

Příběh okáče *Proterebia afra* – eurasijského stepního motýla, který žil společně s mamuty

Skoro každý z nás byl někdy v životě na letní dovolené v chorvatské Dalmácii. Málokdo už ale ví, že hned za prvním kopcem nad přímořskými letovisky se nachází speciální biotop, neobvyklý pro tuto severní šířku a blízkost k moři. Jde o lesostep s téměř kontinentálním klimatem na rozsáhlé krasové plošině, ve srážkovém stínu Velebitu ze severu a dalších částí Dinárského pohoří z východu. Právě zde žije okáč *Proterebia afra* (obr. 1) – motýl, jehož hlavním domovem jsou ruské a kazašské stepi, podhůří Kavkazu, Turecko a severní Írán.



Původ otevřených biotopů a mamutí stepi ve čtvrtohorách

Stepi nejsou na Zemi odjakživa. Ještě v eocénu, tedy spodních třetihorách, pokrýval většinu naší planety prales. Teprve v oligocénu (před 34 až 23 miliony let) se výrazně ochladilo a biotopy se na některých místech začaly otevírat. Tomu pomohly významné změny v uspořádání kontinentů – nárazem Indie do Eurasijské desky se začaly zvedat Himálaje a tvořit srážkový stín nad Střední Asíí, uzavřela se mořská úžina v oblasti dnešního Uralu propouštějící teplé vody do severních moří, definitivně skončily veškeré kontakty s Amerikou přes Atlantský oceán a vznikla obrovská Eurasie. První otevřená stanoviště ale připomínala spíše parkovou krajinu s dominantními dvouděložnými rostlinami. Postrádala jeden faktor tak důležitý pro dnešní stepi – všudypřítomné trávy. Až před 25 miliony let se rozšířily travnaté biotopy a spousta savčích linií musela přejít z okusování listů na spásání. V souvislosti s šířením trav se také bohatě rozvinula nová skupina denních motýlů – okáčů, podčeleď babočkovitých

1 Okáč *Proterebia afra* – na Balkáně přežívající jako relikv stepních biotopů

motýlů (Nymphalidae: Satyrinae; celosvětově nyní známe ca 2 500 druhů), jejichž housenky se vyvíjejí na travách.

Pozdně třetihorní a čtvrtohorní glaciální cykly měly na obyvatele planety značný dopad – docházelo k rozsáhlým změnám areálů rostlin i živočichů. Tyto změny postihovaly nejen teplomilné druhy, které byly donuceny trávit doby ledové na omezených územích, v tzv. refugiích, ale také druhy adaptované spíše na chladnější klima, jimž se v glaciálech naopak dařilo velice dobře. V současnosti je můžeme odhalit také podle disjunktního (nesouvislého) areálu – jsou to např. arkoalpínské druhy, obývající dnes vrcholky středoevropských hor a severskou tundru. Přežívají tedy v refugiích v současném interglaciálu. V době ledové však byly široce rozšířeny ve stepní tundře mezi horskými a severskými nebo pevninskými ledovci.

Musíme si ale uvědomit, že v průběhu glaciálních cyklů se neměnila pouze teplota. Vyvázání vody do ledovců a snížení hla-

din moří vysušily klima a umocnily kontinentalitu eurasijské pevniny. V Eurasii došlo během glaciálů k potlačení a rozdrobení pásu tajgy a tundra se propojila se stepí a vytvořila nejrozsáhlejší biotop v historii Eurasie – mamutí step, proslavenou stády svých gigantických obyvatel, sahající od Beringie až po Španělsko. V současném teplejším a vlhčím období, zároveň ovlivňovaném člověkem, oddělila tundru a step expanze lesů. Rozsáhlejší stepi tak najdeme ve východnějších částech Eurasie, nejbliže k nám asi v Panonii, v oblasti Černého moře (pontické stepi) a v některých extrazonálních fragmentech (existence je podmíněna lokálními stanovištními anomáliemi), jejichž zachování je však bez původní pastvy divokých zvířat závislé na lidské činnosti.

Jak se daří okáčům *Proterebia afra* na Balkáně?

Druh nemá v evropské motýlí fauně obdobu. Černohnědou barvou a světlými oky připomíná převážně horský rod *Erebia* (viz také Živa 2016, 1: 38–39 nebo 2018, 6: 319–323), genetické analýzy ale ukázaly, že jde jen o konvergenci, tedy nezávisle na sobě vzniklou podobnost (Pena a kol. 2011). Rod *Proterebia* zahrnuje pouze tento jediný druh a je nejpříbuznější středoasijským vysokohorským okáčům z rodů, jako jsou *Callerebia* nebo *Loxerebia*. Podobnost s vysokohorskými motýly nebude náhodná, čokoládově hnědé zbarvení se zřejmě osvědčilo pro klimaticky silně proměnlivé prostředí, mimo jiné motýlům umožňuje rychlou akumulaci tepla (Klečková a kol. 2014). Dospělci *P. afra* se vyskytují brzy na jaře (duben až první polovina května), kdy je i na Balkáně počasí aprílově nestálé. Dokonce jsme pozorovali jedince, kteří létali nad čerstvým sněhem po náhlé jarní vánici (Bartoňová a kol. 2017).

Na Balkáně se *P. afra* vyskytuje ve dvou rozsáhlejších oblastech. Jednou je již zmíněná krasová Dalmácie (obr. 2), a to od ostrova Pag na severu po národní park Biokovo na jihu a hory na chorvatsko-bosenská hranici na východě. Celkově tak žije v regionu o rozloze zhruba 170 × 30 km. Tato populace je uváděna jako endemický poddruh *P. afra dalmata*. Druhá oblast výskytu je plošně omezenější. Tvoří ji vápencové pohoří Askion blízko města Kožani v severozápadním pevninském Řecku (v Západní Makedonii), s rozlohou zhruba 35 × 25 km. Tato populace se někdy uvádí jako poddruh *P. a. pyramus*. Masív hory Askio, jehož hlavní vrchol Siniatsiko leží 2 111 m n. m., je v rámci okolní krajiny opravdu speciální. Cestou po dálnici ze Soluně do Janiny ho nepřehlédnete, protože se krajina naráz změnila z podhorských políček a opadavých lesů v ohromující otevřené stepní a lesostepní svahy a pláň plně kavylů (*Stipa* spp., obr. 3 a 4). Askion je ze všech světových stran obklopen podstatně vyššími pohořími, což spolu s nedostatkem vody na vápencovém podloží a pastvou jakožto tradičním způsobem využívání málo úrodné oblasti vytvořilo unikátní krajinu jako vytrženou z turecké Anatólie. Léta jsou zde ještě sušší než ve zbytku Řecka a zima bohatě na sníh s teplotami pod bodem mrazu. Kromě



Dalmácie a Askionu byla v nedávné době objevena ještě malá populace *P. afra* v řecké Thrákii, nad kaňonem řeky Nestos.

V Dalmácii a Askionu vytváří *P. afra* v ideálních podmínkách na vrcholu doby letu dospělců velice početné populace, podobně jako např. náš okáč bojínkový (*Melanargia galathea*), se stovkami jedinců poletujícími nad travnatými pláněmi (obr. 5). Okáč *P. afra* byl v obou oblastech rozšíření ve svém vrcholném období letu nejhojnější motýl. Jeho relativní početnost podél krátkých transektů, které jsme si na lokalitách vytyčili, násobně převyšovala ostatní společně se vyskytující druhy motýlů.

V obou oblastech tento okáč osídluje rozmanité otevřené biotopy, od skalnatých strání přes zarůstající lesostepi, horské pastviny ve 1 400 m n. m. až po opuštěná políčka v krasových údolích. V Askionu se mu ale daří nejlépe v místech, kde je rovnější travnatý biotop se střední mírou travní stařiny, dává přednost místům bez keřů nebo stromů. Travní stařina nejspíše poskytuje ochranu housenkám i dospělcům při výkyvech počasí. V severněji umístěné Dalmácii je situace trochu jiná – motýlům se nejvíce líbí v místech exponovaných k jihu a kamenitějších. Na tom, že při severních okrajích areálů hmyz vyhledává teplejší mikroklima, není nic překvapivého.

Na lokalitách okáče se zalíbilo také dalším zajímavým druhům motýlů. V Dalmácii umožňuje mozaika lesostepí míchá ní eurosibiřských druhů s těmi stepními a mediteránními. Žije zde např. hnědásek chrastavcový (*Euphydryas aurinia*), který je v České republice monofágem na čertkusu lučním (*Succisa pratensis*) a osídluje u nás hlavně vlhké louky (viz Živa 2004, 2: 76–78), nebo také perleťovec maceškovitý (*Argynnis niobe*), vázaný na zachovalé podhorské pastviny. Z mediteránních druhů jde např. o okáče *Melanargia larissa* nebo cípatce jižního (*Libythea celtis*), dále o pontomediteránního soumračníka *Pyrgus sidae*. Poslední tři zmíněné druhy se vyskytují i v pohoří Askion. Askion je mezi znalci proslaven mnoha dalšími vzácnými stepními motýly – např. modráskem *Pseudophilotes bavius*, bělásky *Euchloe penia* a *Anthocharis gruneri* a soumračníkem *Erynnis marloyi*. Všechny tyto druhy mají na Balkáně pouze omezené ostrůvkovitě



rozšíření a těžištěm jejich výskytu je většinou Anatolie nebo okolí Kavkazu.

Stejně jako u některých dalších extrazonálních stepí závisí zachování evropských lokalit *P. afra* na lidské činnosti. Druh upřednostňuje střední míru pastvy, která potlačí stromy a keře, ale zároveň zachová travní stařinu. I přes značnou extrazonální kontinentalitu obou oblastí by bez pastvy i zde pomalu převážily dřeviny. V Dalmácii se tak už na velké části území děje (obr. 6). Během válek v 90. letech 20. století došlo k rozmístění minových polí na rozsáhlých plochách a i přes snahy chorvatské vlády je odminovat zůstávají mnohé bývalé pastviny a pole pro lidskou činnost nedostupné a zvolna zarůstají lesem. Biotopy motýla tak budou pravděpodobně časem vyžadovat řízený management.

Biogeografie druhu

Jak se okáč *P. afra* vůbec do Evropy dostal a jak se stalo, že skončil zrovna v Dalmácii? Zkoumání historie rozšíření je u hmyzu složitější než např. u obratlovců nebo měkkýšů (viz Živa 2010, 4: 146–149 a také 2013, 5: 198–201), protože jejich fosilní záznam bývá velmi vzácný. Historii ale lze aspoň částečně rekonstruovat pomocí genetické informace zděděné po předcích, porovnávat získané informace se stepními obratlovců a modelovat rozšíření vhodných klimatických podmínek druhu v současnosti a minulosti.

Z genetických dat zahrnujících sekvence mitochondriální i jaderné DNA a polymorfismus délký amplifikovaných fragmentů (AFLP) a z následných výpočetních simulací vyplývá, že ty vývojově nejstarší (bazální) ze současných populací okáče *P. afra* obývají hory severního Íránu (Kopet Dag, Elborz) a Zakavkazsko (Bartoňová a kol. 2018, obr. 7). Podle molekulárních hodin (kalibrovaných stářím oddělení příbuzných druhů, které bylo vypočítané pomocí těch několika málo fosilií, jež pro motýly existují) zde mohly žít už od pozdních třetihor. Odtud se rozšířily do Anatolie. V této jižní části areálu se populace diferencovaly, v dobách ledových sestupovaly více do nížin, ale ne na jih. Pouště Karakum a Kyzylkum na východní straně Kaspického moře pravděpodobně bránily expanzi z Íránu do kazašských stepí. Z dnešního Turecka pak okáč *P. afra* pronikl do zbytku svého areálu, a to jak na Balkán, tak do stepí jihozápadního Ruska až východního Kazachstánu. I v této severnější části areálu druh přežil možná po celý pleistocén, určitě několik glaciálů (cykly středního a svrchního pleistocénu s převažujícím glaciálním klimatem trvaly přes 100 tisíc let). Podobná genetická struktura byla pozorována u zmiye stepní (*Vipera renardi*; Zinenko a kol. 2015). Podobně jako *P. afra* pronikla zmiye stepní z Anatolie a Kavkazu do nížiných stepí jižního Ruska a Kazachstánu, a to podle fosilií už před 800–900 tisíci let.



Obě evropské populace *P. afra* jsou geneticky izolované, zároveň ale musely být v minulosti opakovaně propojeny se zbytkem areálu. Dalmatská populace je izolovaná také klimaticky – další vhodné biotopy se nacházejí až na jižním Balkáně. V době glaciálního maxima (ca před 22 tisíci let) musel být výskyt ještě omezenější.

Klimaticky příhodné biotopy pro tohoto motýla najdeme i na západním a severním pobřeží Černého moře, kde se v současnosti vyskytuje pouze na jižním cípu poloostrova Krym a v okolí města Krasnodar. Historická populace byla známa z okolí

ukrajinské Oděsy. Stepi se rozkládaly na bohatých černozemích, takže bohužel pro okáče byly přeměněny na ornou půdu. Tento trend lze pozorovat v jižním Rusku – výskyt *P. afra* je zde limitován pouze na stepní svahy provázející údolí velkých řek typu Volhy a Donu.

V ruských a kazašských stepích žije nejpropojenější populace, s blízké příbuznými jedinci tohoto druhu motýla od Krymu až po východ Kazachstánu. Zároveň klimatické modely ukázaly, že tato populace zůstávala propojena i v dobách maximálního zalednění. Sdílela tak travnaté biotopy s mamuty a srstnatými nosorožci.

2 Otevřené stepní biotopy v Dalmácii – místa výskytu okáče *P. afra*. Okolí hory Svilaja

3 Kamenité stepní svahy v řeckém pohoří Askion nad městem Siatista ve vrcholné době letu tohoto druhu okáče. Konec dubna

4 Step v pohoří Askion s kvetoucími kavyly (*Stipa* spp.) na začátku června. Foto M. Konvička

5 Během vrcholu doby letu (polovina až konec dubna) dosahuje tento okáč v Askionu značných početností (všechny tmavé body na obr. jsou poletující okáči).

6 Bez lidské činnosti podléhají rozsáhlé lesostepní plochy Dalmácie zarůstání. V prostředí na snímku okáč *P. afra* ještě přežívá.

7 Mapa celkového současného rozšíření okáče *P. afra* (červeně).

Modré elipsy – geneticky rozlišené populace. Zelené šipky – pravděpodobně historické šíření druhu z původního areálu, s počátkem šíření v pozdních třetihorách. V severní části areálu (Rusko, Kazachstán) druh přežívá už několik glaciálních cyklů.

Přerušované modré čáry – hlavní geografické bariéry mezi populacemi. Orig. A. Bartoňová

8 Při sání nektaru na škarďě červené (*Crepis rubra*). Snímky A. Bartoňové, pokud není uvedeno jinak

V mamutí stepi se potkávaly dvě nezávisle vzniklé fauny otevřených biotopů – chladnomilná fauna původem ze severu (s obyvateli jako pižmoň nebo sob) a fauna kontinentálních stepí z jihu a východní Asie (kůň, sajga, mamut, srstnatý nosorožec). Kromě obratlovců byla jistě osídlena spoustou bezobratlých živočichů, pravděpodobně též směsí druhů arktických a stepních. Typickým představitelem tohoto biotopu musel být právě okáč *P. afra*. Jeho izolované lokality na Balkáně představují pozůstatek podstatně sušších, ale také chladnějších období čtvrtohor.

Práce byla podpořena z projektů Grantové agentury Jihočeské univerzity 152/2016/P a dále Grantové agentury České republiky 14-33733S.

Seznam použité a doporučené literatury je uveden na webové stránce Živy.

