

**Univerzita Karlova**  
**Přírodovědecká fakulta**

Studijní program: Biologie  
Studijní obor: Ekologická a evoluční biologie



**Anna Barusová**

Role hmyzí herbivorie v populačním cyklu rostlin na příkladu čeledi Lycaenidea

The role of insect herbivory in plant population dynamics – a case study of the  
Lycaenidae family

Bakalářská práce

Vedoucí práce: RNDr. Zdeněk Janovský, Ph.D.

Praha 2018



## Prohlášení

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

V Praze, 7. května 2018

Anna Barusová



## Poděkování

Na tomto místě bych ráda poděkovala zejména svému školiteli Zdeňkovi Janovskému za velkou míru trpělivosti a pochopení a také jeho ochotu se se mnou do tohoto tématu vůbec pustit. Díky patří i Kubovi Štencovi za debaty a nadšení, které se mnou sdílí; Davidovi Ričlovi, který mě nadchl pro motýly, Viktorovi Fuglíkovi za pomoc se zkrocením techniky a v neposlední řadě také mé rodině, přátelům a Ivanu Větvičkovi za podporu a trpělivost.



## **Abstrakt:**

Herbivorie je pro rostliny jedna z klíčových interakcí, s nimiž se během života vyrovnávají a vytváří také značný selekční tlak na jejich vlastnosti. Předkládaná práce se zabývá vlivem hmyzu coby nejdůležitější skupiny bezobratlých herbivorů na rostliny na úrovni jedince a na úrovni populační dynamiky. Věnuje se také interakcím okolí rostliny s herbivorií. Další část ilustruje tyto jevy na čeledi modráskovitých (Lepidoptera: Lycaenidae), kteří vykazují vysokou míru potravní specializace a koevoluce s rostlinami. Mapuje rovněž přítomnost zajímavé asociace s mravenci u části modráskovitých, které pravděpodobně umožňují lepší využití potravních zdrojů. Souvislost potravní strategie a myrmekofilie je ilustrována na českých zástupcích této čeledi. Poslední část práce se zabývá krvavcem totenem (*Sanguisorba officinalis*), jeho monofágním herbivorem, celoevropsky ohroženým modráskem bahenním (*Phengaris nausithous*) a jejich ekologií a ochranou. Tento systém bude dále rozpracován v navazující diplomové práci, jejíž cíle jsou také popsány.

**Klíčová slova:** herbivorie, Lepidoptera, Lycaenidae, populační dynamika rostlin, predace semen, folivorie

## **Abstract:**

Herbivory is one of the key interactions of plants, which can result in important consequences for their population dynamics and which can also exert selection pressure on evolution of their traits. This bachelor thesis is concerned with insect herbivore influence on plants at the levels of individuals and population dynamics. It also focuses on interactions of occurrence of herbivory with environmental conditions. This is demonstrated on the family Lycaenidae (Lepidoptera) which is highly specialized in terms of host plants with several cases of coevolution having been described. Some Lycaenid species also evolved associations with ants probably, which help to increase their range of host plants. The relationship of feeding strategies and myrmecophily is illustrated on Czech species of Lycaenidae. The last part focuses on the Great Burnet (*Sanguisorba officinalis*) and its European-wide declining monophagous herbivore Dusky Large Blue (*Phengaris nausithous*), their ecology and conservation. Ecology of this study system will be the main topic of the intended master thesis.

**Key words:** herbivory, Lepidoptera, Lycaenidae, plant population dynamics, seed predation, folivory





# Obsah

<b>1. Úvod</b> .....	11
<b>2. Rostliny a hmyzí herbivoři</b> .....	12
2.1 Faktory ovlivňující výskyt herbivora .....	13
2.2 Interakce herbivorie a prostředí .....	14
2.3 Herbivorie a populační dynamika rostlin .....	14
2.3.1 Dopady poškození různých částí.....	15
<b>3. Čeleď Lycaenidae jako příklad specializovaných herbivorů</b> .....	16
3.1 Motýli jako herbivoři.....	16
3.2 Čeleď Lycaenidae .....	18
3.3 Specifika modráskovitých jako herbivorů.....	18
3.3.1 Myrmekofilie.....	19
3.3.2 Lycaenidae ČR a jejich potravní specializace.....	21
<b>4. Krvavec toten jako důležitý prvek v životním cyklu modráška bahenního</b> .....	26
4.1 Krvavec toten ( <i>Sanguisorba officinalis</i> ).....	26
4.1.1 Populační dynamika .....	26
4.1.2 Herbivorie.....	27
4.2 Modrásek bahenní ( <i>Phengaris nausithous</i> ).....	28
4.2.1 Životní cyklus .....	29
4.2.2 Ohrožení a ochrana .....	30
4.3 Mravenec žahavý ( <i>Myrmica rubra</i> ).....	31
<b>5. Diskuze výsledků literární rešerše vzhledem k navazující diplomové práci</b> .....	32
5.1 Cíle a metodika plánované diplomové práce.....	32
5.1.1 Populační část .....	33
5.1.2 Habitatová část.....	34
<b>6. Závěr</b> .....	34
<b>7. Seznam použité literatury</b> .....	35



## 1. Úvod

Rostliny jsou nezbytnou součástí současného pevninského života na Zemi, z velké části formují ekosystémy (Tanner 2001) a také krajinu (Bento a Lopes 2011). Není proto překvapivé, že mnoho dalších organismů s nimi různým způsobem interaguje. Některé z těchto interakcí mohou být rostlinám prospěšné (např. mykorhiza; Heijden et al. 2015), jiné je naopak mohou výrazně omezovat.

Mezi takové patří i herbivorie, tj. konzumace rostlin nebo jejich částí různými živočichy, na niž je tato práce zaměřena. Není s podivem, že se rostliny a herbivoři za dlouhou dobu společné existence navzájem mnoha způsoby evolučně ovlivnili. I přes vytváření různých způsobů obrany jsou rostliny neustále pod tlakem konzumentů, kteří ovlivňují různé složky jejich fitness a vitality. Působí nejen na jedince, ale i populace a nežádka působí i na celá společenstva a ekosystémy (Crawley 1989).

V souvislosti s koevolucí herbivorů a rostlin se nejčastěji hovoří o hmyzu (Insecta), jedné z největších skupin živých organismů na Zemi (Stork 2017). Její zástupci vyvinuli velké množství různých adaptací a jedná se o jednu z nejdůležitějších skupin bezobratlých herbivorů. Motýli (Lepidoptera) jsou jedním z významných herbivorních řádů hmyzu, o němž se poslední době hlavně v Evropě mnoho diskutuje, zejména kvůli masovému poklesu početnosti a druhové diverzity. Jednou z hlavních příčin jejich úbytku byly změny ve využívání krajiny v průběhu 20. století (Konvička et al. 2005). Mnoho motýlů je závislých na kombinaci různých faktorů na svých lokalitách, a proto jsou na jejich změny velmi citliví (WallisDeVries et al. 2002). Jsou velmi specifickou skupinou herbivorů, neboť jejich potravní strategie jsou pozoruhodným využitím různých složek prostředí. Jako konkrétní příklad pro popis některých z nich jsem si vybrala čeleď modráskovitých (Lycaenidae), pro jejíž některé zástupce je typická myrmekofilie (Fiedler 1991). Zajímavým příkladem, zahrnujícím motýla, živnou rostlinu i hostitelského mravence, je systém krvavec toten (*Sanguisorba officinalis*) – modrásek bahenní (*Phengaris nausithous*) – mravenec žahavý (*Myrmica rubra*), kterému je v této práci věnována poslední kapitola.

## 2. Rostliny a hmyzí herbivoři

Herbivorie, neboli konzumace částí rostlin zvířaty, je jednou z nejdůležitějších interakcí ovlivňující stav a fitness rostliny a často působící i na její populační dynamiku. Herbivorie ze strany bezobratlých je doložena již z devonu. Nejstarší ichnofosilie, tj. zbytky po činnosti živých organismů, jsou v tomto případě požerky na fosilizovaných rostlinách (Labandeira 1998). Vzájemné interakce rostlin a herbivorů byly pravděpodobně jedním z důvodů diverzifikace těchto skupin (Labandeira a Currano 2013), a v mnoha případech se dá hovořit o koevoluci (např. Ehrlich a Raven 1964, Hougén-Eitzman a Rausher 1994).

Živé organismy jsou tvárné a schopné přizpůsobit se různým selekčním tlakům. Není proto překvapivé, že i rostliny a býložravci ve snaze překonat toho druhého vymysleli velké množství adaptací. Rostliny si vyvinuly obranu, ať už mechanickou (jako jsou třeba trny, různé typy trichomů a vosků apod.; např. Traw a Feeny 2008), chemickou (nejrůznější sekundární metabolity; např. Macel et al. 2005), vizuální (např. Lev-Yadun a Inbar 2002) nebo využívají ochranu od jiných organismů, například mravenců (např. Janzen 1966). Jsou známy i případy, kdy se vlastnosti populací, pravidelně vystavovaných herbivorům, lišily od takto nepostižených i po krátké době působení, např. fenologií kvetení (např. König et al. 2015, Parachnowitsch a Caruso 2008).

Herbivoři odpověděli nejvíce různými přizpůsobeními, což ale často mělo za následek jejich specializaci na jednu skupinu, popřípadě rod nebo druh. V literatuře se tak můžeme setkat s termíny polyfagie, oligofagie a monofagie. Polyfág je nesespecializovaný živočich, který konzumuje široké spektrum potravy, většinou s výjimkou silně bráněných rostlin. Oligofág je zaměřen na konkrétní skupinu, většinou čeleď nebo rod, a monofág se živí pouze jedním druhem (Jaenike 1990). Dalším typem je specializace na jednotlivé rostlinné orgány, například listy nebo semena, která umožnila jejich maximální využití (Crawley 1989).

Zvyšující se míra specializace je sice na první pohled velkou výhodou, ovšem nezanedbatelné jsou i její stinné stránky. Benefity získané přizpůsobením, jako například schopnost žít se pro jiné jedovatými rostlinami, jsou vyvažovány i mnohými nevýhodami. Monofágové nebo oligofágové se ve svém výskytu musí omezovat pouze na prostředí, kde jsou jejich živné rostliny. To jim nejen brání v kolonizaci nových území, ale hrozbou pro ně může být i úbytek nebo dokonce vymření hostitelských druhů (Nieminen 1996), což může být problematické zejména ve fragmentované krajině (Brückmann et al. 2010).

Energetické ztráty způsobené herbivory omezují množství zdrojů, určených např. na další růst a vývoj nebo rozmnožování (Crawley 1989, Palmisano a Fox 1997), a mohou dokonce rostlinu usmrtit. Důsledky konzumace určitých částí se navíc nemusí projevit bezprostředně po poškození, ale třeba až v následující sezoně, například sníženou rychlostí růstu (Ehrlén 1995a), nebo pravděpodobností kvetení (Ehrlén 1997). Nákladné je ale i vytváření obranných mechanismů proti herbivorům (Kaitaniemi et al. 1999).

## 2.1 Faktory ovlivňující výskyt herbivora

Podmínky, v nichž rostlina roste, mohou výrazně ovlivňovat její spásání herbivory. V této souvislosti se hovoří o dvou hypotézách: tzv. hypotéza stresu rostliny (Plant Stress Hypothesis, dále též PSH) a hypotéza vitality rostliny (Plant Vigor Hypothesis, dále též PVH). Stresová hypotéza předpokládá větší náchylnost k herbivorii u rostlin, které rostly v nepříznivých podmínkách (White 1969). Hypotéza vitality naopak pracuje s předpokladem, že býložravci si vybírají rostliny v co nejlepší kondici a zejména ty rychle rostoucí (Price 1991). Obě hypotézy se opírají o případové studie (např. PSH: Cobb et al. 1997, PVH: Caouette a Price 1989). PSH může souviset se změnami chemického složení rostlin, které stres způsobuje a zvyšuje tak atraktivitu pro herbivory (Joern a Mole 2005). Hypotéza vitality zase pracuje s předpokladem, že mladé a rychle rostoucí části nejsou příliš chráněny (Inbar et al. 2001). PVH a PSH nestojí proti sobě, pouze popisují situace dvou opačných stran spektra herbivorů a jejich preferencí (White 2009).

Preference herbivorů se projevují i na mezidruhové úrovni, a to i mezi blízce příbuznými druhy, jak lze demonstrovat např. druzích z podčeledi *Carduoidae* (Münzbergová a Skuhrovec 2013). Mezi nimi, stejně jako mezi několika druhy rodu *Ficus* byla pro herbivory důležitá zejména kvalita listu ve smyslu obsahu živin nebo vody (Xiang a Chen 2004). Fytofágové většinou preferují zdravé, nepoškozené jedince, negativní vliv zhoršené vitality rostliny na zdravotní stav herbivorů byl potvrzen (van Dam et al. 2005). Pokud je rostlina již napadena, bývá také snížena pravděpodobnost, že se na ní objeví jiný býložravec ať už se jednalo o jiného fytofága (Cronin a Abrahamson 2001), nebo patogen (Crawford et al. 2010).

Obecně lze říci, že fytofágové preferují ty části rostlin, které mají lepší poměr dusíku a uhlíku, například mladé listy, pupeny nebo poupata (Mattson 1980, Kursar a Coley 1991). Jelikož býložravci obecně bojují s nedostatkem dusíku v potravě, strava s jeho vyšším obsahem

je pro ně výhodnější (Karowe a Martin 1989). Ehrlén (1997) například zaznamenal, že rostliny s více květy byly častěji spásány. Také herbivoři, krmení mladými listy, často vykazují mnohem lepší zdravotní stav než ti, kterým byly podávány listy starší (Bittencourt-Rodrigues a Zucoloto 2005). Existují také výsledky poukazující na souvislost preference stáří konzumovaných listů a velikost herbivora (Čížek 2005).

## **2.2 Interakce herbivorie a prostředí**

Rostliny mohou být vystaveny zvýšené míře herbivorie na základě konkrétních abiotických i biotických podmínek svého stanoviště. Zejména u abiotických faktorů většinou nejde o aktivní výběr ze strany herbivora, ale o překročení pro něj příznivého stupně určitého gradientu, ať už z hlediska jeho výskytu, nebo změn ve vlastnostech rostlin. Může se jednat například o nadmořskou výšku (např. Scheidel et al. 2003, Louda 1982), kdy s jejím růstem klesá míra poškození, stejně jako se snižující se vlhkostí stanoviště (např. Münzbergová a Skuhrovec 2013). Na intenzitu herbivorie může mít vliv i zastínění, jak ukázala studie Kolb et al. (2007b), kdy rostliny *Primula veris*, rostoucí v zástínu, byly cílem predisperzních predátorů semen častěji než ty, které rostly více na světle. Důležitou roli hraje také okolní vegetace (Janovský et al. 2016), ale i velikost populace, zejména pro specializované herbivory (Östergård a Ehrlén 2005). Přehled od Andrewa et al. (2012) obsáhle rozebírá další faktory, ovlivňující intenzitu herbivorie, a jako jedno z klíčových vysvětlení pro popsání vzorů vidí změny kvality rostlinných pletiv v různém prostředí.

Vztah mezi herbivorií a podmínkami stanoviště není pouze jednosměrný. Selekcí jedinců mohou fytofágové zasahovat do kompetice a měnit složení společenstev (Sessions a Kelly 2002, Bonser a Reader 1995), někdy je efekt herbivorů tak silný, že může docházet až k úplnému vyloučení druhu ze společenstva (Bruehlheide a Scheidel 1999). V některých případech ovšem může při střední míře herbivorie druhová diverzita i vzrůstat (Hobbs a Huenneke 1992).

## **2.3 Herbivorie a populační dynamika rostlin**

Je diskutabilní, zda mají hmyzí herbivoři větší vliv na populační dynamiku rostlin než obratlovci, kteří by měli mít výhodu kvůli své velikosti (Crawley 1989, Hulme 1996) a mohou rostliny poškozovat i nepřímo (např. sešlap, rozhrabávání apod; viz Plumptre 1994). Působení fytofágního hmyzu ovšem také není zanedbatelné (viz např. Louda a Collinge 1992, Louda a

Potvin 1995, Kéry et al. 2001, König et al 2014a) a byl také zjištěn jejich větší vliv na celkové množství biomasy rostliny, než měli obratlovci (Bigger a Marvier 1998).

Ve srovnání s důsledky pro jednotlivé rostliny je ale vliv herbivorie na populační dynamiku obtížněji vyhodnotitelný, roli může hrát nejen intenzita poškození, ale také jeho frekvence v prostoru a v čase (Kolb et al. 2007a). Podstatné jsou i prostorové vlastnosti populace, jako je velikost nebo izolovanost (Zabel a Tschardtke 1998, Lienert a Fischer 2003). Intenzita herbivorie také může kolísat v rámci jednotlivých let a populací (Kolb et al. 2007b, Leimu et al. 2002), sezonní může být také síla efektu prostředí (von Euler et al. 2014). Okolní podmínky mohou také měnit sílu vlivu predátorů na populační růstovou rychlost (Kauffman a Maron 2006). Existují také případy, kdy v dlouhodobém měřítku vliv herbivorů na populační dynamiku prokázán nebyl (Frøborg a Eriksson 2003).

### ***2.3.1 Dopady poškození různých částí***

Rozdílné dopady herbivorie mohou být ovlivněny také životním stadiem nebo částí rostliny, která je napadena, přičemž jejich citlivost se může lišit i v různých podmínkách prostředí (Kolb et al. 2007b). V jednotlivých vývojových stádiích nebo částech sezony jsou rostliny i jejich orgány různě důležité, podle toho, kde je v daný čas alokováno nejvíc zdrojů (např. Chapin et al. 1980), proto i jejich ztráta v různý čas může mít různou váhu (Sand-Jensen 1994, García a Ehrlén 2002).

Pokud se jedná o ztráty květů (Maron et al. 2002) či semen (Louda a Potvin 1995), mohou být ovlivněny rozmnožovací funkce rostliny. Mezi predací semen predisperzní, kdy je herbivor napadá přímo na rostlině, a postdisperzní, kdy je konzumuje až po našíření do prostředí, jsou patrné určité rozdíly. Predisperzní predace bývá většinou nízká, ale může nabývat i vysokých hodnot, přitom může (Louda 1983), ale nemusí mít efekt na populační dynamiku (Frøborg a Eriksson 2003). Postdisperzní predátoři bývají na rozdíl od predisperzních spíše generalisté, a nemívají na populační dynamiku tak silný vliv (Hulme 1998). Většinou také napadají druhy s velkými semeny (Hulme 1994). Důležití hmyzí postdisperzní predátoři jsou například mravenci, kteří mohou semena také přemísťovat a agregovat a tím ovlivňovat jejich klíčení (Hulme 1998, Levey a Byrne 1993).

Silný efekt na populace může mít i herbivorie semenáčků, kterou mají na svědomí velmi často plži (Hulme 1994, Hitchmough 2003), velmi často je usmrcují a přeživší semenáčky mají

problém uplatnit se v kompetici okolních rostlin (Hanley 1998). Při napadení asimilačních částí je omezena jejich fotosyntetická aktivita (Zangerl et al. 2002), což může ve výsledku snížit nejen pravděpodobnost přežití rostliny, ale omezení se mohou přenášet i do dalších let, kdy může být snížena rychlost růstu (Ehrlén 1995b, 2002.).

Ztráty různých částí jsou pro různé rostliny jinak důležité, jelikož alokace zdrojů závisí také na vlastnostech konkrétního druhu, třeba u jednoletých rostlin je klíčová rozmnožovací fáze, tj. květy a semena (Louda a Potvin 1995). Víceleté rostliny jsou zase často schopné kompenzovat ztráty zejména vegetativních částí (Leimu a Lehtilä 2006, Janovský 2010). Rozdílná schopnost vyrovnat se s herbivorií může vysvětlovat i rozdíly v abundanci zdánlivě podobných druhů (Münzbergová 2005).

### **3. Čeled' Lycaenidae jako příklad specializovaných herbivorů**

Fytofágní hmyz tvoří vůbec největší potravní guildu této bohaté a silně diverzifikované skupiny (Futuyma 2000, Mitter et al. 1988). Motýli (Lepidoptera) jsou jedním z řádů hmyzu, které je až na několik výjimek celý býložravý, navíc s často silnými potravními specializacemi, ať ve smyslu konzumovaných druhů, nebo částí rostlin (Ehrlich a Raven 1964). Modráskovití (Lycaenidae) jsou známi svými ekologickými adaptacemi (včetně myrmekofilie), které jim pravděpodobně umožnily rozšířit spektrum využívaných zdrojů (Fiedler 1994). Jejich častá monofagie je ale zároveň tak trochu evoluční pastí, do které se chytil jak herbivor, tak jeho potrava – živočich je na rostlině bezpodmínečně závislý, a ona má specializovaného herbivora (Kelley a Farrell 1998, Jaenike 1990). V této kapitole jsou zhodnoceny potravní strategie modráskovitých a jejich vliv na živné rostliny.

#### **3.1 Motýli jako herbivoři**

Motýli jsou hmyz s proměnou dokonalou, kdy larvální stadia a dospělec si nejsou podobné morfologicky ani ekologickými nároky. Pro larvální stadium je zcela zásadní získávání potravy, neboť kompletní přestavba těla při metamorfóze je energeticky velmi náročná. Drtivá většina housenek spásá rostliny, ovšem najdou se i druhy živící se lišejníky, řasami nebo houbami (Ehrlich a Raven 1964, Mitter et al 1988). Dospělci se živí se nektarem na květech, ale jelikož se jedná o jednostranně zaměřenou stravu, někdy doplňují další, např. minerální látky, na



výkalech nebo v bahně – takové chování se označuje jako tzv. „mud-puddling“ (Adler a Pearson 1982).

Většina housenek se živí listy nebo květy, ale existuje i velké množství druhů, kde je tomu jinak (Ehrlich a Raven 1964). Významnou skupinou predisperzních predátorů semen jsou například tzv. Microlepidoptera, nemonofyletická podskupina motýlů, jejíž zástupci jsou např. obaleč jablečný (*Cydia pomonella*), napadající plody ovocných dřevin (Geier 1963) a jiní významní herbivoři (viz např. Leimu a Lehtilä 2006, Hawthorn a Hayne 1978).

Diverzita potravních specializací ve skupině rozhodně není náhodná a odráží její diverzifikaci, příbuzné druhy se velmi často živí podobnou potravou. Mnoho prací poukazuje na koevoluci rostlin a motýlů (Ehrlich a Raven 1964, Chew 1977, Benson 1975), a zdůrazňuje roli sekundárních metabolitů a jejich dalšího využití dospělci (Edgar et al. 1974). Mnoho druhů se na chemickou ochranu rostlin adaptovalo a jsou schopny se vyrovnat i s takovými skupinami, jako jsou např. *Asclepiadaceae* (Honda et al. 1995). Přizpůsobení na určité chemické látky také v některých případech umožňuje rozšíření spektra potravy napříč taxonomickými skupinami na základě stejných nebo velmi podobných sekundárních metabolitů u různých skupin rostlin (Bowers 1983).

Mezi rostliny s významnými sekundárními metabolity patří i čeleď *Brassicaceae* (Rask et al. 2000), i přesto jsou její zástupci často pěstováni jako důležitá součást jídelníčku lidí po celém světě. Schopnost přizpůsobit se konzumaci květáku, hořčice nebo zelí je ale známa i u motýlů. Všeobecně známí jsou bělásci (*Pieris*), zejména význačný škůdce bělásek zelný (*Pieris brassicae*), který se živí listy mnoha druhů pěstovaných brukvovitých rostlin a způsobuje jejich znehodnocení (Ansari et al. 2012, Chahil a Kular 2013)

U příbuzného druhu běláška řeřichového (*Anthocharis cardamines*) coby predisperzního predátora semen byl také prokázán negativní efekt na populační dynamiku jeho živné rostliny, řeřišnice luční (*Cardamine pratensis*) (König et al. 2014b). Důležitou roli v míře poškození mohou hrát vlastnosti rostliny (ploidie; König et al. 2014a, Arvanitis et al. 2008) a nepřímo i podmínky okolí (načasování kvetení v závislosti na teplotě; König et al. 2015, Fogelström et al. 2017). U populací *Gentiana pneumonanthe* hostících modrásky hořcové byl dokonce prokázán posun fenologie kvetení, způsobený selekcí samic při kladení vajíček (Valdés a Ehrlén 2017a). Vliv podmínek, ve kterých rostlina žije, byl prokázán i v dalších studiích, např. Lincoln a Mooney (1984) pozorovali větší poškození na listech, které vyrostly na přímém světle,

pravděpodobně z důvodu vyššího obsahu dusíku v porovnání s rostoucími ve stínu. Důležitá je také role okolní vegetace, zejména její výšky (Valdés a Ehrlén 2017b).

Motýli jsou svým vzhledem velmi výrazní a celkově se dobře pozorují. Není proto překvapivé, že se jedná o jednu z nejdéle zkoumaných skupin živočichů, alespoň v Evropě (Gaston 1991). I ve středoevropské literatuře je ale dohledávání živných rostlin zdejších motýlů často náročné, zejména co se týká jejich konzumovaných částí, o čemž se většina pozorování nezmiňuje. Živné rostliny se pro jeden druh mohou lišit v rámci jeho geografického výskytu (Fox a Morrow 1981, Robinson et al. 2010), a pro regionálně specifický výzkum je důležité znát živné rostliny v konkrétní oblasti, aby nebyly některé druhy (a tím pádem lokality) přehlíženy. To by mohlo mít důsledky pro ochranu přírody, kde jsou motýli velmi diskutovanou skupinou vzhledem k jejich velkému úbytku v průběhu 20. století (např. van Swaay et al 2008).

### 3.2 Čeleď Lycaenidae

Čeleď Lycaenidae je jedna z největších motýlích čeledí, celosvětově má okolo 6 000 druhů, nejvíce jich žije v tropech (Pierce et al. 2002). Jedná se o motýly menší velikosti, většinou nejsou větší než 5 cm. V Evropě se vyskytuje asi 100 druhů, v České republice 49 druhů (Beneš et al. 2002). Ze systematického hlediska se jedná o zástupce skupin Theclinae, Lyceninae, Riodininae a Polyommatinae, v češtině jsou rozlišovány rody ostruháček, ohniváček, pestrobarvec a modrásek. Vzhledem k malé velikosti housenek většinou nezpůsobují na populacích živných rostlin velké škody, ovšem v situacích, kdy se živí vzácnou a málo hojnou rostlinou, může být jejich vliv znatelný, jako například u druhu *Phengaris alcon*, který se živí na hořci hořepníku (*Gentiana cruciata*; Kéry et al. 2001). Nejznámější a nejpočetnější skupinou jsou modrásci (Polyommatinae). Právě u nich se nejčastěji objevuje silná vazba na mravence, o které bude pojednáno více v následujících částech práce.

### 3.3 Specifika modráskovitých jako herbivorů

Modráskovití mají v rámci svého celosvětového rozšíření široký záběr živných rostlin, a to i v rámci velmi odlišných skupin. Většina zástupců se sice živí dvouděložnými rostlinami, ale našli bychom i rody živící orchidejemi (*Napaea*), jehličnany (*Callophrys* sg. *Mitoura* a sg. *Incisalia*) nebo cykasy (druh *Catachrysops pandava*), někteří ale opustili rostliny úplně a živí

se třeba lišejníky (rod *Liptena*) nebo pouze larvami a kuklami mravenců (rod *Liphya*) (Ehrlich a Raven 1964). Fiedler (1995) se zabýval porovnáním potravních strategií temperátních a tropických lycaenidů, a zjistil, že druhy mírného pásu jsou mnohem častěji specialisté. To může souviset s větším počtem tropických druhů zaměřených na dřeviny a epifyty, jejichž konzumenti bývají více generalističtí nezávisle na areálu výskytu (viz také Futuyuma 1976). Byliny si totiž pravděpodobně vyvinuly více typů kvalitativních sekundárních metabolitů jako ochranu, a to si vyžádalo vyšší specializaci u jejich herbivorů (Bryant et al. 1991).

Při zkoumání živných rostlin různých skupin motýlů bylo zjištěno, že modráskovití v drtivé většině případů nekonzumují rostliny s „kvalitativními“ sekundárními metabolity (tzn. látkami toxickými nebo nestravitelnými už v malém množství), jako jsou například *Brassicaceae* nebo *Asclepiadaceae*, na rozdíl od jiných skupin motýlů, jako jsou třeba běláskovití (Pieridae) (Fiedler 1996). Pouze v některých případech jsou sekundární rostlinné metabolity (např. flavonoidy) sekvestrovány a slouží k tvorbě pigmentů na křídlech dospělců (Fiedler 1996). Silná je i specializace na konkrétní části rostlin, většina housenek se živí listy nebo květy a preferují mladší pletiva (Fiedler 1996), například nezralá semena (Wynhoff 1998a, Kéry et al. 2001). Jsou známy i druhy, kde housenky konzumují nejen listy, ale i nektar z květů, jako například *Thisbe irenea* (DeVries a Baker 1989). Preferenze určitých částí živných rostlin může souviset s dalšími specializacemi; na čeledi *Fabaceae* nebo jiných, na dusík bohatých rostlinách se častěji živí myrmekofilní motýli, protože jim svým poměrem živin usnadňují tvorbu sekretů k přilákání mravenců (Pierce 1985).

### **3.3.1 Myrmekofilie**

Myrmekofilie, tj. ekologická vazba mezi motýly a mravenci, je asi nejznámější zvláštností modráskovitých (Fiedler 1989, 1991). Může být fakultativní, kdy není přítomnost mravenců nutností a často se jedná např. o ochranu housenek na rostlinách, nebo obligátní, kdy bez mravenců motýl nedokončí svůj vývoj a larva tráví určitý čas přímo v mraveništi. Na základě asociace s mravenci jako vlastnosti celé vývojové linie je částečně postavena fylogeneze skupiny *Maculinea* (Pech et al. 2004).

Myrmekofilie funguje díky sekreci speciálních chemických látek, lákající mravence (Cottrell 1984). Mnoho larev modrásků má tzv. DNO, dorsal nectary organ. Tím vylučuje směs cukrů a bílkovin, podobnou medovici mšic a konzumovanou mravenci, kteří housenky brání

před predátory a parazitoidy (Pierce a Easteal 1986). Jiné, obligátně myrmekofilní druhy mívají tzv. PCO – pore cupola organs, ze kterých vylučují látky napodobující mravenčí feromony. Ty lákají jedince, kteří larvy odnášejí do hnízda (Fiedler 1990) – v těchto případech je housenka v několika prvních instarech fytofágní a živí se na příslušné živné rostlině, ovšem později se přemístí pod ní a lákají mravence. Podle způsobu obživy v mraveništi se dělí na tzv. kukaččí a dravé druhy. Kukaččí se nechávají od dospělců krmit, dravé samy potravu vyhledávají a likvidují kukly a larvy mravenců. Přitom stále probíhá exkrece látek, které mravence klamou a přítomnost cizího organismu v hnízdě tak není odhalena. Zde se housenky následující rok i kuklí, v létě potom z mraveniště vylétají imaga.

Zdá se, že obligátní myrmekofilie pomáhá larvám rozšířit spektrum jejich hostitelských rostlin (Fiedler 1994), což motýlům může pomoci využívat větší množství lokalit a být úspěšnější. Vztah s mravenci se tudíž může jevit jako velmi výhodný, ovšem nutnost dostat se do blízkosti mraveniště motýly také omezuje. U druhů s pevnou vazbou na mravence se proto setkáváme s aktivním výběrem konkrétních živných rostlin (Pierce a Eglar 1985). Kladoucí samička umístí vajíčka na vybrané rostliny, které se s velkou pravděpodobností nachází v takové vzdálenosti od mraveniště, v jaké bude jejich přítomnost zaregistrována (např. Wynhoff 2008, Nowicki et al. 2005). Tím pádem je pravděpodobnost adopce v pozdějším stadiu vývoje vyšší.

Výběr kladoucích samiček ale ovlivňuje nejen další vývoj housenek, ale i živné rostliny. Pokud je silná preference na určité znaky, můžou být rostliny pod selekčním tlakem a vlastnosti hostitelských populací se mohou měnit, jako například posun fenologie kvetení u hořce hořepníku (*Gentiana pneumonanthe*) (Valdés a Ehrlén 2017a). Na této rostlině (na populacích s výskytem monofága modráška hořcového *Phengaris alcon*) byl pozorován i vliv okolní vegetace na pravděpodobnost naklazení vajíček, kdy byly více napadené rostliny obklopené nižší vegetací (Valdés a Ehrlén 2017b), podobný vzor byl pozorován i u samiček dalších druhů (Figurny a Wojciechowski 1998). Jak ukázali Janz et al. (2005), roli při výběru potravy pro housenky může hrát i dostupnost nektaru coby zdroje obživy dospělců. Preference při kladení byly ale pozorovány i u nemymekofilních druhů, jako např. *Lycaena dispar batavus*, kdy samičky upřednostňovaly rostliny v určitých habitatech (Webb a Pullin 2000).

### 3.4 Lycaenidae ČR a jejich potravní specializace

V České republice se vyskytují zástupci tří skupin modráskovitých. Ostruháčci (Theclinae) mají často jako svoje živné rostliny dřeviny, jako například *Prunus spinosa* nebo zástupce rodů *Quercus* a *Ulmus*. U mnoha druhů vajíčka přezimují na větvích živných rostlin, na jaře se líhnou a živí se zpravidla pupeny a listy (Robinson et al. 2010). Ohniváčci se velmi často se živí na čeledi *Polygonaceae*, zejména na rodu *Rumex*. Skupina Riodininae je v ČR zastoupena jediným druhem, pestrobarvcem petrklíčovým (*Hamearis lucina*), jehož housenky se živí listy *Primula elatior* a *P. veris* (Sparks et al. 1994). Polyommatine (modrásci) jsou velmi diverzifikovaná skupina, jejíž zástupci jsou nejčastěji myrmekofilní (fakultativně či obligátně). Velká část z nich se živí rostlinami z čeledi *Fabaceae*, ale najdeme i druhy konzumující druhy například z čeledí *Cistaceae*, *Gentianaceae* nebo *Lamiaceae* (Beneš et al. 2002).

Klíčovou část této podkapitoly tvoří přehledová tabulka (Tab. 1), která byla sestavena na základě publikace Rozšíření a ochrana motýlů České republiky (Beneš et al. 2002). Zahrnuje informace o jednotlivých druzích, které se týkají živných rostlin, biotopů, asociací s mravenci apod. a také údaje o ohrožení těchto motýlů u nás.

České jméno	Vědecké jméno	Biotop	Živná rostlina			Myrmekofilie	Ohrožení
			Druh	Čeleď	Orgán		
Pestrobarec petrkličový	<i>Hamearis lucina</i>	mýtiny, lesní louky, paseky, světliny, křovinaté lesostepi	<i>Primula veris</i> , <i>P. elatior</i>	<i>Primulaceae</i>	listy	ne	ohrožený
Ohniváček rdesnový	<i>Lycaena helle</i>	slatiny a mokré louky	<i>Polygonum bistorta</i>	<i>Polygonaceae</i>	listy	ne	vyhynulý, reintrodukce
Ohniváček černokřídý	<i>Lycaena phlaeas</i>	polní cesty, sešlapávané trávníky	<i>Rumex acetosella</i>	<i>Polygonaceae</i>	listy	ne	není ohrožen
Ohniváček černočárý	<i>Lycaena dispar</i>	podmáčené louky, ruderální mokřady	<i>Rumex crispus</i> , <i>R. hydrolapathum</i>	<i>Polygonaceae</i>	listy	ne	není ohrožen
Ohniváček celíkový	<i>Lycaena virgaureae</i>	průseky a paseky, lesní cesty, křovinaté biotopy	<i>Rumex acetosa</i> , <i>R. acetosella</i>	<i>Polygonaceae</i>	listy	ne	není ohrožen
Ohniváček černoskvrnný	<i>Lycaena tityrus</i>	suché křovinaté svahy, vlhké květnaté louky, paseky	<i>Rumex acetosa</i> , <i>R. acetosella</i>	<i>Polygonaceae</i>	listy	ne	není ohrožen
Ohniváček modrolesklý	<i>Lycaena alciphron</i>	květnaté pastviny, vlhké louky, váté písky, výsypky, náspy,	<i>Rumex acetosella</i> , <i>R. acetosa</i>	<i>Polygonaceae</i>	listy	ne	ohrožený
Ohniváček modrolehmý	<i>Lycaena hippothoe</i>	slatiny, bažinaté a vlhké louky	<i>Rumex acetosa</i>	<i>Polygonaceae</i>	listy	ne	není ohrožen
Ohniváček janovcový	<i>Lycaena thersamon</i>	suché stepi, vyprahlé svahy, železniční náspy, vlhčí ruderály,	<i>Polygonum aviculare</i>	<i>Polygonaceae</i>	listy, květy	ne	vyhynulý
Ostruháček březový	<i>Thecla betulae</i>	slunné křovinaté svahy, paseky a lesní lemy, pásy křovin	<i>Prunus spinosa</i>	<i>Rosaceae</i>	listové pupeny, listy	ne	není ohrožen
Ostruháček dubový	<i>Neozephyrus quercus</i>	okraje doubrav, řídké doubravy, solitérní stromy	<i>Quercus robur</i> , <i>Q. petraea</i>	<i>Fagaceae</i>	listové pupeny, listy	ne	není ohrožen
Ostruháček švestkový	<i>Satyrrium pruni</i>	křovinaté stráně, lemy cest, paseky, průseky, slivoňové sady	<i>Prunus spinosa</i> , <i>P. domestica</i>	<i>Rosaceae</i>	poupata, listy	ne	není ohrožen
Ostruháček jilmový	<i>Satyrrium w-album</i>	lesní lemy, stromořadí, živé ploty	<i>Ulmus laevis</i> , <i>U. minor</i> , <i>U. glabra</i>	<i>Ulmaceae</i>	poupata, listy	fakultativně	ohrožený
Ostruháček trnkový	<i>Satyrrium spini</i>	suché, teplé jižní křovinaté stráně a lesní lemy	<i>Rhamnus catharticus</i>	<i>Rhamnaceae</i>	listové pupeny, listy	ne	ohrožený
Ostruháček česvinový	<i>Satyrrium ilicis</i>	paseky, průseky v teplejších lesích, křovinaté lesostepi	<i>Quercus robur</i> , <i>Q. petraea</i>	<i>Fagaceae</i>	listy	ne	kriticky ohrožen
Ostruháček kapiniový	<i>Satyrrium acaciae</i>	teplé, suché křovinaté stráně, křovinaté stepi	<i>Prunus spinosa</i>	<i>Rosaceae</i>	listové pupeny, listy	ne	ohrožený
Ostruháček ostružinový	<i>Callophrys rubi</i>	lesostepi, paseky listnatých lesů, písčité bory a pískovny	<i>Genista tinctoria</i> , <i>Lotus corniculatus</i> , <i>Rubus spp.</i> , <i>Cytisus scoparius</i> , <i>Onobrychis spp.</i> , <i>Medicago spp.</i> , <i>Oxytropis pilosa</i> ,	<i>Fabaceae</i> , <i>Rosaceae</i> , <i>Cistaceae</i> , <i>Rhamnaceae</i> , <i>Ericaceae</i>	květenství	ne	není ohrožen
Modrásek nejmenší	<i>Cupido minimus</i>	suché stepi, vyprahlé stráně, staré lomy, staré vince, i ruderály	<i>Anthyllis vulneraria</i>	<i>Fabaceae</i>	poupata	fakultativně	není ohrožen
Modrásek štírovníkový	<i>Cupido argaides</i>	lomy, pískovny, suché stepi, úvozy a železniční náspy	<i>Medicago sativa</i> , <i>Trifolium pratense</i> , <i>Lotus corniculatus</i> , <i>L. uliginosus</i>	<i>Fabaceae</i>	poupata, květenství	fakultativně	není ohrožen
Modrásek tolicový	<i>Cupido decoloratus</i>	vyprahlé, suché travinné biotopy, až ruderály, lomy	<i>Medicago lupulina</i> , <i>M. sativa</i> , <i>Lotus corniculatus</i> , <i>Trifolium pratense</i>	<i>Fabaceae</i>	květenství	fakultativně	ohrožen
Modrásek čičorkový	<i>Cupido alcetas</i>	křovinaté palouky v říčiních nivách, slunné lesní lemy u	<i>Securigera varia</i> , <i>Vicia sativa</i>	<i>Fabaceae</i>	listy, květy	fakultativně	kriticky ohrožen
Modrásek krušinový	<i>Celastrina argiolus</i>	lesní světliny, paseky, pásy křovin, ekotony	<i>Humulus lupulus</i> , <i>Rubus spp.</i> , <i>Filipendula ulmaria</i> , <i>Frangula alnus</i> , <i>Lythum salicaria</i> , <i>Hedera helix</i> , <i>Calluna vulgaris</i> , <i>Ligustrum</i>	<i>Cannabaceae</i> , <i>Rosaceae</i> , <i>Rhamnaceae</i> , <i>Lythraceae</i> ,	poupata	fakultativně	není ohrožen
Modrásek černočárý	<i>Pseudophilotes baton</i>	stepní louky, suché pastviny a meze, tankodromy a střelnice	<i>Thymus serpyllum</i> , <i>T. pulegioides</i>	<i>Lamiaceae</i>	poupata, listy	obligátně	kriticky ohrožen

Modrásek východní	<i>Pseudophilotes vicrama</i>	suché, vyprahlé stráně, skalní stepi	<i>Thymus serpyllum, T. pulegioides</i>	<i>Lamiaceae</i>	květy	fakultativně	kriticky ohrožen
Modrásek rozhodníkový	<i>Scolitanides orion</i>	suché skalnaté svahy, stepi, lomy	<i>Sedum maximum agg.</i>	<i>Crassulaceae</i>	listy	fakultativně	ohrožený
Modrásek kozincový	<i>Glaucopsyche alexis</i>	suché stepi a lesostepi, železniční náspy, slunné stráně	<i>Genista tinctoria, Melilotus officinalis, M. alba, Medicago sativa, Securigera varia, Onobrychos viciifolia, Vicia cracca, Astragalus</i>	<i>Fabaceae</i>	poupata, květy, listy	fakultativně	ohrožený
Modrásek hořcový	<i>Maculineaalcon</i>	vlhké bezkolencové louky, vlhké pastviny a vřesoviště	<i>Gentiana pneumonanthe</i>	<i>Gentianaceae</i>	nezralá semena	obligátně	kriticky ohrožen
Modrásek Rebelův	<i>Maculinea rebeli</i>	suché stráně, vápencové podloží, extenzivní pastviny, tankodromy	<i>Gentiana cruciata</i>	<i>Gentianaceae</i>	nezralá semena	obligátně	kriticky ohrožen
Modrásek černoskvřnný	<i>Maculinea arion</i>	pastviny, nízkostébelné stepi, spásaná vřesoviště	<i>Thymus spp., Origanum vulgare</i>	<i>Lamiaceae</i>	květy	obligátně	kriticky ohrožen
Modrásek očkovaný	<i>Maculinea teleius</i>	extenzivně využívané vlhké krvavcové louky	<i>Sanguisorba officinalis</i>	<i>Rosaceae</i>	nezralá semena	obligátně	ohrožený
Modrásek bahenní	<i>Maculinea nausithous</i>	extenzivně využívané vlhké krvavcové louky, příkopy	<i>Sanguisorba officinalis</i>	<i>Rosaceae</i>	nezralá semena	obligátně	ohrožený
Modrásek černolemý	<i>Plebejus argus</i>	teplé stepi, písčiny, vřesoviště, suché extenzivní pastviny	<i>Lotus corniculatus, Securigera varia, Hipposrepis comosa, Calluna vulgaris</i>	<i>Fabaceae, Ericaceae</i>	květy, listy	obligátně	není ohrožen
Modrásek obecný	<i>Plebejus idas</i>	stepi, paseky v borech, lemy lesních cest	<i>Medicago lupulina, Trifolium pratense, Genista pilosa, Lotus corniculatus, Melilotus alba, Anthyllis vulneraria, Cytisus</i>	<i>Fabaceae</i>	listy	obligátně	ohrožený
Modrásek podobný	<i>Plebejus argyrognomon</i>	stepi, lesostepi, suché louky, železniční náspy, staré vinice	<i>Securigera varia, Astragalus glycyphyllos</i>	<i>Fabaceae</i>	květy, listy	fakultativně	není ohrožen
Modrásek tmavohnědý	<i>Aricia agestis</i>	suché stepi, písčiny, svahy, úvozy, tankodromy, železniční	<i>Geranium dissectum, G. pusillum, G. molle, Erodium spp., Helianthemum grandiflorum</i>	<i>Geraniaceae, Cistaceae</i>	listy	fakultativně	není ohrožen
Modrásek pumpavový	<i>Aricia artaxerxes</i>	suché stepní pastviny, písčiny a vyprahlé svahy	<i>Helianthemum grandiflorum subsp. obscurum</i>	<i>Cistaceae</i>	listy	fakultativně	kriticky ohrožen
Modrásek bělopásný	<i>Aricia eumedon</i>	vlhké až nivní louky, vlhké příkopy	<i>Geranium pratense, G. palustre, G. sanguineum</i>	<i>Geraniaceae</i>	květy, listy	fakultativně	není ohrožen
Modrásek stříbroskvřnný	<i>Vacciniina optilete</i>	vrchoviště, rašeliniště	<i>Vaccinium uliginosum</i>	<i>Ericaceae</i>	listy, květy	ne	ohrožený
Modrásek lesní	<i>Cyaniris semiargus</i>	vlhčí louky, otevřené okraje lesů, paseky, vyšší polohy	<i>Trifolium pratense, T. medium</i>	<i>Fabaceae</i>	květy, listy	fakultativně	ohrožený
Modrásek ligrusový	<i>Polyommatus damon</i>	suché teplé stráně, stepi, úvozy	<i>Onobrychis viciifolia, O. arenaria</i>	<i>Fabaceae</i>	květy	fakultativně	kriticky ohrožen
Modrásek komonicový	<i>Polyommatus dorylas</i>	skalní stepi a lesostepi, kamenité stráně a pastviny, vápencové	<i>Anthyllis vulneraria</i>	<i>Fabaceae</i>	květy, listy	fakultativně	kriticky ohrožen
Modrásek ušlechtilý	<i>Polyommatus amandus</i>	květnaté pastviny, louky, i rekultivované výsypky	<i>Vicia cracca</i>	<i>Fabaceae</i>	listy	fakultativně	není ohrožen
Modrásek vičencový	<i>Polyommatus thersites</i>	sklaní stepi a lesostepi, suché úvozy, periferie měst	<i>Onobrychis arenaria, O. viciifolia</i>	<i>Fabaceae</i>	listy	fakultativně	ohrožený
Modrásek jehlicový	<i>Polyommatus icarus</i>	otevřené bezleší, i zemědělská krajina, intravilán	<i>Medicago spp., Trifolium spp., Lotus spp., Coronilla spp., Ononis spp.</i>	<i>Fabaceae</i>	listy	fakultativně	není ohrožen
Modrásek stepní	<i>Polyommatus eroides</i>	nížinná, vápencová krátkostébelná step	<i>Astragalus spp., Genista depressa, Oxytropis spp.</i>	<i>Fabaceae</i>	listy, květy	fakultativně	vyhynulý
Modrásek vikvicový	<i>Polyommatus coridon</i>	stepi a lesostepi, vyprahlé svahy, železniční náspy, vápencové	<i>Securigera varia, Hippocrepis comosa</i>	<i>Fabaceae</i>	listy, květy	fakultativně	není ohrožen
Modrásek jetelový	<i>Polyommatus bellargus</i>	vyprahlé stepi až lesostepi, suché skalnaté svahy, vápencové lomy	<i>Securigera varia, Hippocrepis comosa</i>	<i>Fabaceae</i>	listy	fakultativně	ohrožený
Modrásek hnědoskvřnný	<i>Polyommatus daphnis</i>	suché stepi, výslunné stráně, železniční náspy, extenzivní	<i>Securigera varia</i>	<i>Fabaceae</i>	listy	fakultativně	ohrožený

Tab. 1 – Ekologie a potravní specializace druhů čeledi Lycaenidae v ČR.

Na základě exploratorní analýzy tabulky 1 jsou znatelné některé trendy, které jsou prezentovány ve formě následujících grafů a dílčích tabulek. Ze slovního popisu biotopů byly vytvořeny obecnější kategorie podle vlhkosti (suché, svěží, vlhké) a otevřenosti stanoviště (bezlesí, biotopy křovinaté a v blízkosti lesa), které jsou dále lépe zpracovatelné. Tabulky 2 a 3 se zabývají právě vlastnostmi biotopu, kde se daný druh motýla vyskytuje, a stupněm myrmekofilie, který vykazuje. Nejvýraznější je zvýšený počet druhů, které jsou fakultativně myrmekofilní a žijí v sušších a otevřenějších habitatech. To by mohlo souviset s horší prediktabilitou dostatku a kvality živných rostlin, které bývají na takových stanovištích více vystaveny stresu působením sucha a záření a naopak vyšší abundancí mravenců v suchých biotopech

Tab. 2 - Myrmekofilie podle vlhkosti biotopů

Počet druhů	Vlhkost biotopu		
	suchý	svěží	vlhký
Myrmekofilie			
ne	3	9	5
fakultativně	16	3	3
obligátně	4	1	3

Tab. 3 - Myrmekofilie podle otevřenosti biotopů

Počet druhů	Otevřenost biotopu		
	bezlesí	křoví	les
Myrmekofilie			
ne	7	7	3
fakultativně	17	3	2
obligátně	7	1	0

Zajímavé je také porovnání částí rostlin, které housenky požírají, a typu asociace s mravenci (Tab. 4). Nemyrmekofilní druhy jsou častěji folivory, kdežto fakultativní myrmekofilové se živí ve více případech květy a obligátně myrmekofilní na květy a semena. To by odpovídalo výše zmíněným hypotézám, že konzumace květů, bohatších na dusík, může pomáhat při syntéze sekretů lákajících mravence (Pierce 1985, Fiedler 1996).

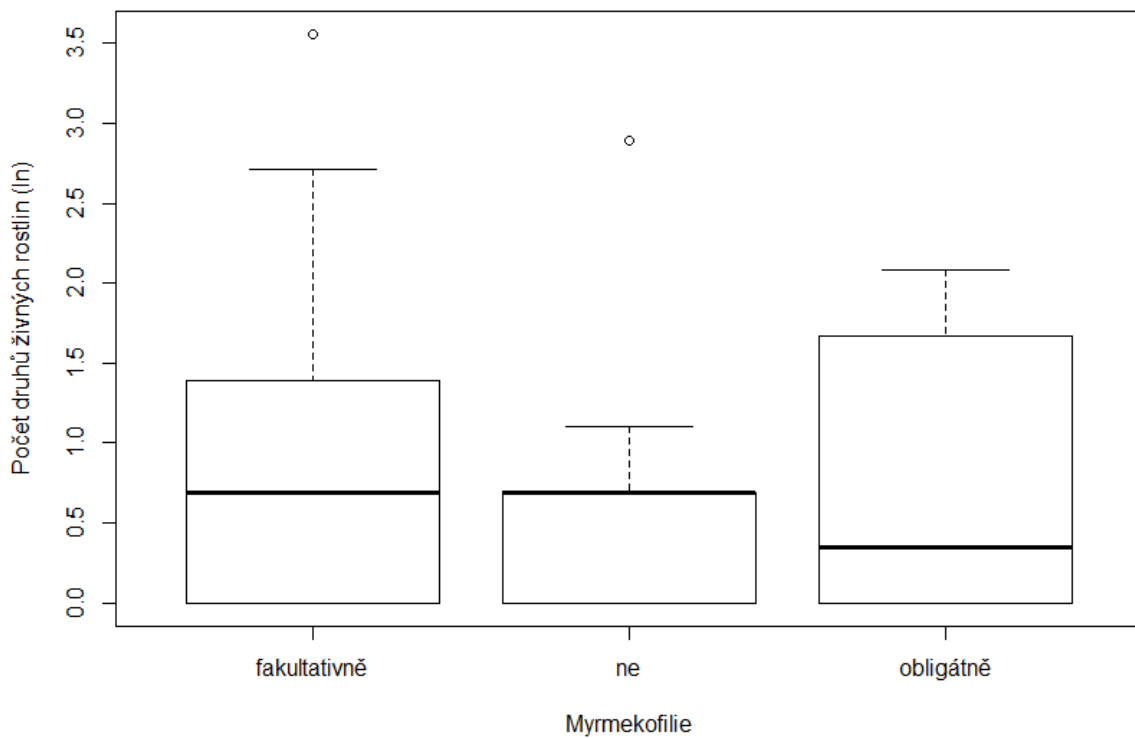
Tab. 4 - Konzumované orgány a myrmekofilie

Počet druhů	Myrmekofilie		
	ne	fakultativně	obligátně
Orgán			
pouze listy	13	8	1
květy	4	14	3
nezralá semena	0	0	4

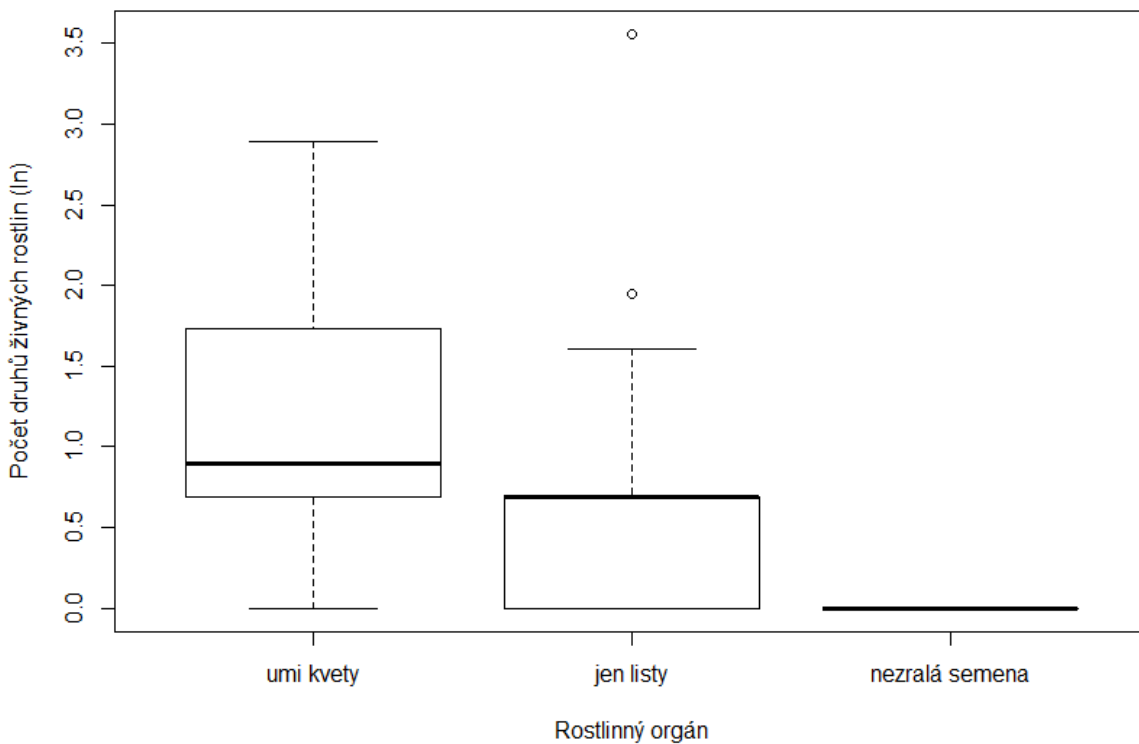
Obrázek 1 ukazuje vztah mezi počtem využívaných živných rostlin a stupněm myrmekofilie. Jeho interpretace odpovídá domněnce vyslovené Fiedlerem (1994), že fakultativní myrmekofilie pomáhá motýlům rozšiřovat druhové spektrum živných rostlin. V souladu se



zmíněnými hypotézami je i obrázek 2, který naznačuje, že florivorní druhy jsou generalističtější než foliovorní a druhy konzumující nezralá semena jsou dokonce vždy monofágní.



Obr. 1 - Vztah počtu druhů živných rostlin a myrmekofilie



Obr. 2 - Vztah počtu živných rostlin a specializace na rostlinný orgán

## **4. Krvavec toten jako důležitý prvek v životním cyklu modráška bahenního**

Tato část práce se zabývá krvavcem totenem (*Sanguisorba officinalis*) jako rostlinou zasaženou herbivorií, s důrazem na poškození modráškem bahenním (*Phengaris nausithous*), jehož ekologie je také popsána. Jelikož se jedná o celoevropsky chráněného motýla, je zde řešena také otázka jeho ochrany, která je podobně jako u dalších příbuzných druhů značně komplikovaná vzhledem ke komplexnímu životnímu cyklu, zahrnující nejen živnou rostlinu (Wynhoff 1998a, Thomas 1995).

### **4.1 Krvavec toten (*Sanguisorba officinalis*)**

Krvavec toten (*Sanguisorba officinalis* L.) je rostlina z čeledi růžovitých (*Rosaceae*). Je to vytrvalý, 30-120 cm vysoký hemikryptofyt. Květenství se začínají vytvářet až ve druhé polovině června, do té doby je tvořena přizemní růžicí. Kvete do konce září, výjimečně do října (Rothová 1991). Klasovitá květenství rozkvétají postupně od horní části ke spodní po dlouhou dobu a mohou rostlině pomáhat prostřednictvím opylovačů zajišťovat dostatečnou genetickou diverzitu populací (Musche et al. 2008). Květy jsou oboupohlavné, tvořené kališními lístky a mají výraznou hnědočervenou barvu. Jsou opylovány hmyzem, možné je i samoopylení (Nordborg 1963). Plodem je nažka, uzavřená v češuli eliptického tvaru se čtyřmi hranami nebo křídly, dlouhé cca 3-10 mm (Skalický 1995). Vyskytuje se v mírném pásu na severní polokouli, v Eurasii od západní Evropy přes Sibiř, Kamčatku po Japonsko a také v severní Americe. V České republice se jedná o hojnou rostlinu, vyskytující se na vlhkých loukách, pastvinách a v příkopech podél cest, od nížin do cca 900 m n. m., výjimečně výše (Skalický 1995). V Horním Poodří byly Rothovou (1991) pozorovány i celé nekvetoucí populace, pravděpodobně z důvodu nepříliš příznivých pozorovaných podmínek stanovišť, kupříkladu zaplavení nebo zarůstáním různými druhy trav a ostříc.

#### **4.1.1 Populační dynamika**

Krvavec je klonální, má epigeogenní oddenky, klonálního potomka s životností přibližně jeden rok vyprodukuje průměrně jednou za dvě sezony (Kostrakiewicz-Gieralt 2014). Má masivní

kořeny, které jsou občas vyrývány a konzumovány divokými prasaty. Také mají důležitou zásobní funkci vzhledem k velmi rychlému růstu do výšky a vytvoření květenství v pozdější části sezony. Tím pádem je *S. officinalis* skvěle přizpůsobena pro růst na sečených loukách, protože nakvétat začíná na začátku července, což odpovídá termínu po klasické senoseči, prováděné cca v polovině června. Krvavec pak přerůstá okolní vegetaci a může na mnohých lokalitách dominovat, jak počtem, tak množstvím biomasy v otavě (Rychnovská 1993).

Rostlina nemá dlouhodobou semennou banku (McDonald 1996). Poměrně velká semena krvavce vyklíčí následující rok po dozrání a lépe klíčí na světle (Jensen 2004), což potvrdila i studie Kotorové a Lepše (1999) z terénních podmínek, kde se semenáčky *S. officinalis* nejlépe uchycovaly na mezerách vytvořených úplným odstraněním drnu. Byla také zjištěna pozitivní korelace klíčivosti semen s jejich velikostí (=průměrnou hmotností) (Musche et al. 2008). Tato studie také zjistila zajímavé poznatky o úspěšnosti generativního rozmnožování. Podle ní totiž jak průměrná váha semen, tak procento klíčení souvisí s typem lokality a s tamní denzitou krvavce. Větší a lépe klíčivá semena pocházela z pravidelně sečených a hustších populací.

*S. officinalis* je také často napadána různými houbovými patogeny, mezi nejvýznamější patří *Podosphaera ferruginea* (Ascomycota, syn. *Sphaerotheca ferruginea*, *S. sanguisorbae*), padlí, které se projevuje bělavými pavučinovitými povlaky na rostlinách, zejména na květenstvích, a je schopná je výrazně deformovat (Skalický 1995). Zároveň se zdá, že napadené rostliny tvoří více květenství menší velikosti než zdravé (Sliwinska 2017). Vztah mezi počtem semen nakažených a nenakažených rostlin nebyl zkoumán.

#### **4.1.2 Herbivorie**

Musche et al. (2010) prováděli na krvavci experimenty se simulovanou herbivorií, ovšem pouze folivorií a to na semenáčcích. Výsledky vztahovali k vlastnostem lokalit, jako je velikost, densita *S. officinalis*, genetická diverzita nebo management. Studie ovšem prokázala pouze rozdíly mezi jednotlivými populacemi a nikoli zmíněnými prediktory, i když očekávaný byl efekt rychlejšího zotavení na obhospodařovaných, tj. 1-2x ročně sekaných lokalitách. Jeho absenci autoři přisuzují dlouhověkosti krvavce vzhledem k době, před jakou bylo seče zanecháno (více než 10 let) (Musche et al. 2010).

V literatuře jsem nedohledala žádné studie zabývající se modrásky *P. nausithous* a *P. teletus* jako herbivory, ovlivňující populační dynamiku krvavce. Byla zkoumána predisperzní predace

semen fylogeneticky i ekologicky blízce příbuznými druhy, *Phengaris alcon* a *P. rebeli*. U nich byl zjištěn prokazatelný vliv na produkci semen (Kéry et al. 2001) a také například na posun fenologie kvetení (Valdés a Ehrlén 2017). Jelikož se ale jedná o druhy rostlin v mnohém nesrovnatelné se *S. officinalis*, nelze bez dalšího výzkumu předpokládat, že dopady na krvavec budou stejné.

#### 4.2 Modrásek bahenní (*Phengaris nausithous*)

Modrásek bahenní (*Phengaris nausithous* Bergsträsser 1779, syn. *Maculinea nausithous*, *Glaucopsyche nausithous*, *Maculinea arcas*) je přibližně 4 cm velký motýl z čeledi modráskovitých (*Lycaenidae*). Pohlaví jsou od sebe dobře rozlišitelná na základě barvy křídel (Beneš 2008). Základ tvoří u obou pohlaví hnědá barva, sameček má na lícu modrošedé skvrny. Dospělci se živí sáním nektaru *Sanguisorba officinalis*.

Má západopalearktický areál, vyskytuje se od severních Pyrenejí přes střední Evropu až po Altaj a střední Sibiř. Ve střední Evropě se nachází v současné době těžiště jeho výskytu (a české populace jsou jedny z nejsilnějších), ale zejména v západní Evropě je silně ohrožený (Wynhoff 1998a). Žije na vlhkých, extenzivně využívaných kosených i pasených loukách, na okrajích vodních nádrží a rybníků, ale vyhovují mu i liniové biotopy, jako jsou příkopy podél cest. Podobně jako mnoho dalších druhů modrásků se většina jedinců nevzdaluje více než 5 kilometrů od místa, kde se vylíhla (Křenová 2002). Částečně je to dáno i tím, že imaga žijí pouze pár dnů, výjimečně několik málo týdnů. Jednotlivé populace bývají v krajině propojeny do systému metapopulací (Nowicki et al. 2005b). Modrásek bahenní je monofágní, jeho živnou rostlinou je krvavec toten (*Sanguisorba officinalis*) (Thomas 1984). Je obligátně myrmekofilní, tzn. je striktně vázán na mravence (Thomas a Settele 2004).

Fylogeneticky i ekologickými nároky má velmi blízko k druhu *Phengaris teleius*, modrásek očkovaný, který má v mnoha ohledech velmi podobné ekologické nároky, a vyskytuje se většinou společně s *P. nausithous*, byť je alespoň v České republice méně častý (Křenová 2002). Má o něco vyšší nároky, zejména na dostupnost a densitu živné rostliny (krvavce totenu) (Dierks 2008). *P. teleius* je stejně jako *P. nausithous* chráněným druhem soustavy Natura 2000 (Příloha II, směrnice 92/43/EHS) a EVL jsou velmi často vyhlášovány pro oba tyto druhy zároveň vzhledem ke společnému výskytu (např. EVL Louky u Drahlína, AOPK ČR).

#### 4.2.2 Životní cyklus modráška bahenního

Modrásek bahenní má jednu generaci za rok. Dospělci se líhnou od druhé poloviny července do začátku srpna, i v rámci jedné populace je líhnutí rozloženo do celého období. Jsou protandričtí - jako první se vylíhnou samci a o pár dní později samice – a krátkověcí (Pfeiffer et al. 2000). Během krátkého období letu se musí spářit a naklást vajíčka. Po spáření klade samice oplozená vajíčka mezi květy do hlávky krvavce. Ovipozice není náhodná, samice si vhodné hlávky vybírá. Bylo prokázáno více faktorů, kterými se řídí. Vajíčka samička klade do květenství v určité fenologické fázi na začátku kvetení, vybírá si poněkud rozkvetlejší a také vyšší a větší květenství než *P. teleius* (Figurny a Wojciechowski 1998). Pro úspěšné dokončení vývoje jedince je také nutné, aby se rostlina nacházela v okruhu do 2 metrů od hnízda hostitelských mravenců (Elmes et al. 1998). Není příliš jasné, jakým způsobem si samička vybírá konkrétní hlávku, ovšem studie Wynhoff (2008) ukazuje, že samice s větší pravděpodobností kladou vajíčka do květenství, které má předpoklady pro úspěšný vývoj housenky, protože se nachází v dosahu mravenišť hostitelů. Některé práce vidí jako klíčové kritérium výběru chemoreceptci, kdy jsou samice schopny „vycítit“ hnízda mravenců a vybrat odpovídající rostliny (Sielezniew a Stankiewicz-Fiedurek 2013, na druhu *P. teleius*), jiné naopak kladou důraz na schopnost motýlů rozpoznat mikrohabitatové podmínky vhodné pro mravence v rámci porostu krvavce (Thomas a Elmes 2001; podobná studie viz Gutierrez et al. 2001). Jedna samice klade několik vajíček, v jedné květní hlávce může teoreticky přežít 3-6 larev (Křenová 2002), ovšem ve většině případů se do další fáze vývoje dostanou nejvýše dvě, projevuje se u nich kanibalismus i mezidruhová kompetice s housenkami *P. teleius* (Fiedler 1990).

Ve čtvrtém instaru (po cca 2-3 týdnech) se housenky modráška prokoušou ven a vypadnou z květenství na zem, kde během několika minut proběhne adopce hostitelskými mravenci. Larvy vylučují látky napodobující feromony mravenčích larev (Fiedler 1990), a ti je v ideálním případě najdou a odnesou do hnízda, kde se živí mravenčími larvami a kuklami. Jako jeho hostitelský druh je ve většině publikací uváděn *Myrmica rubra* (Thomas et al. 1989, Tartally a Varga 2005), nicméně některé práce upozornily na skutečnost, že hostitelským druhem může být i *Myrmica scabrinodis* (Munguira a Martín 1999, Tartally et al. 2008), a to i v České republice (Pech a Sedláček 2016). Jsou zaznamenány i nálezy v mravenišťích jiných druhů rodu *Myrmica*, např. *M. ruginodis*, které mohou být způsobeny kolonizací opuštěných hnízd *M. rubra* i se zakuklenými larvami *P. nausithous* (Witek et al. 2008).

Samozřejmě pravděpodobnost, že se larva dostane do mraveniště, není stoprocentní. Může se stát, že na lokalitě s výskytem *S. officinalis* nežije správný druh mravence, protože jejich niky se nepřekrývají zcela, a housenky po vypadnutí z květenství hynou. Také se může stát, že na krvavcové louce sice žije správný hostitelský druh, ale její efektivní velikost je mnohem menší než reálná, protože se podmínky na jednotlivých částech liší (např. ve vlhkosti půdy), a k dispozici je pouze jeden z hostitelů. Nejsou výjimečné ani situace, kdy je krvavce tolik a v takové denzitě, že mravenci nejsou schopni najít všechny housenky (Elmes et al. 1998).

#### **4.2.3 Ohrožení a ochrana**

Modrásek bahenní jedním z druhů chráněných evropskou soustavou Natura 2000. Důvodem jeho úbytku v průběhu 20. století je zejména změna obhospodařování. Intenzifikace zemědělství, například odvodňování a následné přehnojování, které má vliv na výskyt živné rostliny, zničilo mnoho možných míst výskytu. Zásadní je i změna v režimu kosení. Larvy se po dobu prvních dvou instarů živí na květenstvích krvavce totenu, a nesprávně naplánovaná seč je o živnou rostlinu připraví a housenky zahynou, to samé platí i o velkoplošných sečích. Nebezpečí ale tvoří i opouštění citlivěji obhospodařovaných luk, které postupně mohou zarůstat a druhy upřednostňující extenzivní využívání (jako právě *S. officinalis*) jsou pak přerůstány expanzivnějšími, například *Calamagrostis epigejos*, nebo nálety a křovinami (Marhoul a Turoňová 2008), a rostliny ubývají (Musche 2008). Některé práce ukazují, že management má vliv nejen na výskyt živné rostliny, ale i na hostitelské druhy mravenců, které jsou velmi citlivé na změny na velmi jemné krajinné škále (Wynhoff 2010). Zásady managementu stanovišť druhů v EVL soustavy Natura 2000, vydané AOPK ČR, doporučují správné načasování seče (do 15. června, tzn. klasická senoseč) a také její provedení mozaikovitým způsobem. Zdůrazňuje i nevhodnost sečení otav z důvodu vývoje housenek v květenstvích krvavce (také Johst et al. 2006).

Lokality se často dostávají do systému územní ochrany společně kvůli modrásku bahennímu a modrásku očkovanému vzhledem k jejich podobným ekologickým nárokům, ovšem Bartoňová (2011) poukázala na některé rozdíly v ochraně těchto dvou modrásků a skutečnost, že lokality zahrnuté do systému územní ochrany mohou být pro *P. naustihous* méně vhodné. Souvisí to pravděpodobně s preferencí více rozkvetlých hlávek pro kladení vajíček, a příliš časté kosení může eliminovat vhodná květenství. Častější kosení naopak vyhovovalo druhu *P. teleius* (Bartoňová 2011). To může být způsobeno odlišnými druhy hostitelských mravenců.

Zatímco *P. teleius* parazituje nejčastěji v hnízdech *Myrmica scabrinodis* (Witek et al. 2008), kterému vyhovuje sušší a teplejší prostředí, a tudíž je pro něj vhodnější nižší vegetace (Thomas a Elmes 2001). Naopak *Myrmica rubra* preferuje spíše stinnější biotopy, a proto příliš časté kosení může jeho přítomnost negativně ovlivnit. Některé práce proto doporučují kosit nebo pást na lokalitách *P. nausithous* pokud možno s co nejnižší frekvencí, kdy je možné zachovat biotop pro hostitelskou rostlinu (Anton 2008, Wynhoff 2010). Ochrana lokalit je tedy velmi komplexní záležitostí, jak bylo prakticky ukázáno například na začátku devadesátých let v Nizozemí. Tam byla v přírodní rezervaci Moerputten provedena úspěšná reintrodukce jak *P. nausithous*, tak *P. teleius*. V rámci k ní příslušných výzkumů byla potvrzena jak důležitost podpory hnízd hostitelských mravenců (Wynhoff 2010), tak správného načasování managementového kosení (Wynhoff 1998b).

Nepřímý vliv na zdravotní stav populací modrásků může mít také široce rozšířený fytopatogen *Podosphaera ferruginea*. Toto padlí napadá živné rostliny, které pak tvoří menší květenství, což je vylučuje z výběru kladoucí samičky, která si květenství pečlivě vybírá. Housenky ze zdravých květenství byly také větší a vykazovaly lepší imunitní odpověď na drobné poranění (Sliwinska 2017).

### 4.3 Mravenec žahavý (*Myrmica rubra*)

Mravenec žahavý (*Myrmica rubra* LINNAEUS 1758, syn. *M. laevinodis*, *M. microrubra*, *M. rubra europaea*) je běžný druh s původně palearktickým areálem, ovšem byl zaznamenán i v Kanadě a USA, kde se může stát až invazním druhem (Grodén 2005). V rámci svého rozšíření osídluje různé biotopy odpovídající jeho nárokům, které zahrnují zejména určitou vlhkost a teplotu (Elmes et al. 1999, Brian 1973). Ve střední Evropě to jsou vlhčí, travnaté biotopy (Radchenko a Elmes 2010). Různé druhy rodu *Myrmica* se často vyskytují na podobných lokalitách a o vhodné místo na hnízdo kompetují, protože jejich niky se mohou překrývat (Elmes et al. 1998).

Mraveniště se nachází pod zemí, ve velkých koloniích může žít až 2000 mravenců (Elmes 1998). Živí se drobnými bezobratlými, ale i nektarem a medovicí. Ve srovnání s ostatními druhy rodu *Myrmica* loví mnohem častěji na keřích a nízkých stromech. Nevyhovují jim lokality s častými zásahy, změna vegetace i vodního režimu se projeví na mikroklimatických

podmínkách hnízda (Anton 2008). Příliš častý management také vyhovuje nárokům konkurenčního druhu *Lasius niger* (Wynhoff 2010).

## **5. Diskuze výsledků literární rešerše vzhledem k navazující diplomové práci**

Téma vlivu herbivorie na rostliny je velmi obsáhlé, v předkládané práci se snažím o jeden z možných pohledů na tuto problematiku vzhledem ke své plánované diplomové práci, která bude zaměřena na systém popsáný v kapitole 4, tj. na krvavec toten coby rostlinu vystavenou herbivorii housenek modráška bahenního. Z literárního přehledu je v této souvislosti důležité zmínit několik zásadních poznatků.

Predisperzní predace semen může působit citelné ztráty při produkci semen, ale přímo neovlivňuje vitalitu mateřské rostliny. Populace vytrvalých rostlin jako je *Sanguisorba officinalis* jsou tedy ovlivňovány spíše v souvislosti s omezením generativního rozmnožování. Tento dopad by mohl být teoreticky kompenzován klonálním rozmnožováním, jeho účinnost u krvavce však podle dostupných zdrojů (Klimešová et al. 2017) není pravděpodobně příliš velká. Modrásek bahenní je striktní monofág, tudíž pro něj budou změny ze strany živné rostliny fatální. Dosud ale nebylo zkoumáno, jestli *P. nausithous* nějak působí na populační dynamiku krvavce. Výskyt modráška navíc ještě podmiňuje přítomnost mravence žahavého (*Myrmica rubra*), a proto nejsou pro modráška vhodné úplně všechny populace *S. officinalis*, ale pouze ty, které jsou průnikem ekologických nik všech tří organismů. Na udržení vhodných podmínek má podstatný vliv vhodný management kosením (Bartoňová 2011).

### **5.1 Cíle a metodika plánované diplomové práce**

Plánovaná práce se zabývá dvěma dílčími cíli:

(A) Populační ekologie krvavce totenu na několika vybraných lokalitách a zhodnocení vlivu housenek modráška bahenního na jeho populační dynamiku. Vzhledem k relativně malým četnostem motýla, a naopak vysokým abundancím živné rostliny není očekáván zásadní vliv na populační dynamiku jako u jiných příbuzných druhů motýlů, kteří se živí vzácnějšími



rostlinami (viz např. Kéry et al. 2001). Přesto pokládám tento výzkum za zajímavý, minimálně z hlediska získání nových poznatků o krvavci totenu, o jehož ekologii je známo poměrně málo.

(B) Výzkum překryvu ekologických nik *S. officinalis* a *P. nausithous* v rámci zájmové oblasti s přihlédnutím k přírodním podmínkám a managementu lokalit. Vzhledem ke skutečnosti, že pro modráška je výskyt živné rostliny podmínkou, ale naopak nikoliv, představuje tato část zdroj informace o šíři niky krvavce, ve které je možné potenciální ovlivnění housenkami modráška.

Výsledky by měly podávat informace dále využitelné například v ochraně přírody, vzhledem ke skutečnosti, že se jedná o celoevropsky ohroženého motýla a zájmový druh soustavy NATURA 2000 (Příloha II, směrnice 92/43/EHS).

### 5.1.1 Populační část

Na první části jsem již v minulé sezoně začala pracovat. Během léta 2017 jsem na čtyřech lokalitách v Podbrdí založila trvalé plochy ke sledování demografie populací krvavce totenu. Lokality byly vybrány podél vlhkostního gradientu. Seřazeny od nejsušší k nejvlhčí to jsou: Občov, Čapkova Strž, Andělské schody (EVL, výskyt cílových druhů *P. nausithous* a *P. teleius*) a Drahlín (EVL, výskyt cílových druhů *P. nausithous* a *P. teleius*). Modráška bahenního jsem pozorovala na dvou lokalitách, a sice na Drahlíně a v Čapkově Strži. V rámci lokality bylo zaznačeno vždy několik menších čtvercových ploch. V každém čtverci byly zaznačeny všechny rostliny *S. officinalis* a byly změřeny vybrané charakteristiky, které mohou být spojené s jejím prospíváním (viz Tab. 5).

Tab. 5 - Měření rostlin *Sanguisorba officinalis* v terénu

Stadium	Měřené charakteristiky				
	Počet listů	Délka nejdelšího listu	Počet jařem	Počet květů	Výška nejvyššího květu
Semenáček	x	x	x*		
Nekvetoucí jedinec	x	x	x		
Kvetoucí jedinec	x	x	x	x	x

\*Pozn.: Semenáčky měly vždy pouze 1 jařmo

V době zrání plodů bylo na každé lokalitě odebráno 50 plodenství a byla spočítána životaschopná semena. Po stratifikaci byla testována jejich životaschopnost na Petriho miskách v klimaboxu při teplotě 20°C. V dalších částech práce budou prováděny klíčící pokusy přímo v terénu. V následujících sezonách budou sledovány změny v zaznačených čtvercích. Dále se

chystám lépe zaměřit na rozpoznání rostlin napadených larvami *P. nausithous* a vyhodnocení jejich vlivu na produkci semen. Demografická data budou později analyzována pomocí maticových modelů populační dynamiky.

### **5.1.2 Habitatová část**

V rámci druhé části diplomové práce se chystám navštívit větší množství lokalit s výskytem krvavce na Podbrdsku, a to jak těch, kde bývá modrásek bahenní pozorován, tak i těch, kde se nevyskytuje. Spolu s informací o výskytu *P. nausithous* bude o každé z nich zaznamenán údaj o její velikosti, izolovanosti (z pohledu modráska), četnosti *S. officinalis*, vegetačním složení, přítomnosti hostitelských mravenců a o prováděném managementu. Následné vyhodnocení by mělo v ideálním případě identifikovat podmínky lokalit vhodných pro modráska.

## **6. Závěr**

V předloženém literárním přehledu jsem se snažila shrnout některé poznatky o vlivu fytofágního hmyzu na rostliny, zejména na jejich populační dynamiku. Je zřejmé, že se jedná o významnou skupinu bezobratlých herbivorů a jejich vývoj je s rostlinami silně provázán, o čemž svědčí silná přizpůsobení na obou stranách. Míra vlivu herbivorie se značně liší nejen podle její intenzity, ale i podle napadených částí a investice rostliny do nich. Fytofágové mohou významně ovlivňovat nejen jedince, ale i populační dynamiku rostlin, kdy není důležitá pouze intenzita herbivorie, ale i její frekvence výskytu v populaci a v neposlední řadě důležitost napadených životních pochodů v životním cyklu rostliny. Herbivoři také vykazují silné preference jak ke druhům a skupinám rostlin, tak i k jejich částem nebo jedincům rostoucím v určitém prostředí.

Motýli (Lepidoptera), na které je zaměřena druhá část, jsou v drtivé většině fytofágní řád hmyzu, jehož zástupci vykazují vysokou míru specializace. Čeled' modráskovitých (Lycaenidae) i na poměry řádu zahrnuje velké množství potravních specialistů a objevila se v ní také myrmekofilie. Výsledky analýzy přiložené přehledové tabulky druhů více méně odpovídají hypotézám, které hovoří o asociaci s mravenci jako o prostředku rozšiřujícím potravní zdroje housenek.

V poslední části rešerše jsem se zaměřila na konkrétní rostlinu, krvavec toten (*Sanguisorba officinalis*) a jejího motýlího herbivora modráska bahenního (*Phengaris nausithous*), který je kromě své živné rostliny závislý i na sekundárním mravenčím hostiteli mravenci žahavém

(*Myrmica rubra*), a tudíž je jeho výskyt omezen na místa, kde se oba tyto organismy vyskytují společně. Jako velmi účinný prostředek k jejich udržení se ukázalo pravidelné kosení zájmových lokalit. Vliv predisperzní predace semen modráška bahenního na krvavec (a jeho populační dynamiku) zatím nebyl studován a je předmětem chystané diplomové práce. Jejím cílem bude zejména ověřit, zda dochází také k ovlivnění rostliny herbivorem, nebo je interakce pouze jednostranná. Populačně ekologická část bude doplněna také výzkumem ekologických nik *S. officinalis* a *P. nausithous*.

## 7. Seznam použité literatury

- ADLER, P. H., & PEARSON, D. L. (1982). Why do male butterflies visit mud puddles?. *Canadian Journal of Zoology*, 60(3), 322-325.
- ANDREW, N. R., ROBERTS, I. R., & HILL, S. J. (2012). Insect herbivory along environmental gradients. *Open Journal of Ecology*, 2(04), 202.
- ANSARI, M. S., HASAN, F., & AHMAD, N. (2012). Influence of various host plants on the consumption and utilization of food by *Pieris brassicae* (Linn.). *Bulletin of entomological research*, 102(2), 231-237.
- ANTON, C., MUSCHE, M., HULA, V., & SETTELE, J. (2008). *Myrmica* host-ants limit the density of the ant-predatory large blue *Maculinea nausithous*. *Journal of Insect Conservation*, 12(5), 511-517.
- ARVANITIS, L., WIKLUND, C., & EHRLÉN, J. (2008). Plant ploidy level influences selection by butterfly seed predators. *Oikos*, 117(7), 1020-1025.
- BARTOŇOVÁ, A. (2011). Zhodnocení průběhu a výsledků monitoringu evropsky chráněných druhů modráška bahenního (*Phengaris nausithous*) a m. očkovaného (*P. telejus*) v České republice. Bakalářská práce. Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích, Přírodovědecká fakulta, České Budějovice.
- BENEŠ, J. (2008): Webový klíč denních motýlů České republiky, <http://www.lepidoptera.cz/klic/> (citováno 18.4. 2018)
- BENSON, W. W., BROWN, K. S., & GILBERT, L. E. (1975). Coevolution of plants and herbivores: passion flower butterflies. *Evolution*, 29(4), 659-680.
- BENTO, J., & LOPES, D. (2011). Trees shaping landscapes. In: BELL, S., HERLIN, I. S., & STILES, R. (Eds.). (2011). *Exploring the boundaries of landscape architecture*. Routledge.
- BIGGER, D. S., & MARVIER, M. A. (1998). How different would a world without herbivory be?: A search for generality in ecology. *Integrative Biology: Issues, News, and Reviews: Published in Association with The Society for Integrative and Comparative Biology*, 1(2), 60-67.
- BITTENCOURT-RODRIGUES, R. D. S., & ZUCOLOTO, F. S. (2005). Effect of host age on the oviposition and performance of *Ascia monuste* Godart (Lepidoptera: Pieridae). *Neotropical Entomology*, 34(2), 169-175.
- BONSER, S. P., & READER, R. J. (1995). Plant competition and herbivory in relation to vegetation biomass. *Ecology*, 76(7), 2176-2183.

- BOWERS, M. D. (1983). The role of iridoid glycosides in host-plant specificity of checkerspot butterflies. *Journal of Chemical Ecology*, 9(4), 475-493.
- BRIAN, M. V. (1973). Temperature choice and its relevance to brood survival and caste determination in the ant *Myrmica rubra* L. *Physiological Zoology*, 46(4), 245-252.
- BRÜCKMANN, S. V., KRAUSS, J., & STEFFAN-DEWENTER, I. (2010). Butterfly and plant specialists suffer from reduced connectivity in fragmented landscapes. *Journal of Applied Ecology*, 47(4), 799-809.
- BRUELHEIDE, H., & SCHEIDEL, U. (1999). Slug herbivory as a limiting factor for the geographical range of *Arnica montana*. *Journal of Ecology*, 87(5), 839-848.
- BRYANT, J. P., PROVENZA, F. D., PASTOR, J., REICHADT, P. B., CLAUSEN, T. P., & DU TOIT, J. T. (1991). Interactions between woody plants and browsing mammals mediated by secondary metabolites. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 22(1), 431-446.
- CAOQUETTE, M. R., & PRICE, P. W. (1989). Growth of Arizona rose and attack and establishment of gall wasps *Diplolepis fusiformans* and *D. spinosa* (Hymenoptera: Cynipidae). *Environmental Entomology*, 18(5), 822-828.
- COBB, N. S., MOPPER, S., GEHRING, C. A., CAOQUETTE, M., CHRISTENSEN, K. M., & WHITHAM, T. G. (1997). Increased moth herbivory associated with environmental stress of pinyon pine at local and regional levels. *Oecologia*, 109(3), 389-397.
- COTTRELL, C. B. (1984). Aphytophagy in butterflies: its relationship to myrmecophily. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 80(1), 1-57.
- CRAWFORD, K. M., LAND, J. M., & RUDGERS, J. A. (2010). Fungal endophytes of native grasses decrease insect herbivore preference and performance. *Oecologia*, 164(2), 431-444.
- CRAWLEY, M. J. (1989). Insect herbivores and plant population dynamics. *Annual review of entomology*, 34(1), 531-562.
- CRONIN, J. T., & ABRAHAMSON, W. G. (2001). Goldenrod stem galler preference and performance: effects of multiple herbivores and plant genotypes. *Oecologia*, 127(1), 87-96.
- ČÍŽEK, L. (2005). Diet composition and body size in insect herbivores: Why do small species prefer young leaves?. *European Journal of Entomology*, 102(4), 675.
- DEVRIES, P. J., & BAKER, I. (1989). Butterfly exploitation of an ant-plant mutualism: adding insult to herbivory. *Journal of the New York Entomological Society*, 332-340.
- DIERKS, A., & FISCHER, K. (2009). Habitat requirements and niche selection of *Maculinea nausithous* and *M. teleius* (Lepidoptera: Lycaenidae) within a large sympatric metapopulation. *Biodiversity and Conservation*, 18(13), 3663.
- EDGAR, J. A. (1982). Pyrrolizidine alkaloids sequestered by Solomon Island danaine butterflies. The feeding preferences of the Danainae and Ithomiinae. *Journal of Zoology*, 196(3), 385-399.
- EHRLÉN, J. (1995a). Demography of the perennial herb *Lathyrus vernus*. I. Herbivory and individual performance. *Journal of Ecology*, 287-295.
- EHRLÉN, J. (1995b). Demography of the perennial herb *Lathyrus vernus*. II. Herbivory and population dynamics. *Journal of Ecology*, 297-308.
- EHRLÉN, J. (1997). Risk of grazing and flower number in a perennial plant. *Oikos*, 428-434.

- EHRLÉN, J. (2002). Assessing the lifetime consequences of plant-animal interactions for the perennial herb *Lathyrus vernus* (Fabaceae). *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 5(3), 145-163.
- EHRLÉN, P. E. (1996). Herbivores and the performance of grassland plants: a comparison of arthropod, mollusc and rodent herbivory. *Journal of Ecology*, 43-51.
- EHRLÉN, P. E. (1998). Post-dispersal seed predation: consequences for plant demography and evolution. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 1(1), 32-46.
- EHRlich, P. R., & RAVEN, P. H. (1964). Butterflies and plants: a study in coevolution. *Evolution*, 18(4), 586-608.
- ELMES, G. W., THOMAS, J. A., WARDLAW, J. C., HOCHBERG, M. E., CLARKE, R. T., & SIMCOX, D. J. (1998). The ecology of *Myrmica* ants in relation to the conservation of *Maculinea* butterflies. *Journal of Insect Conservation*, 2(1), 67-78.
- ELMES, G. W., WARDLAW, J. C., NIELSEN, M. G., KIPYATKOV, V. E., LOPATINA, E. B., RADCHENKO, A. G., & BARR, B. (1999). Site latitude influences on respiration rate, fat content and the ability of worker ants to rear larvae: A comparison of *Myrmica rubra* (Hymenoptera: Formicidae) populations over their European range. *European Journal of Entomology*, 96(2), 117-124.
- FIEDLER, K. (1990). New information on the biology of *Maculinea nausithous* and *M. teleius* (Lepidoptera: Lycaenidae). *Nota Lepidoptera*, 12(4), 246-256.
- FIEDLER, K. (1991). A systematic, evolutionary, and ecological implications of myrmecophily within the Lycaenidae (Insecta: Lepidoptera: Papilionoidea). *Bonner Zoological Monograph*, 31, 1-210.
- FIEDLER, K. (1994). Lycaenid butterflies and plants: is myrmecophily associated with amplified hostplant diversity?. *Ecological Entomology*, 19(1), 79-82.
- FIEDLER, K. (1995). Lycaenid butterflies and plants: hostplant relationships, tropical versus temperate. *Ecotropica*, 1, 51-58.
- FIEDLER, K. (1996). Host-plant relationships of lycaenid butterflies: large-scale patterns, interactions with plant chemistry, and mutualism with ants. In *Proceedings of the 9th International Symposium on Insect-Plant Relationships* (pp. 259-267). Springer, Dordrecht.
- FIEDLER, K., & MASCHWITZ, U. (1989). Functional analysis of the myrmecophilous relationships between ants (Hymenoptera: Formicidae) and Lycaenids (Lepidoptera: Lycaenidae). *Ethology*, 80(1-4), 71-80.
- FIGURNY, E., & WOYCIECHOWSKI, M. (1998). Flowerhead selection for oviposition by females of the sympatric butterfly species *Maculinea teleius* and *M. nausithous* (Lepidoptera: Lycaenidae). *Entomologia generalis*, 215-222.
- FOGELSTRÖM, E., OLOFSON, M., POSLEDOVICH, D., WIKLUND, C., DAHLGREN J. P., & EHRLÉN, J. (2017). Plant-herbivore synchrony and selection on plant flowering phenology. *Ecology*, 98(3), 703-711.
- FOX, L. A., & MORROW, P. A. (1981). Specialization: species property or local phenomenon?. *Science*, 211(4485), 887-893.
- FRÖBORG, H., & ERIKSSON, O. (2003). Predispersal seed predation and population dynamics in the perennial understorey herb *Actaea spicata*. *Canadian Journal of Botany*, 81(11), 1058-1069.
- FUTUYMA, D. J. (1976). Food plant specialization and environmental predictability in Lepidoptera. *The American Naturalist*, 110(972), 285-292.

- FUTUYMA, D. J. (2000). Some current approaches to the evolution of plant–herbivore interactions. *Plant Species Biology*, 15(1), 1-9.
- GARCÍA, M. B., & EHRLÉN, J. (2002). Reproductive effort and herbivory timing in a perennial herb: fitness components at the individual and population levels. *American Journal of Botany*, 89(8), 1295-1302.
- GASTON, K. J. (1991). The magnitude of global insect species richness. *Conservation biology*, 5(3), 283-296.
- GEIER, P. W. (1963). The life history of Codling Moth, *Cydia pomonella* (L)(Lepidoptera: Tortricidae), in the Australian Capital Territory. *Australian Journal of Zoology*, 11(3), 323-367.
- GRODEN, E., DRUMMOND, F. A., GARNAS, J., & FRANCEOUR, A. (2005). Distribution of an invasive ant, *Myrmica rubra* (Hymenoptera: Formicidae), in Maine. *Journal of economic entomology*, 98(6), 1774-1784.
- GUTIÉRREZ, D., LEÓN-CORTÉS, J. L., MENÉNDEZ, R., WILSON, R. J., COWLEY M. J., & THOMAS, C. D. (2001). Metapopulations of four lepidopteran herbivores on a single host plant, *Lotus corniculatus*. *Ecology*, 82(5), 1371-1386.
- HANLEY, M. E. (1998). Seedling herbivory, community composition and plant life history traits. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 1(2), 191-205.
- HAWTHORN, W. R., & HAYNE, P. D. (1978). Seed production and predispersal seed predation in the biennial composite species, *Arctium minus* (Hill) Bernh. and *A. lappa* L. *Oecologia*, 34(3), 283-295.
- HEIJDEN, M. G., MARTIN, F. M., SELOSSE, M. A., & SANDERS, I. R. (2015). Mycorrhizal ecology and evolution: the past, the present, and the future. *New Phytologist*, 205(4), 1406-1423.
- HITCHMOUGH, J. D. (2003). Effects of sward height, gap size, and slug grazing on emergence and establishment of *Trollius europaeus* (Globeflower). *Restoration Ecology*, 11(1), 20-28.
- HOBBS, R. J., & HUENNEKE, L. F. (1992). Disturbance, diversity, and invasion: implications for conservation. *Conservation biology*, 6(3), 324-337.
- HONDA, K., TADA, A., HAYASHI, N., ABE, F., & YAMAUCHI, T. (1995). Alkaloidal oviposition stimulants for a danaid butterfly, *Ideopsis similis* L., from a host plant, *Tylophora tanakae* (Asclepiadaceae). *Experientia*, 51(7), 753-756.
- HOUGEN-EITZMAN, D., & RAUSHER, M. D. (1994). Interactions between herbivorous insects and plant-insect coevolution. *The American Naturalist*, 143(4), 677-697.
- HULME, P. E. (1994). Post-dispersal seed predation in grassland: its magnitude and sources of variation. *Journal of Ecology*, 645-652.
- CHAHIL, G. S., & KULAR, J. S. (2013). Biology of *Pieris brassicae* (Linn.) on different brassica species in the plains of Punjab. *Journal of plant protection research*, 53(1), 53-59.
- CHAPIN III, F. S., JOHNSON, D. A., & MCKENDRICK, J. D. (1980). Seasonal movement of nutrients in plants of differing growth form in an Alaskan tundra ecosystem: implications for herbivory. *The Journal of Ecology*, 189-209.
- CHEW, F. S. (1977). Coevolution of pierid butterflies and their cruciferous foodplants. II. The distribution of eggs on potential foodplants. *Evolution*, 31(3), 568-579.
- INBAR, M., DOOSTDAR, H., & MAYER, R. T. (2001). Suitability of stressed and vigorous plants to various insect herbivores. *Oikos*, 94(2), 228-235.

- JAENIKE, J. (1990). Host specialization in phytophagous insects. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 21(1), 243-273.
- JAENIKE, J. (1990). Host specialization in phytophagous insects. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 21(1), 243-273.
- JANOVSKÝ, Z. (2010). Čertkus luční a vliv herbivorů. Diplomová práce. Univerzita Karlova v Praze, Přírodovědecká fakulta, Praha.
- JANOVSKÝ, Z., JANOVSKÁ, M., WEISER, M., HORČIČKOVÁ, E., ŘŘÍHOVÁ, D., & MÜNZZBERGOVÁ, Z. (2016). Surrounding vegetation mediates frequency of plant–herbivore interactions in leaf-feeders but not in other herbivore groups. *Basic and applied ecology*, 17(4), 352-359.
- JANZ, N., BERGSTRÖM, A., & SJÖRGEN, A. (2005). The role of nectar sources for oviposition decisions of the common blue butterfly *Polyommatus icarus*. *Oikos*, 109(3), 535-538.
- JANZEN, D. H. (1966). Coevolution of mutualism between ants and acacias in Central America. *Evolution*, 20(3), 249-275.
- JENSEN, K. (2004). Dormancy patterns, germination ecology, and seed-bank types of twenty temperate fen grassland species. *Wetlands*, 24(1), 152-166.
- JOERN, A., & MOLE, S. (2005). The plant stress hypothesis and variable responses by blue grama grass (*Bouteloua gracilis*) to water, mineral nitrogen, and insect herbivory. *Journal of chemical ecology*, 31(9), 2069-2090.
- 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(2), 333-342.
- KAITANIEMI, P., NEUVONNEN, S., & NYSSÖNEN, T. (1999). Effects of cumulative defoliations on growth, reproduction, and insect resistance in mountain birch. *Ecology*, 80(2), 524-532.
- KAROWE, D. N., & MARTIN, M. M. (1989). The effects of quantity and quality of diet nitrogen on the growth, efficiency of food utilization, nitrogen budget, and metabolic rate of fifth-instar *Spodoptera eridania* larvae (Lepidoptera: Noctuidae). *Journal of insect physiology*, 35(9), 699-708.
- KAUFFMAN, M. J., & MARON, J. L. (2006). Consumers limit the abundance and dynamics of a perennial shrub with a seed bank. *The American Naturalist*, 168(4), 454-470.
- KELLEY, S. T., & FARRELL, B. D. (1998). Is specialization a dead end? The phylogeny of host use in *Dendroctonus* bark beetles (Scolytidae). *Evolution*, 52(6), 1731-1743.
- KÉRY, M., MATTHIES, D., & FISCHER, M. (2001). The effect of plant population size on the interactions between the rare plant *Gentiana cruciata* and its specialized herbivore *Maculinea rebeli*. *Journal of Ecology*, 89(3), 418-427.
- KLIMEŠOVÁ, J., DANIHELKA, J., CHTERK, J., DE BELLO, F., HERBEN, T. (2017). CLO-PLA: a database of clonal and bud bank traits of Central European flora. *Ecology* 98, 1179.
- KOLB, A., EHRLÉN, J., & ERIKSSON, O. (2007). Ecological and evolutionary consequences of spatial and temporal variation in pre-dispersal seed predation. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 9(2), 79-100.
- KOLB, A., LEIMU, R., & EHRLÉN, J. (2007). Environmental context influences the outcome of a plant–seed predator interaction. *Oikos*, 116(5), 864-872.

- KÖNIG, M. A., LEHTILÄ, K., WIKLUND, C., & EHRLÉN, J. (2014b). Among-population variation in tolerance to larval herbivory by *Anthocharis cardamines* in the polyploid herb *Cardamine pratensis*. *PLoS one*, 9(6), e99333.
- KÖNIG, M. A., WIKLUND, C., & EHRLÉN, J. (2014a). Context-dependent resistance against butterfly herbivory in a polyploid herb. *Oecologia*, 174(4), 1265-1272.
- KÖNIG, M. A., WIKLUND, C., & EHRLÉN, J. (2015). Timing of flowering and intensity of attack by a butterfly herbivore in a polyploid herb. *Ecology and evolution*, 5(9), 1863-1872.
- KONVIČKA, M., BENEŠ, J., & ČÍŽEK, L. (2005). Ohrožený hmyz nelesních stanovišť: ochrana a management. *Sagittaria, Olomouc*.
- KOSTRAKIEWICZ-GIERALT, K. (2014). The effects of successional stage and size of gaps on recruitment of clonal plants in overgrowing *Molinietum caeruleae* meadows. *Acta agrobotanica*, 67(4), 87.
- KOTOROVÁ, I., & LEPŠ, J. (1999). Comparative ecology of seedling recruitment in an oligotrophic wet meadow. *Journal of Vegetation Science*, 10(2), 175-186.
- KŘENOVÁ, Z. (2002) Modrásek bahenní (*Maculinea nausithous*). In: Beneš, J., Konvička, M., Dvořák, J., Fric, Z., Havelda, Z., Pavlíčko, A., ... & Weidenhoffer, Z. Butterflies of the Czech Republic: distribution and conservation I, II. *Společnost pro ochranu motýlů, Praha*.
- KŘENOVÁ, Z. (2002) Modrásek očkovaný (*Maculinea teleius*). In: Beneš, J., Konvička, M., Dvořák, J., Fric, Z., Havelda, Z., Pavlíčko, A., ... & Weidenhoffer, Z. Butterflies of the Czech Republic: distribution and conservation I, II. *Společnost pro ochranu motýlů, Praha*.
- KURSAR, T. A., & COLEY, P. D. (1991). Nitrogen content and expansion rate of young leaves of rain forest species: implications for herbivory. *Biotropica*, 141-150.
- LABANDEIRA, C. C. (1998). Early history of arthropod and vascular plant associations. *Annual Review of Earth and Planetary Sciences*, 26(1), 329-377.
- LABANDEIRA, C. C., & CURRANO, E. D. (2013). The fossil record of plant-insect dynamics. *Annual Review of Earth and Planetary Sciences*, 41, 287-311.
- LEIMU, R., & LEHTILÄ, K. (2006). Effects of two types of herbivores on the population dynamics of a perennial herb. *Basic and Applied Ecology*, 7(3), 224-235.
- LEIUMU, R., SYRJÄNEN, K., EHRLÉN, J., & LEHTILÄ, K. (2002). Pre-dispersal seed predation in *Primula veris*: among-population variation in damage intensity and selection on flower number. *Oecologia*, 133(4), 510-516.
- LEVEY, D. J., & BYRNE, M. M. (1993). Complex Ant-Plant Interactions: Rain-Forest Ants as Secondary Dispersers and Post-Dispersal Seed Predators. *Ecology*, 74(6), 1802-1812.
- LEV-YADUN, S., & INBAR, M. (2002). Defensive ant, aphid and caterpillar mimicry in plants?. *Biological Journal of the Linnean Society*, 77(3), 393-398.
- LIENERT, J., & FISCHER, M. (2003). Habitat fragmentation affects the common wetland specialist *Primula farinosa* in north-east Switzerland. *Journal of Ecology*, 91(4), 587-599.
- LINCOLN, D. E., & MOONEY, H. A. (1984). Herbivory on *Diplacus aurantiacus* shrubs in sun and shade. *Oecologia*, 64(2), 173-176.
- LOUDA, S. M. (1982). Distribution ecology: variation in plant recruitment over a gradient in relation to insect seed predation. *Ecological monographs*, 52(1), 25-41.



- LOUDA, S. M. (1983). Seed predation and seedling mortality in the recruitment of a shrub, *Haplopappus venetus* (Asteraceae), along a climatic gradient. *Ecology*, 64(3), 511-521.
- LOUDA, S. M., & COLLINGE, S. K. (1992). Plant resistance to insect herbivores: a field test of the environmental stress hypothesis. *Ecology*, 73(1), 153-169.
- LOUDA, S. M., & POTVIN, M. A. (1995). Effect of Inflorescence-Feeding Insects on the Demography and Lifetime of a Native Plant. *Ecology*, 76(1), 229-245.
- MACEL, M., BRIUNSMAN, M., DIJKSTRA, S. M., OOIJENDIJK, T., NIEMEYER, H. M., & KLINKHAMER, P. G. (2005). Differences in effects of pyrrolizidine alkaloids on five generalist insect herbivore species. *Journal of chemical ecology*, 31(7), 1493-1508.
- MARHOUL, P., TUROŇOVÁ, D. (2008). Zásady managementu stanovišť druhů v evropsky významných lokalitách soustavy NATURA 2000. AOPK ČR, Praha.
- MARON, J. L., COMBS, J. K., & LOUDA, S. M. (2002). Convergent demographic effects of insect attack on related thistles in coastal vs. continental dunes. *Ecology*, 83(12), 3382-3392.
- MATTSON Jr, W. J. (1980). Herbivory in relation to plant nitrogen content. *Annual review of ecology and systematics*, 11(1), 119-161.
- MCDONALD, A. W., BAKKER, J. P., & VEGELIN, K. (1996). Seed bank classification and its importance for the restoration of species-rich flood-meadows. *Journal of Vegetation Science*, 7(2), 157-164.
- MITTER, C., FARRELL, B., & WIEGMANN, B. (1988). The phylogenetic study of adaptive zones: has phytophagy promoted insect diversification?. *The American Naturalist*, 132(1), 107-128.
- MUNGUIRA, M.L. & J. MARTÍN 1999. Action plan for the Maculinea Butterflies in Europe. Nature and Environment 97. Council of Europe Publishing, Strasbourg
- MÜNZZBERGOVÁ, Z. (2005). Determinants of species rarity: population growth rates of species sharing the same habitat. *American Journal of Botany*, 92(12), 1987-1994.
- MÜNZZBERGOVÁ, Z., & SKUHROVEC, J. (2013). Effect of habitat conditions and plant traits on leaf damage in the Cardioideae subfamily. *PloS one*, 8(5), e64639.
- MUSCHE, M., SETTELE, J., & DURKA, W. (2008). Genetic population structure and reproductive fitness in the plant *Sanguisorba officinalis* in populations supporting colonies of an endangered Maculinea butterfly. *International Journal of Plant Sciences*, 169(2), 253-262.
- MUSCHE, M., SETTELE, J., & DURKA, W. (2010). Performance and response to defoliation of *Sanguisorba officinalis* (Rosaceae) seedlings from mown and successional habitats. *Botany*, 88(7), 691-697.
- NIEMINEN, M. (1996). Risk of population extinction in moths: effect of host plant characteristics. *Oikos*, 475-484.
- NORDBORG, G. (1963). Studies in *Sanguisorba officinalis* L. Bot. Not. vol. 116 (2), 267-288.
- NOWICKI, P., WITEK, M., SKORKA, P., SETTELE, J., & WOYCIECHOWSKI, M. (2005). Population ecology of the endangered butterflies *Maculinea teleius* and *M. nausithous* and the implications for conservation. *Population Ecology*, 47(3), 193-202.
- ÖSTERGÅRD, H., & EHRLÉN, J. (2005). Among population variation in specialist and generalist seed predation—the importance of host plant distribution, alternative hosts and environmental variation. *Oikos*, 111(1), 39-46.

- PALMISANO, S., & FOX, L. R. (1997). Effects of mammal and insect herbivory on population dynamics of a native Californian thistle, *Cirsium occidentale*. *Oecologia*, 111(3), 413-421.
- PARACHNOWITSCH, A. L., & CARUSO, C. M. (2008). Predispersal seed herbivores, not pollinators, exert selection on floral traits via female fitness. *Ecology*, 89(7), 1802-1810.
- PECH, P., & SEDLÁČEK, O. (2016). Records of host ant use of *Phengaris Doherty*, 1891 (Lepidoptera, Lycaenidae) in the Czech Republic. *Nota Lepidopterologica*, 39, 85.
- PECH, P., FRIC, Z., KONVIČKA, M., & ZRZAVÝ, J. (2004). Phylogeny of Maculinea blues (Lepidoptera: Lycaenidae) based on morphological and ecological characters: evolution of parasitic myrmecophily. *Cladistics*, 20(4), 362-375.
- PFEIFER, M. A., ANDRICK, U. R., FREY, W., & SETTELE, J. (2000). On the ethology and ecology of a small and isolated population of the Dusky Large Blue Butterfly *Glaucopsyche* (Maculinea) *nausithous* (Lycaenidae). *Nota lepidopterologica*, 23(2), 147-172.
- PIERCE, N. E., & EASTEAL, S. (1986). The selective advantage of attendant ants for the larvae of a lycaenid butterfly, *Glaucopsyche lygdamus*. *The Journal of Animal Ecology*, 451-462.
- PIERCE, N. E., & ELGAR, M. A. (1985). The influence of ants on host plant selection by *Jalmenus evagoras*, a myrmecophilous lycaenid butterfly. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 16(3), 209-222.
- PIERCE, N. E., BRABY, M. F., HEATH, A., LOHMAN, D. J., MATHEW, J., RAND, D. B., & TRAVASSOS, M. A. (2002). The ecology and evolution of ant association in the Lycaenidae (Lepidoptera). *Annual review of entomology*, 47(1), 733-771.
- PLUMPTRE, A. J. (1994). The effects of trampling damage by herbivores on the vegetation of the Parc National des Volcans, Rwanda. *African Journal of Ecology*, 32(2), 115-129.
- PRICE, P. W. (1991). The plant vigor hypothesis and herbivore attack. *Oikos*, 244-251.
- RADCHENSKO, A. G. & ELMES, G. W. (2010). *Myrmica* Ants (Hymenoptera: Formicidae) of the Old World. Natura Optima Dux Foundation, Warsaw.
- RASK, L., ANDRÉASSON, E., EKBOM, B., ERIKSSON, S., PONTOPPIDAN, B., & MEIJER, J. (2000). Myrosinase: gene family evolution and herbivore defense in Brassicaceae. *Plant molecular biology*, 42(1), 93-114.
- ROBINSON, G. S., P. R. ACKERY, I. J. KITCHING, G. W. BECCALONI & L. M. HERNÁNDEZ. (2010). HOSTS - A Database of the World's Lepidopteran Hostplants. Natural History Museum, London. <http://www.nhm.ac.uk/hosts>.
- ROTHOVÁ, V. (1991). *Sanguisorba officinalis* v Československu. Diplomová práce. Univerzita Karlova v Praze, Přírodovědecká fakulta, Praha.
- RYCHNOVSKÁ, M. (1993). Structure and functioning of seminatural meadows. Academia, Praha.
- SAND-JENSEN, K., JACOBSEN, D., & DUARTE, C. M. (1994). Herbivory and resulting plant damage. *Oikos*, 545-549.
- SESSIONS, L., & KELLY, D. (2002). Predator-mediated apparent competition between an introduced grass, *Agrostis capillaris*, and a native fern, *Botrychium australe* (Ophioglossaceae), in New Zealand. *Oikos*, 96(1), 102-109.
- SCHEIDEL, U., RÖHL, S., & BRUELHEIDE, H. (2003). Altitudinal gradients of generalist and specialist herbivory on three montane Asteraceae. *Acta Oecologica*, 24(5-6), 275-283.

- SIELEZNIEW, M., & STANKIEWICZ-FIEDUREK, A. M. (2013). Behavioural evidence for a putative oviposition-detering pheromone in the butterfly, *Phengaris (Maculinea) teleius* (Lepidoptera: Lycaenidae). *European Journal of Entomology*, 110(1), 71.
- SKALICKÝ, V. (1995): *Sanguisorba* L. – krvavec. – In: Slavík B., Smejkal M., Dvořáková M. & Grulich V. (eds), Květena České republiky 4, p. 240–246, Academia, Praha.
- SLIWINSKA, E. B., MARTYKA, R., MARTYKA, M., CICHON, M., & TRYJANOWSKI, P. (2017). A biotrophic fungal infection of the great burnet *Sanguisorba officinalis* indirectly affects caterpillar performance of the endangered scarce large blue butterfly *Phengaris teleius*. *Insect science*.
- Směrnice o stanovištích (92/43/EHS) ze dne 21. května 1992 o ochraně přírodních stanovišť, volně žijících živočichů a planě rostoucích rostlin, Příloha II: Druhy živočichů a rostlin v zájmu společenství, jejichž ochrana vyžaduje vyznačení zvláštních území ochrany. Dostupné na stránkách AOPK ČR ([www.nature.cz](http://www.nature.cz)).
- SPARKS, T. H., PORTER, K., GREATORIX-DAVIES, J. N., HALL, M. L., & MARRS, R. H. (1994). The choice of oviposition sites in woodland by the Duke of Burgundy butterfly *Hamearis lucina* in England. *Biological Conservation*, 70(3), 257-264.
- STORK, N. E. (2017). How Many Species of Insects and Other Terrestrial Arthropods Are There on Earth?. *Annual review of entomology*, (0).
- TANNER, C. C. (2001). Plants as ecosystem engineers in subsurface-flow treatment wetlands. *Water Science and Technology*, 44(11-12), 9-17.
- TARTALLY, A., & VARGA, Z. (2005). *Myrmica rubra* (Hymenoptera: Formicidae): the first data on host-ant specificity of *Maculinea nausithous* (Lepidoptera: Lycaenidae) in Hungary. *Myrmecologische Nachrichten*, 7, 55-59.
- TARTALLY, A., RÁKOSY, L., VIZAUER, T. C., GOIA, M., & VARGA, Z. (2008). *Maculinea nausithous* exploits *Myrmica scabrinodis* in Transylvania: Unusual host ant species of a myrmecophilous butterfly in an isolated region (Lepidoptera: Lycaenidae; Hymenoptera: Formicidae). *Sociobiology*, 51(2), 373-380.
- 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(4), 325-347.
- THOMAS, J. A. (1995). The ecology and conservation of *Maculinea arion* and other European species of large blue butterfly. In *Ecology and conservation of butterflies* (pp. 180-197). Springer, Dordrecht.
- THOMAS, J. A., & ELMES, G. W. (2001). Food–plant niche selection rather than the presence of ant nests explains oviposition patterns in the myrmecophilous butterfly genus *Maculinea*. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 268(1466), 471-477.
- THOMAS, J. A., & SETTELE, J. (2004). Evolutionary biology: butterfly mimics of ants. *Nature*, 432(7015), 283.
- THOMAS, J. A., ELMES, G. W., WARDLAW, J. C., & WOYCIECHOWSKI, M. (1989). Host specificity among *Maculinea* butterflies in *Myrmica* ant nests. *Oecologia*, 79(4), 452-457.
- TRAW, M. B., & FEENY, P. (2008). Glucosinolates and trichomes track tissue value in two sympatric mustards. *Ecology*, 89(3), 763-772.
- VALDÉS, A., & EHRLÉN, J. (2017). Caterpillar seed predators mediate shifts in selection on flowering phenology in their host plant. *Ecology*, 98(1), 228-238.

- VALDÉS, A., & EHRLÉN, J. (2017). Direct and plant trait-mediated effects of the local environmental context on butterfly oviposition patterns. *Oikos*.
- VAN DAM, N. M., RAAIJMAKERS, C. E., & VAN DER PUTTEN, W. H. (2005). Root herbivory reduces growth and survival of the shoot feeding specialist *Pieris rapae* on *Brassica nigra*. *Entomologia experimentalis et applicata*, *115*(1), 161-170.
- VAN SWAAY, C. A., NOWICKI, P., SETTELE, J., & VAN STRIEN, A. J. (2008). Butterfly monitoring in Europe: methods, applications and perspectives. *Biodiversity and Conservation*, *17*(14), 3455-3469.
- VON EULER, T., ÅGREN, J., & EHRLÉN, J. (2014). Environmental context influences both the intensity of seed predation and plant demographic sensitivity to attack. *Ecology*, *95*(2), 495-504.
- WALLISDEVRIES, M. F., POSCHLOD, P., & WILLEMS, J. H. (2002). Challenges for the conservation of calcareous grasslands in northwestern Europe: integrating the requirements of flora and fauna.
- WEBB, M. R., & PULLIN, A. S. (2000). Egg distribution in the large copper butterfly *Lycaena dispar batavus* (Lepidoptera: Lycaenidae): host plant versus habitat mediated effects. *European Journal of Entomology*, *97*(3), 363-368.
- WHITE, T. C. R. (1969). An Index to Measure Weather-Induced Stress of Trees Associated With Outbreaks of Psyllids in Australia. *Ecology*, *50*(5), 905-909.
- WHITE, T. C. R. (2009). Plant vigour versus plant stress: a false dichotomy. *Oikos*, *118*(6), 807-808.
- WITEK, M., SLIWINSKA, E. B., SKORKA, P., NOWICKI, P., WANTUCH, M., VRABEC, V., ... & WOYCIECHOWSKI, M. (2008). Host ant specificity of large blue butterflies *Phengaris* (Maculinea)(Lepidoptera: Lycaenidae) inhabiting humid grasslands in East-central Europe. *European Journal of Entomology*, *105*(5), 871.
- WYNHOFF, I. (1998a). The recent distribution of the European Maculinea species. *Journal of Insect Conservation*, *2*(1), 15-27.
- WYNHOFF, I. (1998b). Lessons from the reintroduction of *Maculinea teleius* and *M. nausithous* in the Netherlands. *Journal of Insect Conservation*, *2*(1), 47-57.
- WYNHOFF, I., GRUTTERS, M., & VAN LANGEVELDE, F. (2008). Looking for the ants: selection of oviposition sites by two myrmecophilous butterfly species. *Animal Biology*, *58*(4), 371-388.
- WYNHOFF, I., VAN GESTELI, R., VAN SWAAY, C., & VAN LANGEVELDE, F. (2011). Not only the butterflies: managing ants on road verges to benefit *Phengaris* (Maculinea) butterflies. *Journal of Insect Conservation*, *15*(1-2), 189-206.
- XIANG, H., & CHEN, J. (2004). Interspecific variation of plant traits associated with resistance to herbivory among four species of *Ficus* (Moraceae). *Annals of Botany*, *94*(3), 377-384.
- ZABEL, J., & TSCHARNTKE, T. (1998). Does fragmentation of *Urtica* habitats affect phytophagous and predatory insects differentially?. *Oecologia*, *116*(3), 419-425.
- ZANGERL, A. R., HAMILTON, J. G., MILLER, T. J., CROFTS, A. R., OXBOROUGH, K., BERENBAUM, M. R., & DE LUCIA, E. H. (2002). Impact of folivory on photosynthesis is greater than the sum of its holes. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *99*(2), 1088-1091.

