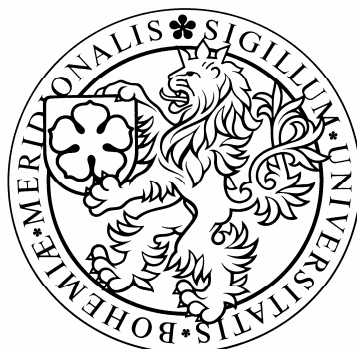


Jihočeská Univerzita v Českých Budějovicích



Přírodovědecká fakulta



Dizertační práce

**Ekologie denních motýlů tradičně obhospodařovaných
podhorských luk**

Mgr. Kamil Zimmermann

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

Biologické centrum AV ČR, v. v. i. – Entomologický ústav,
Jihočeská Univerzita v Českých Budějovicích – Přírodovědecká fakulta

České Budějovice 2011

Zimmermann K. (2011) Ekologie denních motýlů tradičně obhospodařovaných podhorských luk. [Ecology of butterflies traditionally managed submontane meadows. Ph.D. Thesis, in Czech.] – pp. 137, Faculty of Science, The University of South Bohemia, České Budějovice, Czech Republic.

Anotace

The persistence of Marsh fritillary (*Euphydryas aurinia*) and its relationships with five other closely related and co-occurring Nymphalidae butterflies was studied in identical habitat networks. Basic demography and dispersal patterns, and their consequences for conservation strategies, were investigated across multiple sites and seasons.

Prohlášení

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

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

České Budějovice, 11. února 2011

.....

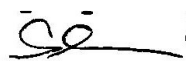
Mgr. Kamil Zimmermann

Vyjádření spoluautorů

Potvrzujeme, že Kamil Zimmermann se hlavním měrou podílel na publikacích I., II., III. a V. v seznamu prací na další stránce a významný byl i jeho přínos v publikaci IV.



RNDr. Zdeněk Fric, Ph.D.



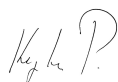
Mgr. Irena Slámová



Mgr. David Novotný



Mgr. Petr Vlašánek



Mgr. Pavel Kepka



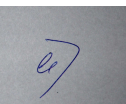
Mgr. Michala Kopečková



Petr Jiskra



Mgr. Pavla Blažková



Mgr. Oldřich Čížek



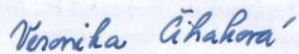
Michal Zapletal



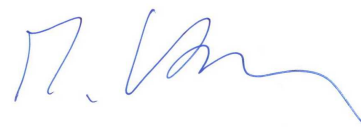
Mgr. Martina Klímová



Ing. Vladimír Hula, Ph.D.



Mgr. Veronika Čiháková



doc. Mgr. Martin Konvička, Ph.D.

Seznam publikací

Dizertační práce vychází z těchto publikací:

- I. **Zimmermann K.**, Konvicka M., Fric Z. & Cihakova V. (2009) Demography of a large and common butterfly: *Argynnis aglaja* (Lepidoptera, Nymphalidae) studied by mark-recapture. *Polish Journal of Ecology*. 57: 715–727.

Kamil Zimmermann sebral většinu z datového souboru, provedl většinu analýz a podílel se na sepsání publikace.

- II. **Zimmermann K.**, Blazkova P., Cizek O., Fric Z., Hula V., Kepka P., Novotny D., Slamova I. & Konvicka M. (2011) Adult demography in the Marsh fritillary butterfly, *Euphydryas aurinia* (Rottenburg 1775) in the Czech Republic: patterns across sites and seasons. *European Journal of Entomology*. (in press ID EJE-10-205.R1)

Kamil Zimmermann přispěl vedením a koordinací projektu v posledních letech monitorování druhu, účastnil se většiny sběru dat v terénu, provedl většinu analýz a odvedl většinu práce na rukopisu.

- III. **Zimmermann K.**, Fric Z., Jiskra P., Kopeckova M., Vlasanek P., Zapletal M. and Konvicka M. Mark-recapture on large spatial scale reveals long distance dispersal in the Marsh Fritillary, *Euphydryas aurinia*. *Ecological Entomology*. (submitted)

Kamil Zimmermann přispěl vedením a koordinací projektu v posledních letech monitorování druhu, analyzoval data o mobilitě, zpracoval a vizualizoval GIS podklady, odvedl většinu práce na rukopisu.

- IV. Konvicka M., **Zimmermann K.**, Klimova M., Hula V., Fric Z. Inverse link between local density and mobility in butterfly populations: a field evidence from multiple co-occurring species. *Population Ecology*. (submitted).

Kamil Zimmermann sebral asi polovinu dat, provedl většinu statistických analýz a podílel se na sepsání rukopisu.

- V. **Zimmermann K.**, Hula V., Fric Z. & Konvicka M. (2010) Příběh evropsky významného druhu hnědáka chrastavcového: Devět let monitoringu a ochrany v západních Čechách. [A butterfly of Community interest, the Marsh fritillary: Nine years of monitoring and conservation in Western Bohemia]. In: Brabec J. (ed.) Přírodní Fenomény a Zajímavosti Západních Čech, Mezi Lesy, Prostiboř, pp. 85–99.

Kamil Zimmermann připravil podstatnou část výstupů, pro vizualizaci příspěvku a sepsal příspěvek.

Finanční podpora projektů

Výzkumné projekty uvedené v této dizertační práci byly finančně podpořeny z prostředků:

Karlovarského kraje (D723/2007)



monitoring druhů NATURA 2000 - **AOPK**



MŠMT - LC-6073, MSM 6007665801, 6215648905



GAČR - P505/10/2167, 206/08/H044



Entomologický ústav AVČR (Z50070508)



PřF JCU



Poděkování

V prvé řadě bych rád poděkoval smému školiteli Martinu Konvičkovi, za podporu, pomoc a kritické připomínky v průběhu psaní publikací a dizertační práce samotné. Dále bych rád poděkoval kolegům z Entomologického ústavu a Přírodovědecké fakulty, za pomoc při sběru terénních dat a následné zpracování. Nelze opomenout zejména Zdeňka Frice za konzultační pomoc při statistickém zpracování výsledků, Jirku Beneše, který mě do týmu přivedl a Pavla Kepkovu, za pomoc a rady při zpracování základních datových souborů. Je mou povinností zmínit i kolegy z regionálně působících organizací jako je Petr Jiskra z pobočky AOPK Karlovy Vary a Michalu Kopečkovou z hnutí AMETYST. Na sběru terénních dat se podílelo velké množství kolegů a kamarádů, a touto cestou jim všem děkuji.

OBSAH – verze pro STAG*)

Úvod a zaměření dizertační práce	1
Evropské polokulturní louky a ohrožení jejich fauny	2
Agroenvironmentální opatření EU: naděje a zklamání	4
Populace lučních motýlů jako model přežívání v kulturní krajině.....	8
Shrnutí výsledků disertační práce.....	11
Ochrana druhu v ČR.....	16
Další vyhlídky	18
Závěr.....	22
Literatura:	24
Příloha I.	38
Příloha II.....	39
Příloha III.	40
Příloha IV.	41
Příloha V.	42

*) – Dle **opatření rektora R 156** – jsou vypuštěny pasáže, které jsou, nebo budou předmětem copyrightu.

Úvod a zaměření dizertační práce

Vývoj evropské potažmo středoevropské krajiny prošel zásadními změnami od konce druhé světové války. Jsme svědky intenzivního rozvoje skoro ve všech oblastech lidské činnosti, jež zásadním způsobem přetvářel krajinu okolo nás a ovlivňoval perzistenci organismů v ní žijících. Denní motýli společně s ptáky, savci, plazy, obojživelníky a vážkami (Moravec 1994; Mikátová et al. 2001; Beneš et al. 2002; Fajčík 2003; Anděra & Horáček 2005; Šťastný et al. 2006; Dolný et al. 2007), patří mezi jedny z nejlépe prostudovaných skupin živočichů a etablovali se jako velmi dobré a citlivé indikátory změn působících na biotu v krajině.

Ve své disertační práci shrnuji nové poznatky o společenstvech motýlů na dříve tradičně obhospodařovaných, vlhkých, podhorských loukách. Hlavním objektem mého zájmu se stal hnědásek chrastavcový *Euphydryas aurinia* (Rottenburg 1775) a některé další syntopicky žijící druhy hnědásků a perleťovců, kterými jsem se zabýval v dlouhodobě sledovaném metapopulačním systému v okolí města Bochov. Postupně se náš výzkum rozšířil na celý areál tohoto druhu v České republice a vyústil jednoletým intenzivním výzkumem prakticky všech známých kolonií v ČR.

V průběhu let jsem se zaměřil zejména na následující:

- studium populační dynamiky, demografie a chování dospělců hnědáška chrastavcového (*Euphydryas aurinia*), sčítání larválních hnízd ve všech známých koloniích a to v průběhu všech sledovaných let a napříč všemi koloniemi v celém areálu rozšíření a konečně rozšířením našeho zájmu na dalších blízce příbuzné druhy obývajících identický biotop
- studium disperzních schopností sledovaných druhů, schopnosti migrace na dlouhé vzdálenosti, propojenost stávajících populací migrujícími jedinci a to jak na lokální úrovni, tak pravděpodobnost komunikace větších populačních celků
- persistenci syntopicky žijících druhů v identickém biotopu ovlivněnou vztahem mezi jejich mobilitou a denzitou na lokální a regionální úrovni.

- vliv managementových zásahů a typů hospodaření na přežívání dospělců i larválních hnízd, problematiku agroenvironmentálních schémat a jejich dopad na lokality obývané h. chrastavcovým, rizika vzniklá při ochraně stávajících lokalit, problémy spojené s ochranou druhu v ČR a kam až ochrana evropsky významného druhu dospěla, alternativní možnosti hospodaření vhodné pro ochranu zájmového druhu v kontextu dnešní doby

Evropské polokulturní louky a ohrožení jejich fauny

V evropském kontextu patří polokulturní (či polopřirozené, „seminatural“, srov. WallisDeVries et al. 2002) luční biotopy mezi druhově nejbohatší společenstva vůbec, ať už se jedná o bezobratlé, vyšší obratlovce, rostliny, nebo samotné motýly. Dlouhodobé trendy v devastaci krajiny z nich zároveň udělali jedny z nejohroženějších biotopů vůbec. Připomeňme jen, že polovina evropských endemických druhů jsou určitým způsobem vázány na luční biotopy, ať už se jedná o nížinné, nebo horské oblasti, oblasti podél řek a pobřeží (EEA 2010). Musíme si uvědomit, že střeoevropské luční biotopy jsou skoro výhradně vázány na zemědělsky obhospodařovaná území (kulturní krajinu), na rozdíl od severoamerických prérií nebo jihoamerických pamp a skoro všude je na nich určitým způsobem hospodařeno, výjimku tvoří vysokohorské louky, ale i zde v minulosti téměř vždy probíhala extenzivní pastva, nebo seč na seno. Historicky nejrozsáhlejší polopřirodní nelesní stanoviště, vznikali a byli ovlivněni tradičními extenzivními zemědělskými postupy (Balmer & Erhardt 2000).

V evropském měřítku je největší pokles diverzity druhů spojován právě s ústupem nelesních biotopů. Některé údaje tvrdí, že za posledních 100 let poklesla rozloha lučních a nelesních biotopů o 90% a dlouhodobý úbytek stále pokračuje, jen mezi lety 1990 – 2006 zaniklo v Evropě přibližně 5000 km² (WallisDe Vries 2002; EEA 2010). Nejčastěji zmiňované příčiny ohrožení lučních a nelesních stanovišť jsou spojovány s tzv. ztrátou biotopů „habitat loss“ a zároveň jejich dlouhodobou

degradací, způsobenou intenzifikací zemědělství, nebo naopak opouštěním území ekonomicky nevhodných ani pro extenzivní hospodaření, zalesňováním a stále rostoucí urbanizací (Webb 1986; Fahring 1997; Balmer & Erhardt 2000; Maes & Van Dyck 2001; Veen et al. 2009; EEA 2010). Ukazuje se také, že 76 % lučních biotopů je klasifikováno s nevhodným režimem obhospodařování (ETC/BD 2008).

Dlouhodobě rostoucí potřeby lidské populace měly za následek zvětšování intenzivně obhospodařovaných ploch, nejčastěji na úkor lučních stanovišť (zemědělská půda v EU-27 činí 47% z celkové rozlohy (srov. Ihse 1995; EC 2007)). Rostoucí intenzifikace zemědělství, sebou nesla i nárůst chemizace, kdy docházelo k aplikaci širokého spektra hnojiv, pesticidů, insekticidů s následným přímým nebo nepřímým ekotoxikologickým účinkem na různé skupiny organismů (Potts & Aebischer 1991; Newton & Wyllie 1992; Çilgi & Jepson 1995). Pěstování rozsáhlých monokultur zemědělských plodin homogenizuje krajinu a dochází ke ztrátě přirozených stanovišť. Tyto rozsáhlé a pro persistenci druhů nevhodné porosty zemědělských plodin jsou vhodné jen pro určitou úzkou skupinu druhů, jako jsou zejména škůdci zemědělských plodin (Feber et al. 1997; Fox et al. 2006). Takovéto plošně rozsáhle porosty fungují jako migrační bariéry pro mnoho skupin lučních organismů (Hill et al. 1999 ; Waren et al. 2001; Baguette et al. 2003), kombinací více faktorů dochází k tzv. fragmentaci krajiny a zbytkové populace jsou izolovány ve fragmentech původních biotopů nebo jsou vytlačovány do okrajových částí (různé lemy, násypy, okraje silnic atd.), které nejsou schopny zajistit dlouhodobou persistenci těchto společenstev organismů (Hanski et al. 1996; Harrison & Taylor 1997).

Jako velmi závažné se v posledních dekáдах ukazuje zalesňování. Zalesněná plocha dosahuje 176 milionů ha což je 42 % rozlohy EU a z dlouhodobého hlediska stále roste (EEA 2009; EC 2010). Opakovaně je poukazováno na škodlivost zalesňovacích programů, připomeňme jen spontánní zarůstání cenných nelesních stanovišť vlivem sukcese na lokalitách bez obhospodařování, nebo opouštění dříve extenzivně pasených území (Robertson et al. 1990; Balmer & Erhardt 2000; EC 2006). Zpráva z evropské komise také říká, že tyto statistiky mohou být zavádějící, protože

dochází k poklesu rozlohy přírodních porostů a nárůstu rozlohy plantáží nevhodných, nebo nepůvodních druhů, jako je např. eukalyptus a jiné druhy (e.g. Pereira et al. 2001; Santos et al. 2006).

S pokračujícím úbytkem lučních biotopů, nebo nelesních stanovišť, které jsou klíčovým habitatem pro mnoho skupin organismů, pozorujeme dlouhodobé poklesy nejenom u motýlích druhů, ale i ostatních skupin živočichů. V evropském měřítku je klasifikováno jako ohrožených 23% obojživelníků, 19% plazů, 15% savců, vážek a motýlic, 13% ptáků a 11% saproxylických brouků (Temple & Cox 2009; Temple & Terry 2007; Kalkman et al. 2010; BirdLife International 2004; Nieto & Alexander 2010)

V Evropské fauně je známo celkově 482 druhů denních motýlů a z toho v samotné EU-27 jich žije 451. Výstupy z monitorovacích programů ukazují na to, že v Evropě je 8.5 % druhů (37 druhů) v různém stupni ohroženosti, z toho 0.7 % jsou klasifikováni jako kriticky ohrožení, 2.8 % ohrožení a 5% zranitelní. 10 % (44 druhů) se blíží ohrožení a 80 % zatím bez ohrožení. Malý posun můžeme vidět v rámci EU-27, kde je 7.1 % (30 druhů) ohroženo, z toho kriticky ohrožených je 0.5 %, 2.1 % v ohrožení a 4.5 % zranitelní. 11.2 % (47 druhů) se blíží ohrožení a 81 % minimálně ohroženy. Jak na evropské tak i na EU-27 úrovni došlo k vymření jednoho druhu (*Red List of European Butterflies*; Van Swaay & Warren 1999; Van Swaay 2010a).

Agroenvironmentální opatření EU: naděje a zklamání

Celoevropský problém se stále se zvyšující intenzitou zemědělství a její devastující a degradační tlak na obhospodařovanou zemědělské krajiny, přispěl k zavádění agro-environmentálních schémat AES podle Směrnice (2078/92). Cílem AES není podpora produkce, ale kompenzace za šetrnější přístup k hospodaření. Je to upřednostňování aktivit citlivějších k životnímu prostředí, ochraně biodiversity, genetického potenciálu k údržbě krajiny apod., použitím metod zemědělské výroby kompatibilních s požadavky ochrany životního prostředí. V ČR se zavádějí po

vstupu do EU, ale předcházely jim dotace na údržbu krajiny z 90. let. Vlastní AES platby byly spuštěny roku 2002 (tzv. první dotační období, zdroj AOPK ČR). K ochraně lepidofauny či potažmo entomofauny má vztah relativně velké množství dotačních titulů (např. Zemědělství se sníženými vstupy, Trvale podmáčené louky a rašelinné louky, Ošetřování travních porostů ohrožených opuštěním, Extenzivně využívané louky a pastviny atd.)

Zavádění AES se ukázvalo v některých případech jako velmi přínosné a pozitivní, zejména v počátečních fázích aplikace. Jednalo se převážně o krátkodobé 1 až 2 roční studie, které odrážely účinky jednorázových managementových zásahů, jako byl vliv výsevů vhodných nektaronosných směsí bylin na abundance čmeláků ve švýcarských Alpách (Jeannereta et al. 2003), nebo podobný případ podpory nektaronosných druhů rostliny na společenstva motýlů na farmách ve Velké Británii s různým režimem a intenzitou hospodaření (Pywel et al. 2004). Naopak Drechsler et al. (2007) poukázali na potřebu individuálního přístupu k různým lokalitám a pokusili se odhadnout efektivní schéma kompenzací pro dané lokality. Ukázali, že při dobré znalosti lokality a detailních nárocích druhů lze vhodně nastavit kompenzační platby.

S odstupem času se v mnoha ohledech podobný postup při aplikaci AES v celé EU ukázal jako velmi sporný a jejich účinky jsou mnohými autory zpochybňovány, dokonce se vyskytly případy, kdy došlo vlivem chybně nastavených dotačních podmínek k devastaci zájmových biotopu a následně i druhů obývajících tyto biotopy (Kleijn et al. 2001, 2006; Kleijn & Sutherland 2003). (Saarinen et al. 2005; Fowles & Smith 2006; Betzholtz et al. 2007) poukazují na negativní vliv intenzivní pastvy a seče a její likvidační dopad na zdroje nektaru a abundance živných rostlin u evropsky chráněného hnědáka chrastavcového, *Euphydryas aurinia*. Asi nejvýznamnější zdokumentovaný případ se týkal rychlého vymizení celoevropsky ohroženého žluťáka barvoměnného, *Colias myrmidone* (Esper 1781), z Bílých Karpat, Česká republika, poté, co byly v rámci AES obhospodařovány klíčové rezervace a současně přilehlé nechráněné louky (Konvička et al. 2008).

Důležitým vodítkem pro zhodnocení vlivu AES na druhovou diverzitu různých skupin organismů nám poskytly nedávné studie srovnávající dopad AES v různých zemích EU. Kleijn et al. (2006) porovnali vliv AES v šesti zemích a jejich vliv na biodiverzitu druhů. Ve všech zemích skoro všechny sledované skupiny organismů zaznamenaly nárůst v počtu druhů, ale jednalo se jen o nárůst u druhů běžných, naopak skoro nikde, až na pár výjimek tyto programy nepomohly regionálně významným až ohroženým druhům (podobný efekt Kleijn & Sutherland 2003). Tito autoři také poukazují na možný efekt nadhodnocující vliv AES spojený s lokací agro-envi ploch v oblastech s obecně vysokou diverzitou, nebo pozitivní vliv vyvolaný přítomností chráněných území (Peter & Walter 2001). Některé programy mohou mít i pozitivní dopady, protože byly připraveny na míru konkrétním zájmovým druhům (Evans 1997; Peach et al. 2001)

Klíčovým problémem nejen v ČR, ale v celé Evropě, je nastavení pravidel pro poskytnutí dotací a zejména jejich plošná platnost (a striktní kontrola) bez přizpůsobení konkrétním požadavkům zájmových lokalit (Johst et al. 2006; Konvička et al. 2008).

Musíme si uvědomit, že každý managementový zásah, ať už se jedná o seč, nebo pastvu, má za následek přímou likvidaci části dospělců a larválních stádií, stejně tak dočasnou likvidaci zdrojů jako jsou nektaronosné květy, biomasa živných rostlin, či úkryty. To vždy ovlivňuje celá hmyzí společenstva (Morris 1969, 2000; Morris & Rispin 1988; Brown et al. 1990; Humbert et al. 2009). Terén se homogenizuje, ztrácejí se orientační body důležité např. pro chování a orientaci jedinců v prostoru, jsou destruovány možné úkryty, závětrné kapsy apod. (Johst et al. 2006; Marini et al. 2009; Dover & Settele 2009)

V tradičně obhospodařované jemnozrné krajině s drobnou pozemkovou držbou a velkou diverzitou hospodářských přístupů to nepředstavovalo problém, protože se hospodařilo postupně, jedinci mohli vždy uniknout aktuálně destruktivnímu zásahu, populace si v krajině vždy našly dočasně neobhospodařované, nebo po seči či pastvě regenerující plošky. V okamžiku, kdy hospodaření

(v rezervacích a management ve volné krajině) postupují po velkých plochách, synchronně v čase a navíc opakovaně po mnoho sezón, dosahuje mortalita jedinců míry, jakou lokální populace nedokáže kompenzovat. Navíc se zdroje jako nektar ztrácejí z velkých území současně, takže je přeživší jedinci nejsou schopni najít. U motýlů tento jev, jakož i neochotu motýlů zdržovat se nad rozsáhlými posečenými celky bez možnosti úkrytu, pozorovali Dover & Settele (2009).

Alarmující je, že pravidla nastavení AE dotací, jakož i zvyklosti při kontrole jejich dodržování, podporují vznik takových homogenních celků a paradoxně přispívají k degradaci krajiny jako celku. Přitom už samotné nastavení pravidel může mít destruktivní následky pro tyto lokality. Moderní výkoné stroje společně se striktním nastavením termínů sečí, můžou negativně ovlivňovat tvář krajiny v celkovém kontextu. Zemědělec je nucen provádět minimálně dvě seče ročně, a to vždy v přesně stanovených termínech s odklizením biomasy (do 31.7. první a do 31.10. druhá) (dle. Metodika k provádění nařízení vlády 79/2007 Sb.). Takto nastavené termíny sečí mají destruktivní účinky na dospělé a zejména u podzimní seče i na larvální stádia různých druhů motýlů (srov. Zimmermann et al. 2005; Konvicka et al. 2008). Shodné zkušenosti se škodlivosti dvou sečí ročně můžeme zaznamenat po celé Evropě (srov. Thomas 1984; Wynhoff 1998; Johst et al. 2006).

Na tomto místě je ovšem nutné přiznat, že určitý obecný pozitivní vliv AES přece jen mají. I částečná redukce intenzity zemědělské výroby a snížený vstup chemických prostředků zlepšují takto obhospodařované plochy. Problém je v tom, že opatření pomáhají jen běžným druhům, které nemají žádné specifické požadavky na obývaný biotop (Kleijn & Sutherland 2003). Je třeba využít potenciál, který stávající AES poskytují. Zásadní je změna pravidel dotací a to tak, aby bylo možné citlivěji reagovat na individuální potřeby zájmových druhů a lokalit a cílenou ochranu směřovat nejen na zájmové lokality, ale i na volnou krajinu, která je obklopuje.

Populace lučních motýlů jako model přežívání v kulturní krajině

Motýli jsou unikátní skupina organismů, která se díky jejich nápadnému vzhledu a snadné pozorovatelnosti, těší značné pozornosti. Spolu s ptáky patří k nejlépe prozkoumaným skupinám živočichů vůbec. Dobrá znalost jejich ekologie u relativně velké části druhového spektra, spolu se snadnou pozorovatelností, relativně krátkým a v mnoho případech více generačním životním cyklem z nich dělá ideální modelový organismus pro studium změn probíhajících v krajině. Mnoho prací poukazuje, zejména na krátký generační cyklus, spolu s širokým spektrem biotopových nároků, které jsou nezbytné pro úspěšné dokončení životního cyklu. Tyto vlastnosti z nich dělají velmi citlivé indikátory těchto změn a to nejen na lokální, ale zejména na regionální úrovni. Navíc se ukazuje, že motýli a zvláště ti ohrožení reagují na změny mnohem rychleji než rostliny (Thomas et al. 2004). Některé druhy motýlů mohou tedy úspěšně sloužit jako deštníkové druhy pro ochranu širokého spektra organismů v daném typu habitatu (Kerr et al. 2000; Fartmann et al. 2002; Thomas et al. 2004; Thomas 2005; Lomov 2006; Öckingera 2006; Morris et al. 2008; Kuussaari 2009).

Podrobná znalost zájmových druhů, jako je jejich populační struktura a dynamika, vzorce chování, biotopové nároky, migrační schopnosti, genetická struktura, míra parazitizmu atd., spolu komplexní znalostí zájmových biotopů, dynamika biotopů měnící se v čase a prostoru, historický krajinný kontext a to vše na lokální i na regionální úrovni, jsou klíčové faktory nezbytné pro dlouhodobé predikce přežívání motýlích společenstev v krajině a jejich úspěšnou ochranu v dlouhodobém horizontu.

Moderní statistické metody umožňují získat základní charakteristiky zájmových druhů, mezi ně patří odhad demografických parametrů, jako je: populační struktura, odhad velikost populace, poměr pohlaví atd. (Lebreton 1992). Dalším z faktorů nezbytných na cestě k pochopení jak jednotlivé druhy úspěšně perzistují v krajině je studium disperzních schopností. Programy jako „Virtual

migration“ nám popisují míru emigrace a imigrace, mortalitu při migraci atd. (Hanski et al. 2000). Z ochránářského hlediska je velmi důležité odhadnout pravděpodobnosti přeletů na dlouhé vzdálenosti, které lze předikovat pomocí sofistikovaných funkcí IPF, NEF (Turchin 1996; Fric & Konvicka 2007). Detailní znalost a distribuce zájmových lokalit v krajině, spolu se znalostí disperzních schopností druhů, nám umožní charakterizovat míru izolovanosti stávajících populací (Schneider et al. 2003; Dover & Settele 2009). Přitom prostorová struktura krajiny a míra její fragmentace nám ukazuje na prostupnost pro jednotlivé druhy. Vzájemná propojenost biotopů a populací je považována mnohými autory za jeden z klíčových problémů pro úspěšné přežívání motýlích společenstev v dnešní silně pozměněné a fragmentované krajině (Ricketts 2001; Josht et al. 2006; Dover & Settele 2009). Ukazuje se, že s rostoucí vzdáleností mezi izolovanými populacemi se snižuje ochota motýlů migrovat na delší vzdálenost a následně roste mortalita při této migraci (Schtickzelle et al. 2006). Migrující jedinci, jsou vystaveni většímu riziku, že se jim nepodaří nalézt nové vhodné biotopy, nebo biotopy osídlené stávajícími populacemi (Petit et al. 2001; Schtickzelle et al. 2006)

K pochopení širokého spektra poznatků o ekologii denních motýlů, přispěly velkou měrou dlouholeté a rozsáhlé studie druhů obývajících různé typy lučních a nelesních stanovišť. Jedním z nejlépe prostudovaných je hnědásek kostkovaný *Melitaea cinxia* (Linnaeus 1758). Metapopulace obývajících suché pastviny na Alandských ostrovech při pobřeží Finska se stala modelem pro studium metapopulační dynamiky, zejména koloběhu lokálních extinkcí a rekolonizací, které jsou typické pro druhy obývajících strukturně heterogenní biotopy (Hanski 1999). Podrobně byly studovány a modelovány meziroční změny v obsazenosti a neobsazenosti biotopových plošek (kolonií) (Hanski 1994, 1999), na základě těchto dat byl definován tzv. *incidence function model* (IFM), který se stal východiskem pro řadu pokroků v teorii metapopulací. Na finské populaci *M. cinxia* se mimo jiné podařilo ukázat, že inbrední kolonie v metapopulacích mají vyšší pravděpodobnost vymírání (Nieminen et al. 2001) a že demografická i genetická stabilita celých

metapopulací závisí na přeletech jedinců (Hanski & Singer 2001). Nověji se v této metapopulaci hodně zkoumá polymorfismus fosfoglukoizomerázy (*Pgi*), prvního genetického markeru, u níž se zjistil přímý vztah k mobilitě jedinců, a tím potažmo k osudu lokálních koloí a celých metapopulací (Orsini et al. 2009). Už v raném období výzkumů *M. cinxia* byl (IFM) testován na jiném druhu, *Melitaea diamina*, na finské pevnině, ukázalo se, že s použitím parametrů z *M. cinxia* lze predikovat výskyt, a osud, jiného druhu (srov. Wahlberg et al. 1996). Na dalším příbuzném druhu, *Euphydryas aurinia*, pak Wahlberg et al. (2002) ukázali, že o dynamice metapopulací nemusí rozhodovat jen velikost a konektivita biotopových plošek, ale i jejich sukcesní dynamika – sukcesní zánik plošek i jejich opětovný vznik lze inkorporovat do metapopulačních modelů.

Značná pozornost byla věnována i dalším druhům lučních stanovišť po celé Evropě. Podrobně byla studována především metapopulační dynamika, které odhalila určitou podobnost pro druhy obývající polopřirozené luční biotopy a opětovně poukázala na zásadní vliv disperzních schopností druhů, které ovlivňují propojenost a životaschopnost populací rozptýlených v dnešní fragmentované krajině (Petit et al. 2001; Baguette & Schtickzelle 2003, 2006; Josht et al. 2006). Jako klíčová se ukazuje propojenost lokálních i regionálních (meta)populací, protože s rostoucí izolovaností roste neochota migrovat na delší vzdálenosti (Schtickzelle et al. 2006) a zároveň roste mortalita při migraci (Schtickzelle & Baguette 2003). Izolované populace jsou náchylnější k vymírání (Begon et al. 1996; Kraus et al. 2003). Většina studií poukazuje na důležitost udržet stávající nelesní stanoviště a zajistit pro ně cílenou péči, nezbytnou pro blokování sukcesních pochodů a udržení takového stavu, který zajistí dlouhodobou perzistenci na ně vázaných druhů (Schtickzelle et al. 2005a; Josht et al. 2006).

Shrnutí výsledků disertační práce

Tato disertace navazuje na studium hnědáška chrastavcového *Euphydryas aurinia* (Rottemburg 1775) v letech 2001 – 2003 (Hula et al. 2004; Konvička et al. 2003, 2005; Fric & Konvička 2007). Většina terénních prací proběhla v okolí města Bochov v předhůří Doupovských hor. Tamní systém mezofilních až podmáčených luk o rozloze 28 ha obývá jedna z největších populací hnědáška chrastavcového v ČR. Souběžně bylo intenzivně pátráno po dalších potenciálních koloniích v celých západních Čechách. Každoročně došlo k objevení nových kolonií a jejich obrovský nárůst vyústil v roce 2007 v rozsáhlou studii v podstatě celé západočeské populace. Výzkum probíhal každý rok ve dvou etapách: i) v bochovském systému byly v době letu dospělců pomocí metody zpětných odchyťů sledovány demografické parametry, mobilita, chování a vliv managementových zásahů. ii) v podzimních měsících byla sledována a sčítána larvální hnízda ve všech známých koloniích. Souběžně byly zkoumány i jiné příbuzné, syntopicky žijící druhy hnědášků a perleťovců (hnědásek jitrocelový - *Melitaea athalia* (Rottemburg 1775), h. rozrazilový - *M. diamina* (Lang 1789), perleťovec kopřivový - *Brenthis ino* (Rottemburg 1775), p. velký - *Argynnis aglaja* (Linnaeus 1758) a p. dvanáctitečný - *Boloria selene* (Denis & Schiffermüller 1775)

Ještě před necelou dekádou se věřilo, že hnědásek chrastavcový je na pokraji vymření. Z ČR bylo známo jen 7 lokálních kolonií, hlavní zájem se proto zaměřil na detailní poznání autekologie tohoto druhu v metapopulačním systému v okolí Bochova (Konvička et al. 2003; Hula et al. 2004). V následujících letech bylo intenzivně pátráno po dalších lokalitách s výskytem h. chrastavcového. Zlom nastal s širším zapojením regionálně působících pracovníků ochrany přírody a dobrovolníků z regionálních nevládních organizací, ruku v ruce se zpřístupněním ortofoto-map široké veřejnosti. Díky spolupráci s ochranářskou veřejností bylo

nalezeno okolo 80 dalších kolonií. Tento nárůst počtu kolonií vyústil do studia všech známých kolonií *Euphydryas aurinia* v celém areálu rozšíření v ČR.

První otázkou, kterou jsem se spolu s kolegy pokusil zodpovědět, bylo, jak se liší disperzní vlastnosti několika koexistujících druhů ve stejném biotopovém systému. V práci Fric et al. (2010) (není součástí této DP) Jsme studovali tři druhy hnědásků (*Euphydryas aurinia*, *Melitaea athalia*, *Melitaea diamina*) a jednoho perleťovce (*Brenthis ino*). Migrační parametry odhadnuté na základě funkce Virtual Migration (Hanski et al. 2000) samostatně pro každý druh ukázaly, že studovaní hnědásci si jsou podobnější, než vzdáleněji příbuzný perleťovec. Naopak rozdíly mezi pohlavími byly nápadnější než mezi samotnými druhy. Ochota migrovat z rodných plošek byla vyšší u samců než u samic, opačný trend byl pozorován u perleťovce kopřivového. Zajímavý parametr popisující mortalitu při migraci vykazoval vyšší hodnoty u samců *Melitaea diamina* a obou pohlaví *Brenthis ino* a tento druh měl i celkově vyšší mortalitu uvnitř biotopových plošek. Dalším zjištěním bylo, že emigrace a imigrace se mění s obývanou plochou u samic, ale ne u samců, kromě samic *Melitaea diamina* a obou pohlaví *Brenthis ino*. Téměř identické migrační parametry u příbuzných druhů jsou v rozporu s pozorováními autorů jako Wahlberg et al. (2002), Petit al. (2001) nebo Schtickzelle et al. (2006), podle nichž hnědásci různých druhů vykazovali velmi rozdílné migrační parametry. Lze to vysvětlit tím, že citovaní autoři srovnávali druhy napříč různými metapopulačními systémy, zatímco my jsme se všemi pracovali v identickém systému (a stejné sezóně). Rozložení biotopů v krajině ovlivňuje vzorce mobility, jak ukázali např. Čížek a Konvička (2005) nebo Dover & Settele (2009). Ukazuje se, že příbuzné druhy v identickém biotopu vykazují podobné migrační vzorce. To má potenciálně velký význam pro design a management chráněných území. Nikdy nebude možné studovat demografii a potřeby každého přítomného druhu, ale při rozhodování o designu rezervací lze použít data získané z příbuzných, třeba méně ohrožených, druhů a populací (srov. např. Schtickzelle et al. 2005b).

Mezi běžné a současně téměř nestudované druhy, obývající identické biotopy, jako druhy sledované v předchozí práci patří perleťovec velký, *Argynnis aglaja* (cf. Fric et al. 2005). Můj zájem se soustředil na to, jak tento druh perzistuje ve sledované krajině a zda se od ohroženějších příbuzných liší v nárocích na úspěšné dokončení životního cyklu. Motýl se na lokalitách vyskytoval v relativně velkých abundancích a jedinci vykazovali značnou mobilitu (Zimmermann et al. 2009: **PŘÍLOHA I.**). Výsledky ze zpětných odchyť ukázaly, že tento relativně velký motýl je schopen tvořit velké a početné populace, odhadnuté denzity přesahovaly 250 jedinců na hektar. Dospělci se ukázali jako relativně dlouhověcí, s průměrnou délkou života samic (11.8 dne), která byla dokonce více než dvakrát vyšší než průměrná délka života samců (4.6 dne). Tato zjištění jsou ve shodě se skutečností, že některé druhy perleťovců se rodí s nedozrálými vajíčky a potřebují čas na dokončení jejich vývoje (Boggs & Ross 1993; O'Brien et al. 2004). Navíc jsou vajíčka kladena jednotlivě a relativně rovnoměrně po celém biotopu. Predikované disperzní schopnosti ukázaly, že 10 jedinců z tisíce uletí 3km. Domnívám se, že status prozatím neohroženého druhu je dán kombinací tendence k vytváření lokálně početných populací a dobrých disperzních schopností.

Tato zjištění ukazují na podobnost s blízce příbuzným a souběžně studovaným perleťovcem kopřivovým (*Brenthis ino*), taktéž studovaným ve stejném populačním systému (Zimmermann et al. 2005; není součástí této DP). Podobně jako populace *Argynnis aglaja*, tvořili jedinci *B. ino* dlouhodobě početné populace, s relativně dobrými disperzními schopnostmi (Konvička et al. *submitted*). K velmi úspěšné regionální persistenci druhu přispívá široká škála živných rostlin (tři druhy potvrzené jen v okolí Bochova), což umožňuje kolonizovat široké spektrum obyvatelných biotopů (Zimmermann et al. 2005). Z literatury je dokonce znám případ, že široké spektrum živných rostlin umožňuje převážně mokřadnímu p. kopřivovému existenci druhu v pro něj netypickém stepním prostředí (Kolev 2003).

Sedmileté sledování populace hnědáka chrastavcového umožnilo srovnat populační strukturu a demografické parametry mezi roky (*single population*), a

zároveň srovnat tuto populaci s jednoletým rozsáhlým sledováním téměř všech známých kolonií v západních Čechách (*multiple populations*). Zimmermann et al. (2011) (**PŘÍLOHA II.**) především ilustruje šíři proměnlivosti demografických parametrů a to jak mezi roky v rámci jednoho systému, tak mezi všemi populacemi v jednom roce. Meziroční počátek doby letu dospělců mohl být posunut až o 18 dní. Meziroční početnost samic (CV = 0.501) fluktuovala více než početnost samců (0.428); celkový rozptyl fluktuací odpovídal CV = 0.397. Takové fluktuace početnosti nejsou ničím výjimečným a tento jev dlouhodobě dobře znám (Ehrlich & Hanski 2004) a průměrná denzita dosahovala 90 jedinců na ha. Velikost populace vykazovala densitní závislost na početnosti v předchozím roce, docházelo k poklesu velikosti populace po letech s vysokými počty dospělců. Rovnovážná denzita byla 90 jedinců na hektar. Podobné densitní závislosti u tohoto druhu si už dříve všimli Schtickzelle et al. (2005a). Průměrná denzita z *multiple populations* byla 120 jedinců na ha. Celkový odhad velikosti populace v ČR v roce 2007 čítal okolo 25 000 jedinců (16 000 samců / 9 000 samic), což poopravilo dřívější příliš pesimistický pohled na budoucnost českých populací druhu (srov. Hula et al. 2004). Druh se v krajině drží pomocí migruace jedinců z regionálně početných populací (srov. Hanski 1999). Pozitivní vliv mají i fenologické posuny v průbězích doby letu dospělců, jež mohou pufrovat například negativní dopady celoplošné seče luk.

Jedním z klíčových faktorů úspěšného přežívání druhů v dnešní fragmentované krajině je mobilita na delší vzdálenosti. Některé práce naznačují, že hnědásek chrastavcový patří spíše mezi sedentární druhy (Wahlberg et al. 2002; Wang et al. 2004). Zajímalo nás tedy, jak se změní disperzní parametry hnědásk chrastavcového, zvětšíme-li zkoumanou oblast (Zimmermann et al. *submitted*: **PŘÍLOHA III.**). S užitím dat z předchozí práce jsem sledoval mobilitu uvnitř bochovského systému (*Single population*) a mezi všemi západočeskými koloniemi. Potvrdili jsme předpoklad (Baguette 2003, Schneider 2003), že se zvětšením sledované oblasti se zvýší šance na zachycení opravdu dlouhých přeletů. Průměrný životní přelet v *Single population* byl vždy větší pro samce, ale sklon disperzní funkce

byl pozvolnější pro samice. To ukazuje, že větší procento samic překoná dlouhé vzdálenosti. Při studiu *Multiple populations* se nám podařilo detekovat 51 přeletů přesahujících 5 km (41 samců a 10 samic) a 14 přeletů přesahujících 10 km (13 samců a 1 samice). Délky průměrných životních přeletů i sklony disperzních funkcí vykazují značný rozptyl mezi jednotlivými systémy. Nenašli jsme žádný vztah mezi pohlavími, pravděpodobně kvůli rozdílům v konfiguraci jednotlivých sledovaných lokalit. To nepřímě potvrdilo závěry Fricke et al. (2010) o určujícím vlivu konfigurace plošek na výsledné parametry mobility, a souhlasí s poznatkem o zásadně odlišných vzorcích mobility u populací *E. aurinia* z různých oblastí (cf. Junker & Schmitt 2009, Junker et al., 2010).

Predikce disperzních schopností z plošně omezených lokálních tedy podhodnocují celkovou mobilitu (Franzen & Nilsson 2007). Z aplikovaného hlediska ochrany přírody naše výsledky ukázaly, že všechny české kolonie jsou vzájemně propojeny 0.1% migrujících jedinců obou pohlaví (což bylo v roce 2007 cca 17 samců a 9 samic). Realističtější 1% propojenost dělí oblast rozšíření do tří populačních celků – (i) Ašský výběžek, (ii) izolovaná rezervace Soos s okolím a (iii) metapopulační celek zahrnující Doupovské hory, Slavkovský les a sever Českého lesa. Tyto tři celky by měly být respektovány při péči o druh.

K potenciálně závažným otázkám populační ekologie patří vztah mezi abundancí (resp. denzitou) a mobilitou. Úspěšně perzistující druhy mohou volit mezi dvěma strategiemi: velkými denzitami jedinců s omezenou mobilitou, nebo existencí při nízkých denzitách, ale velké mobilitě (Travis et al. 1999, Menendez et al. 2002, Matter et al. 2004, Enfjäll & Leimar 2005). Z toho plyne, že by měl existovat negativní vztah mezi denzitou a mobilitou. Tento předpoklad byl opakovaně testován na velkých škálách celých faun (Cowley et al. 2001), pro něž ovšem byly jen velmi hrubé odhady mobility (zpravidla na základě zkušeností specialistů). Ze střední „krajinné“ škály existují podobné testy srovnávající populace v rámci druhu (Baguette and Schtickzelle 2006). Testům napříč druhy na krajinné škále bránila absence dat o mobilitě a současně velikosti populací pro více druhů obývajících shodný systém.

V práci (Konvička et al. *submitted*: **PŘÍLOHA IV.**), jsme se s kolegy pokusili popsat, jak souvisí lokální denzita a regionální abundance s mobilitou jednotlivých druhů. Použili jsme data o disperzi a lokální denzitě (ze zpětných odchytů) šesti druhů sledovaných v bochovském systému, spolu s daty o relativní regionální abundanci (z 24 km transektů procházejících zkoumanou lokalitou a výsekem přilehlé krajiny). Regionální abundance a lokální denzity jsme korelovali se sklonem mocninných funkcí, popisujících mobilitu. Získali jsme negativní korelace mezi lokálními denzitami a sklony disperzních funkcí, a to pro sloučená i rozdělená pohlaví. Podobný vztah jsme získali i pro regionální abundanci, ale korelace byla jen marginálně signifikantní. Naše výsledky podpořily představu o trade-off mezi životem ve velkých denzitách a malou mobilitou na straně jedné, a životem v malých denzitách a velkou mobilitou na straně druhé. To, kterou strategii druh či populace „zvolí“, závisí na distribuci zdrojů, jako jsou např. živné a nektaronosné rostliny.

Ochrana druhu v ČR

Česky publikovaný příspěvek Zimmermann et al. (2010), (**PŘÍLOHA V.**), shrnuje dosavadní poznatky o autekologii a ochraně hnědáka chrastavcového (*Euphydryas aurinia*) a diskutuje, kam by se měla ubírat jeho další ochrana. Dnes už víme, že bezprostřední vyhynutí motýla nehrozí, ale stávajících populace až na výjimky neprosperují a jejich dlouhodobá perzistence je nejistá. Přitom podrobnému studiu je věnována značná pozornost a to jak v ČR (Konvička et al. 2003; Hula et al. 2004; Konvička et al. 2005; Zimmermann et al. 2011 *in press*), tak v celé Evropě a dálném východě (Warren 1994; Saarinen et al. 2005; Schtickzelle et al. 2005; Liu et al. 2006; Betzholtz et al. 2007; Bulman et al. 2007; Junker & Schmitt 2009; Junker et al. 2010). Z pohledu hnědáka chrastavcového je nesporně příznivé, že se počet kolonií zvýšil z původních 7 v roce 2001 až na 101 v roce 2010, ale ne všechny kolonie jsou aktuálně obsazené, motýl tak vykazuje klasickou metapopulační dynamiku srov. Hanski (1999). Je pravděpodobné, že budou objeveny ještě další kolonie, ale faktem

zůstává, že drtivá většina těch stávajících je jen velmi malých a stačí neopatrný hospodářský zásah, špatná souhra biotických vlivů, nebo demografická událost a populace může být nenávratně ztracena. Populační fluktuace, které mohou vyústit až ve vymizení druhu, nejsou v populační ekologii ničím výjimečným (Ehrlich & Murphy 1987; Ehrlich & Hanski 2004).

Stávající populace hnědáka chrastavcového v posledních letech čelí dvěma základním hrozbám. První je: *intenzifikace zemědělství* zesílená dopady sporných AES, které mají zásadní dopad na stávající biotopy a okolní volnou krajinu. Druhá je *opouštění ekonomicky nevýnosných ploch*, kde dochází k postupnému zarůstáním a degradaci stanovišť. S podobnými problémy se potýkají populace nejen hnědáka chrastavcového (Anthes et al. 2003; Saarinen et al. 2005; Fowles & Smith 2006; Betzholtz et al. 2007; Wang et al. 2007), ale i ostatních druhů nelesních stanovišť (Dolek & Geyer 2002; Pöyry et al. 2004, 2005; Josht et al. 2006; Spitzer et al. 2009; Thomas et al. 2009; Kadlec et al. 2010) po celé Evropě. Pro dlouhodobé přežití druhu doporučujeme udržet druh na maximu stávajících lokalit, a současně se zavést šetrnější postupy hospodaření v okolní krajině. Realizace druhého doporučení by propojila malé i velké lokální populace a zvýšila heterogenitu a prostupnost krajiny v širším krajinném kontextu. Prostředkem se může stát modifikace podmínek AES směrem k jemnějšímu a různorodějšímu hospodaření. Současné nastavení pravidel AES a zejména jejich striktní dodržování podporuje takové zásahy, které napomáhají degradaci krajiny jako celku. Problematické už je samo základní nastavení, do pětiletých dotačních cyklů, bez možnosti modifikace hospodaření, které neumožňuje reagovat na probíhající změny na zájmových lokalitách v čase. Plošná aplikace intenzivní seče, nebo pastvy v přesně stanovených termínech, uniformizují stanovištní poměry v celé krajině. Praxe je taková, že téměř současně jsou posečny rozsáhlé plochy lučních porostů a dojde k odstranění téměř veškerých zdrojů nektaru, živných rostlin a úkrytů. Nastává přímá likvidace larvální stádií, ale i části dospělců a jedinci kteří uniknou, jsou nuceni hledat nové zdroje. Na podobné zkušenosti s ochranou tohoto a jiných druhů s negativním vlivem AES poukázali např. Kleijn &

Sutherland (2003), Saarinen et al. (2005), Kleijn et al. (2006) nebo Konvička et al. (2008).

Bizarní překážkou účinné ochrany druhu je i to, že *E. aurinia*, byť se jedná o druh chráněný evropskou legislativou (SMĚRNICE RADY 92/43/EHS ze dne 21. května 1992 o ochraně přírodních stanovišť, volně žijících živočichů a planě rostoucích rostlin), není zařazen mezi druhy chráněné v ČR (vyhl. 395/1992 Sb. ve znění vyhl. 175/2006 Sb.). Stalo se tak pravděpodobně úřední nedbalostí – všechny ostatní evropsky chráněné druhy se do vyhlášky dostaly při její novelizaci 8. května 2006 – a tato legislativní překážka stačila k tomu, aby nemohl být schválen záchranný program, jehož první verze byla vypracována už v roce 2003. Přitom je tento program je v kontextu jiných problémů ochrany přírody spíše nekonfliktní, vyžádal by si jen relativně nízké náklady, a mohl by se stát pákou ke změně podmínek AES. Poměrně mírná modifikace těchto podmínek by nesporně posloužila nejen k ochraně jednoho druhu motýla, ale i k uchování celého fenoménu západočeských podhorských vlhkých luk.

Další vyhlídky

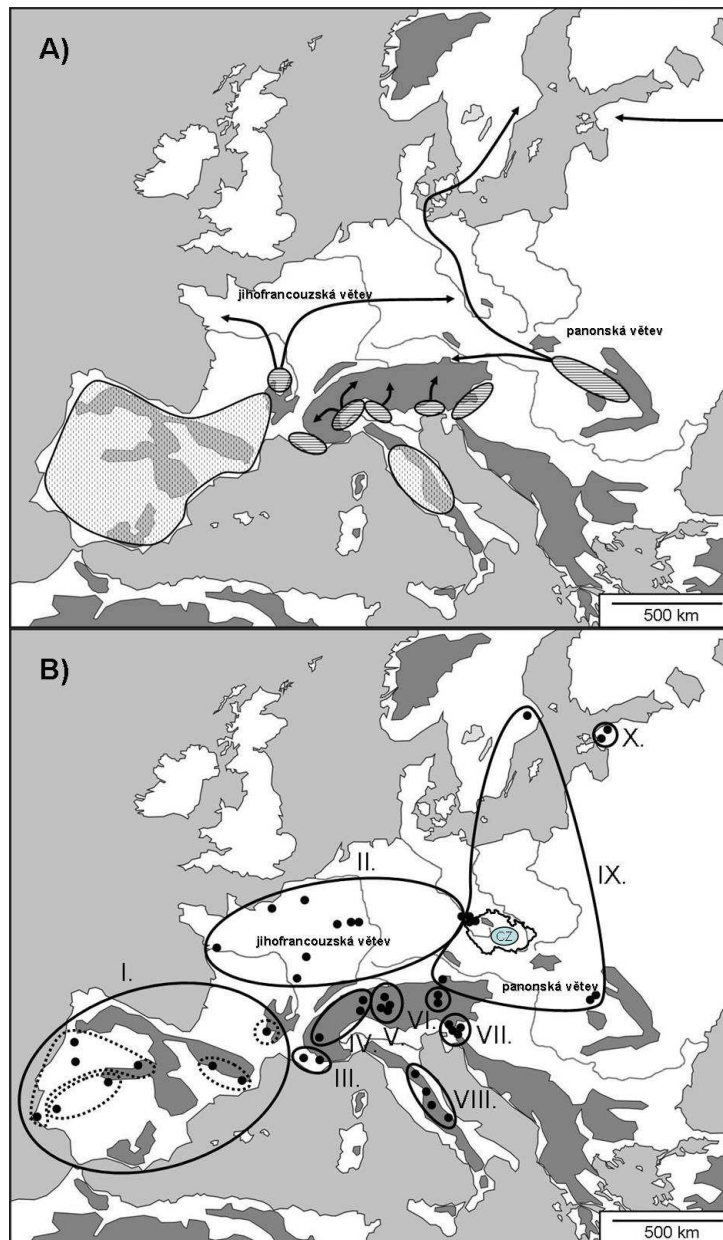
Vedle naší skupiny se v posledních letech hnědáskem chrastavcovým, jako modelovým druhem pro ochranu hmyzu evropských luk, zabývaly i skupiny jiné. Péčí o stanoviště a dopady různých typů hospodaření na přežívání hnědáka chrastavcového se zabývali studie z Velké Británie a Skandinávie, popisující negativní vliv intenzivní seče a pastvy, stejně jako škodlivost ukončení hospodaření a opouštění lokalit, doprovázené postupným zarůstání, až úplným zánikem lokalit. Rozvíjející se aktivní ochrana druhu oživila zájem o tradiční způsoby hospodaření, které pomohly odhalit, jak tento druh dříve perzistoval v krajině (srov. Saarinen et al. 2005; Fowles and Smith 2006; Betzholtz et al. 2007). Podrobnější znalosti druhu umožnily modelovat a předikovat dlouhodobé trendy v přežívání a kvantifikovat

nároky na prostředí, např. minimální velikost a charakteristiky biotopu (srov. Bulman et al. 2007; Early et al. 2008). Schtickzelle et al. (2005a) se zaměřili na poslední zbytky populací h. chrastavcového v jižní Belgii. Využili metodiku PVA (*population viability analysis*), která umožňuje predikovat míru ohrožení populace vymíráním, nebo naopak míru její životaschopnosti. Dále PVA identifikuje faktory přispívající k dlouhodobé perzistenci zkoumaného druhu. Pokusili se modelovat a predikovat jeho budoucnost na základě populační dynamiky, počtu larválních hnízd a míry sukcesního zarůstání sledovaných lokalit. Ukázalo se, že budoucnost belgických metapopulací není dlouhodobě zajištěna. MVP (*minimum viable population*) model odhadl, že k přežití sta generací by bylo třeba 1740 jedinců oproti aktuálním 230 jedincům. Velké fluktuace v počtu hnízd, spolu s degradací a neustálým zmenšováním biotopových plošek, činí tento druh zvlášť náchylným k vymírání. Řešením je zvýšení nosné kapacity prostředí řízenými managementovými zásahy, které by udržely vhodně strukturované biotopové plošky nezbytné pro dlouhodobou perzistenci motýla. Analýza demografických parametrů a disperzních schopností (Baguette & Schtickzelle 2006), odhalila, že metapopulační dynamika je řízena hustotně-závislými faktory. Vnitrodruhové porovnání odhalilo nepřímý vztah mezi populační rychlostí růstu a zvětšením disperzní vzdálenosti. Jedinci se mohou zatoulat při hledání vhodných biotopů, to může generovat selektivní tlaky na jedince s vyššími disperzními tendencemi, naopak u jedinců investujících více do reprodukce to vyústí ve vyšší (meta)populační rychlost růstu. Z ochránářského pohledu jedinci z (meta)populací a druhy obětující se v zájmu reprodukčního snažení jsou více zranitelné stochastickými událostmi. Ukázalo se, že časová změna rychlosti růstu byla mnohem vyšší v metapopulacích s limitovanou mobilitou.

Další směr bádání reflektuje skutečnost, že populace *E. aurinia* vykazují v evropském areálu velkou diverzitu v biotopových nárocích. Zatímco západo- a středoevropské populace sdílejí vazbu na vlhké louky a čertkus luční, populace v jižních částech kontinentu, a vysokohorské populace v Alpách, se v biotopových nárocích dost liší. Junker & Schmidt (2009) demonstrovali velmi nízkou mobilitu a

velmi vysokou denzitu mediteránních populací v Portugalsku, vázaných na živné keře rodu *Lonicera*. a nízkou mobilitu spjatou s absencí protandrie u vysokohorských populací vázaných na hořec *Gentiana acaulis* (Junker et al. 2010). Taková diverzita ekologických nároků přímo volá po fylogeografickém zhodnocení evropského výskytu. To je předmětem nejnovější studie Junkera et al. (in review).

Poslední citovaná práce ukazuje na nezávislou kolonizaci střední a severní Evropy z nejméně dvou refugií (panonského a jihofrancouzského), přičemž obě kolonizační cesty se potkaly právě v oblasti západočeského pohraničí. Populace z Ašského výběžku patří k západní a populace z Doupovských hor a Slavkovského lesa k východní kolonizační větvi. To je ale trochu v rozporu s poznatky o mobilitě motýla, podle nichž by spolu východní a západní populace v západních Čechách měly komunikovat. Jedním z vysvětlení může být, že druh může v oblasti Krušných hor, Chebské pánve a Českého lesa tvořit hybridní zónu, podobně jako třeba myši *Mus musculus* a *M. domesticus* (Bozikova et al. 2005). S německými kolegy připravujeme práci, která tuto oblast podrobněji prozkoumá po populačně-genetické stránce, a to i ve vztahu ke struktuře krajiny (možná migrační bariéra v oblasti města Cheb?).



A) glaciální refugia a následné kolonizační cesty *E. aurinia* B) fylogenetické rozdělení evropských populací *E. aurinia*
 (upraveno podle Junker et al. *In review*)

Jiným směrem studia, s přímou vazbou na ochranu populací, by se měla stát analýza chování ve vztahu k aktivitě druhu. Z dlouhodobého sledování bochovské metapopulace bylo postupně nashromážděno mnoho dat o chování jedinců ve vztahu k denní době, sezóně a struktuře biotopu. Jen malá část byla dosud analyzována (Čiháková 2006), ale už z předběžných analýz se ukázalo např. to, že pro přítomnost druhu nestačí živná rostlina a nektar, ale potřebné jsou i závětrné

struktury jako keře, využívané jako místa pro vyčkávací párovací chování samců. To znovu napovídá na potřebu citlivé maloplošné péče o lokality.

Závěr

Za hlavní nové poznatky, jimiž dlouhodobé studium západočeských populací celoevropsky ohroženého hnědáka chrastavcového přispívá k poznání tohoto druhu a tím i jeho ochraně, pokládám:

1. Demografická struktura českých populací je značně variabilní a to jak mezi sledovanými roky, tak mezi jednotlivými koloniemi či shluky kolonií. Celková odhadnutá velikost populace hnědáka chrastavcového činila přibližně 25 000 jedinců, to je 90 jedinců/ha vhodného biotopu. Nepotvrdila se dřívější pesimistická představa o blížícím se zániku tuzemské populace. Velikost populace vykazovala hustotně denzitní závislost na početnostech jedinců v předchozích letech.
2. Motýl vykazuje klasickou metapopulační dynamiku s migrací mezi koloniemi. Ukázalo se, že je schopen opravdu dlouhých přeletů, kdy bylo zachyceno 51 přeletů > 5 km a z predikcí disperzních funkcí, které ukazují na projenost stávajících populací. Západočeská populace se rozpadá do tří populačních podcelků: Ašského, Sooského a rozsáhlého východního (oblast Mariánských lázní, Tepelska, Slavkovského lesa a Doupovských hor).
3. Pozitivní je, že proti synchronně působícím negativním vlivům, konkrétně vlivům homogenní seče obývaných luk, působí fenologická asynchronnost mezi koloniemi.
4. Nejen hnědásek chrastavcový, ale i ostatní zkoumané druhy syntopicky žijících hnědásků a perleťovců potvrdily domněnku o existenci „trade-off“ mezi životem ve velkých denzitách a malou mobilitou jedinců na straně jedné, a životem

v malých densitách a velkou mobilitou na straně druhé. Výber strategie určuje distribuce zdrojů v krajině, jako jsou např. živné a nektaronosné rostliny.

Hlavní doporučení pro ochranu druhu v ČR, a tím i ochranu motýlí fauny střeoevropských podhorských polopřirozených vlhkých luk, jsou:

1. Urychlená náprava legislativních pochybení, týkajících se statutu ochrany druhu, tj. zahrnutí hnědáka chrastavcového do vyhlášky o chráněných druzích. Schválení záchranného programu, do něhož by byly zahrnuty i nejnovější poznatky, protože motýl může sloužit jako deštníkový druh pro ochranu celého fenoménu západočeských vlhkých podhorských luk.
2. Protože drtivá většina stávajících populací je plošně omezená, ochrana musí začít od péče o stanoviště stávajících populací, s důrazem na požadavky konkrétních lokalit. V dnešní době je už prakticky nemožné vrátit se k tradičnímu extenzivnímu hospodaření, jako vhodnou alternativou se ukazují např.: mozaikovitá seč vhodná na plošně omezená a nepřístupná území, pásovitá seč pro větší celky, a konečně pastva s citlivě nastaveným počtem pasoucích jedinců. Do budoucna je nezbytné rozšířit vhodnou péči i vně současných kolonií, umožnit jejich postupnou expanzi.
3. Strategii ochrany nelze omezit jen na konkrétní zájmové lokality. Je třeba se vydat cestou biologizace hospodaření v širší krajině. Jako velmi účinný nástroj by mohli fungovat AES, ale je nutná revize stávajících dotačních titulů a podmínek, za jakých jsou poskytovány.
4. V monitoringu doporučuji pokračovat každoročním sčítáním larválních hnízd v celém areálu rozšíření, za účelem sledování dlouhodobých trendů ve vývoji české populace h. chrastavcového.
5. Strategie ochrany by měla být prováděna nejen orgány státní ochrany přírody, ale velká část opatření by měla být soustředěna do rukou regionálně působících

nevládních organizací, za pomoci co nejširší veřejnosti. Už v minulosti se osvědčil neocenitelný přínos lokálně působících dobrovolníků při pátrání po nových lokalitách. Lokálně působící subjekty nejlépe znají historický kontext, vlastnické poměry apod. na jednotlivých lokalitách a zpravidla nejefektivněji realizují ochranná opatření.

Zapojení veřejnosti pokládáme za závažný úkol, protože většina oblastí výskytu je chudou oblastí bez větších lákadel pro návštěvnícký ruch. Přítomnost evropsky ohroženého motýla ovšem svědčí o kvalitě přírodního prostředí, a mohla by se stát značkou kvality pro ekoturistiku a agroturistiku. Motýl by se též mohl stát vlajkovým druhem pro péči o přírodní stanoviště Doupovských hor, jež jsou v současnosti ohroženy postupující sukcesí.

Literatura:

- Anděra M., Horáček I. (2005) *Poznáváme naše savce*, 2. doplněné vydání, Sobotales, Praha, pp. 328.
- Anthes N., Fartmann T., Hermann G. and Kaule G (2003) Combining larval habitat quality and metapopulation structure – the key for successful management of pre-alpine *Euphydryas aurinia* colonies. *Journal of Insect Conservation*. 7: 175–185.
- Baguette M. (2003) Long distance dispersal and landscape occupancy in a metapopulation of the cranberry fritillary butterfly. *Ecography*. 26: 153–160.
- Baguette M. & Schtickzelle N. (2003) Local population dynamics are important to the conservation of metapopulations in highly fragmented landscapes. *Journal of Applied Ecology*. 40: 404–412.
- Baguette M., Mennechez G., Petit S., Schtickzelle N. (2003) Effect of habitat fragmentation on dispersal in the butterfly *Proclossiana eunomia*. *Comptes Rendus Biologie*. 326: 200–209.
- Baguette M. & Schtickzelle N. (2006) Negative relationship between dispersal distance and demography in butterfly metapopulations. *Ecology*. 87: 648–654.

- Balmer O. & Erhardt A. (2000) Consequences of succession on extensively grazed grasslands for central European butterfly communities: Rethinking conservation practices. *Conservation Biology*. 14: 746–757.
- Begon M., Harper J.L., Townsend C.R.(1996) *Ecology*, Blackwell,Oxford, p. 577.
- Beneš J., Konvička M., Dvořák J., Fric Z., Havelda Z., Pavličko A., Vrabec V., Weidenhoffer Z. (2002) Butterflies of the Czech Republic: Distribution and Conservation – I, II, SOM, Prague, pp. 857. (in Czech with English summaries).
- Betzholtz P.E., Ehrig A., Lindeborg M and Dinnétz P. (2007) Food plant density, patch isolation and vegetation height determine occurrence in a Swedish metapopulation of the marsh fritillary *Euphydryas aurinia* (Rottemburg 1775) (Lepidoptera, Nymphalidae). *Journal of Insect Conservation*. 11: 343–350.
- BirdLife International (2004). Birds in the European Union: a status assessment. Wageningen, the Netherlands, BirdLife International.
- Boggs C.L. & Ross C.L. (1993) – Effect of adult food limitation on life history traits in *Speyeria mormonia* (Lepidoptera: Nymphalidae). *Ecology*. 74: 433–441.
- Bozikova E., Munclinger P., Teeter K.C., Tucker P.K., Macholan M., Pialek J.(2005) Mitochondrial DNA in the hybrid zone between *Mus musculus musculus* and *Mus musculus domesticus*: a comparison of two transects. *Biological Journal of the Linnean Society*. 84: 363–378.
- Brown V.K., Gibson C.W.D., Sterling P.H. (1990) The mechanisms controlling insect diversity in calcareous grasslands. In: Hillier S.H., Walton D.W.H., Wells D.A. (eds.), *Calcareous Grasslands-Ecology and Management*. Bluntisham Books, Bluntisham, pp. 79–87.
- Bulman C.R., Wilson R.J., Holt A.R. & Bravo L.G., Early R.I., Warren M.S. & Thomas C.D. (2007) Minimum viable metapopulation size, extinction debt, and the conservation of a declining species. *Ecological Applications*. 17: 1460–1473.
- Çilgi T. & Jepson P.C. (1995) The risks posed by deltamethrin drift to hedgerow butterflies. *Environmental Pollution*. 87: 378–386.
- Cizek O. & Konvicka M. (2005) What is a patch in a dynamic metapopulation? Mobility of an endangered woodland butterfly, *Euphydryas maturna*. *Ecography*. 28: 791–800.

- Cowley M.J.R., Thomas C.D., Wilson R.J., León-Cortés J.L., Gutiérrez D., Bulman C.R. (2001) Density–distribution relationships in British butterflies. II. An assessment of mechanisms. *Journal of Animal Ecology*. 70: 426–441.
- Čiháková V. (2006) Chování a biomechanika kriticky ohroženého hnědáka chrastavcového (*Euphydryas aurinia*). Magisterska práce, Přírodovědecká fakulta, Jihočeská Univerzita v Českých Budějovicích, pp. 39.
- Dolek M. & Geyer A. (2002) Conserving biodiversity on calcareous grasslands in the Franconian Jura by grazing: a comprehensive approach. *Biological Conservation* 104: 351–360.
- Dolný A., Bárta D., Waldhauser M., Holuša O., Hanel L., Lízler R. (2007) Vážky České republiky [The Dragonflies of the Czech Republic]. Ekologie, ochrana a rozšíření [Ecology, Conservation and Distribution]. Český svaz ochránců přírody Vlašim, pp. 672.
- Dover J. & Settele J. (2009) The influences of landscape structure on butterfly distribution and movement: a review. *Journal of Insect Conservation*. 13: 3–27.
- Drechsler M., Wätzold F., Johst K., Bergmann H. & Settele J. (2007) A model-based approach for designing cost-effective compensation payments for conservation of endangered species in real landscapes. *Biological Conservation*. 140: 174–186.
- Early R., Anderson B., Thomas C.D. (2008) Using habitat distribution models to evaluate large-scale landscape priorities for spatially dynamic species. *Journal of Applied Ecology*. 45: 228–238.
- EC (2006). LIFE and European forests. European Communities, 2006. Available at: http://ec.europa.eu/environment/life/publications/lifepublications/lifefocus/documents/forest_lr.pdf [accessed 20 August 2010].
- EC (2007) Report from the Commission to the Council and the European Parliament of 19 March 2007 on implementation of Council Directive 91/676/EEC concerning the protection of waters against pollution caused by nitrates from agricultural sources for the period 2000–2003. COM(2007)120 final. European Commission, Brussels. Available at: <http://eurlex.europa.eu/LexUriServ/LexUriServ.do?uri=COM:2007:0120:FIN:EN:PDF> [accessed 20 August 2010].
- EC (2010). Green Paper on Forest Protection and Information in the EU: Preparing forests for climate change. COM(2010)66 final. Available at: <http://eurlex.europa.eu/LexUriServ/LexUriServ.do?uri=COM:2010:0066:FIN:EN:PDF> [accessed 20 August 2010].

- EEA (2009). Progress towards the European 2010 biodiversity target – indicator fact sheets. Compendium to EEA Report No 4/2009. Available at: www.eea.europa.eu/publications/progress-towards-the-european-2010-biodiversity-target-indicator-factsheets [accessed 13 July 2010]
- EEA (2010). The state of biodiversity in major ecosystems. EEA Report No 5/2010 European Environment Agency, Copenhagen, Denmark. Available at: <http://www.eea.europa.eu/publications/assessing-biodiversity-in-europe-84/#documentContent> [accessed 04 Oct 2010].
- Ehrlich P.R. & Murphy D.D. (1987) Conservation lessons from long-term studies of checkerspot butterflies. *Conservation Biology*. 1: 122–131.
- Ehrlich P.R. & Hanski I. (2004) On the Wings of Checkerspots: a Model system for Population Biology. Oxford Univ, Press, pp. 371.
- Enfjäll K & Leimar O (2005) Density-dependent dispersal in the Glanville fritillary, *Melitaea cinxia*. *Oikos*. 108: 465–472.
- ETC/BD (2008). Habitats Directive Article 17 Report (2001–2006). Available at: <http://biodiversity.eionet.europa.eu/article17> [accessed 12 August 2010].
- Evans A. (1997) The importance of mixed farming for seed-eating Burda in the UK. In: Farming and Burda in Europe: Common Agricultural Policy and its Implications for Bird Conservation (eds.) Pain D.J. & Pienkowski M.W.. Academic Press, San Diego, CA, pp. 331–351.
- Fahrig L. (1997) Relative effects of habitat loss and fragmentation on population extinction. *Journal of Wildlife Manage.* 61: 603–610.
- Fajčík J. (2003): Motýle strednej a severnej Európy. Určovanie, rozšírenie, stanovište, bionómia. Jaroslav Fajčík, Bratislava. pp. 173
- Fartmann T., Gunnemann H., Salm P., Schröder E. (2002) Berichtspflichten in Nature-2000-gebieten. empfehlungen zur erfassung der arten des anhangs II und charakterisierung und lebensraumtypen des anhang I der FFH-richtlinie. *Angewandte Landschaftsökologie*, pp. 42.
- Feber R. E., Firbank L. G., Johnson P. J. and Macdonald D. W. (1997) The effects of organic farming on pest and non-pest butterfly abundance. *Agriculture, Ecosystems & Environment*. 64: 133–139.

- Fox R., Asher J., Brereton T., Roy D., Warren M. (2006) The State of Butterflies in Britain and Ireland. Nature Bureau, Newbury, pp. 112.
- Fowles A.P. & Smith R.G. (2006) Mapping the habitat quality of patch networks for the Marsh Fritillary *Euphydryas aurinia* (Rottemburg 1775) (Lepidoptera, Nymphalidae) in Wales. *Journal of Insect Conservation*. 10: 161–177.
- Franzen, M. & Nilsson, S.G. (2010) Both population size and patch quality affect local extinctions and colonizations. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Science*. 277: 79–85.
- Fric Z. & Konvicka M. (2007) Dispersal kernels of butterflies: Power-law functions are invariant to marking frequency. *Basic and Applied Ecology*. 8: 377–386.
- Fric Z., Klímová M., Hula V., Konvička M. (2005) Caterpillars of *Argynnis aglaja* (Linnaeus, 1758) (Lepidoptera, Nymphalidae) feeding on *Bistorta major*. *Atalanta*. 36: 119–121.
- Fric Z., Hula V., Klimova M., Zimmermann K. & Konvicka M. (2010) Dispersal of four fritillary butterflies within identical landscape. *Ecological Research*. 25: 543–552.
- Hanski I. (1994) A practical model of metapopulation dynamics. *Journal of Animal Ecology*. 63: 151–162.
- Hanski I. (1999) Metapopulation ecology. Oxford University Press, Oxford pp. 328.
- Hanski I., Moilanen A., and Gyllenberg G. (1996) Minimum viable metapopulation size. *American Naturalist*. 147: 527–541.
- Hanski I. & Singer M.C. (2001) Extinction-colonization dynamics and host-plant choice in butterfly metapopulations. *American Naturalist*. 158: 344–353.
- Hanski I., Alho J. and Moilanen A. (2000) Estimating the parameters of survival and migration of individuals in metapopulations. *Ecology*. 81: 239–251.
- Harrison S. & Taylor A.D. (1997) Empirical evidence for metapopulation dynamics. In: Hanski I. and Gilpin M. E., (eds.) Metapopulation biology: ecology, genetics and evolution. Academic Press, San Diego, USA, pp. 27–42.
- Hill J.K., Thomas C.D., Huntley B. (1999). Climate and habitat availability determine 20th century changes in a butterfly's range margin. *Proceedings of Royal Society London B*. 266: 1197–1206.

- Hula V., Konvicka M., Pavlicko A. & Fric Z. (2004) Marsh Fritillary (*Euphydryas aurinia*) in the Czech Republic: monitoring, metapopulation structure, and conservation of an endangered butterfly. *Entomologica Fennica*. 15: 231–241.
- Humbert J-Y., Ghazoul J. & Walter T. (2009) Meadow harvesting techniques and their impacts on field fauna. *Agriculture, Ecosystems & Environment*. 130: 1–8.
- Ihse M. (1995) Swedish agricultural landscapes – patterns and changes during the last 50 years, studied by aerial photos. *Landscape and Urban Planning*. 31: 21–37.
- Jeannereta P., Schüpbacha B., Pfiffnerb L., Herzoga F. & Waltera T. (2003) The Swiss agri-environmental programme and its effects on selected biodiversity indicators. *Journal for Nature Conservation*. 11: 213-220
- Johst K., Drechsler M., Thomas J. & Settele J. (2006) Influence of mowing on the persistence of two endangered large blue butterfly species. *Journal of Applied Ecology*. 43: 333–342.
- Junker M. & Schmitt T. 2009: Demography, dispersal and movement patterns of *Euphydryas aurinia* (Lepidoptera: Nymphalidae) in the Iberian Peninsula: an alarming example in an increasingly fragmented landscape? *Journal of Insect Conservation*. 14: 237–246.
- Junker M., Wagner S., Gros P., Schmitt T. (2010) Changing demography and dispersal behaviour: ecological adaptation in an alpine butterfly. *Oecologia*. 164: 971–980.
- Junker M., Zimmermann M., Cassel-Lundhagen A., Gros P., Konvicka M., Nève G., Rákossy L., Tamaru T., Schmitt T. Three in one – multiple faunal elements within an endangered European butterfly. *Molecular Phylogenetics and Evolution*. (submitted).
- Kadlec T., Vrba P., Kepka P., Schmitt T. & Konvicka M. (2010) Tracking the decline of the once-common butterfly: delayed oviposition, demography and population genetics in the hermit *Chazara briseis*. *Animal Conservation*. 13: 172–183.
- Kalkman V.J., Boudot J.P., Bernard R., Conze K.J., De Knijf G., Dyatlova E., Ferreira S., JoviaŃ M., Ott J., Riservato E. and Sahlaon G. (2010) European Red List of Dragonflies. Luxembourg, Publications Office of the European Union.
- Kerr J.T., Sugar A., Packej L. (2000) Indicator taxa, rapid biodiversity assessment, and nestedness in an endangered ecosystem. *Conservation Biology*. 14: 1726–1734.

- Kleijn D. & Sutherland W.J. (2003) How effective are European agri-environment schemes in conserving and promoting biodiversity? *Journal of Applied Ecology*. 40: 947–969.
- Kleijn D., Berendse F., Smit R. & Gilissen N. (2001) Agri-environment schemes do not effectively protect biodiversity in Dutch agricultural landscapes. *Nature*. 413: 723–725.
- Kleijn D., Baquero R.A., Clough Y., Di'az M., De Esteban J., Ferna' ndez F., Gabriel D., Herzog F., Holzschuh A., Jo' hl R., Knop E., Kruess A., Marshall E.J.P., Steffan-Dewente, I., Tschardtke T., Verhulst J., West T.M., Yela J.L. (2006) Mixed biodiversity benefits of agri-environment schemes in five European countries. *Ecological Letters* 9: 243–254.
- Kolev Z. (2003) On the distribution, ecology and conservation status of *Brenthis ino* (Rottemburg 1775) and *Kirinia climene* (Esper (1783)) in Bulgaria (Lepidoptera: Nymphalidae). *Linneana-Belgica*. 19: 165–172.
- Konvicka M., Hula V. & Fric Z. (2003) Habitat of pre-hibernating larvae of the endangered butterfly *Euphydryas aurinia* (Lepidoptera: Nymphalidae): What can be learned from vegetation composition and architecture? *European Journal of Entomology*. 100: 313–322.
- Konvicka M., Hula V. & Fric Z. (2005) *Picromerus bidens* (Heteroptera: Pentatomidae) as predator of the Checkerspot *Euphydryas aurinia* (Lepidoptera: Nymphalidae) *Entomologyca Fennica*. 16: 233–236.
- Konvicka M., Zimmermann K., Klimova M., Hula V., Fric Z. Inverse link between local density and mobility in butterfly populations: a field evidence from multiple co-occurring species. (*submitted*).
- Konvička M. Beneš J., Čížek O., Kopeček F., Konvička O., Vífaz L. (2008) How too much care kills species: Grassland reserves, agri-environmental schemes and extinction of *Colias myrmidone* butterfly from its former stronghold. *Journal of Insect Conservation*. 12: 519–525.
- Krauss J., Steffan-Dewenter J. & Tschardtke T. (2003) Local species immigration, extinction, and turnover of butterflies in relation to habitat area and habitat isolation. *Oecologia*. 137: 591–602.
- Kuussaari M., Bommarco R., Heikkinen R.K., Helm A., Krauss J., Lindborg R., Öckinger E., Pärtel M., Pino J., Rodà F., Stefanescu C., Teder T., Zobel M. and

- Steffan-Dewenter I. (2009) Extinction debt: a challenge for biodiversity conservation. *Trends in Ecology & Evolution*. 24: 564–571
- Lebreton J., Burnham K.P., Clobert J., Anderson D.R. (1992) Modelling survival and testing biological hypotheses using marked animals: a unified approach with case studies. *Ecological Monographs*. 62: 67–118.
- Liu W.H., Wang Y.F. & Xu R.M. (2006) Habitat utilization by ovipositing females and larvae of the Marsh fritillary (*Euphydryas aurinia*) in a mosaic of meadows and croplands. *Journal of Insect Conservation*. 10: 351–360.
- Lomov B., Keith D., Britton D., Hochulli D. (2006) Are butterflies and moths useful indicators for restoration monitoring? A pilot study in Sydney's cumberlands plain woodland. *Ecological Management & Restoration*. 7: 204–210.
- Maes D. & Van Dyck H. (2001) Butterfly diversity loss in Flanders (north Belgium): Europe's worst case scenario? *Biological Conservation*. 99: 263–276.
- Marini L., Fontana P., Battisti A., Gaston K.J. (2009) Agricultural management, vegetation traits and landscape drive orthopteran and butterfly diversity in a grassland–forest mosaic: a multi-scale approach. *Insect Conservation and Diversity*. 2: 213–220.
- Matter S.F., Roland J., Moilanen A., Hanski I. (2004) Migration and survival of *Parnassius smintheus*: Detecting effects of habitat for individual butterflies. *Ecological Application* 14: 1526–1534.
- Menendez R., Gutierrez D., Thomas C.D. (2002) Migration and Allee effects in the six-spot burnet moth *Zygaena filipendulae*. *Ecological Entomology*. 27: 317–325.
- Metodika k provádění nařízení vlády č. 79/2007 Sb., o podmínkách provádění agroenvironmentálních opatření, ve znění nařízení vlády č. 114/2008 Sb. a nařízení vlády č. 45/2009 Sb. Dostupne na: <http://www.szif.cz/irj/portal/anonymus/eafrd/osa2/1/13>.
- Mikátová B., Vlašín M., Zavadil V. (eds.) (2001): Atlas rozšíření plazů v České republice. Atlas of the distribution of reptiles in the Czech Republic, AOPK ČR, Brno, Praha. pp. 258.
- Moravec J. (ed.) (1994): Atlas rozšíření obojživelníků v České republice. Atlas of Czech amphibians, Národní muzeum, (zoologické odd.), Praha. pp. 136.

- Morris M.G. (1969) Differences Between the Invertebrate Faunas of Grazed and Ungrazed Chalk Grassland. II. The Heteropterous Fauna. *Journal of Applied Ecology*. 6: 475–487.
- Morris M.G. (2000) The effects of structure and its dynamics on the ecology and conservation of arthropods in British grasslands. *Biological Conservation*. 95: 129–142.
- Morris M.G. & Rispin W.E. (1988) A beetle fauna of oolitic limestone grassland, and the responses of species to conservation management by different cutting regimes. *Biological Conservation*. 43: 87–105.
- Morris W.F., Pfister C.A., Tuljapurkar S., Haridas C.V., Boggs C.L., Boyce M.S., Bruna E.M., Church D.R., Coulson T., Doak D.F., Forsyth S., Gaillard J.M., Horvitz C.C., Kalisz S., Kendall B.E., Knight T.M., Lee C.T., Menges E.S. (2008) Longevity can buffer plant and animal populations against changing climatic variability. *Ecology*. 89: 19–25.
- Newton I. & Wyllie I. (1992) Recovery of sparrowhawk population in relation to declining pesticide contamination. *Journal of Applied Ecology*. 29: 476–484.
- Nieminen M., Winter M.C., Fortelius W., Schöps K. & Hanski I. (2001) Experimental confirmation that inbreeding depression increases extinction risk in butterfly populations. *American Naturalist*. 157: 237–244.
- Nieto A. & Alexander K.N.A. (2010). European Red List of Saproxyllic Beetles. Luxembourg, Publications Office of the European Union.
- O'Brien D.M., Boggs C.L., Fogel M.L. (2004) Making eggs from nectar: the role of life history and dietary carbon turnover in butterfly reproductive resource allocation. *Oikos*. 105: 279–291.
- Öckinger E., Erikssona A.K. & Smith H.G. (2006) Effects of grassland abandonment, restoration and management on butterflies and vascular plants. *Biological Conservation* 133: 291–300.
- Orsini L., Wheat C.W., Haag C.R., Kvist J., Frilander M.J., Hanski I. (2009) Fitness differences associated with *Pgi* SNP genotypes in the Glanville fritillary butterfly (*Melitaea cinxia*). *Journal of Evolutionary Biology*. 22: 367–375.
- Peach W.J. Lovett L.J. Wotton S.R. and Jeffs C. (2001) Countryside stewardship delivers ciril buntings (*Emberiza cirilus*) in Devon, UK. *Biological Conservation*. 101: 361–373.

- Petit S., Moilanen A., Hanski I., Baguette M. (2001) Metapopulation dynamics of the bog fritillary butterfly: movements between habitat patches. *Oikos*. 92: 491–500.
- Peter B. & Walter T. (2001) Heuschrecken brauchen ökologische Ausgleichsflächen. *Agrarforschung*. 8: 452–457.
- Potts G.R. & Aebischer N.J. (1991) Modelling the population dynamics of grey partridge: conservation and management. In: Perrins C.M., LeBreton J.-D., Hirons G.J.M. (eds.) *Bird Population Studies: their Relevance to Management*. Oxford University Press, Oxford, pp. 3–23.
- Pereira H., Domingos T. and Vicente L., (2001) Portugal Millennium Ecosystem Assessment: State of the Assessment Report. A contribution to the Millennium Ecosystem Assessment, prepared by the Portugal Sub-Global Assessment Team. Available at: www.millenniumassessment.org/documents_sga/Portugal%20MA_State_of_the_Assessment.pdf [accessed 25 August 2010].
- Pöyry J., Lindgren S., Salminen J., Kuussaari M. (2004). Restoration of butterfly and moth communities in seminatural grasslands by cattle grazing. *Ecological Applications*. 14: 1656–1670.
- Pöyry J., Lindgren S., Salminen J., Kuussaari M. (2005) Responses of butterfly and moth species to restored cattle grazing in semi-natural grasslands. *Biological Conservation*. 3: 465–478.
- Pywell R.F., Warman E.A., Sparks T.H., Greatorex-Davies J.N., Walker K.J., Meek W.R., Carvell C., Petit S., Firbank L.G. (2004). Assessing habitat quality for butterflies on intensively managed arable farmland. *Biological Conservation*. 118: 313–325.
- Ricketts T.H. (2001) The matrix matters: effective isolation in fragmented landscapes. *American Naturalist*. 158: 87–99.
- Robertson J., Eknert B. and Ihse M. (1990) Habitat analysis from infra-red serial photographs and the conservation of birds in Swedish agricultural landscapes. *Ambio*. 14: 195–203.
- Saarinen, K., Juntunen, J. & Valtonen, A. (2005) Resumed forest grazing restored a population of *Euphydryas aurinia* (Lepidoptera: Nymphalidae) in SE Finland. *European Journal of Entomology*. 102: 683–690.

- Santos T., Telleria J.L., Diaz M., Carbonell R. (2006) Evaluating the benefits of CAP reforms: Can afforestations restore bird diversity in Mediterranean Spain? *Basic and Applied Ecology*. 7: 483–495.
- Schneider C. (2003) The influence of spatial scale on quantifying insect dispersal: an analysis of butterfly data. *Ecological Entomology*. 28: 252–256.
- Schneider C., Dover J. and Fry G.L.A. (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.
- Spitzer L., Benes J., Dandova J., Jaskova V., Konvicka M. (2009) The Large Blue butterfly, *Phengaris [Maculinea] arion*, as a conservation umbrella on a landscape scale: the case of the Czech Carpathians. *Ecological Indicators*. 9: 1056–1053.
- Schtickzelle N. & Baguette M. (2003) Behavioural responses to habitat patch boundaries restrict dispersal and generate emigration–patch area relationships in fragmented landscapes. *Journal of Animal Ecology*. 72: 533–545.
- Schtickzelle N., Chouff J., Goffart P., Fichet V. & Baguette M. (2005a) Metapopulation dynamics and conservation of the Marsh Fritillary butterfly: Population viability analysis and management options for a critically endangered species in Western Europe. *Biological Conservation*. 126: 569–581.
- Schtickzelle N., WallisDeVries M.F., Baguette M. (2005b) Using surrogate data in population viability analysis: the case of the critically endangered cranberry fritillary butterfly. *Oikos*. 109: 89–100.
- Schtickzelle N., Mennechez G. & Baguette M. (2006) Dispersal depression with habitat fragmentation in the bog fritillary butterfly. *Ecology*. 87: 1057–1065.
- Šťastný K., Bejček V., Hudec K. (2006) Atlas hnízdního rozšíření ptáků v české republice. Aventinum, pp. 463.
- Temple H.J. & Cox N.A. (2009). European Red List of Amphibians. Luxembourg, Office for Official Publications for the European Communities.
- Temple, H.J. & Terry, A., 2007. The Status and Distribution of European Mammals. Luxembourg, Office for Official Publications of the European Communities, pp. 48.

- Thomas J.A. (1984) The behaviour and habitat requirements of *Maculinea nausithous* (the Dusky large blue butterfly) and *M. teleius* (the scarce large blue) in France. *Biological Conservation*. 28: 325–347.
- Thomas J.A. (2005) Monitoring change in the abundance and distribution of insects using butterflies and other indicator groups. *Philosophical Transaction of the Royal Society of London, B*. 360: 339–357.
- Thomas J.A. Telfer M.G., Roy D.B., Preston C.D., Greenwood J.J.D., Asher J., Fox R., Clarke R.T. and Lawton J.H. (2004) Comparative losses of british butterflies, birds, and plants and the global extinction crisis. *Science*. 303: 1879–1881.
- Thomas J.A. Simcox D.J. Clarke R.T. (2009) Successful conservation of a threatened *Maculinea* butterfly. *Science*. 325: 80–83.
- Travis J.M.J., Murrell D.J., Dytham C. (1999) The evolution of density-dependent dispersal. *Proceedings of the Royal Society B-Biological*. *Science*. 266: 1837–1842.
- Turchin P. (1996) Fractal analyses of animal movement: a critique. *Ecology*. 77: 2086–2090
- Van Swaay C.A.M. & Warren M.S. (1999). Red Data Book of European Butterflies (Rhopalocera). Nature and Environment No. 99, Council of Europe Publishing, Strasbourg.
- Van Swaay, C., Cuttelod, A., Collins, S., Maes, D., López Munguira, M., Šašić, M., Settele, J., Verovnik, R., Verstrael, T., Warren, M., Wiemers, M. and Wynhof, I. (2010a). European Red List of Butterflies Luxembourg: Publications Office of the European Union.
- Van Swaay, C.A.M., Van Strien, A.J., Harpke, A., Fontaine, B., Stefanescu, C., Roy, D., Maes, D., Kühn, E., Öunap, E., Regan, E., Švitra, G., Heliölä, J., Settele, J., Warren, M.S., Plattner, M., Kuussaari, M., Cornish, N., Garcia Pereira, P., Leopold, P., Feldmann, R., Jullard, R., Verovnik, R., Popov, S., Brereton, T., Gmelig Meyling, A., Collins, S. (2010b). The European Butterfly Indicator for Grassland species 1990–2009. Report VS2010.010, De Vlinderstichting, Wageningen.
- Veen P., Jefferson R., de Smidt J. and de Straaten J.V. (eds.) (2009). Grasslands in Europe — of high nature value. KNNV publishing. Available at: www.efnecp.org/download/Grasslands-in-Europe-brochure.pdf [accessed 22 July 2010].

- WallisDeVries M.F., Poschlod P. and Willems J.H. (2002) Challenges for the conservation of calcareous grasslands in northwestern Europe: integrating the requirements of flora and fauna. *Biological Conservation*. 104: 265–273.
- Wahlberg N., Moilanen A. and Hanski I. (1996) Predicting the occurrence of species in fragmented landscapes. *Science*. 273: 1536–1538.
- Wahlberg N., Klemetti T. & Hanski I. (2002) Dynamic populations in a dynamic landscape: the metapopulation structure of the marsh fritillary butterfly. *Ecography*. 25: 224–232.
- Wang R., Wang Y., Chen J., Lei G. & Xu R. (2004) Contrasting movement patterns in two species of chequerspot butterflies, *Euphydryas aurinia* and *Melitaea phoebe*, in the same patch network. *Ecological Entomology*. 29: 367–374.
- Warren M.S. (1994) The UK status and suspected metapopulation structure of a threatened European butterfly, the Marsh Fritillary *Euphydryas aurinia*. *Biological Conservation*. 67: 239.
- Warren M.S., Hill J.K., Thomas J.A., Asher J., Fox R., Huntley B., Roy D.B., Telfer M.G., Jeffcoate S., Harding P., Jeffcoate G., Willis S.G., Greatorex-Davies J.N., Moss D., Thomas C.D. (2001). Rapid responses of British butterflies to opposing forces of climate and habitat change. *Nature*. 414: 65–69.
- Webb N.R. (1986) Heathlands. Collins, London, pp. 350.
- Wynhoff I. (1998) Lessons from the reintroduction of *Maculinea teleius* and *M. nausithous* in the Netherlands. *Journal of Insect Conservation*. 2: 47–57.
- Zimmermann K., Fric Z., Filipova L. & Konvicka M. (2005) Adult demography, dispersal and behaviour of *Brenthis ino* (Lepidoptera: Nymphalidae): How to be a successful wetland butterfly. *European Journal of Entomology*. 102: 699–706.
- Zimmermann K., Konvicka M., Fric Z. & Cihakova V. 2009: Demography of a large and common butterfly: *Argynnis aglaja* (Lepidoptera, Nymphalidae) studied by mark-recapture. *Polish Journal of Ecological*. 57: 715–727.
- Zimmermann K., Hula V., Fric Z. & Konvicka M. (2010) Příběh evropsky významného druhu hnědáka chrastavcového: Devět let monitoringu a ochrany v západních Čechách. [A butterfly of Community interest, the Marsh fritillary: Nine years of monitoring and conservation in Western Bohemia]. In: Brabec J. (ed.): Přírodní Fenomény a Zajímavosti Západních Čech. Mezi Lesy, Prostiboř, pp. 85–99.

Zimmermann, K., Blazkova, P., Cizek, O., Fric, Z., Hula, V., Kepka, P., Novotny, D., Slamova, I. & Konvicka, M. (2011) Adult demography in the Marsh fritillary butterfly, *Euphydryas aurinia* (Rottenburg, 1775) in the Czech Republic: patterns across sites and seasons. *European Journal of Entomology*. (in press ID EJE-10-205.R1)

Zimmermann K., Fric, Z., Jiskra P., Kopeckova M., Vlasárek P., Zapletal M. and Konvicka M Mark-recapture on large spatial scale reveals long distance dispersal in the Marsh Fritillary, *Euphydryas aurinia*. *Ecological Entomology*.(submitted)

(2078/92) Council Regulation (EEC) No 2078/92 of 30 June 1992 on agricultural production methods compatible with the requirements of the protection of the environment and the maintenance of the countryside. Available at: <http://eur-lex.europa.eu/LexUriServ/LexUriServ.do?uri=CELEX:31992R2078:EN:HTML>

Příloha I.

Zimmermann K., Konvicka M., Fric Z. & Cihakova V. (2009) Demography of a large and common butterfly: *Argynnis aglaja* (Lepidoptera, Nymphalidae) studied by mark-recapture. *Polish Journal of Ecology*. 57: 715–727.

Abstract

Much of the research into the demography of butterflies conducted in Europe during the last few decades focused on rapidly declining or, on the other hand, expanding species, whereas species with stable trend tend to be neglected by researchers. *Argynnis aglaja*, a widely distributed inhabitant of semi-natural grasslands, represents a suitable model for studying patterns of landscape persistence of not-yet-threatened grassland insects. Using mark-recapture method conducted for one season on humid meadows in Western Bohemia, Czech Republic, we show that this large-bodied species is capable to form large and dense populations, reaching densities of over 250 individuals per hectare. The adults were relatively long-living, an average female longevity (11.8 d) was over twice as high as an average male longevity (4.6 d), with maxima being 22 (a male) and 30 (a female) days. The prolonged female lifespan is beneficial for a species that do not emerge with fully-matured eggs and oviposits singly over large areas. Modelling mobility, well-approximated by an inverse-power function, predicted that about one individual in a thousand would cross the distance of 1000 meters. We conclude that the satisfactory conservation status of *A. aglaja* stems from its capability to reach high local densities combined with a good dispersal power.

Zhodnocení viz. kapitola: **Shrnutí výsledků disertační práce.**

Kamil Zimmermann sebral většinu z datového souboru, provedl většinu analýz a podílel se na sepsání publikace.

Příloha II.

Zimmermann K., Blazkova P., Cizek O., Fric Z., Hula V., Kepka P., Novotny D., Slamova I. & Konvicka M. (2011) Adult demography in the Marsh fritillary butterfly, *Euphydryas aurinia* (Rottenburg 1775) in the Czech Republic: patterns across sites and seasons. *European Journal of Entomology*. (in press ID EJE-10-205.R1)

Abstract

The Marsh fritillary (*Euphydryas aurinia*) (Lepidoptera: Nymphalidae) has suffered a decline across Europe, including the Czech Republic. Current conservation strategies rely on prevention of habitat loss and degradation, and increase of habitat quality and connectivity via promoting traditional grasslands management. We investigated the population structure and adult demography parameters within a single population for eight years (*single system*), and in all known Czech populations (*multiple populations*) for a single year, using mark-recapture methods. Patterns of adult demography displayed a substantial variation, both among years within the single system, and among multiple populations in a single year. Within the single system, the date of beginning of adult flight varied by 18 days throughout the years, and the total annual numbers varied with the coefficient of variation 0.40 (males fluctuating more than females). The average density was ca 80 adults/ha. The population size displayed density-dependence, i.e. decreases following years with high adult numbers, with equilibrium density 90 individuals/ha. The average density from *multiple populations* was ca 120 individuals/ha. The estimated total Czech population was 25 000 individuals (17 000 males / 9 000 females) in 2007, not signalling imminent extinction threat. The regional persistence of *E. aurinia* likely depends on recolonisations of temporarily vacant sites by dispersing individuals, facilitated by local shifts in adult flight phenology according to local conditions.

Zhodnocení viz. kapitola: **Shrnutí výsledků disertační práce**

Kamil Zimmermann přispěl vedením a koordinací projektu v posledních letech monitorování druhu, účastnil se většiny sběru dat v terénu, provedl většinu analýz a odvedl většinu práce na rukopisu.

Příloha III.

Zimmermann K., Fric Z., Jiskra P., Kopeckova M., Vlasanek P., Zapletal M. and Konvicka M. Mark-recapture on large spatial scale reveals long distance dispersal in the Marsh Fritillary, *Euphydryas aurinia*. *Ecological Entomology*. (submitted)

Abstract

1. Long distance dispersal (LDD), or movements far beyond the occupied habitat borders, maintains the integrity of metapopulations in fragmented landscapes. Recent studies on butterflies increasingly reveal LDD even in species that were long regarded as sedentary. Using mark-recapture (MR), enlargement of the study area typically predicts more frequent interconnection among local colonies.

2. We studied dispersal of the EU-protected, regionally endangered *Euphydryas aurinia* butterfly in the Czech Republic, using two complementary MR approaches. Single system study was carried out for 8 seasons within 30 habitat patches covering 28 ha. Multiple populations study was carried out for a single season, but covering almost all Czech colonies of the species (82 colonies, 110 distinct patches, total area 324 ha within ca 1500 km²).

3. Single system mean lifetime movements were consistently higher for males, but slopes of dispersal kernel power functions were shallower for females, implying that higher proportions of females crossed distances of several km.

4. Multiple populations study allowed detection of 51 lifetime movements exceeding 5 km (41 males, 10 females) and 14 movements exceeding 10 km (13 males, 1 female). Both mean lifetime movements and slopes of the dispersal kernels varied among systems, with no consistent pattern between sexes, probably due to differences in connectivity among the populations studied.

5. Dispersal predictions from local data underestimate total mobility. Based on the multiple populations study, all Czech Republic populations are within 0.1% movement probability of both sexes, whereas 1% movement probability delimits three separate units for landscape-scale conservation.

Zhodnocení viz. kapitola: **Shrnutí výsledků disertační práce**

Kamil Zimmermann přispěl vedením a koordinací projektu v posledních letech monitorování druhu, analyzoval data o mobilitě, zpracoval a vizualizoval GIS podklady, odvedl většinu práce na rukopisu.

Příloha IV.

Konvicka M., **Zimmermann K.**, Klimova M., Hula V., Fric Z. Inverse link between local density and mobility in butterfly populations: a field evidence from multiple co-occurring species. *Population Ecology*. (submitted).

Abstract

A pertinent question in animal population ecology is the relationship between population abundance, density, and mobility. Two extreme ways how to reach sufficient abundance for long-term persistence are to inhabit restricted locations in high densities, or large areas in low densities. The former case predicts low individual mobility, whereas the later predicts high one. This assumption is rarely tested using across-species comparisons, due to scarcity of data on both mobility and population sizes for multiple species. We used data on dispersal and local population densities of six butterfly species gained by mark-recapture, and data on their (relative) regional abundance obtained by walking transects in a landscape surrounding the mark-recapture sites. We correlated both local density and regional abundance against slopes of the inverse power function, appropriate for describing the shape of dispersal kernel. Local densities negatively correlated with the dispersal kernel slopes both if sexes were treated as independent data points and if treated together. For regional abundance, the correlation was also negative but only marginally significant. Our results corroborate the notion that a trade-off exists between living in dense populations and having poor dispersal, and vice versa. We link this observation to resource use by individual species, and distribution of such resources as host plants in the study landscape.

Zhodnocení viz. kapitola: **Shrnutí výsledků disertační práce**

Kamil Zimmermann sebral asi polovinu dat, provedl většinu statistických analýz a podílel se na sepsání rukopisu.

Příloha V.

Zimmermann K., Hula V., Fric Z. & Konvicka M. (2010) Příběh evropsky významného druhu hnědáška chrastavcového: Devět let monitoringu a ochrany v západních Čechách. [A butterfly of Community interest, the Marsh fritillary: Nine years of monitoring and conservation in Western Bohemia]. In: Brabec J. (ed.) Přírodní Fenomény a Zajímavosti Západních Čech, Mezi Lesy, Prostiboř, pp. 85–99.

In this contribution we summarize the current knowledge about the autecology and conservation Marsh Fritillary (*Euphydryas aurinia*) and discusses, where should wend the conservation strategies. Today we know that there is no imminent extinction of the butterfly, but the current population with few exceptions have not prospered, and their long-term persistence is uncertain. From the perspective of Marsh Fritillary is undoubtedly good, the number of colonies increased from 7 in the year 2001 to 101 in 2010, but not all colonies are currently occupied and butterfly has a classic metapopulation dynamics. The current population faces two basic challenges in recent years. The first is: the *intensification of agriculture increased of the controversial AES*, which have a major impact on existing habitats and the surrounding open landscape. The second is: the *abandonment of economically unprofitable areas* where there is a gradual overgrowing and habitat degradation. For long-term survival of the species is recommended to maintain maximum species on existing sites, and also to establish friendly management practices in the surrounding countryside. Implementation of this recommendations would link small and large local population and the increased heterogeneity of the landscape and in the wider landscape context. The means can be a modification of the AES rules toward fine-grained and heterogenous cultivation. The relatively slight modification of these conditions would undoubtedly serve to protect only one species of butterfly, but also to preserve of whole phenomenon of the western Bohemian submontane wet meadows.

Zhodnocení viz. kapitola: **Shrnutí výsledků disertační práce**

Kamil Zimmermann připravil podstatnou část výstupů, pro vizualizaci příspěvku a sepsal příspěvek.