

Univerzita Karlova
Přírodovědecká fakulta

Studijní program: Ekologie a ochrana prostředí

Studijní obor: Ochrana životního prostředí



Bakalářská práce

Vliv požárových disturbancí na společenstva motýlů

Impact of fire disturbances on lepidopteran communities

Václav Koďoušek

Vedoucí práce: RNDr. Robert Tropek, Ph.D.

Praha, 2021

Poděkování: Rád bych poděkoval vedoucímu své bakalářské práce RNDr. Robertu Tropkovi, Ph.D. za cenné rady a čas, který mi věnoval při zpracovávání mé bakalářské práce. Dále děkuji svým přátelům a rodině za podporu během celého studia.

Prohlášení: Prohlašuji, že jsem závěrečnou práci zpracoval samostatně a že jsem uvedl všechny použité informační zdroje a literaturu. Tato práce ani její podstatná část nebyla předložena k získání jiného nebo stejného akademického titulu.

V Praze dne, 12.8. 2021

Abstrakt

Ve své práci představuji hlavní efekty, které oheň má na společenstva motýlů, a změny, které požárová disturbance způsobuje. Zabývám se charakteristikou požárové disturbance, reakcemi motýlích jedinců a změnami v druhovém složení a diverzitě, které v motýlích společenstvech vytvářejí. Denní i noční motýli jsou v posledních desítkách let na ústupu, a naopak požárových disturbancí se suchými a teplými roky přibývá. Zároveň přibývají znalosti o důvodech úbytku motýlích druhů a zpřesňuje se management na ochranu motýlů, ve kterém oheň hraje důležitou roli. Využitím řízeného vypalování můžeme podpořit ochranu denních i nočních motýlů a jejich stanovišť. Cílem mé práce bylo shrnutí poznatků o vlivů požárových disturbancí, které mohou na motýli a jejich společenstva požáry mít a také prozkoumat jeho potenciální využití v jejich ochraně.

Klíčová slova: přírodní disturbance, požárová disturbance, motýlí společenstva, řízené vypalování, požáry, pyrofilní druhy

Abstract

In this work I present the main effects of fire disturbances on lepidopteran communities and changes, that the fire disturbance causes. I primarily deal with characterization of fire disturbance, lepidopteran responses and changes in species composition and diversity, which they create in lepidopteran communities. Both butterflies and moths are in the last decades in decline and on the contrary fire disturbances are getting more frequent. At the same time the understanding of lepidopteran decline grows and management for protection of lepidopterans, where fire plays an important role, is getting more precise. With the use of prescribed burning, we can support the protection of both butterflies and moths and their habitats. The aim of my work was to summarize the knowledge about the effects that fire disturbances can have on Lepidoptera and their communities and also explore its potential use in their protection.

Key words: natural disturbance, fire disturbance, lepidopteran communities, prescribed burning, wildfires, pyrophilous species

Obsah

1 Úvod	1
2 Požárová ekologie.....	5
2.1 Vznik požárů	7
2.2 Charakteristika požárových disturbancí	8
2.3 Typy požárů	10
2.4 Reakce rostlin na požár a sukcese stanoviště po požáru	11
3 Reakce motýlích jedinců a populací na požáry.....	14
3.1 Pyrofilie u motýlů	16
4 Společenstvo motýlů po požáru	17
5 Využití ohně v ochraně motýlů a jejich stanovišť.....	22
5.1 Příklady využití ohně v druhové ochraně motýlů	23
6 Závěr	26
Použité zdroje.....	27

1 Úvod

Přírodní disturbance jsou globálně významnými procesy proměňujícími strukturu krajiny a v ní rostlinná a živočišná společenstva. Řadí se mezi ně požáry, období sucha, záplavy, tornáda, vichřice, sesuvy půdy, laviny, sopečné erupce, epidemie nemocí a přemnožení určité skupiny nebo určitého druhu hmyzu. Oheň je v globálním měřítku jedním z nejdůležitějších disturbančních faktorů, který ovlivňuje průběh biogeochemických cyklů a hraje důležitou roli v atmosférické chemii, včetně koloběhu uhlíku na globální úrovni (Thonicke, 2001).

Motýli patří v ekosystému mezi důležité herbivory a slouží jako potrava dalším živočichům, zároveň náleží mezi opylovače krytosemenných rostlin (Macgregor et al., 2015). Jsou využíváni i jako environmentální a ekologické bioindikátory (Gerlach et al., 2013). V posledních dekadách byl zaznamenán významný úbytek v abundanci a druhové diverzitě denních motýlů, obzvláště biotopových specialistů, napříč Evropou (Van Swaay et al., 2010; Warren et al., 2021). Hlavní současnou hrozbou pro evropské denní motýly je ztráta jejich stanovišť nebo jejich konektivity v důsledku změn v zemědělských postupech, a to zejména zintenzivněním zemědělství a opuštěním od tradičního hospodaření (Van Swaay et al., 2010). U nočních motýlů byl také zaznamenán pokles v druhové diverzitě a abundanci (Mattila et al., 2006; Conrad et al., 2016), pravděpodobně ze stejných důvodů jako denní motýli, ale také potenciálně kvůli užívání umělého světla v noci (Macgregor et al., 2015). Řízené vypalování vybraných stanovišť lze využít jako nástroj ochrany přírody a krajiny a společně s dalšími zavedenými postupy hospodaření úbytek motýlů potlačit.

Požáry samozřejmě nehrají roli pouze nástroje ochrany přírody, ale mohou způsobovat i mortalitu motýlů, v některých případech vedoucí až k lokálním extinkcím některých druhů motýlů (Dennis et al., 2000; Van Swaay et al., 2010). Zejména v posledních desetiletích bylo zaznamenáno zvýšené riziko výskytu požárů, které je dáváno do spojitosti s globálními změnami klimatu (Flannigan et al., 2005; Seidl et al., 2017) a změnami ve využití půdy (Tedim et al., 2015; Pereira, 2017). Výzkum dopadů požárů na ekosystémy a vlivů požárových disturbancí na jednotlivé skupiny organismů nám umožňuje lépe porozumět roli požárů v naší krajině. To je klíčové pro nastavení správného managementu vhodného pro posílení biodiverzity a k zachování zdravého ekosystému, stejně jako k zamezení negativního vlivu příliš častých požárů v současné krajině.

Velká část studií zabývajících se vlivem požárů na bezobratlé živočichy se zaměřuje zejména na půdní biotu (Radea a Arianoutsou, 2000; Wikars a Schimmel, 2001; Malmström et al., 2009; Gongalsky, 2011; Gongalsky a Persson, 2013). Některé práce se zase zaměřují na více skupin bezobratlých živočichů a ekologické dopady požárů na jejich společenstva (např. Moretti et al., 2006; Palivcová, 2018). Publikovaných studií zabývajících se pouze vlivem požárů na společenstva motýlů existuje pouze

několik (Scandurra et al. 2014; Serrat et al., 2015; Gustafsson et al. 2019; Banza et al., 2019), zatímco větší množství prací je zaměřeno přímo na určité druhy (Nowicki et al., 2015).

Cílem této práce je shrnout údaje o požárových disturbancích a jejich vlivu na společenstva motýlů z biologického a ekologického hlediska. Práce se zaměří i na potenciál využití řízených požárů v ochraně motýlů a jejich stanovišť.

2 Požárová ekologie

Přírodní disturbance představují událost, která naruší strukturu ekosystému, komunity nebo populace a změni zdroje živin, dostupnost substrátu nebo fyzické prostředí (Pickett a White, 1985). Disturbance pomáhají utvářet a udržovat různorodou strukturu evropské krajiny, včetně druhové skladby jejích ekosystémů. Narušováním dynamiky sukcese mění charakter stanovišť a na nich žijících rostlinných a živočišných společenstev, ovlivňují průběh biogeochemických cyklů a odstraňují velké množství biomasy. Jedním z typů přírodních disturbancí jsou požárové disturbance charakteristické spalováním organické biomasy a jejím přetvářením na jiné organické a minerální látky, včetně vysoké produkce oxidů uhlíku a dusíku (Pizzigalli, 2012).

Působení ohně je úzce spjaté i s aktivitami člověka, který se po celou dobu lidské historie snažil o získání kontroly nad ohněm. Už od doby neolitu byl oheň lidmi využíván na přetváření krajiny. Oheň byl záměrně aplikován na likvidaci lesních porostů a poté byl používán k udržování otevřené krajiny pro pastvu a zemědělské účely, a i během středověku a novověku byl stále ze stejných důvodů využíván. V posledním století se rozšířila snaha o potlačování požárů ve volné krajině, protože byly viděny jako katastrofické události zpomalující vývoj společenstev a bránící ekosystému dospět do žádoucího klimaxového stádia (Clements, 1916), což se výrazně projevilo i na přístupu k lesním požárům. Lesní hospodářství, jehož cílem bylo potlačení požárů, bylo aplikováno napříč Evropou, kvůli čemuž se snížila frekvence požárů a docházelo k velkým akumulacím živé biomasy, což zase vedlo k výskytu intenzivnějších a rozsáhlejších požárů (Silva et al., 2010). V boreálních lesích takový lesní management ve spojení s podporováním homogenity stanoviště vedl ke snižování biodiverzity a také významnému úbytku a ohrožení pyrofilních a ohněm zvýhodněných druhů včetně pyrofilního zavijče *Apomyelois bistratella* (Wikars, 2002). Snižovaná frekvence požárů má negativní dopad i na mnohé konkurenčně slabší druhy rostlin a živočichů a tím i celkovou biodiverzitu. Požáry jsou velmi komplexně provázány s ekosystémy a životním prostředím jako takovým a přináší s sebou mnoho různých pozitivních, ale i negativních efektů.

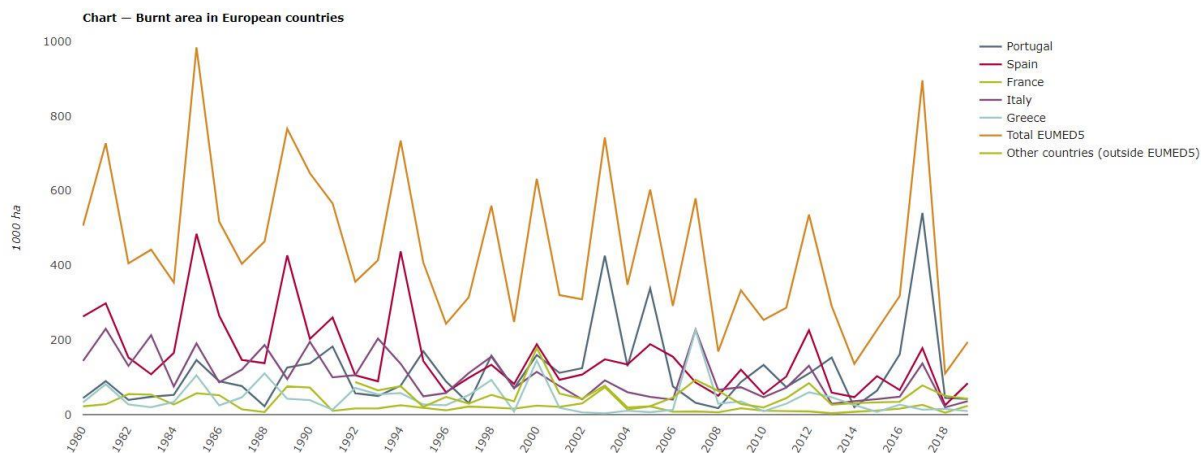
Hlavním pozitivním efektem požárových disturbancí je přetváření stanoviště, na kterém vzniká volný prostor pro rekolonizaci ranně sukcesními a světlomilnými druhy rostlin a na ně vázanými živočichy, včetně mnoha druhů motýlů (Huntzinger, 2003). Zároveň dochází k potlačení kompetičně silných druhů rostlin, hlavně různých keřů a stromů, které by jinak bez vlivu disturbancí dominovaly. To pomáhá navýšování heterogenity krajiny a tím i navýšování biodiverzity a udržení populací druhů vázaných na otevřená stanoviště (Huntzinger, 2003; Pausas a Keeley, 2019). Zvyšováním druhové diverzity rostlin se zase posiluje opylování a zvyšuje se komplexita polinačních systémů (Silva et al., 2010). V některých případech ale mohou mít požáry na polinační systémy i opačný efekt (Banza et al.,

2019) (viz kapitola 4). Kromě potlačení kompetice také požáry obohacují půdu o minerální látky a uvolňují živiny ze shořelé rostlinné biomasy, které pak jsou k dispozici prvním rostlinným kolonizátorům (Sádlo, 1994). Dalším důležitým pozitivním efektem je, že požáry zpřístupňují organismům ohořelé dřevo. Ohořelé dřevo poskytuje vhodný substrát některým druhům hub a také saproxylickým a pyrofilním druhům hmyzu, což je obzvlášť důležité v místech s nedostatkem mrtvého dřeva jako jsou hospodářské lesy, ve kterých mohou požáry mít velký význam pro jejich přežití (Wikars, 2002).

Na druhou stranu mají požárové disturbance i různé negativní efekty. Rozsáhlé požáry přispívají ke globálním změnám klimatu uvolňováním velkého množství skleníkových plynů do atmosféry, hlavně oxidů uhlíku a dusíku a methanu (Fearnside, 2000). Vegetace je důležitým úložištěm uhlíku a jejím spalováním se toto úložiště dočasně vyprazdňuje. Navíc se velikost tohoto úložiště mění v závislosti na druzích rostlin, které spáleniště osídlí a v případě, že zůstane vlivem dalších disturbancecí v rané fázi sukcese, tak může dojít i k jeho zmenšení. S uvolňováním skleníkových plynů do atmosféry souvisí i další negativní efekt a tím je uvolňování toxických látek do půdy a ovzduší. Mohou jimi být například dehtové látky vzniklé při nedokonalém spalování, těžké kovy nebo polycyklické aromatické uhlovodíky (PAU) (Harper et al., 2019; Turetsky et al., 2006). Tyto látky mohou mimo jiné způsobit mortalitu organismů vyskytujících se na spáleništi (Pereira et al., 2017) a splachem při dešti se mohou dostat i do vodního prostředí. Dalším negativním efektem je zvyšování půdní eroze (Sil et al., 2019). Požáry obvykle spálí rostlinný materiál, včetně části kořenů a svrchní vrstvy půdy, která se tak stává zranitelnou vůči následné vodní a větrné erozi. Velikost dopadu eroze roste s frekvencí požárů, a proto je problémem obzvlášť ve Středomoří (Shakesby, 2011), kde je frekvence požárů v rámci Evropy nejvyšší (Silva et al., 2010). Dalším důležitým efektem je vysoká mortalita organismů. Mnoho druhů živočichů i rostlin je schopných se s požárovými disturbancecemi vypořádat a spáleniště znovu kolonizovat, ale existují i případy, kdy požáry způsobily lokální extinkci nějakého druhu rostliny nebo živočicha, aniž by se tento druh na lokalitu vrátil (Swengel, 2001). Příkladem může být vymizení části endemické motýlí fauny na Egejských ostrovech, která vyhynula vlivem intenzivního zemědělství, včetně řízeného vypalování porostů (Dennis et al., 2000).

V Evropě hrají požáry důležitou roli v boreálních lesích, na středomořských křovinných biotopech a jehličnatých lesích, ale také v některých lesních ekosystémech mírného podnebného pásma. V boreálních lesích patří oheň mezi globálně významné disturbanční faktory, protože je hlavním typem disturbance utvářejícím heterogenní porost v Eurasii i Severní Americe (Gauthier et al., 2015). Ve Středomoří je frekvence požárů a spálená plocha v rámci Evropy zdaleka nejvyšší (viz. Obrázek 1), a proto v nich lze najít větší množství druhů adaptovaných na požáry. O požárech lesů mírného pásma se tradičně uvažovalo jako o důsledku lidské aktivity, a ne jako součásti přirozené dynamiky lesních

porostů. V poslední době ale bylo zjištěno, že některé lesní biotopy mají dlouhou historii požárových disturbancí, jako například borové lesy v České republice (Adámek, 2018).



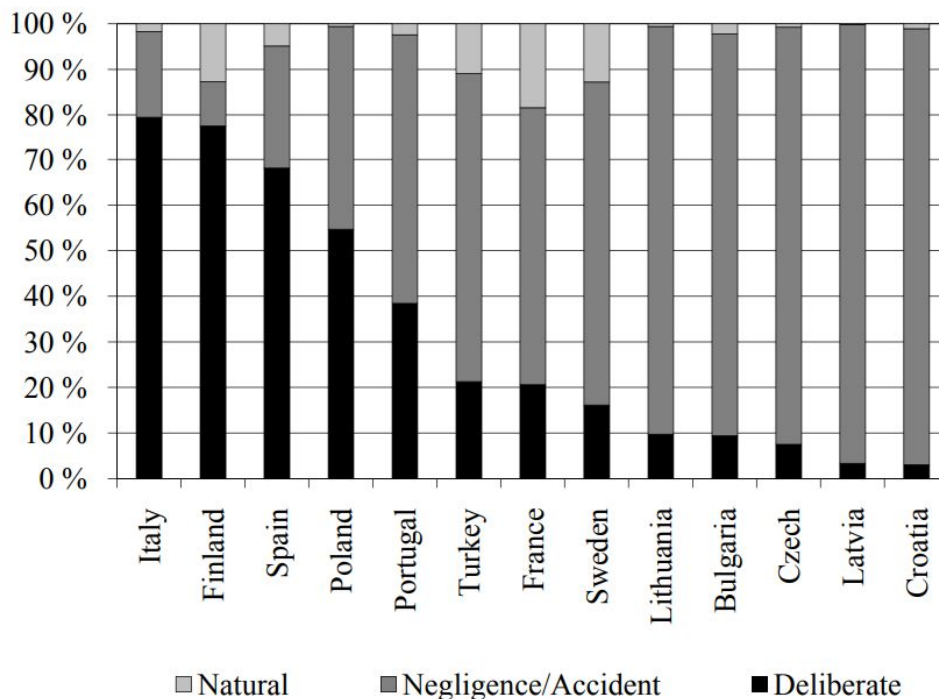
Obrázek 1 – Graf velikosti spálené plochy v Evropských státech v závislosti na čase:
data z European Forest Fire Information System (EFSIS) zpracovaná European Environmental Agency (EAA)

2.1 Vznik požárů

Základním procesem vzniku požárů je vznícení. Vznícení je proces, který vede k nástupu trvalé reakce spalování mezi hořlavým materiálem a oxidačním činidlem, obvykle vzduchem, což vede k uvolnění tepla (Urban a Fernandez-Pello, 2018). Výskyt požáru je řízen převážně environmentálními faktory jako jsou množství, rozmístění a kvalita paliva a jejich frekvence je řízena hlavně antropogenními faktory (Adámek, 2018). Studium mechanismů vzniku požáru je důležité pro nastavování správného požárového managementu napodobujícího přírodní požárový režim.

Palivo může být tvořené jakoukoliv živou i odumřelou rostlinnou biomasou a organickou vrstvou půdy a často je zařazené do určité kategorie, včetně stromů, keřů, trav, dřeva a lesní opadanky (Ottmar et al., 2007). Množství, kvalita a uspořádání paliva pak významně ovlivňuje charakteristiky požáru, a to hlavně jeho severitu (viz. kapitola 2.2), frekvenci, a také charakteristiky ohně jako jsou rychlost jeho šíření a místa, která shoří více. Vlhkost paliva v různých biotopech pak ovlivňuje hořlavost a frekvenci požárů. To je za přirozených podmínek jeden z hlavních faktorů, od kterého se odvíjí přizpůsobení ekosystému požárům. Vlhké biotopy jako jsou rašeliniště a lužní lesy prožívají požárové disturbance poměrně vzácně a na nich se vyskytující vegetace má proto spíše pyrofobní charakter (rostliny jsou vůči ohni intolerantní a způsobuje jejich vysokou mortalitu). Naopak podstatná část druhů v suchých biotopech jako jsou xerothermní trávníky, vřesoviště, suchá tajga a garrigue je na požáry adaptovaná a tyto biotopy jsou i náchylnější ke vzniku požárů (Sádlo, 2021). Účelná aplikace ohně řízeným vypalováním se u nás proto spojuje hlavně s vřesovišti a xerothermními trávníky (Konvička et al., 2005).

Hlavní přirozenou příčinou požárů jsou blesky (Komarek, 1964), ale v dnešní kulturní krajině jsou mnohem významnější příčinou požárů lidské aktivity. Na území Evropy je konkrétně 95 % požárů způsobených lidským chováním a aktivitami a pouze 5 % vzniká přirozeně (Silva et al., 2010). Ke vznícení může dojít z jisker vzniklých při práci s technikou, neopatrnou manipulací s otevřeným ohněm, včetně nedopalků od cigaret, nebo od skleněného střepu fungujícího jako lupa, ale také mohou být založené úmyslně (viz. Obrázek 2). Přirozeně vzniklé požáry jsou častější na málo využívaném nebo nevyužívaném území, protože se v nich člověk téměř nepohybuje a lidský faktor proto při jejich vzniku nehraje roli.



Obrázek 2 – Hlavní příčiny vzniku požárů v Evropě (1998-2007):
data z European Forest Fire Information System (EFSIS), převzato z: (Silva et al., 2010), světle šedá = přírodní příčiny, tmavě šedá = nedbalost/nehoda, černá = záměrně

2.2 Charakteristika požárových disturbancí

Požárové disturbance mohou být velmi variabilní v závislosti na různých charakteristikách prostředí, ve kterém se vyskytují a počasí během požáru. Charakterizace požárů nám může pomoci určit jejich dopady na ekosystém a do určité míry i předpovídat rychlost a směr šíření ohně u dalších požárových disturbancí. Také lze porovnávat, jak se liší dopady požárů na biotu a prostředí v závislosti jejich rozdílných vlastností.

Požárovou disturbanci lze charakterizovat různými způsoby podle jejich různých vlastností, jakými jsou intenzita ohně, rozloha, typ, rychlost postupu hranice požáru a jeho severita (Archibald et

al., 2013). Většina těchto charakteristik nám říká, že čím silnější daná vlastnost je, tím silnější efekty na biotu a ekosystém jako takový bude mít. Zároveň se všechny vlastnosti požáru navzájem ovlivňují.

Intenzita ohně je definována jako množství uvolněné energie aktivně hořícího ohně za jednotku času na jednotku plochy a její velikost je závislá na množství dostupného paliva ke spalování (Rossi et al., 2019). S rostoucím množstvím dostupného paliva roste i intenzita požáru a požáry mohou v tomto ohledu být poměrně variabilní. Na území Evropy se objevují požáry jak s vysokou, tak s nízkou intenzitou ohně v závislosti na biotopu, klimatických podmínkách a vlastnostech paliva. Například pastviny a louky mívají paliva málo a jejich požáry proto bývají málo intenzivní. Obecně platí, že čím vyšší je intenzita požáru, tím vyšší mortalitu vegetace způsobuje. Z tohoto důvodu se při použití řízeného vypalování doporučuje využívat ohně s nízkou intenzitou (Dennis et al., 1997).

Severita (síla požáru, závažnost) požáru označuje stupeň dopadu požáru, do jakého bylo stanoviště narušeno nebo pozměněno požárem (Wentao a Yu, 2019). Jinými slovy popisuje, jakým vlivem působí intenzita požáru a délka jeho trvání na ekosystém. Obvykle se severita požáru používá k popisu ztráty organické hmoty ve svrchní vrstvě půdy, ale také může popisovat obecné biologické dopady na ekosystém jako mortalitu vegetace a ztrátu biodiverzity (Keely, 2008). Lze ji popsat podél spektra od nízké severity, střední severity po vysokou severitu, podle hloubky spálené půdy a množství spálené vegetace (viz. Obrázek 2). Velikost severity je ovlivněná třemi faktory, a to počasím během požáru (větre, teplotou, vlhkostí), topografií (např. svažitostí) a dostupným palivem (množstvím, uskupením, typem). Při jedné požárové disturbanci proto mohou vznikat plochy spálené různou severitou. V případě, že je nějaké palivo dostupné, pak je počasí nejdůležitějším faktorem určujícím severitu požáru. Severita požáru má obzvlášť velký význam pro popis dopadů požáru na půdní biotu, protože s tím, jak roste, tak se zvyšuje i mortalita půdních organismů. Příkladem může být požár v borovém *Pinus halepensis* lese v Řecku, po kterém vznikly plochy spálené požárem s různou severitou. Na tomto spáleníšti Radea a Arianoutsou (2000) pozorovali, že některé skupiny půdních bezobratlých, včetně motýlů, nepřežily v částech lesa spálených ohněm s vysokou severitou.

Roční období požáru je důležitým faktorem často určující mortalitu organismů a úzce souvisí s dalšími vlastnostmi, např. severitou. Letní požáry jsou na území Evropy nejčastější (tvoří 51 % všech požárů). Vzhledem k časté přítomnosti vysokého množství suchého paliva mohou tyto požáry dosahovat vysoké intenzity, spálit velkou plochu a také způsobit vysokou mortalitu rostlin i živočichů. Druhým nejčastějším požárem jsou požáry jarní (27 % všech požárů), zimní (14 % všech požárů) a nejméně časté jsou požáry podzimní (7 % všech požárů). Zimní požáry mohou kvůli promrzlé půdě dosáhnout pouze nízké severity a částečně i proto způsobují nižší mortalitu rostlin a živočichů.

Vzhledem k tomu, že zdaleka nejvíce požárů vzniká ve Středomoří (94 %), tak toto rozložení požárů není stejné pro všechny evropské státy a nejvíce odpovídá jižní Evropě (Silva et al., 2010).

Požárový režim popisuje časové a prostorové schéma požárů a jejich efektů v dané oblasti za dané časové období (Oddi, 2018), kvůli čemuž kombinuje a dává do souvislosti jejich známé charakteristiky (intenzitu, frekvenci, roční období, rozlohu a typ). Tyto charakteristiky se na daném území často opakují a lze z nich určit, jaké požáry se na daném území objevují. Požární režimy jsou užitečné pro srovnání relativní role požáru mezi ekosystémy, pro popis historických změn v požárech a pro předpovídání následků managementu a změn klimatu. S požárovými režimy úzce souvisí interval návratu požáru (FRI=Fire return interval), který popisuje dobu, která uběhne mezi požáry v určitém bodě, porostu nebo oblasti. S jeho pomocí lze popsát rozdíly ve výskytu požárů mezi různými ekosystémy anebo biomy.

2.3 Typy požárů

Nejběžnější dělení požárů je na požáry travních porostů a na požáry lesní. Lesní požáry se dělí na několik typů podle toho, v jaké vertikální vrstvě porostu se oheň šíří, ale také podle rychlosti postupu hranice požáru a výšky plamenů. Nejběžnější dělení lesních požárů je na podzemní, pozemní a korunový požár (Holuša et al., 2018). Naopak různé požáry travních porostů mají obvykle navzájem podobný charakter a není nutné je od sebe rozlišovat. Oheň se na nich šíří velmi rychle, spálí pouze suchý travní porost, a obvykle dosahuje pouze nízké severity. Ovšem její přesná velikost závisí na množství paliva před požárem a na jeho vlhkosti (Pereira, 2017).

Pozemní požár je nejčastějším typem lesního požáru. Spaluje přízemní podrost, odumřelou a spadanou vegetaci nebo její části (Heward, 2019). Podle rychlosti šíření hranice požáru se dále dělí na rychlé a vytrvalé pozemní požáry. Rychlé pozemní požáry se rapidně šíří podrostem, ale oheň neproniká do hlubších vrstev půdy a vyhýbá se vlhkým místům v podrostu, kde proto mohou vznikat refugia (viz kapitola 3). K pozemním požárům dochází nejčastěji na jaře, kdy je suchá a hořlavá jen nejsvrchnější část přízemního paliva. Při trvalém pozemním požáru hoří silnější vrstva opadu a úplně může shořet mladý porost, čímž se zvýší i mortalita organismů.

Podzemní požár je typem požáru, při němž hoří rozložené organické materiály recentně spadaného listí a jehličí nacházející se v hluboké vrstvě humusu a dřevní části, které jsou v kontaktu s povrchem země, včetně kořenů (Reardon, 2019). Tento typ požáru se objevuje méně a často ve spojení s pozemním požárem, převážně na rašeliništích a borech, kde doutná humus či suchá rašelina (Sádlo, 2021). Navzdory přítomnosti vhodného paliva se takto vlhká prostředí vznítí poměrně vzácně a rostliny ani živočichové na ně nejsou příliš adaptované, což může vést k jejich vyšší mortalitě, obzvláště oproti pozemnímu požáru (Lavery, 1993), a k nežádoucím změnám ve složení vegetace (např.

dominance vřesu obecného (*Calluna vulgaris*). Výsledky studií ale v tomto závěru nejsou jednotné. Například Lee et al. (2013) sledovali dlouhodobý vliv řízeného vypalování rašelinišť ve Velké Británii na druhové složení vegetace a zjistili, že k zarůstání vřesem dochází hlavně v případě, kdy je rašeliniště disturbováno v dlouhých intervalech (jednou za 20 let) nebo vůbec, a naopak pro udržení žádoucí rašeliništní flóry bylo nejvhodnější řízené vypalování v krátkých intervalech (jednou za 10 let).

Korunový požár je definován jako požár, který vystoupil z povrchu země do korun stromů a skrz ně se dál šíří, obvykle ve spojení s povrchovým požárem (Xanthopoulos a Athanasiou, 2020). Korunové požáry proto ke své existenci potřebují, aby měl oheň vytvořený dostatečně dobrý přechod mezi přízemní vegetací a korunami stromů, vyskytuje se proto nejčastěji v lesích s diverzifikovaným porostem a v hustých jehličnatých porostech. Korunový typ požáru lze dělit na rychlé a vytrvalé korunové požáry. Při vytrvalých korunových požárech se oheň šíří stejnou rychlostí jak při zemi, tak v korunách stromů. V případě rychlých korunových požárů se oheň šíří rychleji v korunách stromů, než jak postupuje fronta požáru na povrchu země. Tento jev vzniká kvůli teplu uvolňujícímu se v hořících korunách korunách, a který dále mění směr větru. Korunové požáry vznikají nejčastěji právě za silného větru, tedy v horských a přímořských lesích. Pokud je korunový požár doprovázen i pozemním, tak se jedná o typ požáru s nejvyšší severitou (Prepas et al., 2009). V Evropě tyto požáry typicky vznikají v tajze a horských smrčínách (Sádlo, 2021).

2.4 Reakce rostlin na požár a sukcese stanoviště po požáru

Rostliny vyvinuly během stovek milionů let různé strategie, jak požárovou disturbanci v rámci populace (nebo i jedince) přežít. Tyto strategie zahrnují rezistenci, toleranci a intoleranci. Rezistentní druhy jsou schopné požár přežít s minimálním poškozením za pomoci ochranných struktur (např. silné a nehořlavé kůry) (Pausas, 2019). Mezi ně patří např. borovice lesní (*Pinus sylvestris*) a dub letní (*Quercus robur*). Tolerantní druhy rostlin při požáru utrpí výrazná poškození, ale jsou schopné rychlé regenerace z merismatických pupenů pod ohořelými částmi kůry nebo kořenů (tzv. „resprouting“) a nadále růst (Buhk et al., 2007). Mezi ně se řadí např. dub korkový (*Quercus suber*) a vřesovec stromovitý (*Erica arborea*). Na druhou stranu intolerantní druhy rostlin bývají vysoce hořlavé a dospělé rostliny tak při požárech zcela shoří. Patří mezi ně druhy, které nejsou nijak adaptované na požáry a z lokality vymizí a druhy, které se spoléhají na přežití následující generace pomocí semenných bank a lehkých snadno šířitelných semen (Pausas, 2019). Některým druhům rostlin požáry vyloženě prospívají. Náleží tam druhy jako vřes obecný (*Calluna vulgaris*), jejichž vitalita může být požárem posílena a druhy, které využívají snížené kompetice (Sádlo, 1994).

Posílení populací živných rostlin motýlů lze využít ochranném managementu. V Severní Americe tuto možnost studovali Adamidis et al. (2019) na violkách (*Viola spp.*) a na nich vázaném

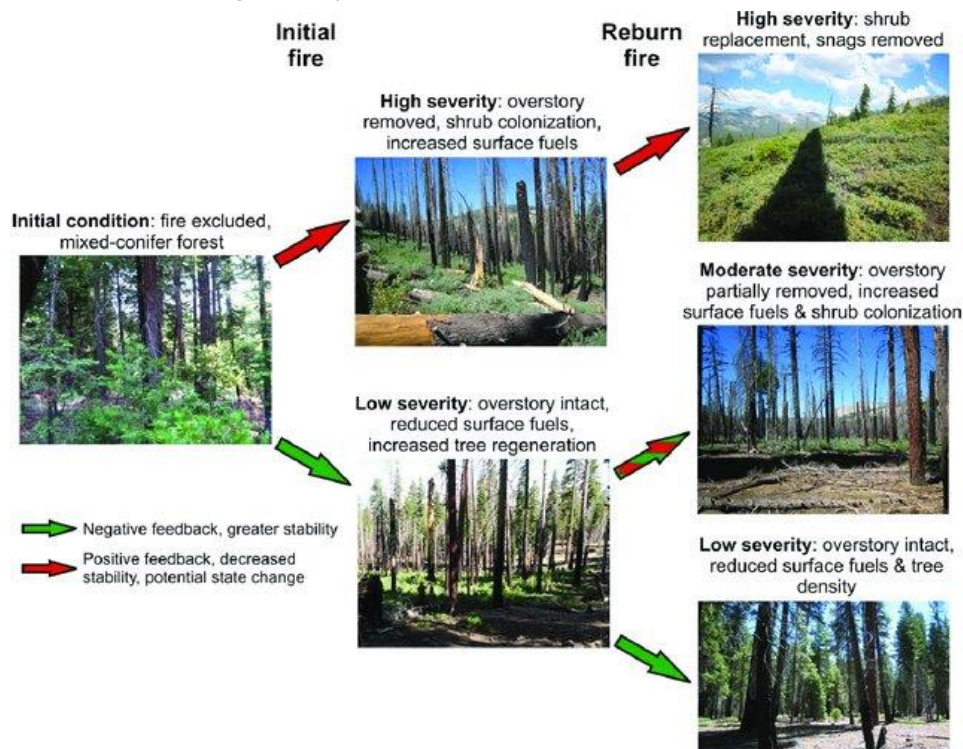
severoamerickém endemitovi – perleťovci *Speyeria idalia*. Vliv ohně na populace violek studovali na lokalitě spravované jarním nebo zimním rotačním řízeným vypalováním. Zaznamenali, že přítomnost violek je pravděpodobnější na místech, které byly řízeně vypáleny, přičemž frekvence řízeného vypalování na ně vliv neměla, ale jejich abundance klesala s časem od požáru (v měsících až letech). Mimo spálené plochy byly violky nejvíce limitované konkurenčními druhy. Řízeným vypálením se tyto konkurenční druhy potlačily a otevřel se tak prostor pro violky a také další nektaronosné rostliny důležité pro imaga motýla. Řízené vypalování je pravidelně využíváno pro udržení otevřených lučních stanovišť, a podpoře na ně vázaných druhů živočichů a rostlin, jen je třeba řízené vypalování aplikovat mimo larvální období perleťovce, aby se vyhnulo jeho zvýšené mortalitě (Zografou et al., 2017).

Charakter stanoviště se po požáru nebo vypálení významně změní. Povrch země je po požáru charakteristicky pokrytý popílkovým substrátem ze shořelé organické hmoty. Chybí v něm humusové látky, ale na druhou stranu obsahuje vysoké množství snadno dostupných minerálních látek. Kromě nich se v půdě vyskytují i nějaké toxické látky. Po požáru o vysoké severitě také může na povrchu vznikat hydrofobní vrstva půdy. Následující vývoj vegetace závisí především na míře, do jaké bylo stanoviště spáleno, tedy především na severitě požáru.

V případě, že stanoviště spálil požár o vysoké severitě, tak následná vegetace bude výrazně odlišná od té před disturbancí. V prvních dnech až dvou měsících na spáleništi dominují druhy rostlin a hub adaptované na specifické podmínky spáleniště (Sádlo, 1994) a jsou doplněné druhy, které přežily v refugiích. Kolonizující rostliny využívají nízké nebo zcela chybějící konkurence, snadného přístupu k živinám, odhalené holé půdy a dostatku světla. Nejdůležitější faktor, který ovlivňuje, které rostliny a houby spáleniště kolonizují, je schopnost se úspěšně uchytit. První druhy, které se na spáleništi objeví, proto musí být schopné rychlého šíření (za pomoci lehkých a drobných diaspor), ale zároveň musí být odolné vůči toxickým látkám v substrátu. Tyto druhy dosahují malých rozměrů, aby mohly rychleji dospět a rozmnožit se a efektivně využít volného prostoru po požáru. Mezi ně se řadí hlavně mechy, lišejníky a houby. Na evropských spáleništích se mezi ně řadí třeba mech zkrutek vláhojevný (*Funaria hygrometrica*), askomycétní houba sazovka *Daldinia loculata* nebo játrovka porostnice mnohotvárná (*Marchantia polymorpha*). Po několika měsících nastupují konkurenčně silnější druhy s vyšším věkem a delší životností. Ty jsou schopné potlačit ty předchozí a ustanovit na spáleništi své vlastní populace. Patří mezi ně rostliny rezistentní vůči ohni, nebo druhy jejichž klíčivost je požárem posílena. Nejlepším příkladem těchto druhů v Evropě je již zmíněný vřes obecný (*Calluna vulgaris*), který jinak může bez obnovy svého stanoviště požárem vymizet, ale mezi vyššími rostlinami lze najít i další, např. kakost český (*Geranium bohemicum*) nebo břízy (*Betula spp.*) (Sádlo, 1994).

V případě, že stanoviště spálil požár o nízké severitě, tak bude změna ve složení vegetace menšího rozsahu. Stromové patro je v tomto případě zachováno a druhy, které vyžadují dostatek světla, se proto na spáleništi neuchytí. Stále tedy budou dominovat kompetičně silné a dlouhověké druhy rostlin, převážně různé druhy stromů. V případě, že nedojde k dalším disturbancím, tak postupně dochází k navrácení druhové skladby a abundance do stavu jako před požárem, kdy druhové složení a populace rostlin i živočichů na dříve disturbované ploše odpovídá druhovému složení a populacím v neporušeném okolí. Naopak opakovaný požár efekty ohně na znásobí (viz Obrázek 3).

Již zmíněným biotopem vyžadujícím pro svoji existenci pravidelnou požárovou disturbanci jsou vřesoviště, která si zaslouží samostatnou zmínku. Vřesoviště jsou sekundární biotop vzniklým vykácením původních lesů nebo těžbou rašeliny a následným vypálením, pastvou nebo strháváním drnu. Na evropských vřesovištích se vyskytuje převážně chudá flóra, ale může na ní být vázána lokální bezobratlá fauna, včetně některých ohrožených druhů motýlů jako jsou modrásek černolemý (*Plebejus argus*) a hnědásek chrastavcový (*Euphydryas aurinia*) (Lavery, 1993; Warren, 1994; Lewis a Hurford, 1997). Účinky vypalování na jednotlivé skupiny živočichů se na nich studují už od půle dvacátého století a do dnešní doby je na ní tento způsob managementu prováděn. Fragmentární vypalování vřesovišť vždy způsobí vysokou mortalitu bezobratlých organismů, ale zároveň narušuje sukcese, zbavuje biotop starých a odumřelých keřů vřesu a uvolňuje prostor pro růst mladých keříků vřesu. Mladé keříky jsou pro svůj vysoký obsah živin důležité pro vývoj mnohých motýlů (Fielding, 1992), včetně již zmíněného modráska černolemého (*P. argus*) (Haysom a Coulson, 1998).



Obrázek 3 – Schéma vlivu opakovaných požárů na vegetaci v závislosti na její severitě
převzato z: (Coppoletta et al., 2015)

3 Reakce motýlích jedinců a populací na požáry

Reakce motýlích jedinců a populací na požár je jedním z důležitých ukazatelů, jak bude vypadat následně vznikající společenstvo. Mnohé druhy a jejich populace z disturbovaného stanoviště úplně vymizí a jsou nahrazeny jinými druhy a jejich populacemi.

Požárové disturbance ovlivňují bezobratlé živočichy mnoha různými způsoby. Konkrétně na ně mohou mít přímé dopady, jako jsou mortalita a nucená emigrace nebo nepřímé dopady, které se odvíjí zejména od změny diverzity rostlin a kompozice vegetace (Scandurra et al., 2014). Přesné účinky požárů na biotu závisí na jejich vlastnostech, a to především na roční době, ve které požár proběhne, na jeho intenzitě, velikosti, uniformitě a rychlosti šíření požáru (Pereira et al., 2017). Nejběžnější reakcí živočichů na požár jsou zranění a smrt. Obě reakce jsou způsobeny převážně vystavením vysokým teplotám, otravou toxickými sloučeninami uvolňovanými kouřem nebo udušením (Pereira et al., 2017). Pro přežití požáru se proto musí bezobratlí těmto vlivům vyhnout. Od toho lze odvodit tři hlavní strategie obrany bezobratlých před žářem a kouřem z ohně. První je emigrace vysoce mobilních skupin bezobratlých před postupujícím požárem, kam lze zařadit i většinu motýlích druhů ve stádiu imag. Druhou je imigrace do hlubších vrstev půdy a třetí je přečkání požárů v refugích, což jsou strategie využívané bezobratlými s limitovanou mobilitou (Gongalsky a Persson, 2013).

Šance bezobratlých na přežití požáru se se tedy odvíjí především od jejich mobility a od toho, v jaké vertikální vrstvě stanoviště žijí (Kral et al., 2017). Vysoce mobilní stadia bezobratlých jsou schopna ohni uniknout nejsnadněji, ale se snižující se mobilitou klesá i jejich šance na přežití požáru. V tomto ohledu jsou nejméně zasažena imaga většiny druhů motýlů, která jsou schopná před ohněm uletět. Naopak nejvíce ohrožená jsou imobilní stadia motýlů, vajíčka a kukly, jejichž přežití závisí na vzniku refugií. Refugia jsou místa disturbovaná s menší frekvencí nebo s nižší severitou než jiná místa v nejbližším okolí. Na území požáru představují patche, které požár nespálil, nebo kde požár dosáhl pouze nízké severity (Krawchuk et al., 2020). Vznik refugií závisí nejvíce na topografických faktorech. Zejména vliv terénu na klima a počasí (např. přístup světla a tepla), vegetaci a tvorbu nehořlavých překážek. Příkladem takového refugia mohou být vlhčí a chladnější severně orientované zalesněné svahy (Krawchuk et al., 2016). Tento typ refugií může často mít trvalý charakter a severita nebo intenzita požáru tak jeho odolnost neovlivní.

Refugia pro bezobratlé mohou představovat i místa o mnohem menší velikosti, jejichž vznik závisí na specifických vlastnostech požáru a stanoviště. Nejbezpečnější částí stanoviště jsou hlubší vrstvy půdy, kde jsou organismy chráněné před žářem i kouřem, nebo úkryty pod izolačními vrstvami, jako jsou husté shluky vegetace nebo kameny (Kral et al., 2017), v nebo pod nespáleným dřevem a nad plameny v korunách stromů (Swengel, 2001). V případě korunového požáru, jsou ale zasaženy žářem i

organismy přečkávající požár v korunách stromů. Bezpečnými úkryty před požáry mohou být i místa s velmi nízkou hustotou vegetace (Möllenbeck et al., 2009) nebo místa s příliš vysokou vlhkostí, protože oheň v nich nemá dostatek vhodného paliva a tato místa jsou tak minimálně hořlavá nebo zcela nehořlavá. Kvůli vzniku refugií se při aplikaci ohně v ochraně přírody doporučuje využívat řízené vypalování menších plochy nebo pásů (Konvička et al., 2005; Kulak a Yakovlev, 2015). Využití podzemních refugií se týká různých skupin motýlů. Mnoho různých skupin nočních motýlů se kuklí v zemi, například čeled' lišajovití (Sphingidae) nebo jedna z druhově nejbohatších čeledí v Evropě, čeled' můrovití (Noctuidae). U denních motýlů je využití kuklení v zemi mnohem méně prozkoumáno. Šance kukel motýlů zahrabaných v půdě na přežití požárové disturbance studovali Thom et al. (2015). Studovali přežití požáru kukel u severoamerických ostruháčků *Eumaeus atala* a *Callophrys irus* za laboratorních i terénních podmínek a došli k závěru, že jejich přežití závisí hlavně na pronikajícím horku, nejvyšší dosažené teplotě a hloubce půdy, ve které se kukla nacházela. U ostruháčka *E. atala* bylo zjištěno, že pokud se nachází v hloubce 1,75 cm, tak je jeho šance na přežití 50 % a s rostoucí hloubkou rostla i jeho šance na přežití. U ostruháčka *C. irus* by byla při 1,75 cm šance na požáru vyšší, ale velikost vzorku byla nedostatečná na utvoření definitivního závěru. Využívání podzemních refugií se ale týká i některých myrmekofilních skupin denních motýlů (např. modrásků rodu *Phengaris*). Pokud jsou motýli v době požáru v larválním stádiu a nacházejí se u svých hostitelů v mraveništi, tak je mohou mravenci aktivně ochránit přenosem (spolu s přenosem svých vlastních larev) do hlubších částí mraveniště a poskytnout jim tak bezpečnější refugium (Nowicki et al. 2015). Ovšem v případě silného požáru stejně může dojít ke zničení velkého množství mravenišť a s tím dojde i k vysoké mortalitě motýlů (Mouquet et al. 2005).

Z hlediska nejen přežití požáru ale i kolonizace spáleniště je důležitá struktura populací. Druhy, které vytvářejí metapopulace s dobrou konektivitou mezi jednotlivými subpopulacemi, se zdají být méně citlivé na lokální extinkci vlivem požáru a jsou schopné své populace doplnit jedinci (v rámci metapopulace) z požárem nezasaženého okolí. Tento fakt společně s přežitím motýlů na stanovišti byl pozorovaný a popsán Nowicki et al., 2015 při rozsáhlém požáru podmáčené louky v Polsku a následné obnovy populací modrásků *Phengaris nausithous* a *Phengaris teleius*. Tamější metapopulace evropsky chráněných modrásků byla zasažena rozsáhlým extenzivním požárem, který v polovině dubna spálil asi 20 % plochy jejich lokalit. Oba dva druhy modrásků kolonizovaly spáleniště a obnovily své populace již během prvního roku, patrně v důsledku několika faktorů. Housenky modrásků se v jarních měsících nacházely pod zemí v mraveništích svých hostitelů (mravenců rodu *Myrmica*). Zároveň byla půda takhle brzy zjara promrzlá, žár tak pronikl jen do její nejsvrchnější vrstvy a nemohl proto způsobit jejich vysokou mortalitu. Dalším faktorem ovlivňujícím jejich rychlou obnovu je fakt, že v tomto období jsou živné rostliny modrásků *Sanguisorba officinalis* (krvavec toten) v dormantním stavu a jejich populace

tak měly dost času se obnovit. Hlavním důvodem pro obnovu jejich populací na disturbované ploše se pak zdá být doplnění z okolních populací, zvláště ze subpopulací s vysokou hustotou osídlení. Všechny tyto faktory vedly k rychlému obnovení jejich populací a žádnému negativnímu dopadu na celou metapopulaci. Podobná odolnost metapopulací proti požárům se zdá být globálním jevem. V Severní Americe v Sierra Nevadě, kde Gervais a Shapiro, 1999 usuzují, že na principu lokální extinkce a opětovné rekolonizace přežívají endemické druhy motýlů na stanovištích pravidelně disturbovaných požáry a na kterých by jinak neměly šanci udržet své populace. Dobrá konektivita mezi populacemi motýlů je proto vitální pro navrácení druhu na disturbované stanoviště. Toto je jeden z důvodů, proč by mohla požárová disturbance u vzácných druhů motýlů přežívajících v izolovaných populacích způsobit jejich lokální extinkci.

3.1 Pyrofilie u motýlů

Hmyz, který vyhledává a využívá požáry a nově spálené plochy, se nazývá pyrofilní. Aby byl hmyz považován za pyrofilní, musí mít vyvinuté adaptace na přežití na spáleništích, vyskytovat se primárně ve spálených oblastech a do vysoké míry se spoléhat na oheň k udržení životaschopných populací (Wikars, 1994). Pokud se daný druh hmyzu vyznačuje pouze jednou nebo několika z předchozích charakteristik, pak se jedná o druh ohněm zvýhodněný (Wikars, 1994). Na rozdíl od ostatního hmyzu početnost populace pyrofilních druhů hmyzu vystoupá v následujících dnech až týdnech po požáru a s uplývající dobou od požáru dramaticky klesá (Swengel, 2001). U mnoha druhů hmyzu stále není známé, proč jsou zvýhodněné ohněm, ale zdá se, že jim vyhovuje teplejší mikroklima, snížená kompetice, anebo jim vyhovují ohněm vytvořené substráty jako je ohořelé dřevo (Wikars, 2002).

Pyrofilie byla u motýlů zjištěna jen vzácně. Mezi pyrofilním hmyzem jsou známé dva druhy motýlů s rozdílnými strategiemi. Prvním druhem je holoarktický zavíječ *Apomyelois bistriatella*, u něhož byl zaznamenán zvýšený výskyt v ohořelém dřevu (Wikars, 2002). Housenky tohoto druhu jsou mykofágní a živí se askomycétními houbami, jejichž populace se mohou po požárech extrémně navýšit (Wikars, 1992). Dalším druhem je osenice finská (*Actebia fennica*) z čeledi můrovití (Noctuidae), jejíž housenky se živí druhy rostlin, které jsou oslabené ohněm a nejsou proto schopné se účinně chránit před herbivory (Wikars, 2002). Mezi ohněm zvýhodněné druhy motýlů lze zařadit některé druhy, jejichž živnými rostlinami jsou pyrofilní a ohněm zvýhodněné druhy rostlin. Dobrým příkladem jsou vřesovištní druhy motýlů jako je palearktický hnědásek chrastavcový (*Euphydryas aurinia*), jehož populace jsou schopné v prvních letech po požáru i navýšit, stejně jako populace jeho živné rostliny, čertkuse lučního (*Succisa pratensis*) (Lewis a Hurford, 1997) (viz. kapitola 5.1).

Pyrofilní hmyz musí ke svému přežití být schopný se vyrovnat s nepříznivými podmínkami na čerstvém spáleništi. Denní teploty jsou zvýšené kvůli postupné mortalitě stromů, shazování listů a

zvýšené absorpci slunečního záření shořelým materiálem (Swengel, 2001). Pyrofilní druhy proto musí být rezistentní vůči zvýšeným teplotám a suchu, kvůli evaporaci ze zemského povrchu. Spáleniště neposkytuje dostatek úkrytů před predátory, a proto se na tento nedostatek krytu musel pyrofilní hmyz adaptovat. Nejběžnější z těchto adaptací je ochranné zbarvení. Mnoho pyrofilních druhů vyvinulo ochranné černé zbarvení nebo napodobuje lesk uhlí. Tyto druhy využívají své zbarvení pro splývání s popelem a spálenou kůrou stromů a patří mezi ně například krasci rodu *Melanophila*, podkornicovité ploštice rodu *Aradus*, nebo již zmíněný motýl *A. bistratella* (Wikars, 1992; Gossner a Damken, 2018).

Pro pyrofilní druhy hmyzu je vitální schopností lokalizovat požáry aktivním hledáním v rozsáhlých oblastech. U několika pyrofilních druhů hmyzu byly nalezeny IR receptory, u kterých se předpokládá, že jsou schopné detekovat infračervené záření (např. teplo z požárů) na dlouhé vzdálenosti. Tyto receptory byly zjištěny například u krasců *Melanophila* (Evans, 1966) a podkornicovitých ploštic *Aradus* (Schmitz et al., 2010). U motýlů tyto receptory z hlediska schopnosti lokalizace požárů zatím studované nebyly, ale podle rychlosti kolonizace spáleniště druhem *A. bistratella* (Wikars a Schimmel, 2001), lze usuzovat, že nějaké orgány k lokalizaci požárů mají.

Vzhledem k nízké frekvenci výskytu požárů s ohledem na obvyklou délku života hmyzu se tomuto musel pyrofilní hmyz přizpůsobit v podobě dvou reprodukčních strategií. Pyrofilní druhy hmyzu mají větší šanci na lokalizaci požárů, pokud se jejich imaga dožívají vyššího věku nebo pokud se nové generace líhnou z jedné snůšky po dobu několika sezon (Wikars, 1994). Druhá strategie byla zjištěna například u brouka *Melanophila acuminata* z čeledi Buprestidae (Palm, 1949). U motýlů tyto strategie zatím studované nebyly.

4 Společenstvo motýlů po požáru

Na úrovni společenstva má požár velký vliv na druhové složení, abundanci a rozložení motýlů na stanovišti (Serrat et al., 2015). Konkrétně se charakteristiky motýlího společenstva po požáru odvíjí od reakcí motýlů na požár, druhového složení a abundance rostlin a změnu struktury vegetace. Dále po požáru se motýlí společenstvo mění společně s rostlinami v rámci sukcese. Mnoho druhů motýlů je vázáno na určitý druh rostliny kvůli potravě, tzv. monofágní druhy (např. modrásek bahenní (*Phengaris nausithous*)). Na druhou stranu i mnohé motýlí druhy, které se mohou živit více druhy rostlin, tzv. polyfágní druhy (např. babočka bodláková (*Vanessa cardui*)), jsou závislé na rostlinných druzích určité fáze sukcese. Některé polyfágní druhy motýlů se zase živí rostlinami z různých sukcesních stádií a vyžadují tak heterogenní složení vegetace s jak bylinnou, tak keřovou a stromovou flórou, např. hnědásek osikový (*Euphydryas maturna*). To znamená, že různé druhy motýlů jsou vázané na různá stadia sukcese, a proto se se sukcesí rostlinného společenstva mění i dané společenstvo motýlů. Při

sledování abundancí určitých druhů je třeba brát v potaz i klimatické faktory, které mohou hrát roli ve velikosti populací mezi jednotlivými lety (např. při chladném jaru budou populace většiny druhů motýlů vlivem teploty nižší). Společenstva motýlů byla nejlépe prozkoumaná ve Středomoří, kde se jim věnovali například Nel (1986); Elia et al. (2012); Scandurra et al. (2014); Serrat et al. (2015), kteří se zabývali denními motýly a Banza et al. (2019), kteří se zabývali nočními motýly. V ostatních částech Evropy je studií zabývajících se motýlími společenstvy po požáru pouze několik, částečně se jim například věnovali Gustafsson et al. (2019).

Motýli patří vzhledem ke své mobilitě a disperzní schopnosti (až na výjimky) mezi dobré kolonizátory a jsou schopni spáleniště kolonizovat rovnoměrně (Elia et al., 2012), na rozdíl od mnohých dalších skupin členovců, které jsou limitovány svojí nízkou mobilitou (Gongalsky a Persson, 2013). Hlavní limitující prvek pro kolonizaci spáleniště pro ně proto představuje dostatek potravy, tzn. výskyt živných rostlin (nebo hub) pro housenky (Gustafsson et al., 2019; Serrat et al., 2015) a obzvláště výskyt nektaronosných rostlin pro imaga (Serrat et al., 2015). Na spáleništi se motýli musí vyrovnat i s dalšími potížemi jako je nedostatek úkrytů před predátory, obzvláště ptáky a netopýry.

Složení živočišných společenstev po požáru závisí na rovnováze mezi jedinci, kteří přežili v refugiích, a imigrujícími jedinci na jedné straně a na mortalitě a emigraci na straně druhé (Gongalsky a Persson, 2013). První postpyrogenní společenstvo motýlů je tak krátce po požáru tvořeno převážně jedinci, kteří přežili požár v refugiích, a kolonizujícími pyrofilními druhy motýlů, kteří jsou schopni spáleniště kolonizovat již během prvního dne po požáru (Wikars a Schimmel, 2001). Druhová diverzita motýlů je kvůli mortalitě a nucené emigraci v prvních měsících po požáru nižší, stejně jako jejich celková abundance oproti jejich stavu před disturbancí (Nel, 1986; Swengel, 2001; Wikars a Schimmel, 2001; Serrat et al., 2015; Banza et al., 2019).

V časovém rozmezí několika měsíců až prvních let se výsledky různých studií ohledně změn ve společenstvu do určité míry liší. Serrat et al. (2015) se zabývali požáry ve středomořské tvrdolisté doubravě v severovýchodním Španělsku a nezaznamenali žádnou výraznou změnu v průměrné abundanci, druhové diverzitě ani abundanci jedinců jednotlivých druhů a vyrovnanost jejich rozložení (evenness) během dvou let od požáru. Scandurra et al. (2014), kteří studovali požár v makchii (středomořském keřovém biotopu) v jižní Itálii během jednoho roku po požáru, naopak pozorovali navýšení druhové diverzity (ze 43 na 49 druhů denních motýlů) a průměrné abundance (ze 1793 na 3288 jedinců denních motýlů), ale také vyšší rozdíly mezi abundancemi jednotlivých druhů motýlů v porovnání s ostatními druhy ve společenstvu než před požárem. Zároveň zaznamenali změnu v letové periodě motýlů. Zatímco před požárovou disturbancí byla abundance imag během roku (s výjimkou zimy) poměrně rovnoměrná, tak po požáru jejich abundance zaznamenala výrazný pík v červnu. K této

změně došlo pravděpodobně kvůli navýšení potravní nabídky v podobě kvetení velkého množství rostlin. Významnější dopad měly požáry ve Středomoří na noční motýly, kde na rozdíl od denních motýlů byl zaznamenán významný úbytek v abundanci i druhové diverzitě, pravděpodobně vzniklý přímou mortalitou nedospělých stadií motýlů a snížením dostupnosti zdrojů potravy během několika let po požáru (Banza et al., 2019).

Serrat et al. (2015) zaznamenali relativně malou změnu v druhové skladbě. Celkem identifikovali 47 druhů denních motýlů (39 druhů na spáleništi a 37 druhů na kontrolních transektech) a z toho 28 druhů bylo běžných na obou stanovištích, 10 druhů se vyskytovalo pouze na spáleništi a osm druhů se vyskytovalo pouze na kontrolních transektech. Také ale zaznamenali významné změny v abundancích několika určitých druhů. Významně nižší abundanci nebo úplnou absenci zjistily u několika sedentárních a lesních druhů motýlů. Největší rozdíl byl zaznamenán u nejpočetnějšího druhu na kontrolních transektech, okáče *Pyronia bathseba* (83 jedinců nalezených na kontrolních transektech a pouze 11 jedinců nalezených na spáleništi). Tento rozdíl lze vysvětlit tím, že se tento druh během požáru nacházel ve stádiu housenky v opadu, což je nejzranitelnější vývojové stádium vzhledem k přežití požáru, a utrpěl tak vysokou mortalitu. Úplné vymizení ze stanoviště bylo zaznamenáno u osmi druhů motýlů. Největší rozdíl byl zaznamenán u okáče pýrového (*Pararge aegeria*) (35 jedinců na kontrolních transektech a 0 na spáleništi) a okáče *Melanargia lachesis* (7 jedinců na kontrolních transektech a 0 na spáleništi). U okáče lze usuzovat, že se na spáleništi nevyskytuje ze stejného důvodu jako *P. bathseba*. Naopak u okáče pýrového se nepochybně jedná o preferenci stanoviště, protože je to lesní druh a spáleniště mu nevyhovuje. Na druhou stranu bylo na spáleništi zjištěno několik druhů s výrazně vyššími počty a objevilo se deset druhů denních motýlů, kteří se nevyskytovali na kontrolních transektech. U těchto druhů hrála nejvyšší roli snadná dostupnost nektaru a kvůli tomu na spáleništi dominovaly vysoce mobilní druhy motýlů. Žlutásek *Gonepteryx cleopatra* (65 jedinců na spáleništi a 75 jedinců na kontrolním transektu) byl právě z tohoto důvodu na spáleništi nejhojnějším druhem, a to navzdory tomu, že jeho živná rostlina řesetlák proměnlivý (*Rhamnus alaternus*) byla na spáleništi nalezena pouze ve velmi nízké abundanci nebo vůbec. Překvapivě byla dostupnost nektaru jediným determinanem i u sedentárního modráška *Pseudophilotes panoptes*, který ale byl zaznamenán pouze v nízkých počtech jak na spáleništi, tak na kontrolním transektu (2 jedinci na spáleništi, 4 na kontrolním transektu). Živná rostlina motýla byla důležitým determinanem u třech druhů motýlů a u všech pozitivním. Prvním z nich byl otakárek ovocný (*Iphiclides podalirius*) (16 jedinců na spáleništi, 10 na kontrolním transektu), jehož živné rostliny hloh jednosemenný (*Crataegus monogyna*) a trnka (*Prunus spp.*) se zdály být hlavním determinanem jeho výskytu na spáleništi. Dalšími dvěma druhy jsou ostruháček kaštanový (*Satyrion esculi*) (37 jedinců na spáleništi a 39 na kontrolním transektu) a ostruháček ostružinový (*Callophrys rubi*) (3 jedinci na spáleništi a 6 na kontrolním transektu), jejichž

živné rostliny dub kermesový (*Quercus coccifera*) a cist (*Cistus spp.*) jsou na požáry adaptované a lze je i samotné motýly považovat za ohněm zvýhodněné druhy.

Scandurra et al. (2014) také zaznamenali mírnou změnu v druhovém složení denních motýlů, i když v jejich případě nepoužívali kontrolní transekty, ale porovnávali data ze stejné lokality před požárem. Identifikovali celkem 55 druhů denních motýlů (43 druhů před požárem a 49 druhů po požáru) a z toho šest druhů motýlů objevili pouze před požárem a naopak 12 druhů motýlů objevili pouze po požáru. Z těchto druhů devět zaznamenalo výraznou změnu ve své abundanci. Osm z nich zaznamenalo výrazný přírůstek a jeden druh výrazný úbytek. Výrazný úbytek zaznamenal bělásek rezedkový (*Pontia edusa*) (57 jedinců před požárem a 40 po požáru). Autoři blíže nespecifikují, proč tento druh zaznamenal úbytek, ale lze usuzovat, že se jeho populace zmenšila v důsledku zvýšené mortality požárem. Mezi druhy s nejvyšším přírůstkem abundance patřili například bělásek řepový (*Pieris rapae*) (93 jedinců před požárem a 325 po požáru) a otakárek fenyklový (*Papilio machaon*) (31 jedinců před požárem a 105 po požáru). Ani zde autoři nic blíže nespecifikují. Oba dva druhy jsou vysoce mobilní a využívají velké nabídky nektaronosných rostlin. Důležitým druhem, který ze stanoviště vymizel, byl okáč *Melanargia arge* (9 jedinců před požárem a 0 po požáru) a naopak se na stanovišti po požáru objevil invazní druh modráska *Cacyreus marshalli* (0 jedinců před požárem a 4 po požáru). Zajímavé také je, že na rozdíl od Serrat et al. (2015) nezaznamenali vymizení okáče pýrového (*P. aegeria*), i když byl patrný úbytek v jejich abundanci (105 jedinců před požárem, 85 po požáru), což může být dáno rozdílem mezi biotopy.

Gustafsson et al. (2019) studovali dopady rozsáhlého požáru (13 100 ha) v boreálním lese v jižním Švédsku na různé skupiny živočichů a rostlin, včetně denních motýlů. Podobně jako ve studiích ze Středomoří zjistili zvýšenou abundanci vysoce mobilních druhů, jakými jsou žluťásek řešetlákový (*Gonepteryx rhamni*), babočka paví oko (*Inachis io*) a babočka kopřivová (*Aglais urticae*) a pak i druhů, vázaných na rostliny zvýhodněné ohněm, jakým je například modrásek černolemý (*Plebejus argus*). Na rozdíl od Středomoří ale zaznamenali výrazný pokles v druhové diverzitě denních motýlů a to o 27 %.

Studie provedené ve Středomořských biotopech ukazují, že pokles druhové diverzity a abundance denních motýlů může být poměrně krátkodobý (v řádu měsíců) a motýli jsou schopní se vrátit do stejné druhové diverzity a abundance v období několika let (Nel, 1986; Scandurra et al., 2014; Serrat et al., 2015). Delší dobu to může trvat druhům, které byly silně zasaženy požárem a jejichž živné rostliny vymizely vlivem požáru, anebo druhům vázaným na pozdější stádia sukcese (Serrat et al., 2015). U nočních motýlů byla také zjištěna delší doba obnovy (Banza et al., 2019). Požárové disturbance také mají významný efekt na druhovou skladbu motýlího společenstva. Zatímco na spáleništích dominují vysoce mobilní druhy a často i generalisté, kteří těžší z množství nektaronosných rostlin, tak

v nespáleném okolí dominují více sedentární a lesní druhy motýlů, které jsou na disturbance citlivější (Serrat et al., 2015).

Negativní dopad může požár mít i na některé specialisty a vzácné druhy. V případě, že ze stanoviště vymizí vlivem požáru jejich živné rostliny, nebo jsou jejich populace zasažené příliš vysokou mortalitou, tak mohou lokálně vyhynout, aniž by se na ni zpět vrátili (Swengel, 2001). Tento efekt byl pozorován třeba na lokalitě studované Scandurra et al. (2014), ze které vymizel vzácný endemický druh okáče *M. arge*. Naopak nejvíc pozitivní dopady měly požáry na druhy, jejichž živné rostliny z požárů profitují (Serrat et al., 2015). Jejich abundance se po požáru navýšila a mohou dosáhnout svého početního píku v období několika let po požáru (Moquet et al., 2004). Dalšími druhy, které z požáru profitují, jsou vysoce mobilní druhy díky dostupnosti nektaru (Serrat et al., 2015) a druhy, které jsou velmi dobrými kolonizátory jako modrásek *C. marshalli* (Scandurra et al., 2014).

Požáry mají i různé ekologické dopady zejména kvůli jejich vlivu na druhovou skladbu motýlů. V případě, že dojde ke snížení druhové diverzity motýlů po požáru, tak se může ztrátou některých interakcí mezi opylovači a rostlinami oslabit přenos pylu v polinačních systémech. Přesně tento efekt sledovali Banza et al. (2019) po požáru v Portugalsku. To může vést ke ztrátě mutualismů s dalšími organismy a tím i snížit odolnost ekosystému vůči dalším disturbancím (Banza et al., 2019). Snížení interakcí mezi opylovači a rostlinami může mít vliv na to, jestli se budou málo opylované druhy rostlin na stanovišti schopné udržet a tím zase ovlivní na ně vázané druhy opylovačů a herbivorů (Brown et al., 2017). Polinační systémy zahrnující pouze denní motýly zatím nebyly v Evropě prozkoumané. Vzhledem k tomu, že byly zjištěny všechny tři možné dopady na druhovou bohatost motýlů, tj. negativní dopady (Gustafsson et al., 2019), žádné výrazné dopady (Serrat et al., 2015) i pozitivní dopady (Scandurra et al., 2014), tak je pravděpodobné, že v závislosti na ně budou ovlivněny i polinační systémy.

Vlivem požáru vznikají v lesích a křovinách místa s otevřeným prostorem, která jsou osídlována ranně sukcesními a nektaronosnými druhy rostlin. Po požáru zaznamenávají motýlí společenstva změny v druhové diverzitě a bohatosti. Přibývá vysoce mobilních nebo ohněm zvýhodněných druhů a dobrých kolonizátorů (nebo se zvyšuje jejich abundance) často vázaných na ranně sukcesní stanoviště, a naopak ubývá druhů (nebo se snižuje jejich abundance), jejichž živné rostliny lokálně vymizí, a druhů, které jsou vázané na pozdě sukcesní stanoviště (Scandurra et al., 2014; Serrat et al., 2015). V heterogenní krajině je vhodné prostředí pro výskyt všech těchto druhů. Lokálně se tak zvyšuje druhová bohatost a diverzita denních motýlů, což bylo potvrzené i studiiemi ze Severní Ameriky (Huntzinger, 2003). Vliv požárů na společenstva nočních motýlů na území Evropy je zatím málo prozkoumaný. Největší podíl druhů (včetně množství ohrožených druhů) je známý z otevřených a

světlych lesů, lesních světlin a lesních okrajů (Pavlíková a Konvička, 2012), takže je pravděpodobné, že jim z dlouhodobého hlediska požárové disturbance prospívají. Krátkodobě ale mohou vést ke snížení jejich druhové bohatosti a abundance, zejména v důsledku jejich mortality a mortality jejich živých rostlin (Banza et al., 2019), kterými jsou obvykle dřeviny (Pavlíková a Konvička, 2012).

5 Využití ohně v ochraně motýlů a jejich stanovišť

Využití ohně v managementu stanovišť a hospodářství se označuje jako řízené vypalování. Řízené vypalování lze definovat jako kontrolovanou aplikaci ohně na vymezenou plochu vegetace za účelem udržení stanoviště v dané fázi sukcese nebo jeho úpravy (Duff et al., 2018). V dřívějších dobách bylo řízené vypalování využíváno pro zemědělské účely, a to zejména k odstranění mrtvé biomasy, navýšení množství živin v půdě a zlepšení pastvy. V minulém století se řízené vypalování využívalo hlavně při klučení dřeva a udržování travních porostů. Dalším využitím řízeného vypalování bylo dočasné potlačení přemnoženého hmyzu (např. sarančat) a tím i zlepšení pastvy pro dobytek (Swengel, 2001). Během posledního století ale vypalování ustoupilo v důsledku socioekonomických změn, intenzifikace zemědělství, ale i zákonných zákazů. Někteří pastevcí oheň stále používají (ale dnes již ilegálně) k odstranění mrtvého porostu na zarůstajících loukách a pastvinách, ale jinak se využití ohně z naší krajiny vytratilo (Konvička et al., 2005). V mnoha státech Evropy se ale tento trend začal postupně měnit. V západní Evropě a obzvláště ve Velké Británii bylo v druhé půli dvacátého století řízené vypalování upraveno zákonem a za přísných opatření se začalo provádět na vřesovištích, vrchovištích a pro likvidaci křovin. Řízené vypalování se začalo provádět i v dalších evropských zemích, i když často pouze experimentálně, např. v Estonsku, Nizozemsku, Švédsku, Švýcarsku a hlavně Německu (Valkó et al., 2014). Oheň je také možné využít k redukci paliva jako prevenci proti silnějším požárům a v Evropské unii jsou snahy toto prozkoumat, ale veškeré využití je v tomto ohledu zatím velmi limitované (Xanthopoulos et al., 2006). Navzdory pozitivním efektům probraných v předchozích kapitolách zůstává využití ohně jako nástroje ochrany přírody kontroverzním tématem, zejména pro svou riskantnost a potenciální rozsah negativních účinků (Konvička et al., 2005).

S řízeným vypalováním úzce souvisí požárový management, který se snaží o snižování severity, rozsahu a frekvence požárů redukcí dostupného paliva (Fernandes, 2013). Toho se snaží docílit především snížením množství dostupného paliva odstraněním hustého podrostu a nakumulované živé organické hmoty. Prosvětlení lesa v rámci požárového managementu se ukazuje být dalším vhodným nástrojem na ochranu raně sukcesních motýlů, protože odstraněním dřevinného podrostu se uvolní prostor pro výskyt bylin a na ně vázaných motýlů, což může až na několik let posílit druhovou diverzitu motýlů (Verdasca et al., 2012). V minulosti bylo toto zajištěno v rámci výmladkového hospodářství. Jeho využití se ale v hospodářských lesích v mnohých částech Evropy významně omezilo, což je jeden

z hlavních důvodů úbytku motýlů vázaných na lesní světliny, např. perleťovce fialkového (*Boloria euphrosyne*) a perleťovce dvanáctitečného (*Boloria selene*) (Warren et al., 2021).

Mnoho autorů se shoduje na tom, že nejlepším způsobem využívání řízeného vypalování je občasné mozaikovitě nebo pásové vypalování prováděné v zimě nebo předjaří na holomrazu (Konvička et al., 2005; Bubová et al., 2015). To zaručuje omezení (ovšem ne úplné odstranění) mortality organismů vlivem ohně a zároveň poskytuje refugia pro živočichy i rostliny. Řízené vypalování může sloužit zejména pro potlačení expanze keřů a vytváření heterogenního porostu, obzvláště na rozsáhlých a opuštěných lokalitách (Sádlo, 2021). Také může sloužit k podpoře výskytu raně sukcesních bylin (např. u zmíněného perleťovce (*Speyeria idalia*) a violek (*Viola spp.*)), jejichž populace jsou odolné vůči požárům, a profitují z dočasného odstranění kompetičních druhů včetně živných rostlin některých zájmových druhů motýlů. Právě tento způsob řízeného vypalování je na území Evropy už desítky let využíván jako nástroj ochrany motýlů, obzvláště na vřesovištích (Haysom a Coulson, 1998; Nelson, 2002), ale jeho využití proniká i do jiných biotopů, např. rašelinišť (Kulak a Yakovlev, 2015). I přesto by měly být jiné použitelné typy managementu, které pomáhají s udržením otevřeného stanoviště, považovány za součást nebo primární ošetření v režimu péče kvůli jejich méně negativním účinkům (Swengel, 2001). Využívání řízeného vypalování společně v kombinaci s dalšími způsoby managementu je podporované i dalšími autory (Konvička et al., 2005; Valkó et al., 2014).

5.1 Příklady využití ohně v druhové ochraně motýlů

Aplikace řízeného vypalování na druhovou ochranu motýlů se odvíjí v závislosti na již zmíněných pozitivních efektech, zejména posílení populací živných rostlin daného druhu motýla. Zároveň je třeba brát v potaz odolnost daného druhu vůči požárové disturbanci. Druhy jsem vybíral podle toho, jestli o nich bylo známé dostatečně velké množství druhově specifických informací o jejich reakcích na požáry. Mezi tyto druhy patří hnědásek chrastavcový (*Euphydryas aurinia*), perleťovec fialkový (*Boloria euphrosyne*), modrásek hořcový (*Phengaris (Maculinea) alcon*), a také okáč stříbrooký (*Coenonympha tullia*). Většinu z těchto druhů spojuje fakt, že se mohou vyskytovat na vřesovištích, kde jsou proto dlouhodobě zkoumány.

Hnědásek chrastavcový (*Euphydryas aurinia*) je druhem vyžadujícím heterogenní strukturu stanoviště, kterou mu mohou poskytnout např. mizející extenzivní pastviny nebo vřesoviště spravovaná řízeným vypalováním. Živnou rostlinou motýla je čertkus luční (*Succisa pratensis*). Bylo zjištěno, že vliv požárů na motýla i rostlinu se liší podle ročního období, ve kterém požár proběhl. Požáry, které proběhly v letním období (v době letu motýla), mohou způsobit velkou mortalitu jeho živné rostliny i jeho larev a dokonce zánik celých kolonií (Warren, 1994). Na druhou stranu požáry a vypalování prováděné v časném jaru na holomrazu jsou schopné za příznivých podmínek (pokud

nezačne hořet rašelina pod ní) spálit pouze svrchní část porostu a ušetřit tak živnou rostlinu motýla, která je nižší než okolní vegetace, a také jeho hibernakula, která bývají umístěna na bázích těchto rostlin (Lavery, 1993). V případě, že je jaro teplé a housenky kvůli tomu budou během požáru aktivní, tak mohou i tyto požáry způsobit vysokou mortalitu (Warren, 1994). Přežití kolonie motýla na takto spáleném stanovišti bylo sledováno v jižním Walesu v Glamorganu, kde byla objevena jedna z největších kolonií motýla na lokalitě, která shořela pouze o šest měsíců dříve (Lewis a Hurford, 1997). Důležitou roli v jeho přežití hraje i tvorba metapopulací. Díky nim je schopný přežít i lokální extinkci a danou lokalitu znovu rekolonizovat. Vypalování malých patchů proto může být prospěšné, protože se tím krátkodobě zvyšuje heterogenita prostředí a rekolonizací se mohou případné ztráty na populaci motýla brzy doplnit. Za předpokladu, že je k aplikaci řízeného vypalování vhodný důvod (např. degradace jeho stanoviště a slábnutí populací motýla), a v okolí se nacházejí další populace schopné rekolonizace.

Perleťovec fialkový (*Boloria euphrosyne*) je druh vázaný na lesní světliny, a je proto ohrožený jejich zarůstáním dřevinami a následným zastíněním svého stanoviště, k čemuž dochází zejména kvůli změnám v lesním managementu a ústupu výmladkového hospodářství. Vliv vypalování na tento druh studovali Barnett a Warren, 1995. Na lokalitě v Dartmooru (jižní Anglie), kde se provádělo rotační vypalování (jednou za 5-7 let) v kombinaci se zimní a letní pastvou, vyústilo v mnohanásobné navýšení abundance živných rostlin motýla violky (*Viola spp.*) i abundance samotného motýla. Naopak na lokalitě v Clwydu (severní Wales) vyústilo ve snížení abundance motýla. Tyto rozdíly byly pravděpodobně způsobeny rozdíly ve frekvenci vypalování a velikosti spálené plochy. O využití vypalování lze uvažovat, pokud dochází k zarůstání lokality dřevinami a nejsou k dispozici jiné vhodnější metody k jejich odstranění a zachování stádia sukcese.

Modrásek hořcový (*Phengaris (Maculinea) alcon*) je druh vázaný na bezkolencové a vlhčí louky a vřesoviště. Nebezpečí pro něj představují meliorace a ústup tradičního hospodaření spojený se zarůstáním lokalit a úbytkem živných rostlin hořce hořepníku (*Gentiana pneumonanthe*), hořce křížatého (*Gentiana cruciata*) a hořce tolitového (*Gentiana asclepiadea*). Jeho lokality jsou v některých případech spravované řízeným vypalováním, například v Portugalsku (Arnaldo et al., 2014), v Belgii (Maes et al., 2004; Mouquet et al., 2004), a uvažuje se o něm v Maďarsku (Tartally et al., 2019), kde časně jarní požár nevedl k vysoké mortalitě motýla ani jeho hostitele mravence *Myrmica* a naopak byly zjištěny pozitivní efekty na jejich populace díky odstranění rostlinné nekromasy a změny mikrostruktury vegetace. Živná rostlina motýla vyžaduje pro své úspěšné rozmnožování vliv disturbance, čehož lze docílit právě vypalováním. U vřesovištních populací *Gentiana pneumonanthe* v Belgii se i přes vysokou mortalitu jedinců vlivem požáru v následujících letech významně navýšila jejich početnost a tím pozitivně ovlivnila populace *Phengaris alcon* (Maes et al., 2004; Mouquet et al.,

2004). Vypalování se doporučuje využívat v kombinaci s pastvou a strháváním drnu, pro podporu růstu jeho živné rostliny a vytváření vhodnějšího prostředí pro jejich hostitelské mravence. Pro zjištění dopadu vypalování na dané stanoviště je nutné k němu přistupovat s opatrností a nejdřív zkusit vypalování pouze experimentálně.

Okáč stříbrooký (*Coenonympha tullia*) je druh vázaný na rašeliniště, slatiniště a rašelinné louky. Vlivem vypalování na tento druh, se zabývali Dennis et al. (1997), kteří uvádějí, že kontrolované fragmentované vypalování o nízké intenzitě může být jedním z možných způsobů managementu stanovišť motýla, obzvláště při spojení s lehkou pastvou dobytka. Podporuje se tím výskyt živných rostlin motýla – suchopýru pochvatého (*Eriophorum vaginatum*) a suchopýru široolistého (*Eriophorum latifolium*) - a zachování ranné fáze sukcese. Na druhou stranu vypalování o vysoké intenzitě, při němž začne hořet i rašelina nebo shoří velká část plochy, je považováno za negativní, kvůli vysoké mortalitě motýla. Vypalování rašelinišť je poměrně kontroverzním tématem, jehož přesné účinky na žádoucí druhy rostlin a živočichů je třeba více prostudovat.

I u některých dalších druhů denních motýlů nebyly zaznamenány negativní vlivy jarního vypalování na jejich populace. Jedním z nich je okáč žlutooký (*Coenonympha oedippus*), který je v Červeném seznamu evropských denních motýlů řazen do kategorie EN – ohrožený (Van Swaay et al., 2010), ale na území České republiky se tento druh nevyskytuje. Na lokalitě v Polsku poblíž Zamość, Sielezniew et al. (2010) nepozorovali žádné negativní efekty jarního vypalování na populace okáče ani po vypálení celé plochy najednou a uvažují, že je proto tento druh proti vypalování odolný. Tato odolnost může podporovat zavedení vypalování jako výhodného managementu pro zabránění sukcese v případě, že se jedná o příliš velkou plochu, aby se zarůstání dalo zabránit mechanicky. Dalšími druhy, u nichž se zmiňuje využití řízeného vypalování, jsou perleťovec prostřední (*Argynnis adippe*) (Ellis et al., 2019) a modrásek černolemý (*Plebejus argus*) (Thomas, 1985), ale bez konkrétních dat, ze kterých by se dalo čerpat. Druhově zaměřené práce o vlivu požárů na evropské noční motýly zcela chybí.

Využití vypalování v druhové ochraně motýlů se zdá být za určitých podmínek vhodným řešením, obzvláště jedná-li se o druh vázaný na vřesoviště anebo jiný biotop, kde se vyskytuje množství druhů adaptovaných na požár. Výhodné je i to, když je daný druh motýla odolný vůči vypalování nebo má vysoký rekolonizační potenciál, a také pokud působení ohně podporuje růst populací jeho živné rostliny. Vždy je ale třeba brát v potaz, jestli neexistuje vhodnější způsob managementu, obzvláště vůči dalším zájmovým druhům rostlin a živočichů vyskytujících se na dané lokalitě.

6 Závěr

Ve své práci charakterizují požárové disturbance a popisují různé efekty, které požáry mohou mít na motýly, jejich populace a společenstva. Požárové disturbance mohou mít různé vlastnosti v závislosti na charakteristikách prostředí, ve kterém se vyskytují a na počasí během disturbance. Mají množství pozitivních i negativních dopadů na biotu a ekosystémy jako takové, ale vždy způsobí změny v rostlinných i živočišných společenstvech, jejich druhovém složení a abundanci.

Vlivem požárové disturbance zaznamenávají motýlí společenstva změnu v druhové skladbě s přírůstkem vysoce mobilních nebo ohněm zvýhodněných druhů a dobrých kolonizátorů vázaných na raně sukcesní stanoviště, případně lesní světliny. Naopak ze společenstva mizí nebo se snižuje abundance druhů, které zaznamenaly vysokou mortalitu vlivem požáru, jejichž živné rostliny vlivem požáru lokálně vymizely, nebo druhy vázané na pozdně sukcesní stanoviště. Pokud se zahrnou spálené i nespálené plochy, tak požáry posilují heterogenitu stanoviště a zároveň mohou posílit druhovou bohatost a diverzitu na něm žijících motýlů.

Využití řízeného vypalování v ochraně motýlů představuje nedoceněný nástroj ochrany přírody a je v dnešní době velmi limitováno. Může být důležitým nástrojem pro zachování raného stádia sukcese a podpory růstu živných rostlin některých ohrožených druhů motýlů. Jeho využití je i přes jeho potenciál limitováno kvůli jeho komplexním dopadům na různé druhy rostlin a živočichů i na stav celého ekosystému.

7 Použité zdroje

- Adámek, M., Jankovská, Z., Hadincová, V., Kula, E., & Wild, J. (2018). Drivers of forest fire occurrence in the cultural landscape of Central Europe. *Landscape Ecology*, 33(11), 2031-2045.
- Adamidis, G. C., Swartz, M. T., Zografou, K., & Sewall, B. J. (2019). Prescribed fire maintains host plants of a rare grassland butterfly. *Scientific reports*, 9(1), 1-12.
- Archibald, S., Lehmann, C. E., Gómez-Dans, J. L., & Bradstock, R. A. (2013). Defining pyromes and global syndromes of fire regimes. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 110(16), 6442-6447.
- Arnaldo, P. S., Gonzalez, D., Oliveira, I., van Langevelde, F., & Wynhoff, I. (2014). Influence of host plant phenology and oviposition date on the oviposition pattern and offspring performance of the butterfly *Phengaris alcon*. *Journal of insect conservation*, 18(6), 1115-1122.
- Banza, P., Macgregor, C.J., Belo, A.D.F., Fox, R., Pocock, M.J.O., Evans, D.M. Wildfire alters the structure and seasonal dynamics of nocturnal pollen-transport networks. *Funct Ecol*. 2019; 33: 1882– 1892. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.13388>
- Barnett, L. K., & Warren, M. S. (1995). Species Action Plan: Pearl Bordered Fritillary. Unpublished report to Butterfly Conservation.
- Brown, J., York, A., Christie, F., & McCarthy, M. (2017). Effects of fire on pollinators and pollination. *Journal of Applied Ecology*, 54(1), 313-322.
- Bubová, T., Vrabec, V., Kulma, M. *et al.* Land management impacts on European butterflies of conservation concern: a review. *J Insect Conserv* 19, 805–821 (2015). <https://doi.org/10.1007/s10841-015-9819-9>
- Buhk, C., Meyn, A., & Jentsch, A. (2007). The challenge of plant regeneration after fire in the Mediterranean Basin: scientific gaps in our knowledge on plant strategies and evolution of traits. *Plant ecology*, 192(1), 1-19.
- Clements, F. E. (1916). *Plant succession: an analysis of the development of vegetation* (No. 242). Carnegie Institution of Washington.
- Conrad, K. F., Warren, M. S., Fox, R., Parsons, M. S., & Woiwod, I. P. (2006). Rapid declines of common, widespread British moths provide evidence of an insect biodiversity crisis. *Biological conservation*, 132(3), 279-291.
- Coppoletta, M., Merriam, K. E., & Collins, B. M. (2016). Post-fire vegetation and fuel development influences fire severity patterns in reburns. *Ecological applications*, 26(3), 686-699.
- Dennis, R. L., & Eales, H. T. (1997). Patch occupancy in *Coenonympha tullia* (Muller, 1764) (Lepidoptera: Satyrinae): habitat quality matters as much as patch size and isolation. *Journal of Insect Conservation*, 1(3), 167-176.
- Dennis, R. L., Shreeve, T. G., Olivier, A., & Coutsis, J. G. (2000). Contemporary geography dominates butterfly diversity gradients within the Aegean archipelago (Lepidoptera: Papilionoidea, Hesperioidea). *Journal of Biogeography*, 27(6), 1365-1383.

Duff T.J., Cawson J.G., Penman T.D. (2018) Prescribed Burning. In: Manzello S. (eds) Encyclopedia of Wildfires and Wildland-Urban Interface (WUI) Fires. Springer, Cham.

https://doi.org/10.1007/978-3-319-51727-8_120-1

Elia, M., Laforteza, R., Tarasco, E., Colangelo, G., & Sanesi, G. (2012). The spatial and temporal effects of fire on insect abundance in Mediterranean forest ecosystems. *Forest Ecology and Management*, 263, 262-267.

Ellis, S., Wainwright, D., Dennis, E. B., Bourn, N. A. D., Bulman, C. R., Hobson, R., ... & Warren, M. S. (2019). Are habitat changes driving the decline of the UK's most threatened butterfly: the High Brown Fritillary *Argynnis adippe* (Lepidoptera: Nymphalidae)? *Journal of Insect Conservation*, 23(2), 351-367.

Evans, W. G. (1966). Perception of infrared radiation from forest by *Melanophila acuminata* (Buprestidae, Coleoptera). *Ecology* 47: 1061-1065

Fearnside, P. M. (2000). Global warming and tropical land-use change: greenhouse gas emissions from biomass burning, decomposition and soils in forest conversion, shifting cultivation and secondary vegetation. *Climatic change*, 46(1), 115-158.

Flannigan, M. D., Amiro, B. D., Logan, K. A., Stocks, B. J., & Wotton, B. M. (2006). Forest fires and climate change in the 21 st century. *Mitigation and adaptation strategies for global change*, 11(4), 847-859.

Fielding, Carol (1992) Aspects of the ecology of the Lepidoptera associated with heather *Calluna vulgaris*., Durham theses, Durham University. Available at Durham E-Theses Online: <http://etheses.dur.ac.uk/962/>

Gerlach, J., Samways, M., & Pryke, J. (2013). Terrestrial invertebrates as bioindicators: an overview of available taxonomic groups. *Journal of insect conservation*, 17(4), 831-850.

Gongalsky, K. B. (2011). The spatial distribution of large soil invertebrates on burned areas in xerophilous ecosystems of the Black Sea coast of the Caucasus. *Arid Ecosystems*, 1(4), 260-266.

Gongalsky, K. B., & Persson, T. (2013). Recovery of soil macrofauna after wildfires in boreal forests. *Soil biology and biochemistry*, 57, 182-191.

Gossner M. M. & Damken, C. 2018. Diversity and Ecology of Saproxylic Hemiptera. Pp. 263 -317. En: M. D. Ulyshen (Ed.). Saproxylic Insects: Diversity, ecology and conservation. Zoological Monographs, vol 1. Springer, Cham.

Gustafsson, L., Berglind, M., Granström, A., Grelle, A., Isacson, G., Kjellander, P., ... & Mikusiński, G. (2019). Rapid ecological response and intensified knowledge accumulation following a north European mega-fire. *Scandinavian Journal of Forest Research*, 34(4), 234-253.

Harper, A. R., Santin, C., Doerr, S. H., Froyd, C. A., Albin, D., Otero, X. L., ... & Pérez-Fernández, B. (2019). Chemical composition of wildfire ash produced in contrasting ecosystems and its toxicity to *Daphnia magna*. *International Journal of Wildland Fire*, 28(10), 726-737.

Haysom, K. A., & Coulson, J. C. (1998). The Lepidoptera fauna associated with *Calluna vulgaris*: effects of plant architecture on abundance and diversity. *Ecological entomology*, 23(4), 377-385.

Holuša, J., Berčák, R., Lukášová, K., Hanuška, Z., Agh, P., Vaněk, J., ... & Chromek, I. (2018). LESNÍ POŽÁRY V ČESKÉ REPUBLICE—DEFINICE A ROZDĚLENÍ. ZPRÁVY LESNICKÉHO VÝZKUMU, 63(2), 102-111.

Huntzinger, M. (2003). Effects of fire management practices on butterfly diversity in the forested western United States. *Biological Conservation*, 113(1), 1-12.

Johnson, EA. 1992. Fire and Vegetation Dynamics: Studies from the North American Boreal Forest. Cambridge Studies in Ecology. Cambridge University Press.

Keeley, J. E. (2009). Fire intensity, fire severity and burn severity: a brief review and suggested usage. *International journal of wildland fire*, 18(1), 116-126.

Konvička, M., Beneš, J., & Čížek, L. (2005). *Ohrožený hmyz nelesních stanovišť: ochrana a management*. Sagittaria.

Komarek EV (1964) The natural history of lightning. Third annual tall timbers fire ecology conference, Tallahassee, Florida, pp 139–183

Kral, K. C., Limb, R. F., Harmon, J. P., & Hovick, T. J. (2017). Arthropods and fire: Previous research shaping future conservation. *Rangeland Ecology & Management*, 70(5), 589-598.

Krawchuk, M. A., Haire, S. L., Coop, J., Parisien, M. A., Whitman, E., Chong, G., & Miller, C. (2016). Topographic and fire weather controls of fire refugia in forested ecosystems of northwestern North America. *Ecosphere*, 7(12), e01632.

Krawchuk, M. A., Meigs, G. W., Cartwright, J. M., Coop, J. D., Davis, R., Holz, A., ... & Meddens, A. J. (2020). Disturbance refugia within mosaics of forest fire, drought, and insect outbreaks. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 18(5), 235-244.

Kulak, A. V., & Yakovlev, R. V. (2015). The protected species of Lepidoptera in the landscape reserve 'Zvanets' (Belarus). *Acta Biologica Sibirica*.

Lavery, T. A. (1993). A review of the distribution, ecology and status of the marsh fritillary *Euphydryas aurinia* Rottemburg, 1775 (Lepidoptera: Nymphalidae) in Ireland. *The Irish Naturalists' Journal*, 192-199.

Lewis, O. T., & Hurford, C. (1997). Assessing the status of the marsh fritillary butterfly (*Eurodryas aurinia*): an example from Glamorgan, UK. *Journal of Insect Conservation*, 1(3), 159-166.

Lee H., Alday J.G., Rose R. J., O'Reilly J., Marrs R.H. 2013: Long-term effects of rotational prescribed burning and low-intensity sheep grazing on blanket-bog plant communities. *Journal of Applied Ecology* 50: 625-635.

Macgregor, C. J., Pocock, M. J., Fox, R., & Evans, D. M. (2015). Pollination by nocturnal Lepidoptera, and the effects of light pollution: a review. *Ecological entomology*, 40(3), 187-198.

Maes, D., Vanreusel, W., Talloen, W., & Van Dyck, H. (2004). Functional conservation units for the endangered Alcon Blue butterfly *Maculinea alcon* in Belgium (Lepidoptera: Lycaenidae). *Biological Conservation*, 120(2), 229-241.

Malmström, A., Persson, T., Ahlström, K., Gongalsky, K. B., & Bengtsson, J. (2009). Dynamics of soil meso- and macrofauna during a 5-year period after clear-cut burning in a boreal forest. *Applied Soil Ecology*, 43(1), 61-74.

- Mattila, N., Kaitala, V., Komonen, A., Kotiaho, J. S., & Päävinen, J. (2006). Ecological determinants of distribution decline and risk of extinction in moths. *Conservation Biology*, 20(4), 1161-1168.
- Möllenbeck, V., Hermann, G., & Fartmann, T. (2009). Does prescribed burning mean a threat to the rare satyrine butterfly *Hipparchia fagi*? Larval-habitat preferences give the answer. *Journal of Insect Conservation*, 13(1), 77-87.
- Moretti, M., Duelli, P., & Obrist, M. K. (2006). Biodiversity and resilience of arthropod communities after fire disturbance in temperate forests. *Oecologia*, 149(2), 312-327.
- Mouquet, N., Belrose, V., Thomas, J. A., Elmes, G. W., Clarke, R. T., & Hochberg, M. E. (2005). Conserving community modules: a case study of the endangered lycaenid butterfly *Maculinea alcon*. *Ecology*, 86(12), 3160-3173.
- Nel, J. (1986). Sur le repeuplement naturel en Lépidoptères Rhopalocères du massif du Cap Canaille (Bouches-du-Rhône), après incendie (Lepidoptera).
- Nelson, B. (2002). The distribution, status and habitat of the marsh fritillary butterfly *Euphydryas aurinia* (Lepidoptera: Nymphalidae) in Northern Ireland. *The Irish Naturalists' Journal*, 129-139.
- Nowicki, P., Marczyk, J., & Kajzer-Bonk, J. (2015). Metapopulations of endangered *Maculinea* butterflies are resilient to large-scale fire. *Ecohydrology*, 8(3), 398-405.
- Orsolya Valkó, Péter Török, Balázs Deák, Béla Tóthmérész (2014). Review: Prospects and limitations of prescribed burning as a management tool in European grasslands, *Basic and Applied Ecology*, Volume 15, Issue 1, Pages 26-33, ISSN 1439-1791, <https://doi.org/10.1016/j.baae.2013.11.002>.
- Ottmar, R. D., Sandberg, D. V., Riccardi, C. L., & Prichard, S. J. (2007). An overview of the fuel characteristic classification system—quantifying, classifying, and creating fuelbeds for resource planning. *Canadian Journal of Forest Research*, 37(12), 2383-2393.
- Palivcová, L. (2018). Vliv činnosti armády na sukcesi společenstev terestrických členovců v CHKO Brdy.
- Pausas, J. G. (2019). Generalized fire response strategies in plants and animals. *Oikos*, 128(2), 147-153.
- Pausas, J. G., & Keeley, J. E. (2019). Wildfires as an ecosystem service. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 17(5), 289-295.
- Pavlikova, A., & Konvicka, M. (2012): An ecological classification of Central European macromoths: habitat associations and conservation status returned from life history attributes. *Journal of Insect Conservation*, 16(2), 187-206.
- Pereira, P., Francos, M., Ubeda, X., Brevik, E. C., Vieira, A., Bento-Gonçalves, A., ... & Keizer, J. J. (2017). WILDFIRES: PERSPECTIVES, ISSUES AND CHALLENGES OF THE 21ST CENTURY.
- Plan, U. B. A., Plan, B. H. A., Plan, B. H. A., Plan, C. S. A., Plan, D. S. A., Plan, G. F. A., ... & Plan, W. W. A. (2003). Species Action Plans.
- Pickett, S. T. (8). A y White PS 1985. The ecology of natural disturbance and patch dynamics. *Academic Press, Orlando, FL. Ecological Society Journal of Applied Ecology*, 36, 544-554.
- Pizzigalli, C. (2012). Modelling wildfires in the Mediterranean area during summer 2007. *Il nuovo cimento C*, 35(5), 137-146.

- Prepas, E., Serediak, N., Putz, G., & Smith, D. W. (2009). Fires.
- Radea, C., & Arianoutsou, M. (2000). Cellulose decomposition rates and soil arthropod community in a *Pinus halepensis* Mill. forest of Greece after a wildfire. *European Journal of soil biology*, 36(1), 57-64.
- Reardon J. (2019) Ground Fire. In: Manzello S. (eds) Encyclopedia of Wildfires and Wildland-Urban Interface (WUI) Fires. Springer, Cham. https://doi.org/10.1007/978-3-319-51727-8_27-1
- Rossi J.L., Chatelon F.J., Marcelli T. (2019) Fire Intensity. In: Manzello S. (eds) Encyclopedia of Wildfires and Wildland-Urban Interface (WUI) Fires. Springer, Cham. https://doi.org/10.1007/978-3-319-51727-8_51-1
- Sádlo, J. (1994). Život na spáleníšti: antrakofyty a pyrofyty. *Vesmír*, 73(10), 556.
- Sádlo, J. (2021). Požáry v krajině: Od fyziky a evoluce po management. *Vesmír*, 100(7), 446.
- Scandurra, A., Magliozzi, L., Aria, M., & D’Aniello, B. (2014). Short-term effects of fire on Papilionoidea (Lepidoptera) communities: a pilot study in Mediterranean maquis shrubland. *Italian Journal of Zoology*, 81(4), 599-609.
- Schmitz, A., Schätzel, H. and Schmitz, M. (2010). Distribution and functional morphology of photomechanic infrared sensilla in flat bugs of the genus *Aradus* (Heteroptera, Aradidae). *Arthropod structure & development* 39(1): 17-25.
- Serrat, A., Pons, P., Puig-Gironès, R., & Stefanescu, C. (2015). Environmental factors influencing butterfly abundance after a severe wildfire in Mediterranean vegetation. *Animal Biodiversity and Conservation*, 38(2), 207-220.
- Shakesby, R. A. (2011). Post-wildfire soil erosion in the Mediterranean: review and future research directions. *Earth-Science Reviews*, 105(3-4), 71-100.
- Sielezniew, M., Palka, K., Michalczyk, W., Bystrowski, C., Holowinski, M., & Czerwinski, M. (2010). False Ringlet *Coenonympha oedippus* (FABRICIUS, 1787) (Lepidoptera: Nymphalidae) in Poland: state of knowledge and conservation prospects. *Oedippus*, 26, 20-24.
- Sil, Ângelo, João C. Azevedo, Paulo M. Fernandes, Adrián Regos, Ana Sofia Vaz, and João P. Honrado. 2019. “(Wild)Fire Is Not an Ecosystem Service.” *Frontiers in Ecology and the Environment* 17 (8): 429 – 30
- Silva, J. S., Rego, F. C., Fernandes, P., & Rigolot, E. (2010). Towards integrated fire management. Outcomes of the European Project Fire Paradox.
- Swengel, A. B. (2001). A literature review of insect responses to fire, compared to other conservation managements of open habitat. *Biodiversity & Conservation*, 10(7), 1141-1169.
- Tartally, A., Nash, D. R., Varga, Z., & Lengyel, S. (2019). Changes in host ant communities of Alcon Blue butterflies in abandoned mountain hay meadows. *Insect Conservation and Diversity*, 12(6), 492-500.
- Thonicke, K., Venevsky, S., Sitch, S., & Cramer, W. (2001). The role of fire disturbance for global vegetation dynamics: coupling fire into a Dynamic Global Vegetation Model. *Global Ecology and Biogeography*, 10(6), 661-677.

- Thom, M. D., Daniels, J. C., Kobziar, L. N., & Colburn, J. R. (2015). Can butterflies evade fire? Pupa location and heat tolerance in fire prone habitats of Florida. *PLoS One*, 10(5), e0126755.
- Thomas, C. D. (1985). The status and conservation of the butterfly *Plebejus argus* L. (Lepidoptera: Lycaenidae) in North West Britain. *Biological conservation*, 33(1), 29-51.
- Turetsky, M. R., Harden, J. W., Friedli, H. R., Flannigan, M., Payne, N., Crock, J., & Radke, L. (2006). Wildfires threaten mercury stocks in northern soils. *Geophysical research letters*, 33(16).
- Urban J.L., Fernandez-Pello A.C. (2018) Ignition. In: Manzello S. (eds) Encyclopedia of Wildfires and Wildland-Urban Interface (WUI) Fires. Springer, Cham. https://doi.org/10.1007/978-3-319-51727-8_61-1
- Van Swaay, C. C., Cuttelod, A., Collins, S., Maes, D., Munguira, M. L., Šašić, M., ... & Wynhoff, I. (2010). European red list of butterflies.
- Verdasca, M. J., Leitão, A. S., Santana, J., Porto, M., Dias, S., & Beja, P. (2012). Forest fuel management as a conservation tool for early successional species under agricultural abandonment: The case of Mediterranean butterflies. *Biological Conservation*, 146(1), 14-23.
- Warren, M. S. (1994). The UK status and suspected metapopulation structure of a threatened European butterfly, the marsh fritillary *Eurodryas aurinia*. *Biological Conservation*, 67(3), 239-249.
- Warren, M. S. & Key, R. S. (1991). Woodlands: past, present and future for insects. In *The Conservation of Insects and their Habitats*, ed. N. M. Collins & J. A. Thomas. Academic Press, London, pp. 155-212.
- Warren, M. S., Maes, D., van Swaay, C. A., Goffart, P., Van Dyck, H., Bourn, N. A., ... & Ellis, S. (2021). The decline of butterflies in Europe: Problems, significance, and possible solutions. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 118(2).
- Wentao H., Yu C. (2019) Fire Severity. In: Manzello S. (eds) Encyclopedia of Wildfires and Wildland-Urban Interface (WUI) Fires. Springer, Cham. https://doi.org/10.1007/978-3-319-51727-8_226-1
- Wikars, L. O., & Schimmel, J. (2001). Immediate effects of fire-severity on soil invertebrates in cut and uncut pine forests. *Forest Ecology and Management*, 141(3), 189-200.
- Wikars, L. O. (1992). Skogsbränder och insekter. *Entomol. tidskr*, 113, 1-12.
- Wikars, L. O. (1994). Effects of fire and ecology of fire-adapted insects. *Introductory research essay*, (12).
- Wikars, L. O. (2002). Dependence on fire in wood-living insects: an experiment with burned and unburned spruce and birch logs. *Journal of Insect Conservation*, 6(1), 1-12.
- Xanthopoulos, G., Caballero, D., Galante, M., Alexandrian, D., Rigolot, E., & Marzano, R. (2006). Forest fuels management in Europe. In *In: Andrews, Patricia L.; Butler, Bret W., comps. 2006. Fuels Management-How to Measure Success: Conference Proceedings. 28-30 March 2006; Portland, OR. Proceedings RMRS-P-41. Fort Collins, CO: US Department of Agriculture, Forest Service, Rocky Mountain Research Station. p. 29-46 (Vol. 41).*
- Zografou, K., Swartz, M. T., Tilden, V. P., McKinney, E. N., Eckenrode, J. A., & Sewall, B. J. (2017). Severe decline and partial recovery of a rare butterfly on an active military training area. *Biological Conservation*, 216, 43-50.