

Žluťásek řešetlákový a plasticita ultrafialových kreseb motýlů v závislosti na prostředí

V článku *Ultrafialový svět bezobratlých* (Živa 2012, 1: 25–28) jsme se spoluautory podali obecnou charakteristiku fenoménu UV reflektance (odrazu ultrafialového záření, tedy záření krátkých vlnových délek do 400 nm, od mikrostruktur na povrchu těla) u některých bezobratlých živočichů. Text se z velké části věnoval motýlům. Psali jsme, že vzory na křídlech viditelné pouze ve spektru UV záření u nich často zastávají roli sekundárního pohlavního znaku a mohou pomáhat ke správnému rozpoznání sexuálního partnera nebo signalizovat kvalitu samce. Avšak míra jejich projevu (exprese) může záviset také na vlivech prostředí, resp. na různých geografických a ekologických faktorech, např. zeměpisné šířce, průměrné roční teplotě nebo produktivitě prostředí (např. dostupnost potravy). V tomto článku se pokusím nastínit, do jaké míry mohou různé parametry prostředí ovlivňovat tvar křídla a UV reflektantní kresby některých druhů motýlů, s přihlédnutím k vlastnímu výzkumu tohoto fenoménu u žluťáška řešetlákového (*Gonepteryx rhamnii*).

Většina prací, které se odrazem UV záření u motýlů zabývají, ho studuje z hlediska významu v pohlavním výběru. Existuje pouze několik studií, jež se věnují otázce, jak se UV reflektantní vzory mění v závislosti na různých faktorech prostředí. Obvykle se zajímají o variabilitu v intenzitě odrazu. To je dáno především faktem, že vzory na křídlech motýlů často nejsou ohraničené a UV záření odráží spíše celé křídlo, nebo naopak pouze malé struktury, jako např. bílé falešné „zornice očí“ na křídlech okáčů (*Satyrinae*). Naproti tomu mnozí zástupci rodu *Gonepteryx* mají na křídlech jasně ohraničené UV reflektantní kresby, které nejsou patrné ve viditelném světle. Jedním z takových druhů je výše zmíněný žluťásek řešetlákový.

Žluťásek řešetlákový obývá téměř celou palearktickou oblast, od Evropy po Mongolsko, některé poddruhy až po Japonsko (*G. rhamnii maxima*; někdy uváděný jako druh). Většinou ho nacházíme na okrajích lesů a v jejich blízkosti, na pasekách a dalších místech, kde se vyskytují jeho živné rostliny – řešetlák počistivý (*Rhamnus cathartica*) a krušina olšová (*Frangula alnus*). Během roku vytváří na většině území Evropy pouze jednu generaci. Dospělci přezimují a žijí do dubna až nejvýše do června, na jaře dochází k páření. I ve viditelném světle je u tohoto žluťáška patrný pohlavní dimorfismus. Samci jsou zbarvení světle žlutě (obr. 2), samice bíle (viz obr. 4). V ultrafialovém spektru se dimorfismus projevuje mnohem výrazněji – reflektantní kresbu na vrchní straně křídel nalézáme pouze u samců (obr. 3), naopak u samic (a u samic některých poddruhů)



1 Žluťásek řešetlákový (*Gonepteryx rhamnii*) patří k běžným druhům motýlů palearktické oblasti včetně České republiky. Foto M. Velechovský

UV záření odráží spodní strana křídel (viz obr. 5). Tato kresba ale není jasně ohraničená, reflektuje celá plocha křídla kromě částí, kde se křídla překrývají. Kresba kopíruje povrch těla bez ohledu na morfologické rozhraní a je jakoby nanosená pouze na viditelné části. Tento jev se nazývá Oudemansův fenomén.

Vliv prostředí na variabilitu UV reflektantních kreseb

V této části představím několik hypotéz a studií, které se zabývají tématem vlivu environmentálních faktorů na tvar nebo

intenzitu UV reflektantních vzorů. Již v úvodu citovaném v předchozím článku byl zmíněn předpoklad, že kresba odrážející UV záření může být podle některých hypotéz dobrých genů nebo hypotéz přímé výhody indikátorem kvality samce – samice upřednostňují znaky, jejichž přítomnost signalizuje kvalitu samce. Jde např. o projevy odrážející zdravotní stav, kvalitu ontogeneze, míru parazitace nebo dokonce kvalitu zimoviště. Právě poslední jmenovaný faktor by mohl mít vliv na intenzitu odrazu UV záření u žluťáška řešetlákového, jehož dospělci přezimují a rozmnožují se až na jaře. Během přezimování může docházet k určitému mechanickému poškození křídla nebo UV reflektantních struktur a u některých druhů motýlů je skutečně ověřeno, že si samice vybírají samce s výraznější kresbou (Živa 2012, 1: 25–28).

Velmi důležitý je ale také předpoklad, že, aby mohly určité druhotné pohlavní znaky zastávat úlohu ukazatelů kvality, musí být jejich exprese nákladná. V tomto případě to znamená, že vznik struktur odrážejících ultrafialové záření je nákladnější než běžné pigmenty pro zbarvení ve spektru viditelného světla. Tomu by napovídala rovněž Oudemansův fenomén na spodní straně křídel – v místech zakrytých druhým křídlem, která nejsou běžně viditelná, UV reflektantní struktury chybějí.

S nákladností těchto struktur souvisí otázka, zda může být výsledná podoba tvaru a intenzity odrazu UV záření ovlivněna dostupností potravy, resp. produktivitou prostředí, teplotou nebo srážkami, a do jaké míry se případně plasticita projeví v lokálním a globálním měřítku. Uvedené faktory opět mohou, např. prostřednictvím kvality rodičů, do určité míry korespondovat s jednou z výše zmíněných hypotéz dobrých genů – kvalitou ontogeneze.

Jedna z mála prací rozvíjí tuto otázku na příkladu finských samic běláška řepkového (*Pieris napi*). Autoři dokládají, že samice ze severnějších oblastí Finska odrážejí dopadající UV paprsky silněji než samice z jihu země (Meyer-Rochow a Järvillehto 1997). Po pozorovaný trend navrhli dvě možná vysvětlení. První vychází z faktu, že ve vyšších zeměpisných šířkách přichází ultrafialové záření k povrchu Země v ostřejším úhlu a s nižší intenzitou. Na severu je proto třeba silnější reflektující struktur, aby byl tento signál dostatečný a plnil úlohu druhotného pohlavního znaku. Druhé možné vysvětlení bere v úvahu, že se nad severní oblastí Finska nachází ozonová díra a kvůli slabší vrstvě ozonu se k zemskému povrchu dostane větší množství ultrafialového záření. Struktury, jež odrážejí záření těchto vlnových délek, by tedy mohly zastávat ochrannou funkci. Obecně se intenzita dopadajícího UV záření na zemský povrch zvyšuje směrem k rovníku a s rostoucí nadmořskou výškou. Globálně by se podle tohoto předpokladu měla s rostoucími hodnotami UV záření zvyšovat také intenzita UV reflektance.

Další studie popisuje význam UV reflektance při rozpoznávání samice vhodné ke kopulaci u běláška řepového (*P. rapae*) a příslušných poddruhů (Obara a Majerus 2000). Japonský poddruh má velmi



intenzivní kresbu odrážející UV záření a je u něho primárním rozpoznávacím faktorem. Naproti tomu u britského poddruhu samice UV reflektantní vzory zcela postrádají a používají jiné mechanismy, které napomáhají samci rozpoznat vhodnou partnerku. Autoři v návaznosti na tuto práci provedli studii na populacích běláška řepového a jeho poddruhů z 12 míst výskytu napříč palearktickou oblastí mezi dvěma ostrovními lokalitami (Velkou Británií a Japonskem) a měřili intenzitu UV reflektance na spodní straně samičích křídel. I s přihlédnutím k několika výjimkám se jim podařilo objevit trend zvyšování intenzity UV reflektance u populací od Británie (zcela bez projevů) až po Japonsko (jednoznačně nejjasnější ultrafialové vzory). Jako vysvětlení pozorované variability navrhuji např. vliv zeměpisné šířky, teploty či délky světelného dne (evropské exempláře pocházely z vyšších zeměpisných šířek než asijské). Proti tomu se opět staví několik výjimek. Jako možné zdůvodnění autoři uvádějí, že jedinci byli sbíráni v různých ročních obdobích, případně odlišnou metodikou. Na základě předchozích prací však považují za nejpravděpodobnější vysvětlení zvyšování intenzity UV reflektance směrem na východ fakt, že předek běláška řepového se vyvinul v Evropě s pigmenty pohlcujícími UV. Vzory odrážející UV záření vznikly až později při rozšiřování druhu do Asie a byly evoluční výhodou při rozpoznávání vhodného sexuálního partnera.

Další příklad, jak mohou vnější faktory ovlivňovat expresi ultrafialových kreseb, byl popsán u modráška jehlicového (*Po-*

lyommatus icarus). Bylo zjištěno (Knütel a Fiedler 2001), že míra projevu odrazu UV záření na křídlech obou pohlaví závisí zejména na typu potravy, resp. na druhu živné rostliny, případně i na které její části se housenka živí. Faktorem ovlivňujícím míru intenzity odrazu UV spektra je množství flavonoidů (skupina rostlinných polyfenolů) v potravě. Flavonoidy obvykle toto záření naopak zachycují a housenka si některé z nich dokáže z potravy oddělit. Následně jsou specifickým způsobem využity při vývoji křídel. Vyšší obsah flavonoidů pak znamená nižší intenzitu UV reflektance. U samic jsou patrné vyšší hodnoty odrazu ve viditelném světle – pro samce jsou tím atraktivnější.

Určitý vliv by v lokálním měřítku mohl mít rovněž typ biotopu, kde jedinec nebo populace žije, protože odraz UV záření bývá nápadný pro některé predátory, např. ptáky. Nabízí se hypotéza, že jedinci žijící v místech s hustějším porostem si mohou dovolit výraznější UV reflektantní kresby než ti, kteří se pohybují spíše na volném prostranství.

Z uvedených příkladů je patrné, že práce zabývající se vlivem prostředí na projevy UV reflektantní kresby zkoumaly dosud pouze proměnlivost v intenzitě odrazu. Otázkou zůstává, zda se uvedené faktory mohou podílet i na variabilitě tvaru této kresby, protože např. u některých zástupců žluťásků rodu *Gonepteryx* bývá UV reflektantní vzor jasně ohraničený. Touto otázkou jsem se zabýval při studiu souboru více než 100 samců žluťáška řešetlákového několika poddruhů z velké části palearktické oblasti.

Vlastní pozorování

Tvarovou proměnlivost vzorů odrážejících UV záření jsem zkoumal pomocí metod geometrické morfometrie (blíže viz článek J. Neustupy v Živě 2006, 2: 54–56), která umožňuje analýzu tvaru propojením statistiky s geometrií. Tvar křídla žluťásku jsem zachytil pomocí 64 tvarových proměnných – tzv. landmarků a semilandmarků (obr. 6). Jako základní parametry prostředí jsem použil různé geografické a ekologické faktory: zeměpisnou šířku, zeměpisnou délku, nadmořskou výšku, průměrnou roční teplotu vzduchu, průměrné roční srážky a míru produktivity prostředí. Hodnoty těchto environmentálních proměnných byly dohledány ke každému studovanému jedinci podle geografických souřadnic. Jejich vliv jsem testoval pomocí specializovaného morfometrického softwaru za použití mnohorozměrných regresních modelů.

Výsledné hodnoty a výstupy (obr. 7) jednotlivých analýz odhalily, že v rámci palearktické oblasti se na proměnlivosti tvaru prokazatelně podílejí téměř všechny sledované parametry. Výjimkou byl pouze faktor produktivity prostředí, což pravděpodobně způsobil silnější vliv ostatních environmentálních proměnných (nebo také obtížné vyhodnocení kvality prostředí). Nejvýznamnější procento z celkové variability vysvětlily hodnoty průměrných ročních srážek a teploty, podobně i změna podél zeměpisné šířky, s níž dva předchozí parametry významně korelují. Prokazatelná změna tvaru byla pozorována také v souvislosti se zeměpisnou délkou a nadmořskou výškou. Změny ve tvaru

2 Samec žluťáška řešetlákového ve viditelném světle (svrchní strana křídel)

3 Samec žluťáška řešetlákového v ultrafialovém záření (svrchní strana křídel)

4 Samice žluťáška řešetlákového ve viditelném světle (svrchní strana křídel)

5 Samice žluťáška řešetlákového – snímek v ultrafialovém záření (spodní strana křídel). Exmpláře na ilustračních fotografiích ve viditelném a ultrafialovém světle nejsou totožné, avšak UV reflektantní kresba je u všech samců i samic na první pohled velmi podobná. Pro snímky v ultrafialovém záření byla použita rtuťová zářivka emitující záření o vlnové délce 365 nm a fotoaparát s UV senzitivním snímačem vybavený 50 mm objektivem a fotografickými filtry, které zamezují průniku záření v oblasti viditelného a infračerveného spektra. Snímky byly pořízeny v entomologickém oddělení Národního muzea v Praze – Kunraticích za podpory kurátora sbírky P. Chvojky.

6 Samec žluťáška řešetlákového – na fotografii je zobrazeno 64 použitých tvarových proměnných: 1–40 představují hlavní tvarové proměnné (landmarky) označující anatomicky homologické body; 41–64 jsou klouzavé tvarové proměnné (semilandmarky), které zachycují křivky; určeny pouze konstantním rozestupem. Snímky P. Pecháčka, pokud není uvedeno jinak

7 Vybrané vizualizované výstupy morfometrických analýz (na příkladu levého křídla) zachycují maxima tvarové deformace v pozorovaném měřítku. A – zeměpisná šířka (sever – jih), B – nadmořská výška (min – max), C – průměrná roční teplota (min – max), D – průměrné roční srážky (min – max). Ve všech čtyřech případech se ukázala podobná změna tvaru křídla, ale především relativní zvětšování kresby odrážející UV záření vzhledem k ploše křídla směrem k jihu, s rostoucí nadmořskou výškou, teplotou a srážkami. Orig. P. Pecháček

křídla a UV reflektantní kresby byly v případě zeměpisné šířky, nadmořské výšky, teploty i srážek velmi podobné. Při sledování samců z menších oblastí ale vliv

většiny environmentálních proměnných prokazatelný nebyl. Např. v rámci území České republiky se neprokázal statisticky významný vliv žádného z parametrů. Při zahrnutí samců z Pobaltí byla již prokazatelná tvarová změna podél zeměpisné šířky. V případě samců z celé Evropy, včetně několika jedinců z Kavkazu, byl prokazatelný vliv většiny environmentálních proměnných, avšak hodnoty jimi vysvětlené tvarové variability byly nižší než při analýze kompletního datového souboru z palearktické oblasti.

Co tyto výsledky znamenají?

Je nepochybné, že tvar křídla a UV reflektantní kresby žluťáška řešetlákového do jisté míry ovlivňují různé faktory prostředí. Jako velmi zajímavá se při hodnocení výsledných dat jeví hypotéza ochranné funkce UV reflektance. Jelikož se mi nepodařilo získat přesné hodnoty dopadajícího UV záření v jednotlivých lokalitách, pracuji s obecným předpokladem, že se intenzita UV záření dopadajícího na zemský povrch zvyšuje směrem k rovníku a s rostoucí nadmořskou výškou. Do jisté míry záleží na místních klimatických podmínkách, vrstvě ozonu či oblačnosti, ale při analýze na tak rozsáhlém území tento předpoklad zcela postačuje. Vizualizované výstupy závislosti tvaru na zeměpisné šířce a nadmořské výšce naznačují, že s rostoucími hodnotami UV záření se kresba skutečně zvětšuje. Motýl s relativně větší kresbou odrazí více dopadajícího záření a může být delší dobu vystavený přímému slunečnímu záření. Výsledek tedy ukazuje zcela opačný trend než hypotéza, která z důvodu zachování signální funkce předpokládala výraznější UV reflektanci v oblastech s nižším množstvím dopadajícího UV záření.

Na výsledném tvaru se podstatně podílejí také hodnoty průměrných ročních srážek a teploty. Ty do určité míry korelují s geografickými faktory a jsou jedněmi z parametrů, které ovlivňují produktivitu prostředí. I přesto, že význam produktivity prostředí se v rámci kompletního souboru nepotvrdil, je možné, že tento faktor by mohl být statisticky průkazný při srovnání různých populací či jedinců pocházejících z menších oblastí.

Význam průměrné roční teploty může souviset také s rychlostí metabolismu. U motýlů často pozorujeme směrem k rovníku větší velikost těla včetně rozpětí křídel. Otázkou je, zda se může rychlost metabolismu projevit i na relativní velikosti UV reflektantní kresby vzhledem k ploše křídla. Vysvětlení silného efektu průměrných ročních srážek na rozsah kresby je už komplikovanější. Vzdálené podobný efekt lze pozorovat v případě sezonního polyfenismu některých okáčů (u druhů s více generacemi v roce se dospělci jednotlivých generací liší zbarvením), kteří mají v období dešťů výraznější vzory než během sucha. V tomto případě ale jde o motýly, kteří za rok plodí více generací a u nichž je polyfenismus často dáván do souvislosti s mírou predace. U žluťáška řešetlákového bude zřejmě princip vlivu srážek na tvarovou variabilitu poněkud odlišný, avšak tento příklad sezonní proměnlivosti u okáče alespoň dobře ukazuje fenotypovou plasticitu související s klimatem.

Závěr

Hlavní význam UV reflektantních vzorů motýlů spočívá pravděpodobně v pohlavním výběru, ale na základě uvedených studií i podle výsledků vlastního pozorování je nesporné, že tvar a intenzita vzorů odrážejících UV záření a tvar kresby (prostorové vlastnosti) v rámci křídla jsou ovlivněny také různými podmínkami prostředí. V případě hypotézy, že zajišťují ochranu proti UV záření, může jít o pozdější získání nové evoluční vlastnosti (exaptaci) sekundárního pohlavního znaku pro novou funkci. Na kresbu pak mimo pohlavní výběr působí i jiné selekční tlaky. Je ale nutné mít na paměti, že výše uvedené předpoklady významu pozorované tvarové proměnlivosti v závislosti na prostředí jsou pouze hypotézy, které si zaslouží další podrobný výzkum a ověřování.

Článek vznikl za podpory projektů GA ČR P505–11–1459 a GA UK 764313.

Seznam použité literatury najdete na webové stránce Živý.

