navštěvované motýly rodu *Erebia* jsou zmiňovány rostliny se žlutými (např. *Senecio* sp. a *Potentilla* sp.) a s fialovými květy (*Polygonum bistorta* a *Centaurea* sp.). Okáč kluběnkový na studované lokalitě upřednostňoval fialové květy (*Centaurea* sp., *Knautia* sp., *Origanum* sp., a *Cirsium* sp.). Za horkých dní jsem také zaznamenala sání na poloparazitických rostlinách *Melampyrum* sp., které i v době sucha mají v květech pravděpodobně určité množství nektaru.

## CHOVÁNÍ V PRŮBĚHU DNE - SROVNÁNÍ S HORSKÝMI DRUHY

U okáče kluběnkového se denní strukturace chování značně lišila od předpokládaného evolučně konzervativního typu chování zaznamenaného u horských druhů, které v rodu *Erebia* převládají. Samci horských druhů se v dopoledních hodinách věnují především vyhledávání nespářených čerstvě vylíhlých samic, odpoledne jejich úsilí nalézt samici polevuje a věnují se převážně sání nektaru a odpočinku, jen malé procento samců stále patroluje (Brussard *et al.* 1970, Kirkland 1995, Kuras *et al.* 2000, Kuras *et al.* 2002, Konvička *et al.* 2002). Samice horských druhů, na rozdíl od samců, nevykazují výrazný diurnální vzorec chování (Kuras *et al.* 2001, Konvička *et al.* 2002). U okáče kluběnkového jsem naopak zaznamenala výraznější strukturaci chování u samic. Sání a odpočinek nebyly u obou pohlaví vázány na denní dobu. Zatímco letová aktivita samic vzrůstala v dopoledních hodinách, patrolling samců nebyl striktně vázán na určitou denní dobu. Vzestup letové aktivity samic by mohl odrážet aktivní vyhledávání míst vhodných pro ovipozici po poledních kopulacích.

Vodítkem naznačujícím horský původ okáče kluběnkového a jeho behaviorální adaptaci na odlišné podmínky panující v nižších nadmořských výškách by mohla být pozorovaná tolerance k nízkým teplotám a zároveň snížená tolerance k vysokým teplotám. Okáč kluběnkový aktivoval za chladného počasí i časné ráno. Naopak za vyšších teplot vzduchu v poledních hodinách jsem pozorovala let motýlů ve stinných částech stanovišť a častější odpočinek ve stínu. Pokud okáč kluběnkový sdílí fyziologické reakce svých horských příbuzných, mohl by teplotní režim nižších nadmořských výšek umožňovat samcům a samicím aktivovat po celý den s výjimkou poledních a odpoledních hodin s vysokou teplotou vzduchu. U horských zástupců (Kuras *et al.* 2002, Konvička *et al.* 2002) dochází k očekávatelnému nárůstu zastoupení odpočívajících jedinců v odpoledních hodinách. Výrazný vzestup v podvečerních hodinách nebyl patrně zároveň zaznamenán i z důvodu předčasného ukončení značení (většinou mezi 15 a 16 hod.). Příčinou absence vztahu odpočinku okáče kluběnkového k denní době v mé studii může být odlišná metodika sběru dat ve srovnání se studii na horských družích. Studie Kuras *et al.* (2002) a Konvička *et al.* (2002) probíhaly metodou pravidelného monitorování studovaného druhu na transektech, z nichž poslední byl procházen v 17 hodin.

Vysokohorští zástupci rodu *Erebia* musí být v důsledku rychle se měnících podmínek schopni využít nepředvídatelný okamžik příznivého počasí. K tomu jim spolu s vhodnou strukturací denního chování napomáhá tmavá barva křídel a malá velikost těla, umožňující rychlé prohřátí těla a následné aktivní chování. Pro druhy obývající pásmo horských lesů, jejichž zástupcem je například střeoevropský *Erebia euryale*, jsou vhodnou adaptací vlastnosti umožňující let v relativním zástínu: konkrétně větší velikost umožňující dlouhodobější uskladnění načerpaného tepla (Konvička *et al.* 2002). Jak se ukazuje, tyto vlastnosti se projevují i u relativně teplomilného *E. aethiops*. Pro hlubší pochopení těchto vztahů by bylo zajímavé srovnání morfologie (u jiných rodů např. Espeland *et al.* 2007) a behaviorálních reakcí na charakteristiky prostředí u různých populací jednoho druhu v různých nadmořských výškách, popřípadě v odlišných habitatech a srovnání těchto údajů pro několik příbuzných druhů využívajících stejné zdroje (Kuras *et al.* 2000).

## VZTAH CHOVÁNÍ A POMĚRU POHLAVÍ K CHARAKTERISTIKÁM PROSTŘEDÍ

Klíčovou charakteristikou prostředí určující aktivitu a chování motýlů je počasí (Fischer *et al.* 2001, Brattstrom *et al.* 2008). Po odfiltrování jeho vlivu (počasí použito jako kovariáta) vykazovalo chování *E. aethiops* vztah k denní době a ke struktuře vegetace, která tvořila plochu a hranice stanoviště. Samci a samice se lišili v habitatových preferencích, což se odrazilo i v relativním zastoupení samců a samic na stanovištích s rozdílným typem habitatu. Pohlavně specifické odlišnosti ve vnímání habitatu se projeví také ve výsledcích testů vztahu poměru pohlaví k charakteristikám prostředí. Odlišné behaviorální reakce samců a samic na strukturu vegetace zaznamenali u jiných druhů (např. Dennis 2004, Konvička *et al.* 2002, Kuras *et al.* 2000).

U okáče kluběnkového byl vztah ke struktuře vegetace silnější u samic. Ty preferovaly neobhospodařované louky se zvýšenou pokryvností stařiny, hlavní nektaronosné rostliny (*Centaurea* sp.) a se soliterně rostoucími keři po obvodu, na nichž samice odpočívaly. Stařina ovlivňuje specifickým způsobem mikroklima – vytváří vlhčí a chladnější prostředí oproti sečeným loukám (Münzbergová 2001). Specifické mikroklima by mohlo být určujícím faktorem pro přežívání larev a zároveň pro ovipozici. Význam suché biomasy pro výskyt larev z důvodu vytváření vhodného mikroklimatu potvrzuje i Leopold (2006). Poměr pohlaví byl vychýlen ve prospěch samic na stanovištích s hranicemi tvořenými hustým lesem, který může fungovat jako disperzní bariéra (Schmitt *et al.* 2000).

Samci se podle analýz vyskytovali spíše na pastvinách zarůstajících skupinkami keřů a s přítomností květů *Knautia* sp., *Origanum* sp. a *Melampyrum* sp. obklopených řídkým lesem a nízkými keři. Zvýšená pravděpodobnost výskytu samců na stanovištích s vyšší sklonitostí a expozicí může být důsledkem preferencí pastvin, které se rozkládaly na exponovaných svazích s vyšší expozicí. Samci i samice se slunili na stanovištích, jejichž hranice byla tvořena bezlesím. Odpočinek jsem častěji zaznamenala na stanovištích s vyšší pokryvností nízkých keřů, které zároveň vymezovaly i hranice „samčích“ stanovišť. V okolí nízkých keřů byla zaznamenána i většina kontaktů obou pohlaví a kopulací. Také u druhu alpínského bezlesí *E. epiphron* byly zaznamenány kopulace na rozvolněné horní hranici lesa (Kuras *et al.* 2000), kde jsou zvířata lépe kryta před případnými útoky predátorů a výkyvy abiotických podmínek.

Pro kontakt obou pohlaví a kopulační chování je tedy významná prostorová blízkost květnatých míst a keřů. V terénu jsem často pozorovala patrolling nad dlouhostébelnými plochami (tento jev zmiňuje i Loertscher 1991), kde samci pravděpodobně hledají čerstvě vylíhlé samice. Patrolling nevykazoval tak výraznou vazbu na strukturu vegetace jako jiné kategorie chování, o něco častější byl na místech, na kterých bylo více sajících samic. Jako nektaronosné rostliny vyhledával *E. aethiops* květy minoritně zastoupených druhů (*Centaurea* sp., *Knautia* sp., *Origanum* sp. a *Melampyrum* sp.). Jejich přítomnost a obecně i druhová bohatost vegetace je patrně podporována pastvou, která způsobuje vznik jemné mozaiky různých mikrostanovišť (Filipová 2004). S přítomností živých trav byl korelován výrazněji výskyt samců než samic. Samci nad živými travami aktivně vyhledávají líhnoucí se samice a byli tak pro mě lépe postřehnutelní a také se pravděpodobně na vhodných místech vyskytují ve větších počtech.

## SCHOPNOSTI DISPERZE

Samci i samice okáče kluběnkového denně uletěli průměrnou vzdálenost přibližně 100m. Nejdelší zaznamenaný přelet v rámci MR studie byl 1500m. Druh *E. aethiops* tedy vykazuje nízkou až střední schopnost mobility (Loertscher 1991, Kirkland 1995) a je tak potenciálně ohrožen fragmentací krajiny (Thomas 2000). Příčinou nízké schopnosti disperze jsou zřejmě historická omezení: nízká mobilita druhu je důsledkem přizpůsobení k životu na izolovaných plochách příznivého habitatu, kdy opuštění lokality znamená s největší pravděpodobností smrt jedince. Dennis (1992) předpokládá, že ve středním holocénu přežíval okáč kluběnkový v Anglii na ostrůvcích vápencového podloží obklopeného hustým lesem, situace ve střední Evropě není známa.

Mortalitu při disperzi zvyšovala u obou pohlaví zvýšená pokryvnost stromů na stanovišti. Obecně platí, že les funguje u druhů obývajících bezlesá stanoviště jako disperzní bariéra (Roland *et al.* 2000, Schmitt *et al.* 2000, Čížek *et al.* 2003). Ve srovnání se samci trpěly samice větší mortalitou při disperzi a zároveň více přežívaly uvnitř studovaných ploch. Tendence setrávat na vhodném stanovišti může být zapříčiněna charakterem vegetace, která lemují habitaty vhodné pro samice. Obvodová vegetace „samičích“ stanovišť byla častěji tvořena hradbou hustého lesa. Tento poznatek naznačuje potenciální izolaci těchto stanovišť. Samci okáče kluběnkového v mé studii trávili více času na stanovištích s větší rozlohou, z menších stanovišť emigrovali s vyšší pravděpodobností. Příčinou setrávání samců na větších plochách by mohla být větší rozmanitost zdrojů a v důsledku toho i větší hustota samic. Samci se vyskytovali spíše na stanovištích s hranicemi tvořenými keříky a rozvolněným lesem. Ty jsou přítomny na pastvinách a zarůstajících pasekách v rozvolněném lese, který se v okolí Vyšného udržuje pravděpodobně díky vápencovému podloží. Rozvolněným lesem samci prolétávali, v hustším lese jsem pozorovala jedince sledující travou a bylinami porostlou cestu. Na otevřených stanovištích se okáč kluběnkový pohyboval podél křovinatých okrajů. Mortalita obou pohlaví klesala se vzrůstajícím zastoupením *Knautia* sp. a s přibývajícím počtem jedinců na stanovišti – zřejmě v důsledku skutečnosti, že na stanovištích s vhodnými podmínkami je větší množství jedinců, kteří zároveň více přežívají. Celková mortalita klesala s izolací stanoviště, patrně se jedná o důsledek toho, že izolované lokality (sekce C) byly z hlediska požadavků motýla na kvalitu biotopu vysoce vhodné.

## OCHRANA DRUHU

Jako příčiny ztrát lokalit výskytu *E. aethiops* jsou uváděny zalesnění, vysušování okrajů bažin, intenzivní těžba a také intenzivní pastva (Ascher *et al.* 2001, Loertscher 1991, Kirkland 1995). Za klíčové vlastnosti významné pro ochranu tohoto zranitelného druhu považují preferenci postupně zarůstajících stanovišť v různém stadiu sukcese. Ta je podpořena odlišnými mikrohabitatovými preferencemi samců a samic v kombinaci s poměrně nízkou schopností disperze. Ta je limitována schopností překonat lesní bariéry. Zde prezentované výsledky potvrdily jak hrozbu příliš častého kosení a udržování raných stadií sukcese, tak úplného zalesnění ladem nechaných bezlesých stanovišť – obecně právě tyto dva extrémní způsoby managementu (přílišná péče a naprostá bezzásahovost) snižují diverzitu suchých vápenatých biotopů (Balmer *et al.* 2000). Obvyklé kosení dvakrát ročně (prosazované v agro-environmentálních schématech), probíhající většinou ještě v době letu motýlů, je obecně považováno

z hlediska ochrany motýlů za nevhodné (Johst *et al.* 2006). Zvyšuje mortalitu larev, odstraňuje zdroje nektaru a živné rostliny potřebné pro ovipozici (Johst *et al.* 2006) a snižuje heterogenitu prostředí. Samice jsou náročnější na kvalitu habitatu. Habitat vhodný pro samice je v dnešní krajině reprezentován zarůstajícími, pouze jednou za několik let kosenými loukami. Pokud jsou však louky strojově koseny, dochází často k naprostému vykloučení keřů, které jsou významnými charakteristikami habitatu okáče kluběnkového. Vhodná stanoviště pak leží přímo na okraji hustého lesa, který má negativní vliv na disperzi obou pohlaví. V tradičně obhospodařované krajině byl les v okolí luk a pastvin využíván jako zdroj palivového dříví i pro pastvu dobytka, měl rozvolněný charakter a byl nejen pro okáče kluběnkového snáze prostupný.

Ochranářská opatření podporující výskyt okáče kluběnkového by měla směřovat k udržení krajinné mozaiky s co nejrozmanitějšími prvky (také např. Loertscher *et al.* 1995, Schneider *et al.* 2001, De Vries *et al.* 2002, Dennis 2003, Ockinger *et al.* 2006). Zaznamenaná vazba na vysoce strukturované pastviny a louky je jedním z rizikových znaků ohrožených druhů vázaných na bezlesé biotopy (Wenzel *et al.* 2006). Doporučený management rezervací zahrnuje kombinaci nepravidelné seče a cyklické pastvy s ponecháváním nedopasků a keřů. Zároveň by měl být udržován rozvolněný charakter lesa obklopujícího lokality výskytu okáče kluběnkového, čehož lze docílit např. pastvou v podrostu a obnovením pařezin. Na částech pastvin by měly být nechávány keře a řídce i stromy, jejichž přítomnost má obecně pozitivní efekt na druhové bohatství pastvin (Söderström *et al.* 2001). Na pastvinách by měla rovněž probíhat krátkodobá intenzivní pastva, díky níž vzniká množství stanovišť s různým mikroklimatem, vysokou druhovou bohatostí rostlin (Hejcman *et al.* 2002) a množstvím rozmanitých zdrojů nektaru a živných rostlin. Intenzita pastvy se odráží v průměrné výšce vegetace – největší množství druhů motýlů a mūr se vyskytuje při vyšší výšce vegetace než je optimální výška pro dosažení maximální druhové bohatosti cévnatých rostlin (Poyry *et al.* 2006). Na úrovni určitého habitatu roste počet druhů bezobratlých se zvyšující se strukturní a druhovou heterogenitou vegetace (Dennis 2004). Výskyt okáče kluběnkového vypovídá o prostorové a biotopové rozmanitosti a kvalitě prostředí a jeho přítomnost může sloužit jako indikátor výskytu jiných méně nápadných druhů.

## ZÁVĚR

Na základě údajů o chování získaných souběžně s MR studií byl získán soubor informací o denní strukturaci chování, struktuře populace, disperzních schopnostech a způsobu využívání habitatu zranitelného druhu motýla *E. aethiops*. Strukturace denního chování tohoto vrchovinného druhu se odlišovala od horských zástupců rodu. Odhad velikosti populace pro jednu z největších lokalit výskytu v Jižních Čechách byl přibližně 1500 jedinců. Vzhledem k nízké schopnosti disperze, vazbě na postupně zarůstajících stanoviště a částečně také kvůli odlišným habitatovým preferencím samců a samic, je výskyt tohoto zranitelného druhu vázán na jemnou mozaiku rozmanitých vegetačních struktur a zdrojů. Okáč kluběnkový je ohrožen jednak intenzivním kosením, jednak obklopením vhodných lokalit hradbou lesa anebo jejich úplným zalesněním. Doporučený management rezervací zahrnuje kombinaci nepravidelné seče a cyklické pastvy s ponecháváním nedopasků a keřů. Zároveň by měl být udržován rozvolněný charakter lesa obklopujícího vhodné lokality, čehož lze docílit např. občasným prokácením, pastvou v podrostu nebo obnovením pařezin.

## LITERATURA

Akaike H. 1981; Likelihood of a model and information criteria; *Journal of Econometrics* 16: 3-14

Asher J., Warren, M., Fox R., Harding P., Jeffcoate G., Jeffcoate S. 2001; *The millenium atlas of butterflies in Britain and Ireland*. Oxford University Press: 456pp

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

Balmer O., Erhart A. 2000; Consequences of succession on extensively grazed grasslands for central european butterfly communities: Rethinking conservation practices. *Conservation Biology* 14: 746-757

Beneš J. & Konvička M. 2002; *Motýli České republiky: rozšíření a ochrana II. Společnost pro ochranu motýlů*, Praha: 494 – 857 pp

Beneš J., Čížek O., Dovala J., Konvička M. 2006; Intensive game keeping, coppicing and butterflies: The story of Milovický Wood, Czech Republic. *Forest Ecology and Management* 237: 353-365

Bergman K., Landin J. 2001; Distribution of occupied and vacant sites and migration of *Lopinga achine* (Nymphalidae: Satyrinae) in a fragmented landscape. *Biological Conservation* 102: 183-190

Bergman K. 2001; Population dynamics and the importance of habitat management for conservation of the butterfly *Lopinga achine*. *Journal of Applied Ecology* 38: 1303-1313

Bolliger J., Kienast F., Soliva R., Rutherford G. N. 2007; Spatial sensitivity of species habitat distribution patterns to scenarios of land-use change (Switzerland). *Landscape Ecology* 22: 773-789

Brakefield P., Shreeve T., Thomas J. 1992; Avoidance, concealment and defence, In: Dennis R. (ed) 1992; *The ecology of butterflies in Britain*. Oxford University Press: 93–119

Brattstroem O. Kjellen N., Alerstam T., Akesson S. 2008; Effects of wind and weather on red admiral, *Vanessa atalanta*, migration at a coastal site in southern Sweden. *Animal behaviour*: 335-344

Brussard P., Ehrlich P. 1970; Adult behavior and population structure in *Erebia epipsodea* (Lepidoptera: Satyrinae). *Ecology* 51: 880-885

Čížek O., Bakešová A., Kuras T., Beneš J., Konvička M., 2003; Vacant niche in alpine habitat: the case of an introduced population of the butterfly *Erebia epiphron* in the Krkonoše Mountains. *Acta Oecologica*, 24: 15-23

Dennis P. 2003; Sensitivity of upland arthropod diversity to livestock grazing, vegetation structure and land form. *Journal of Food, Agriculture & Environment* 1: 301–307



Dennis R. 1992; An evolutionary history of British butterflies.217-237. In The ecology of butterflies in Britain Dennis R. (Ed) 1992; Oxford Science Publications, Oxford: 354 pp

Dennis R., Eales H. 1997; Patch occupancy in *Coenonympha tullia*; habitat quality matters as much as patch size and isolation. Journal of Insect Conservation 1: 167-76

Dennis R., Shreeve T., Van Dyck H. 2003; Towards a functional resource-based concept for habitat: a butterfly biology viewpoint. Oikos 102: 417–426

Dennis R. 2004; Butterfly habitats, broad-scale biotope affiliations, and structural exploitation of vegetation at finer scales: the matrix revisited. Ecological Entomology 29: 744-752

Davies H., Brereton T., Roy D., Fox R. 2007; Government targets for protected area management: will threatened butterflies benefit? Biodiversity and Conservation 16: 3719-3736

De Vries M., Poschold P., Willems J. 2002; Challenges for the conservation of calcareous grasslands in northwestern Europe: integrating the requirements of flora and fauna. Biological Conservation 104: 265-273

Ebert G., Rennwald E. 1991; Die Schmetterlinge Baden-Württembergs. Band 2: Tagfalter II. Ulmer, Stuttgart: 535 pp

Ehrlich P. 1956; Ecological Observation on *Erebia* (Lepidoptera – Satyridae) in Northwestern America. Entomological News, 67: 29-36

Espeland M., Aagaard K., Balstad T., Hindar K. 2007; Ecomorphological and genetic divergence between lowland and montane forms of the *Pieris napi* species complex (Pieridae, Lepidoptera). Biological Journal of the Linnean Society 92: 727-745

Filipová M. 2004; Změny vegetace xerothermních trávníků v NPR Vyšenské kopce a v okolí vlivem kosením pastvy a odlesnění. Magisterská práce BF JU, 37 pp

Fischer, K. & K. Fiedler 2001; Resource-based territoriality in the butterfly *Lycaena hippothoe* and environmentally induced behavioural shifts. – Animal Behaviour 61: 723-732

Franco A., Hill J., Kitchke C., Collingham Y., Roy D., Fox R., Huntley B., Thomas C. 2006; Impacts of climate warming and habitat loss on extinctions at species' low-latitude range boundaries. Global Change Biology 12: 1545-1553

Fric Z., Konvička M. 2007; Dispersal kernels of butterflies: Power-law functions are invariant to marking frequency. Basic and Applied Ecology 8: 377-386

Hanč Z. 2005; NPR Vyšenské kopce – denní motýli jako významný bioindikátor. Ochrana přírody 60: 141-143

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

- Hejcman M., Pavlů V. a Krahujec F. 2002; Pastva hospodářských zvířat a její využití v ochranářské praxi. Zprávy České botanické společnosti 37: 203-216
- Helm A., Hanski I., Partel M. 2006; Slow response of plant species richness to habitat loss and fragmentation. *Ecology Letters* 9: 72-77
- Johst K., Drechsler M., Thomas J. A., Settele J. 2006; Influence of mowing on the persistence of two endangered large blue butterfly species. *Journal of Applied Ecology*. 43: 333-342
- Kirkland P. 1995; A review of the distribution, ecology and behaviour of the Scotch Argus (*Erebia aethiops*, Esper 1777). *British Ecological Society Bulletin* 26: 95-102
- Konvička M., Beneš J., Kuras, T. 2002; Microdistribution and diurnal behaviour of two sympatric mountainous butterflies (*Erebia epiphron* and *E. euryale*): relations to vegetation and weather. *Biologia* 57: 221-233
- Kuras T., Beneš J., Konvička M. 2000; Differing habitat affinities of four *Erebia* species (Lepidoptera: Nymphalidae, Satyrinae) in the Hrubý Jeseník Mts, Czech Republic. *Biologia* 55: 163-169
- Kuras T., Beneš J., Konvička M., Honč L. 2001; Life histories of *Erebia sudetica sudetica* and *E. epiphron silesiana* with description of immature stages (Lepidoptera Nymphalidae, Satyrinae). *Atalanta* 32: 187-196
- Kuras T., Beneš J., Konvička M. 2002; Behaviour and within-habitat distribution of adult *Erebia sudetica sudetica*, endemic of the Hrubý Jeseník Mts., Czech Republic (Nymphalidae, Satyrinae). *Nota lepidopterologica* 24: 87-101
- Kuussaari M., Heliölä J., Pöyry J. and Saarinen K. 2007; Contrasting trends of butterfly species preferring semi-natural grasslands, field margins and forest edges in northern Europe. *Journal of Insect Conservation* 1: 351-366
- Lear N. W. 1986; *Erebia aethiops* (Esper), 255-258 pp. In Emmet A. and Heath J. (eds) 1989; *The moths and butterflies of Great Britain and Ireland*, volume 7, part 1, Halley Books, Colchester
- Lebreton J., Burnham K., Clobert J., Anderson D. 1992; Modeling survival and testing biological hypothesis using marked animals - a unified approach with case-studies. *Ecological Monographs* 62: 67-118
- Leopold P. 2006; Die Larvalökologie des Waldteufels (*Erebia aethiops*) in Nordrhein-Westfalen und deren Bedeutung für den Erhalt der Art.: 61 – 82. In: Fartmann T., Hermann G. (eds) 2006; *Larvalökologie von Tagfaltern und Widderchen in Mitteleuropa*. *Monster, Westfälisches Museum* 361 pp
- Loertscher M. 1991; Population biology of two satyrine butterflies, *Erebia meolans* (De Prunner, 1798) and *Erebia aethiops* (Esper, 1777) (Lepidoptera : Satyridae). *Nota lepidopterologica* 2: 22-31

- Loertscher M., Erhardt A., and Zettel J. 1995; Microdistribution of butterflies in a mosaic-like habitat: the role of nectar sources. *Ecography* 18: 15-26
- Ložek V. 2002; Chráněná území ve světle své krajinné historie. Blanský les a tajemství Vyšenských kopců. *Ochrana přírody* 57: 18-24
- Maes D. & Van Dyck H. 2001; Butterfly diversity loss in Flanders (north Belgium): Europe's worst case scenario? *Biological Conservation* 99: 263-267
- Matter S., Roland J., Moilanen A., Hanski I. 2004; Migration and survival of *Parnassius smintheus*: Detecting effects of habitat for individual butterflies. *Ecological Applications*: 14: 1526-1534
- Münzbergová Z. 2001; Obnova druhově bohatých xerothermních trávníků na příkladu rezervací Stráně u splavu a Stráně u Chroustova. *Příroda* 19: 101-121
- Ockinger E., Smith H. 2006; Landscape composition and habitat area affects butterfly species richness in semi-natural grasslands. *Oecologia* 149: 526-534
- Pigot C., Rodwell J. 1991; *British plant communities Vol. 1, Woodlands and Scrub.* Cambridge University Press: 395 pp
- Poyry J., Luoto M., Paukkunen J., Pykala J., Raatikainen K., Kuussaari M. 2006; Different responses of plants and herbivore insects to a gradient of vegetation height: an indicator of the vertebrate grazing intensity and successional age. *Oikos* 115: 401-412
- Rabasa S., Gutierrez D., Escudero A. 2007; Metapopulation structure and habitat quality in modelling dispersal in the butterfly *Iolana iolas*. *Oikos* 116: 793-806
- Ribarič D. & Gogala M. 1996; Acoustic behaviour of some butterfly species of the genus *Erebia* (Lepidoptera: *Satyridae*). Akustično vedenje nekaj vrst metuljev iz rodu *Erebia* (Lepidoptera: *Satyridae*). *Acta entomologica slovenica* 4: 5-12
- Roland J., Keyghobadi N., Fownes S. 2000; Alpine *Parnassius*-butterfly dispersal: effects of landscape and population size. *Ecology* 81: 1642-1653
- Shreeve T., Dennis, R., Roy, D., Moss, D. 2001; An ecological classification of British butterflies: ecological attributes and biotope occupancy. *Journal of Insect Conservation* 5: 145-161
- Schmitt T., Varga Z., Seitz A. 2000; Forests as dispersal barriers for *Erebia medusa* (Nymphalidae, Lepidoptera). *Basic and Applied Ecology* 1: 53-59
- Schmitt T., Seitz A. 2001; Intraspecific allozymatic differentiation reveals the glacial refugia and the postglacial expansions of European *Erebia medusa* (Lepidoptera: Nymphalidae). *Biological Journal of the Linnean Society* 74: 429-458
- Schneider C., Fry G. 2001; The influence of landscape grain size on butterfly diversity in grasslands. *Journal of Insect Conservation* 5: 163-171

- Schtickzelle N., Le Boulenge E., Baguette M. 2002; Metapopulation dynamics of the bog fritillary butterfly: demographic processes in a patchy population. *Oikos* 97: 349-360
- Schwarz R. 1949. *Motýli denní II. Vesmír*, Praha. 69 pp
- Söderström B., Svensson B., Vessby K., Glimskär A. 2001; Plants, insects and birds in semi-natural pastures in relation to local habitat and landscape factors. *Biodiversity and Conservation* 10: 1839-1863
- Sonderegger P. 2005; *Die Erebien der Schweiz*. Biel/Bienne: 712 pp
- Spitzer K. & Jaroš J. 1989; SPR Vyšenské kopce: ochrana lesostepní fauny motýlů v jižních Čechách. *Památky a příroda* 6: 367-369
- Swengel S. & Swengel A. 1999; Correlations in abundance of grassland songbirds and prairie butterflies. *Biological Conservation* 90: 1-11
- Ter Braak C. & Šmilauer P. 1998; *CANOCO Reference Manual and user's guide to Canoco for Windows: Software for canonical community ordination (version 4)*. Microcomputer Power (Ithaca, NY USA), 352 pp
- Thomas C. 2000; Dispersal and extinction in fragmented landscapes. *Proceedings of the Royal society of London series B* 267: 139-145
- Varga Z., Schmitt T. 2008; Types of orcal and oreotundral disjunctions in the western Palearctic. *Biological Journal of the Linnean Society* 93: 415-430
- Van Dyck H., Baguette M. 2005; Dispersal behaviour in fragmented landscapes: Routine or special movements? *Basic and Applied Ecology* 6: 535-545
- Van Swaay C., Warren M. 1999; *Red Data book of European butterflies*. (Rhopalocera). No. 99, Council of Europe Publishing, Strasbourg 260 pp
- Van Swaay C., Warren M., Lois G. 2006; Biotope use and trends of european butterflies. *Journal of Insect Conservation*: 189-209
- Vanreusel W., Van Dyck H. 2007; When functional habitat does not match vegetation types: A resource-based approach to map butterfly habitat. *Biological Conservation*, 135: 202-211
- Warren B. 1936; *Monograph of the genus Erebia.*, British Museum (Natural History), London: 407 pp
- Webb R., Lott A. 2006; A Habitat-based Invertebrate Assemblage Classification System for Assessing Conservation Interest in England. *Journal of Insect Conservation* 10: 179-188
- Wenzel M., Schmitt 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

## TABULKY

**Tab. 1.** Souhrn údajů o MR studii pro jednotlivé sekce (A, B, C) a pohlaví (m – samci, f – samice). Uveden je počet dní, kdy byli motýli značeni, počty označených a zpětně odchycených jedinců a celkový počet událostí zpětných odchytů

Sekce	Značící dny	Označených m / f	Zpětně odchycených m / f	Události m / f
A	33	324 / 222	211 / 130	874 / 508
B	29	79 / 43	51/25	213 / 103
C	11	138 / 100	38 / 19	190 / 123

**Tab. 2.** Výsledné nejlepší modely odhadu velikosti populace pro jednotlivé sekce (metoda POPAN). Uveden je i celkový nejlepší model pro všechny tři sekce (A+B+C).

Sekce	Nejlepší model	AIC	Počet parametrů	Odhad samci (SE)	Odhad samice (SE)
A	$\text{phi}(g)P(g+t)\text{pent}(g^*T^2)N(g)$	4672.68	44	480 ( $\pm 18$ )	350 ( $\pm 17$ )
B	$\text{phi}(\cdot)p(t)\text{pent}(g^*T^2)N(g)$	1136.21	37	147 ( $\pm 26$ )	62 ( $\pm 5$ )
C	$\text{phi}(\cdot)p(g^*T^2)\text{pent}(g+T^2)N(g)$	620.85	12	460 ( $\pm 84$ )	590 ( $\pm 172$ )
A+B+C	$\text{phi}(T)p(g+t)\text{pent}(g^*T^2)N(g)$	6692.45	44	808( $\pm 25$ )	623 ( $\pm 27$ )

**Tab. 3.** Souhrn RDA analýz (pro úroveň celé sezóny) a CCA analýz (pro úroveň dnů) vlivu charakteristik prostředí na chování okáče kluběnkového. Pro analýzy na úrovni celé sezóny jsem jako kovariáty použila počet ulovených jedinců (k2) a interakci trvání návštěvy a počtu ulovených jedinců (k3). Pro úroveň dnů jsem odfiltrovala vliv počasí (m) a denních odhadů populačních početností pro jednotlivé sekce (n).  $p < 0,001$  \*\*\*;  $p < 0,01$  \*\*;  $p < 0,05$  \*

	Celá sezóna			Den		
	TRACE	AX 1 F, p	ALL AX F, p	TRACE	AX 1 F, p	ALL AX F, p
Geomorfologie	0.018	0.653 n.s.	0.516 n.s.	0.011	0.651 n.s.	0.528 n.s.
Charakter hranic stanoviště	0.097	4.154 n.s.	1.236 n.s.	<b>0.075</b>	<b>3.634 ***</b>	<b>1.407 *</b>
Architektura vegetace	<b>0.248</b>	<b>8.111 *</b>	<b>2.827 **</b>	<b>0.163</b>	<b>6.953 **</b>	<b>1.702 **</b>
Management	0.054	1.411 n.s.	0.798 n.s.	0.053	2.367 n.s.	1.233 n.s.
Množství nektaru	0.011		0.685 n.s.	0.010		0.975 n.s.
Nektar druhy	0.072	1.703 n.s.	1.122 n.s.	0.049	2.065 n.s.	1.132 n.s.
Denní doba				<b>0.027</b>		<b>2.531 ***</b>
Živná rostlina	0.034	1.743 n.s.	1.049 n.s.	0.008	0.515 n.s.	0.350 n.s.
Patrovitost vegetace	0.088	4.070 n.s.	1.443 n.s.	<b>0.062</b>	<b>3.055 *</b>	<b>1.438 *</b>
Druhové složení vegetace	0.088	4.070 n.s.	1.443 n.s.	0.025	1.132 n.s.	0.578 n.s.
Finální model	<b>0.248</b>	<b>8.111 *</b>	<b>2.827 **</b>	<b>0.332</b>	<b>8.406 **</b>	<b>1.469 **</b>

**Tab. 4.** Výsledky CCA analýz vztahu poměru pohlaví v jednotlivých dnech k charakteristikám prostředí.  $p < 0,001$  \*\*\*,  $p < 0,01$  \*\*,  $p < 0,05$  \*

	TRACE	AX1 F, p	ALL AX F, p
Počasí	0.013	6.662 n.s.	2.559 n.s.
Geomorfologie	<b>0.012</b>	<b>8.917 *</b>	<b>4.648*</b>
Charakter hranic stanoviště	0.016	8.160 n.s.	<b>2.500 *</b>
Architektura vegetace	<b>0.055</b>	<b>39.633 ***</b>	<b>4.918***</b>
Management	<b>0.023</b>	<b>15.600 **</b>	<b>4.452 **</b>
Množství nektaru	0.003		2.298 n.s.
Nektar druhy	<b>0.021</b>	<b>14.010 **</b>	<b>4.094 **</b>
Denní doba	0.008		1.550 n.s.
Živná rostlina	<b>0.013</b>	<b>9.472 *</b>	<b>4.942 **</b>
Patrovitost vegetace	0.006	3.634 n.s.	1.105 n.s.
Druhové složení vegetace	0.010	7.271 n.s.	2.061 n.s.
<b>Finální model</b>	<b>0.091</b>	<b>64.550 ***</b>	<b>3.033 ***</b>

**Tab. 5.** Závislost chování na denní době (GAM); uvedeny pouze průkazné výsledky.

	d.f.	F, p
F_Slunění	1	25,72 ***
F_Let	3	4,07 ***
F_Kontakt	3	5,07**
M_Slunění	2	3,63 *
M_Kontakt	2	3,76 *

**Tab. 6.** Hodnoty Spearmanova korelačního koeficientu pro vztah charakteristik prostředí, které vykazovaly průkazný vztah k pravděpodobnosti migrace a mortalitě (\* - průkazné hodnoty na hladině významnosti  $\alpha=0,05$ ). Nt3 – třetí kanonická osa PCA zastoupení druhů nektaronosných rostlin pro plochy (interpretace os viz. příloha). Pravděpodobnost migrace samic byla pro všechny plochy konstantní.

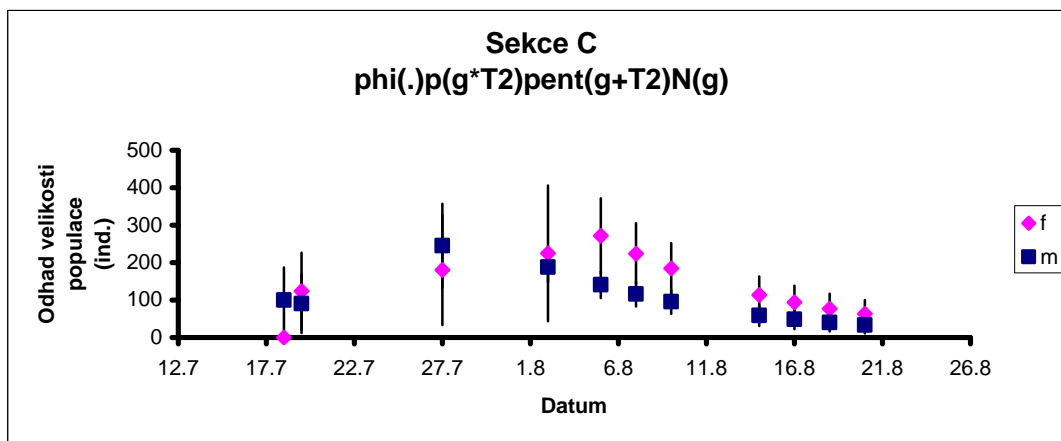
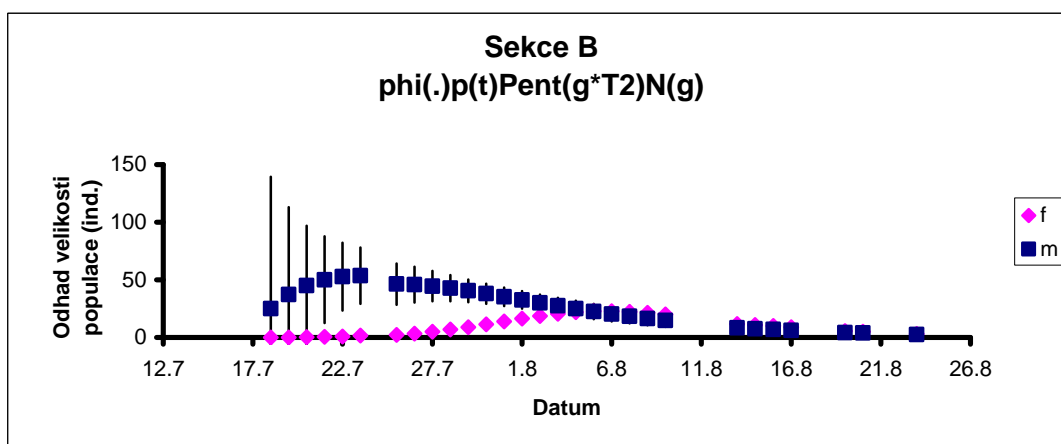
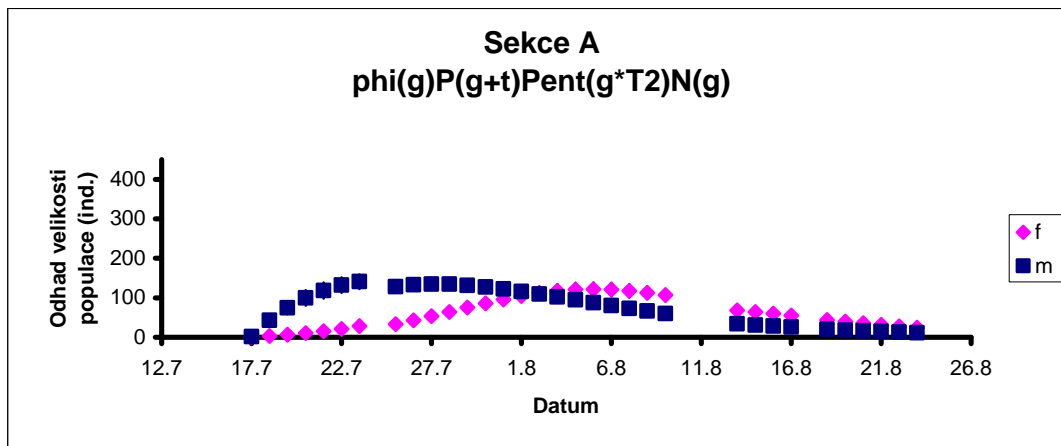
	Samci			Samice		
	Pravděpodobnost migrace	Mortalita při migraci	Celková mortalita	Pravděpodobnost migrace	Mortalita při migraci	Celková mortalita
<b>Izolace</b>	-0.28	-1.00	<b>-0.98 *</b>	-1.00	-1.00	
<b>Stromy rostoucí ve skupinách</b>	0.12	<b>0.52 *</b>	<b>0.57 *</b>	<b>0.52 *</b>	<b>0.52 *</b>	
<b>Celkem uloveno</b>	-0.37	<b>-0.59 *</b>	<b>-0.56 *</b>	<b>-0.59 *</b>	<b>-0.59 *</b>	
<b>Počet jedinců stejného pohlaví</b>	-0.36	<b>-0.56 *</b>	<b>-0.52 *</b>	<b>-0.57 *</b>	<b>-0.57 *</b>	
<b>Počet jedinců opačného pohlaví</b>	-0.39	<b>-0.57 *</b>	<b>-0.57 *</b>	<b>-0.56 *</b>	<b>-0.56 *</b>	
<b>Nt 3</b>	-0,23	<b>-0,6 *</b>	<b>-0,6 *</b>	<b>-0,6 *</b>	<b>-0,6 *</b>	



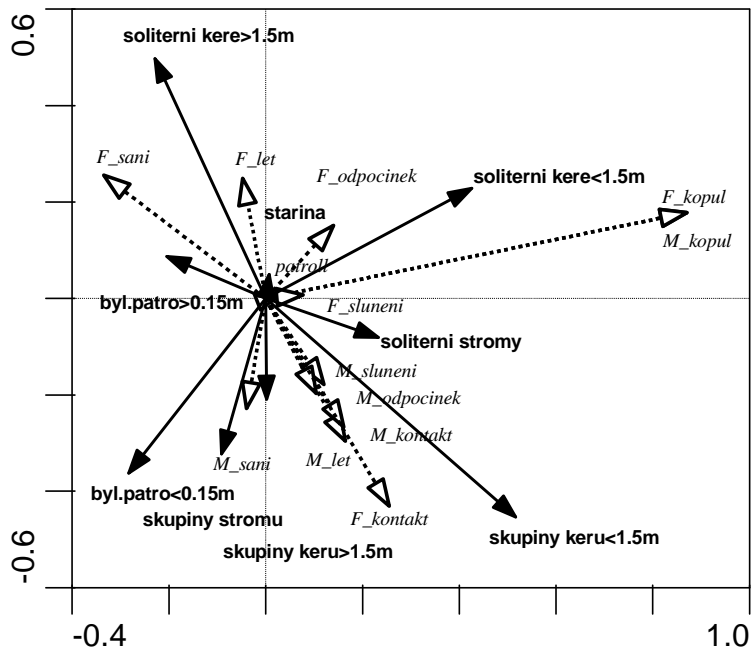
## OBRÁZKY



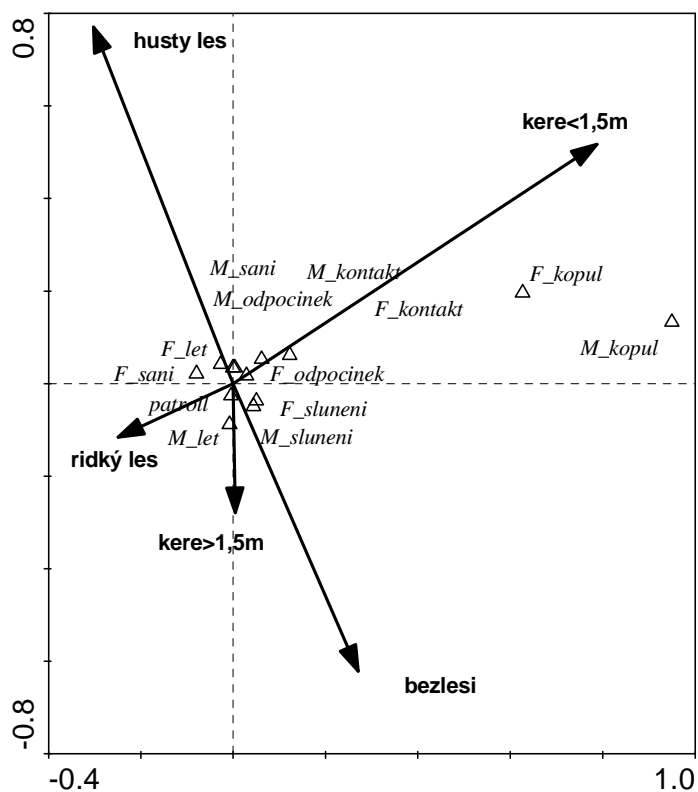
**Obr. 1.** Studované území severně od Českého Krumlova - sekce A (NPR Vyšenské kopce), sekce B (jižní svah lomu Vyšný), sekce C (Liščí hora).



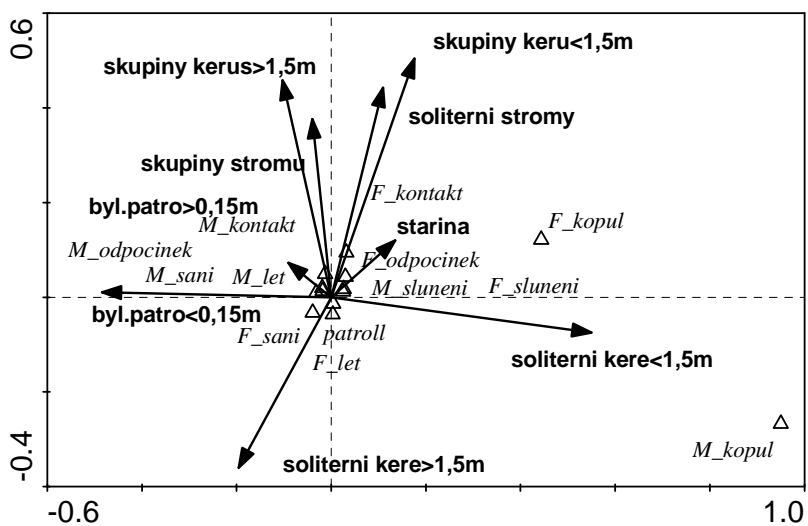
**Obr. 2.** Denní odhady velikosti populace (počet individuí,  $\pm$  SE) pomocí metody Jolly-Seber (JS) pro jednotlivé sekce (pozor na odlišné měřítko osy y).



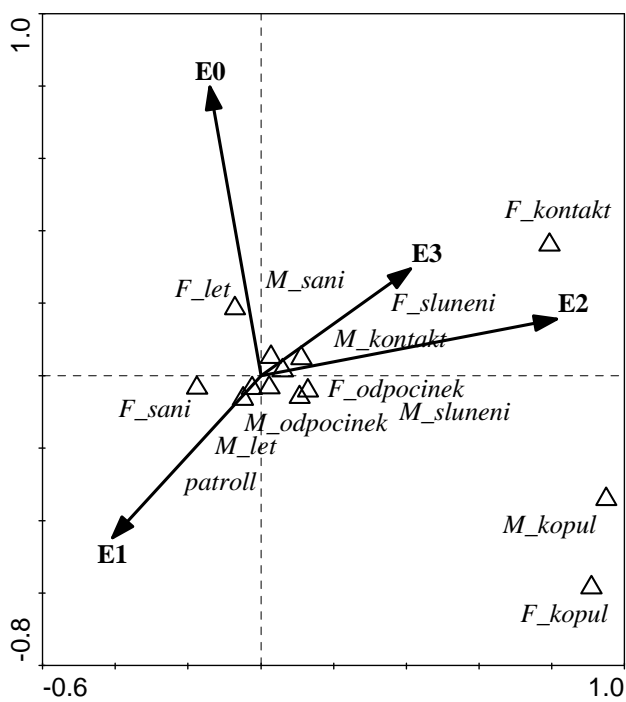
**Obr. 3.** Vztah chování motýlů k architektuře vegetace (RDA, úroveň celé sezóny). M – samci, F – samice



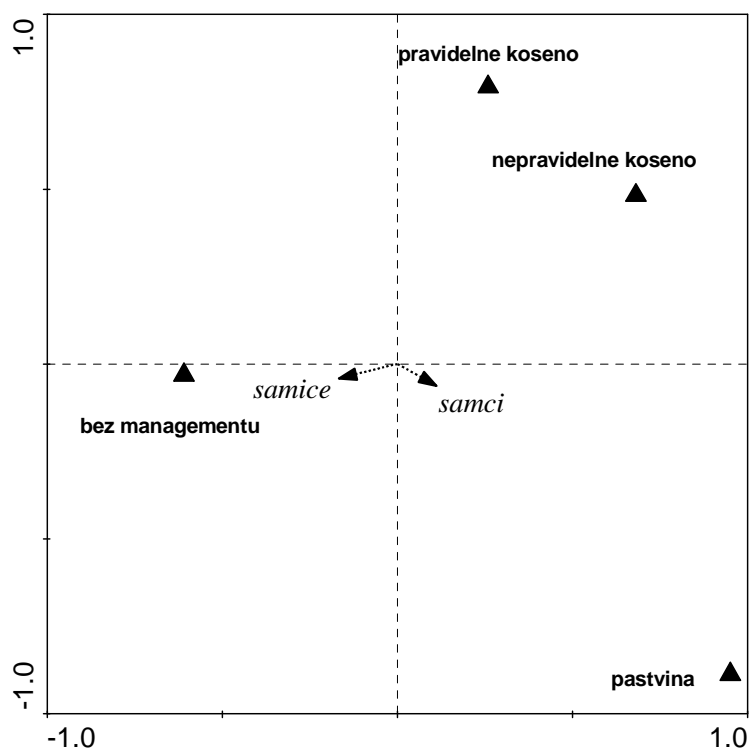
Obr. 4. Vztah chování k charakteru vegetace tvořící hranice stanoviště (CCA, úroveň dnů).



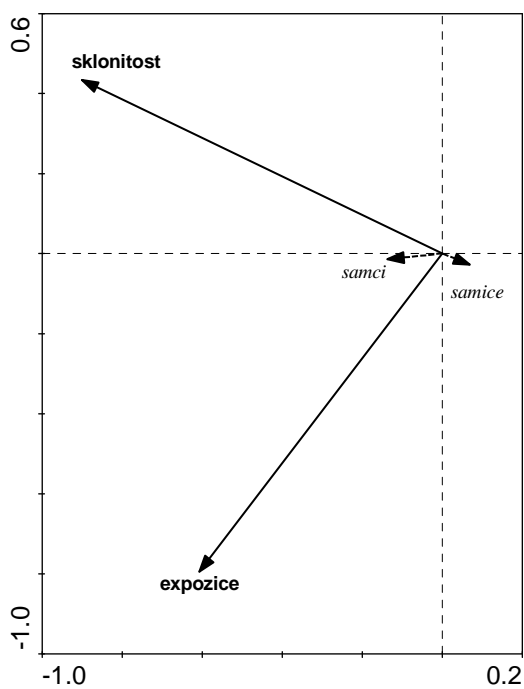
Obr. 5. Vztah chování k architektuře vegetace (CCA, úroveň dnů).



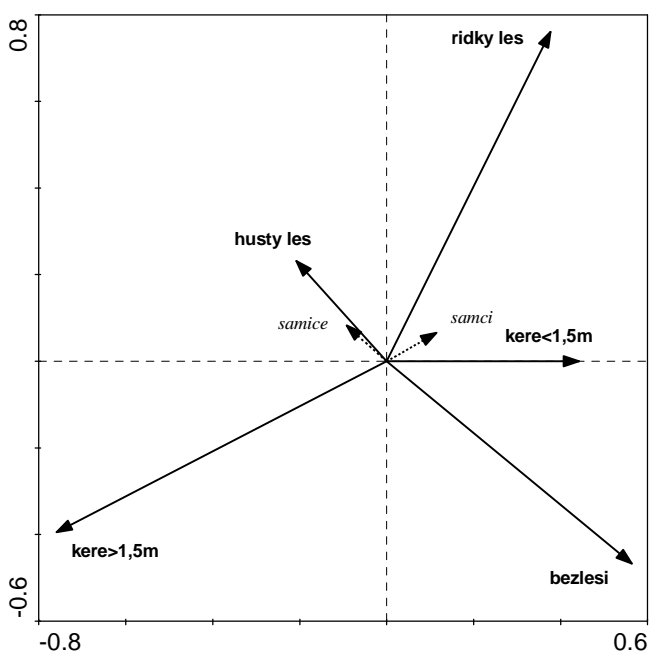
**Obr. 6.** Vztah chování motýlů k patrovitosti vegetace (CCA, úroveň dnů).



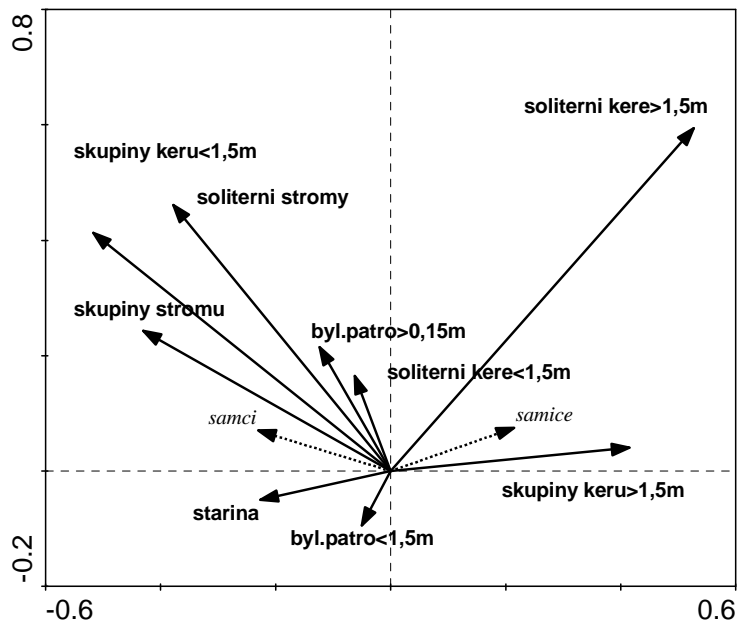
**Obr. 7.** Vliv managementu na relativní zastoupení samců a samic na stanovišti (RDA).



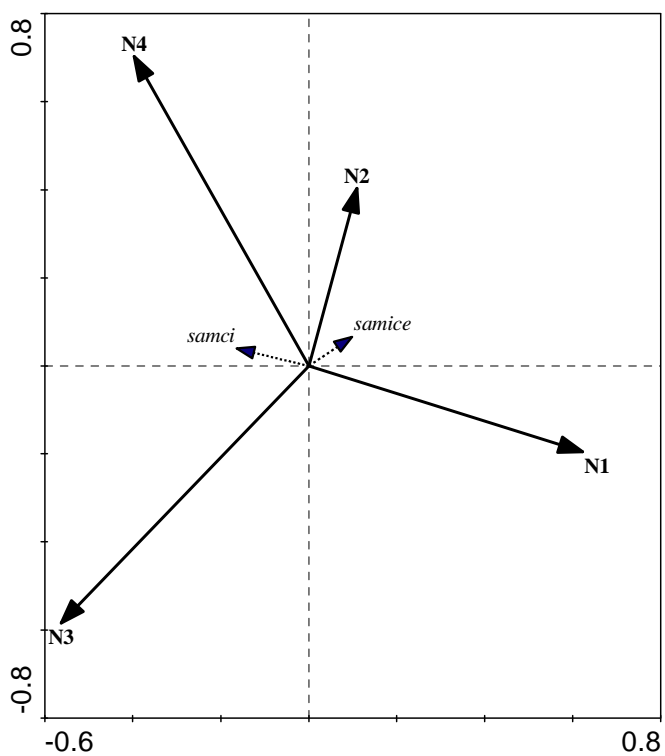
**Obr. 8.** Vztah relativního zastoupení samců a samic okáče kluběnkového ke geomorfologii stanoviště (RDA).



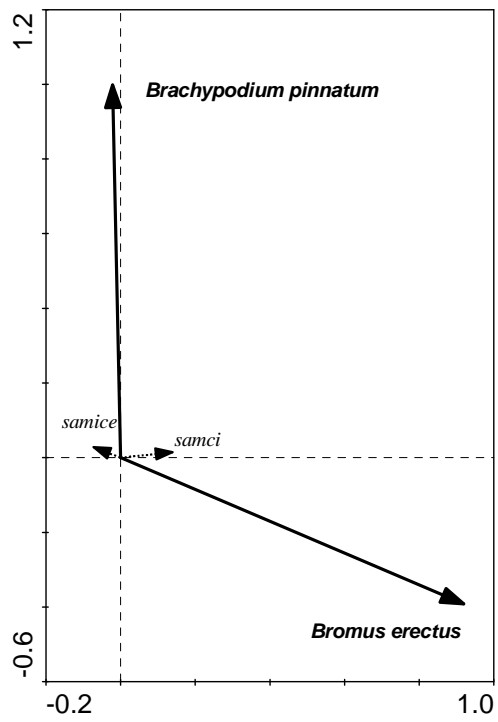
**Obr. 9.** Vztah relativního zastoupení samců a samic k charakteru vegetace tvořící hranice stanoviště (RDA).



**Obr. 10.** Vztah relativního zastoupení samců a samic k architektuře vegetace (RDA).

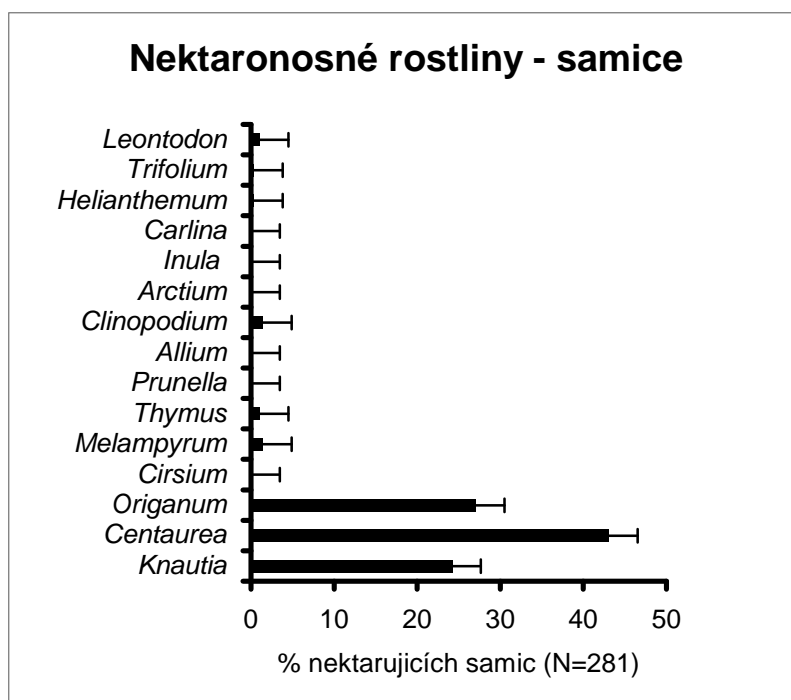
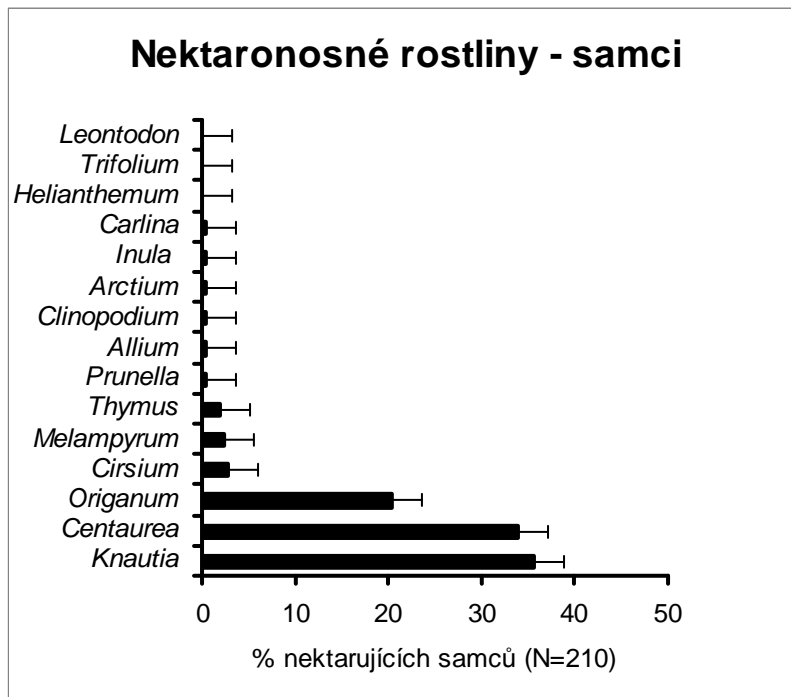


**Obr. 11.** Vztah relativního zastoupení samců a samic k druhovému složení nektaronosných rostlin na stanovišti (RDA). *N1* – *N4* jsou standardizované osy z PCA analýzy nektaronosných rostlin přítomných na stanovišti (interpretace viz příloha).

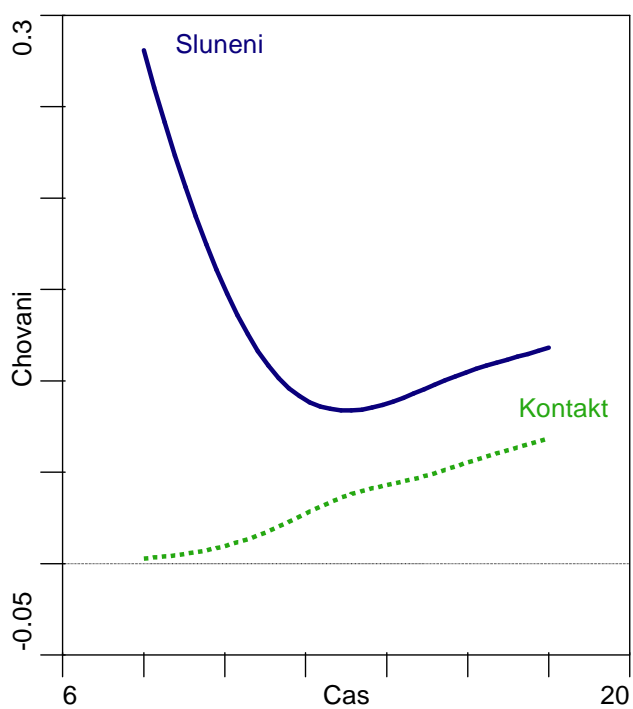


**Obr. 12.** Vztah relativního zastoupení samců a samic k pokryvnosti živné rostliny ve fytoocenologickém snímku (RDA).

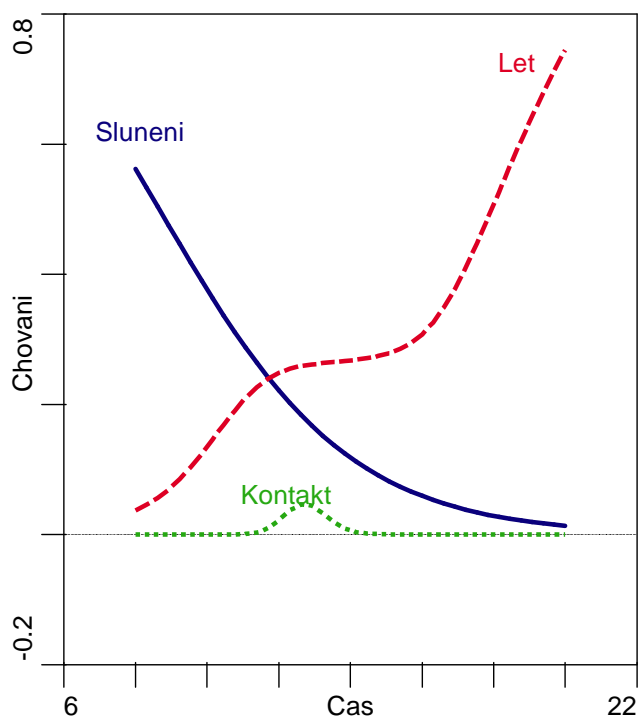




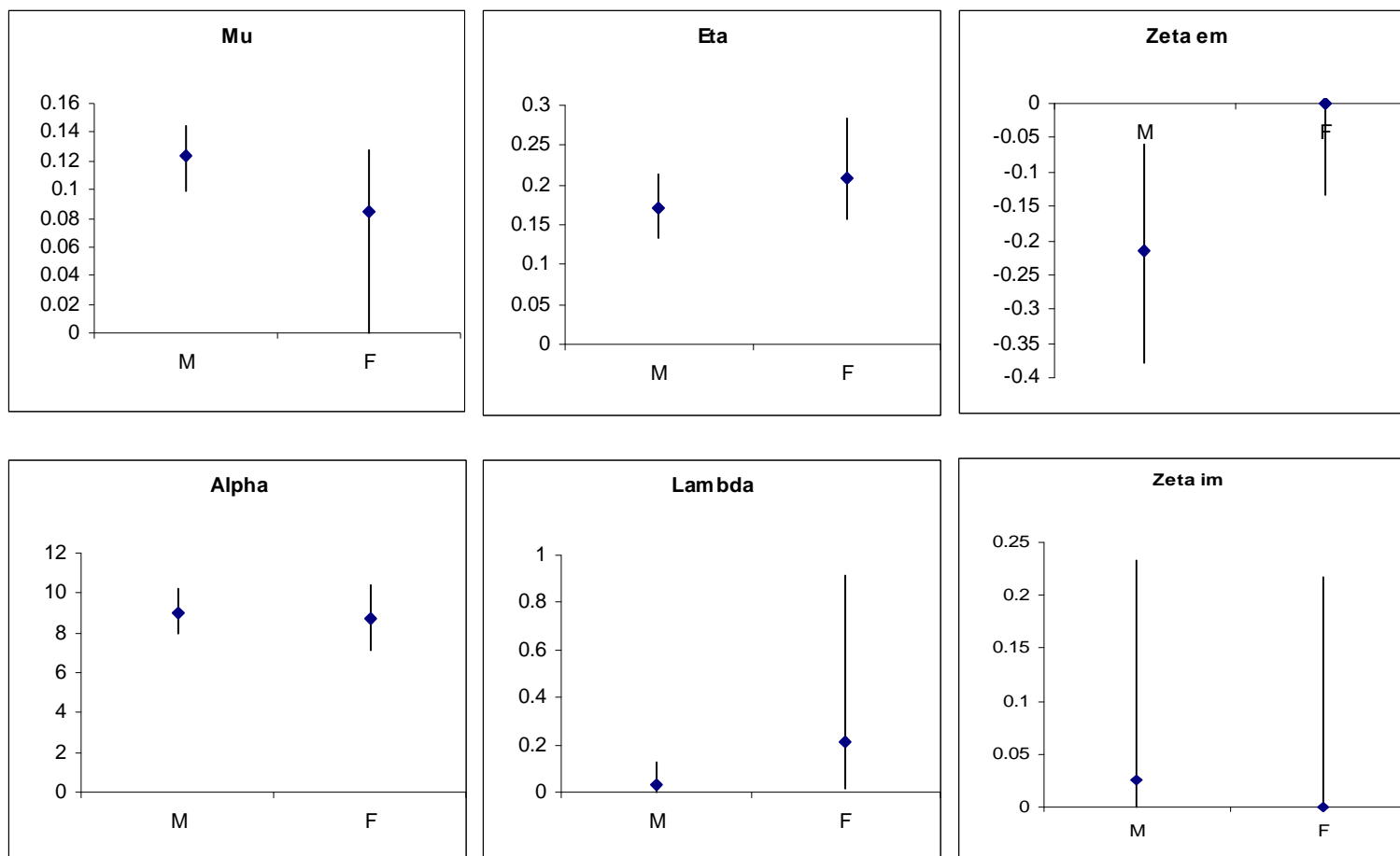
**Obr. 13.** Rostliny, na kterých bylo zaznamenáno sání. Na horizontální ose procenta samců resp. samic (se standardní chybou), na vertikální rody nektaronosných rostlin.



**Obr. 14.** Závislost chování samců na denní době (GAM).



**Obr. 15.** Závislost chování samic na denní době (GAM).



**Obr. 16.** Hodnoty VM parametrů (průměr s 95 % konfidenčním intervalem) pro samce (M) a samice (F) okáče kluběnkového.

## PŘÍLOHA

### INTERPRETACE OS ANALÝZ HLAVNÍCH KOMPONENT (PCA):

#### a) PCA komplexu meteorologických proměnných

První kanonická osa modelu byla pozitivně korelována s vlhkým a oblačným počasím, negativně se suchým a slunečným počasím (vysvětluje 66 % variability), druhá osa je pozitivně korelována s teplotou vzduchu (10 %), třetí osa je pozitivně korelována s větrným a teplým počasím, negativně s chladnem a bezvětřím (7%) a čtvrtá osa je interakcí tepla a větru (5% ).

#### b) PCA zastoupení druhů nektaronosných rostlin pro úroveň dnů

Nejvíce variability modelu (N1, první ordinační osa, 49% vysvětlené variability) vysvětlila přítomnost lopuchu (*Arctium tomentosum*), pcháče (*Cirsium arvense*) a jetele lučního (*Trifolium pratense*). Druhá ordinační osa (N2, 29 % variability) znázorňovala v pozitivním směru přítomnost chrpy (*Centaurea* sp.). Třetí ordinační osa (N3, 10%) byla pozitivně korelována s přítomností pampelišky podzimní (*Leontodon* sp) a jetele plazivého (*Trifolium repens*), negativně s prezencí dobromysle (*Origanum* sp), klinopádu (*Clinopodium* sp), černýše (*Prunella* sp), chrastavce (*Knautia* sp.) a devaterníku (*Helianthemum* sp). Čtvrtá ordinační osa (N4, 5%) byla pozitivně korelována s přítomností *Knautia* sp., *Origanum* sp a *Melampyrum* sp. Kanonické osy PCA druhového složení nektaronosných rostlin pro celou sezónu odpovídaly interpretacím modelu druhového složení nektaru pro úroveň dnů.

#### c) PCA zastoupení druhů nektaronosných rostlin na plochách vzniklých sloučením stanovišť pro účely hodnocení vztahu k migračním parametrům

První ordinační osa (Nt1; 40,3 % vysvětlené variability) byla kladně korelována s přítomností *Cirsium arvense*, *Trifolium pratense* a *Arctium tomentosum*, negativně s přítomností *Inula* sp.

Druhá ordinační osa (Nt2; 25,4 % vysvětlené variability) byla pozitivně korelována s přítomností *Centaurea* sp, negativně s přítomností *Clinopodium* sp, *Knautia* sp., *Origanum* sp a *Melampyrum* sp. Třetí ordinační osa (Nt3; 15,3 % vysvětlené variability) pozitivně korelovala s výskytem *Knautia* sp, negativně s výskytem *Leontodon* sp a *Helianthemum* sp. Čtvrtá ordinační osa (Nt4; 9,7 % vysvětlené variability) pozitivně korelovala s přítomností *Leontodon* a *Trifolium repens*, negativně s výskytem *Origanum* sp, *Clinopodium* sp, *Inula* sp. a *Melampyrum* sp.

#### d) PCA druhového složení rostlin na stanovišti

První ordinační osa (objasňuje 44 % variability dat) byla v pozitivním směru spojena s druhy *Brachypodium pinnatum*, *Festuca rubra*, *Securigera varia*, *Galium glaucum*, *Carlina acaulis*, *Allium oleraceum* (sušší lokality, ustálená společenstva), v negativním s *Lilium martagon*, *Cirsium arvense* a *Vicia* sp.(„svěží louky“, mladá sukcesí stadia). Druhá ordinační osa vysvětlovala 17 % variability. Pozitivně korelovala s výskytem *Dactylis glomerata*, *Poa* sp., *Phleum pratense*, *Trisetum flavescens*, *Lotus corniculatus*, *Ranunculus acris*, *Galium aparine*, *Galium album*, *Trifolium repens*, *Plantago major* (rostliny konvečně intenzivně obhospodařovaných sušších luk). Negativně s výskytem *Bromus erectus*, *Poa angustifolia*, *Helianthemum grandiflorum*, *Inula salicina*, *Centaurea scabiosa*, *Allium senescens* subsp. *Montanum*, *Origanum vulgare*, *Chaerophyllum aromaticum* (stepní rostliny – křoviny a extenzivní pastviny). Třetí osa (9% vysvětlené variability) korelovala pozitivně s přítomností *Avenella flexuosa*, *Festuca rubra*, *Stellaria graminea*, *Verbascum thapsus*, *Galium verum*, *Corylus avellana*, *Acer campestre*, *Fraxinus excelsior* (zarůstající louky ležící při okraji lesa). Negativně s výskytem suchomilných rostlin *Poa angustifolia*, *Briza media*, *Lotus corniculatus*, *Centaurea scabiosa*, *Prunus avium*. Čtvrtá osa (7% vysvětlené variability modelu) pozitivně korelovala s výskytem *Avenella flexuosa*, *Festuca rubra*, *Stellaria graminea*, *Verbascum thapsus*, *Galium verum*, *Corylus avellana*, *Acer campestre*, *Fraxinus excelsior*. Negativně korelovala s výskytem *Campanula rotundifolia*, *Anthyllis vulneraria*, *Teucrium chamaedrys*, *Echium vulgare*, *Urtica dioica*, *Melampyrum nemorosum*, *Berberis vulgaris*.