

## Modrásek pumpavový, záhadný obyvatel podhorských trávníků

Modrásek pumpavový (*Aricia artaxerxes*) je pozoruhodný hned z několika důvodů. Donedávna nebylo jisté, zda se v České republice vůbec vyskytuje. Dospělci jsou totiž k nerozeznání podobní hojnějšímu modráskovi tmavohnědému (*A. agestis*). Oba motýli jsou nenápadní, drobní a hnědě zbarvení. Sekvenováním mitochondriální DNA jsme potvrdili výskyt m. pumpavového v blízkosti Českého Krumlova. Populace se nachází 200 km od nejbližších populací v Alpách, jinde v nížinné střední Evropě je známa jen hrstka lokalit. Zcela jistě na nich tento motýl žije už odedávna, nejde o recentní kolonizaci jako u jiných nově nebo opětovně zjištěných druhů motýlů na našem území. Výhřevné podhorské trávníky, které osídluje, jsou opomíjeným a mizejícím biotopem. Při studiu populační historie jsme narazili i na další podivnost, a to na velice nízkou mitochondriální diverzitu v jeho rozsáhlém areálu.

### Dva okem nerozeznatelní modrásci

Modrásek pumpavový (obr. 2 a 8) by měl být o něco tmavší než modrásek tmavohnědý (obr. 3), s méně výraznými oranžovými skvrnami na horní straně křídel. Jako druh byl popsán r. 1793 ve Skotsku, tamní populace se navíc vyznačují nápadnou bílou skvrnou ve středu předních křídel (diskoidální skvrna). Populace z kontinentální Evropy tento znak postrádají. Až do druhé poloviny 20. století nebyli tito dva modrásci ve střední Evropě rozlišováni. První zprávy o možném výskytu modráška pumpavového na území České republiky pocházejí z let 1964 a 1971 z jihovýchodní Moravy. Tehdejší autoři, v souladu s dobovou literaturou, jej od m. tmavohnědého odlišovali na základě doby letu

a tmavšího zbarvení. Něco tam ale nehrálo. Vždy totiž šlo o ojedinělé, následně nezopakované nálezy tmavěji vybarvených jedinců v populacích s normálně vyvinutými oranžovými skvrnami.

Postupně byly mezi oběma druhy zjištěny rozdíly v rozšíření, preferovaných biotopech a morfologii vývojových stadií. Modrásek pumpavový je boreomontánní druh – v jižní a střední Evropě se vyskytuje ve větších nadmořských výškách, na severu sestupuje do nížin a zasahuje až téměř do severní Skandinávie. Směrem na východ jeho areál sahá přes celou temperátní Asii až po Sachalin. Biotopem jsou mu krátkostébelné trávníky na výhřevných, často zásaditých substrátech. Živné rostliny housenek představují různé



druhy devaterníků (*Helianthemum*), kakostů (*Geranium*) a pumpav (*Erodium*). Ročně tvoří jedinou generaci dospělců, a to od června do srpna. Naopak modrásek tmavohnědý se vyskytuje v menších nadmořských výškách od jižní Evropy po jižní Švédsko, na východ zasahuje po Altaj. Areál obou druhů se překrývá především ve středních nadmořských výškách evropského mírného pásu. Biotopově je m. tmavohnědý oportunistou – lze ho potkat na sušších loukách v různém stadiu zarůstání, ale i na ruderalních stanovištích a v říčních nivách. Housenky tohoto druhu se vyvíjejí na devaternících, kakostech a pumpavách a ročně má dvě až tři generace. Němečtí morfologové rozlišovali tyto dva druhy pomocí chovu housenek a morfologických znaků na larvách a kuklách.

Naštěstí lze oba druhy i v dospělosti rozlišit poměrně jednoduše, a to sekvenováním krátkého úseku mitochondriální DNA (tzv. barcode) a následným porovnáním s databázovými vzorky. Osekvenovali jsme „tmavé“ i světlé formy modrášků posbíraných experty (případně nalezených sběrateli) v posledních 15 letech na 15 místech České republiky. Výskyt modráška pumpavového jsme nakonec prokázali pouze z Vyšenských kopců u Českého Krumlova v jižních Čechách. Lokalita byla už dávno „podezřelá“, protože se zde tmaví jedinci nacházeli pravidelně, ve větších počtech, časově mezi jarní a letní generací modráška tmavohnědého. Na základě těchto nepřímých důkazů pokládali zdejší populaci za m. pumpavového i autoři síťového atlasu motýlů ČR (Beneš a kol. 2002); mitochondriální DNA nám poskytla důkaz přímý. Ve všech ostatních případech z jiných částí republiky šlo o m. tmavohnědého. Ukazuje se, že i ten někdy tvoří formu s redukovanými oranžovými skvrnami (obr. 6 a 7), což rozeznávání těchto druhů značně komplikuje.

### Horské trávníky ve střední Evropě

Máme tedy u nás jedinou známou oblast výskytu modráška pumpavového, nacházející se v nadmořské výšce kolem 550 m. Vyšenské kopce (obr. 1) a další drobné lokality v okolí jsou tvořeny výchozy krysta-

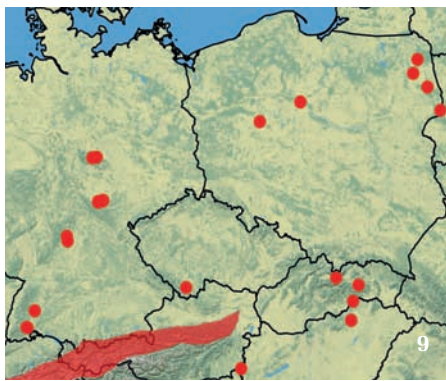




1 Krátkostébelný trávnik – biotop modráška pumpavového (*Aricia artaxerxes*) na Vyšenských kopcích, jediné známé oblasti jeho výskytu na našem území  
 2 Modrásek pumpavový z Vyšenských kopců při sání nektaru  
 3 Modrásek tmavohnědý (*A. agestis*) z České republiky. Tento jedinec má vyvinuté oranžové skvrny. Foto Z. Hanč (obr. 1–3)

4 až 7 Modrásek pumpavový (obr. 4) oproti m. tmavohnědému (5) redukované oranžové skvrny na křídlech. Modrásek tmavohnědý ale dokáže tvořit také formu s redukovanými oranžovými skvrnkami (6–7), tato forma byla sběrateli donedávna považována za m. pumpavového. Foto J. Beneš a J. Roháček (obr. 6 a 7) a N. Ignatev (4 a 5)

8 Samec modráška pumpavového z Vyšenských kopců. Foto Z. Hanč  
 9 Znamé lokality modráška pumpavového ve střední Evropě. Některé další zůstávají pravděpodobně neodhaleny. Jednotlivé oblasti jsou od sebe značně vzdálené, pouze v Alpách je výskyt tohoto motýla pravděpodobně spojitější. V Německu a České republice jsou na mapě zobrazeny populace potvrzené sekvenováním DNA. Orig. A. Sucháčková Bartoňová



lických vápenců z jinak kyselého podloží Šumavy a jejího podhůří. Jsou součástí pošumavských vápenců, zahrnujících kromě Českokrumlovska i okolí Strakonice, Sušice a Horažďovic. Faunisticky i floristicky jde o výspy horských a podhorských stepních trávníků, a podobně jako na jižních svazích Alp (obr. 10) je místní biota směsí jižních i chladnomilných prvků. Nalezneme zde např. kobylku *Boscovu* (*Leptophyes bosci*) s centrem výskytu na severním Balkánu nebo modráška černočárného (*Pseudophilotes baton*), atlantomediteránní druh, který též osídluje vápencové Alpy. Rostlinstvo vápencových Alp či ještě jižnějších pohoří zastupuje např. divizna jižní rakouská (*Verbascum chaixii* subsp. *austriacum*).

Podobné ekologické nároky vykazuje jeden mnohem známější motýl – jasoň

červenooký (*Parnassius apollo*, obr. 11). Je sice erbovním druhem vysokohorských stanovišť Alp, Karpat a hor středomořských poloostrovů, ale žije i ve Skandinávii a v horách Střední Asie a v nižších polohách střední Evropy historicky obýval kamenité a skalnaté pastviny v podhůří (včetně Pošumaví), jakož i říční kaňony (např. Dyje), dokud zde pastva udržovala rozvolněnou krajinu. Na našem území bohužel vymizel v první polovině 20. století (u Štramberku v Podbeskydích byl reintrodukovan). Podobný osud potkal u nás s ukončením pastvy na nepřístupných skalnatých místech další eurasijský druh s boreomontánním výskytem – okáče stínovaného (*Lasiommata petropolitana*; Spitzer a kol. 2017). Vidíme, že květnaté podhorské trávnický jsou ve střední Evropě nedoceneným fenoménem, kde jako

relikty přežívají boreomontánní druhy. Tento biotop téměř bez povšimnutí padl za oběť změnám a ústupu tradičního hospodaření během posledních 200 let.

Data z okolních států ukazují, že modrásek pumpavový je ve střední Evropě vzácný všude (kromě vápencových a na báze bohatých částí Alp, kde barcodingové programy mtDNA druhu v alpských státech naznačují relativně široký výskyt). V Německu byl kromě Alp geneticky potvrzen v podhůří Schwarzwald, Spessartu, Durynského lesa a v pohoří Harz (obr. 9). V Polsku je uváděn ze severní (okolí Poznane a Toruně) a severovýchodní části země (mezi Bělověží a řekou Biebrza). Na Slovensku je znám z okolí Popradu, Spišské Nové Vsi (L. Vítáz, ústní sdělení) a ze Slovenského krasu. V Maďarsku se vyskytuje na severu (národní park Bukové hory a Aggtelecký kras, navazující na Slovenský kras) a západě země (národní park Őrség).

Je dost možné, že některé jeho populace ještě nebyly objeveny – a to včetně dalších lokalit na pošumavských vápencích. Zatím jediný další tmavý jedinec z Pošumaví v našem souboru dat pocházel z Čepičné nedaleko Rabí, geneticky však šlo o modráška tmavohnědého. Také na Slovensku by bylo záhodno po m. pumpavovém dále pátrat a nalezené populace ověřit sekvenováním DNA. O nápadných a populárních motýlech toho víme hodně, často dokážeme detailně popsat jejich ústup až vymírání. Druh unikající pozornosti, jako je modrásek pumpavový, by však mohl zmizet bez povšimnutí.

#### Záhada mitochondriální DNA

Vzdor vzácnosti v nížinách střední Evropy je celkový areál modráška pumpavového rozlehlý. Přesto je jeho mitochondriální diverzita (množství mutací oddělující jedince a populace) velice nízká oproti m. tmavohnědému i jiným motýlům s podobným typem areálu. To ztěžuje rekonstrukci příbuznosti mezi populacemi, a tím i studium změn jeho rozšíření během čtvrtohorního střídání dob ledových a mezi- ledových.

Co se stalo s jeho mitochondriemi? Pravděpodobnou příčinu jsme našli opět

pomocí molekulárních metod – v DNA motýlů se nacházela příměs DNA bakterií rodu *Wolbachia*. Ty žijí v cytoplazmě buněk svého hostitele a jsou velmi rozšířené u členovců a hlístic. Do dalších generací jsou předávány pouze po mateřské linii, a proto se snaží různými způsoby manipulovat hostitele ve svůj prospěch, např. zabíjením samčích embryí během vývoje nebo feminizací (samčí embrya se vyvinou v samice).

Zajímavá je situace, kdy při páření nakaženého samce s nenakaženou samičkou nevzniká potomstvo (cytoplazmatická inkompatibilita). K vývinu embryí nedojde ani při setkání samce a samičky infikovaných dvěma různými kmeny bakterie. V prvním případě to má za následek rychlé šíření wolbachie v nenakažené populaci, v druhém případě rozrůznění genetických linií hostitelů. Protože se mitochondrie předává do dalších generací také pouze po mateřské linii, dědí se s bakterií společně. U modrásky pumpavového pravděpodobně došlo k rychlému šíření bakterie a tím pádem jedné formy mitochondrie. Ve studovaných vzorcích modráska tmavohnědá se DNA wolbachii většinou nenacházela, a zřejmě proto zůstává jeho mitochondriální diverzita výrazně vyšší.

### Biogeografie obou modrásků

Modrásek pumpavový se v jižní a střední Evropě jeví jako horský nebo podhorský druh. Obývá však i Skotsko a severní Skandinávii, a přestože zde vyhledává výhřevná krátkostébelná stanoviště, je celkovým rozšířením spíše chladnomilným a kontinentálním druhem. Lze předpokládat, že v dobách ledových jeho populace sestoupily do nížin, kde buď přežily na úbočích hor, nebo prosperovaly na širých rozlohách chladných sprašových stepí. Z jeho mitochondriální diverzity se toho nedozvímeho mnoho, něco ale přece jen ano. V Evropě je možné odlišit dvě genetické linie – jihozápadní a severnější, které ale v použité mitochondriální sekvenci odděluje jediná mutace. K potvrzení existence těchto linií může paradoxně pomoci právě wolbachie. Každá z mitochondriálních linií modráska totiž nese vlastní bakteriální kmen. Oddělené genetické linie obývající v podobě širokých pásů různé zeměpisné šířky jsou známy i u jiných motýlů. Mohou být výsledkem adaptací na klimatické podmínky současnosti, nebo klimaticky chladnějších období.

Modrásek tmavohnědý je podstatně teplomilnější, což naznačuje i jeho mitochondriální diverzita. V Evropě je největší ve Středozeemí, kde druh pravděpodobně přežil doby ledové. Na sever od Alp pronikly pouze dvě z jeho šesti linií.

Díky genetickému potvrzení výskytu na Českokrumlovsku víme, že se modrásek pumpavový může ve střední Evropě reliktně vyskytovat i v nižších nadmořských výškách. Na Vyšenských kopcích žijí oba druhy společně. Ve střední Evropě včetně naší republiky nám hledání bakterií rodu *Wolbachia* ukázalo další zajímavost, a to přítomnost stejného bakteriálního kmene (prokazaného u m. pumpavového) také u několika jedinců m. tmavohnědého. K hybridizaci (křížení) těchto druhů zde



10



11

10 Květnatý horský trávník na výhřevném jihozápadním svahu – biotop modrásky pumpavového v Alpách. Kromě tohoto motýla zde žijí také jasoň červenooký (obr. 11) nebo okáč stínovaný (*Lasiommata petropolitana*), další druhy sestupující ve střední Evropě do nížin.

Passo Rombo, Itálie

11 Jasoň červenooký (*Parnassius apollo*), jeden ze symbolů evropských hor, osídloval ve střední Evropě podobný biotop jako modrásek pumpavový. U nás vymizel s ústupem tradičního hospodaření. Foto A. Sucháčková Bartoňová (obr. 10 a 11)

pravděpodobně nedochází, protože by se s bakterií přenesla i mitochondriální informace (viz dále). *Wolbachia* se ale někdy může přenášet i horizontálně, tedy jinak než během rozmnožování – a to při žíru larev na shodné živné rostlině (přes sliny) nebo přes sdíleného parazitoida, jak ukazují dosud vzácné studie hmyzu včetně motýlů na toto téma (např. Vavre a kol. 1999 nebo Gutzwiller a kol. 2015). Když se modrásek tmavohnědý šířil v teplejším období na sever, potkal se s m. pumpavovým právě ve střední Evropě, kde se od něho mohl nakazit bakteriemi. Přesný princip je ale zatím neznámý a jeho zkoumání by vyžadovalo experimentální chov obou druhů modrásků pospolu.

### Hybridní zóna ve Velké Británii

Na Britských ostrovech se modrásek pumpavový vyskytuje ve Skotsku a v severní Anglii, m. tmavohnědý pak ve Walesu a v Anglii. Oblast severní Anglie a severního Walesu, kde se areály těchto druhů stýkají, vždy způsobovala místním přírodovědcům zmatky. Nacházely se zde třeba populace tvořící jednu generaci, ale tradičně považované za modrásku tmavohnědého, nebo také populace, kde někteří jedinci vypadali jako m. tmavohnědý a jiní jako m. pumpavový (s bílou skvrnou). Genetická studie ukázala, že v této oblasti opravdu existuje hybridní zóna, kde dochází k mezidruhovému křížení (Mallet a kol. 2011). Vzhledem k dlouholeté tra-

dici mapování motýlů ve Velké Británii víme, že rozšíření populací obou druhů bylo během 20. století víceméně stabilní. Je pravděpodobné, že hybridní zóna vznikla někdy během holocénu, a zároveň v současnosti nedochází k promíchávání s nehybridními populacemi. V poslední době ledové se oblast nynějšího britského výskytu modrásky pumpavového nacházela pod ledovcem, takže k současnému uspořádání a vzniku hybridních populací mohlo dojít, až když led odtál. V posledních 30 letech se modrásek tmavohnědý rychle šíří k severu, což je uváděno jako jeden z důsledků současné klimatické změny. Je tak možné, že se potká s hybridními populacemi a nastane mezi nimi výměna genů.

### Závěrem

Modrásek pumpavový je pro lidské oko nenápadný, pro odborníka orientujícího se pomocí morfologických znaků téměř nerozlišitelný, a přesto je jeho skrytý příběh fascinující a hodný naší pozornosti. Pomocí genetických metod jsme ho snad trochu odhalili.

*Práce byla podpořena z projektu Technologické agentury ČR (SS01010526).*

Seznam použité literatury uvádíme na webové stránce Živy. K dalšímu čtení např. Živa 2019, 6: 309; 2016, 4: 188–191 a 2008, 1: 28–30.