

Biogeografie a druhová rozmanitost obojživelníků a plazů Balkánského poloostrova 2.

Rozšíření a charakter genetické diverzity mnoha druhů obojživelníků a plazů na Balkánském poloostrově, zvláště pak endemických taxonů nebo populací s vysokou vnitrodruhovou genetickou variabilitou (příklady jsme si přiblížili v Živě 2017, 4: 184–188) poukazují na evolučně významný fenomén – možnost existence větších glaciálních (případně interglaciálních) refugií (útočišť), ale i menších a izolovaných mikrorefugií v různých částech poloostrova. Balkán také představoval pro obojživelníky a plazy na jejich trasách při rozšiřování areálů spojnici na pomezí Evropy a Asie, kudy se některé asijské (ale i africké) prvky dostaly do Evropy a naopak. Z informací založených na studiu molekulární biogeografie můžeme předpokládat, že se právě z Balkánského poloostrova rozšířilo při rekolonizaci v poledové době do střední a východní Evropy množství druhů obojživelníků a plazů.

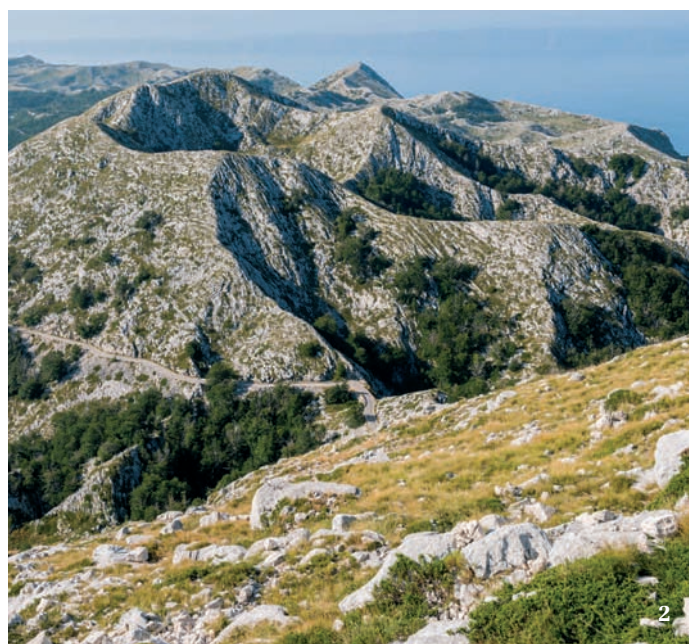
Balkán jako refugium

To, že Balkánský poloostrov posloužil jako významné glaciální refugium, se uvádělo ještě v éře před vznikem disciplíny fylogeografie na konci 80. let. Teprve s detailnějším poodhalením fylogeografie jednotlivých druhů jsme ale mohli zjistit přítomnost vícenásobných mikrorefugií. Jsou typická především pro organismy s relativně omezenou schopností šířit se mezi bariérami, tedy právě pro obojživelníky a plazy. Proto byl navržen koncept „refugií uvnitř refugia“ (Goméz a Lunt 2007), v kterých se populace určitého druhu fragmentuje (jednotlivé populace získají samostatná útočiště), a dochází tak k alopatrické speciaci (vzniku taxonů) nebo divergenci (rozdílnosti genetických linií).

Kromě balkánského refugia a dvou dalších hlavních jihoevropských na Apeninském a Iberském poloostrově existovala ve východní Evropě nebo v dosahu evropského kontinentu i refugia (či předpleistocenní speciální centra) v pontické a kaspické oblasti, v severní Africe a na Blízkém východě. I ta v různých časových epochách přibližně od miocénu obohacovala jihoevropskou faunu některými prvky, jak si ještě přiblížíme později. V Evropě představovala podobná samostatná centra s vyšší druhovou rozmanitostí tyrhénská oblast (Sardinie, Korsika) nebo v rámci Apeninského poloostrova užší region jižní Itálie a Sicílie. Dnes se zde vyskytuje mnoho jedinečných endemických druhů i rodů – na tyrhénských ostrovech např.

čolci rodu *Euproctus*, ještěrky rodu *Archaeolacerta* nebo různé druhy mločků (*Speleomantes*), na jihu apeninského regionu želva sicilská (*Emys trinacris*), ještěrka sicilská (*Podarcis waglerianus*) nebo užovka italská (*Zamenis lineatus*). Je však potřeba rozlišovat mezi starými refugii, jež se podílela na vzniku samostatných druhů (miocén-pliocén), a mladšími mikrorefugii, která vedla ke genetickému rozrůznění populací již existujících druhů (pleistocén).

Na Balkáně můžeme identifikovat několik předpleistocenních a pleistocenních refugiálních oblastí, jež sloužily jako útočiště většího množství druhů obojživelníků a plazů. Náhorní schéma možné souvislosti vzniku endemismu a bohaté vnitrodruhové genetické variability na souběžném alopatrickém vývoji populací a topografii poloostrova (kde jsou hory členitější, existuje při vhodných klimatických podmínkách větší pravděpodobnost vzniku refugia) lze vysledovat např. u slepýšů rodu *Anguis* (obr. 1 a 8, Jablonski a kol. 2016). Jižní a jihozápadní partie Balkánu (členěné horským systémem Helelid) a Peloponés zahrnovaly pravděpodobně různé staré refugia pro endemické slepýše – peloponéského (*A. cephalonica*) a řeckého (*A. graeca*). U druhého jmenovaného autoři identifikovali nejméně 8 genetických evolučních podlinií, které mohou korespondovat s historickými mikrorefugii. Dále se tento region stal významným pro některé populace čolka horského (*Ichthyosaura alpestris*), u něhož se zde předpokládá asi 6 mikrorefugií. Opomenout nelze útočiště pro endemické druhy ještěrek, např. j. řeckou (*Hellenolacerta graeca*), j. peloponéskou (*P. peloponnesiacus*), j. Erhardovu (*P. erhardii*) nebo třeba různé zástupce taxonomicky dosud nedořešených druhových komplexů ještěrky zelené (*Lacerta viridis*, obr. 3) a j. jónské (*P. ioniensis*; podrobný seznam doporučené literatury o jednotlivých druzích uvádíme na webových stránkách Živý). Z hadů na jihu až jihozápadě Balkánu přežily západní populace štihlavky kaspické (*Dolichophis caspius*) nebo řecká evoluční linie užovky stromové (*Z. longissimus*, obr. na 3. str. obálky). Původ tu dále mají řecká a evropská





1 Mapa Balkánského poloostrova se současným rozšířením slepýšů rodu *Anguis* podle analýzy mitochondriální DNA a pozice jejich pravděpodobných pleistocenních mikrorefugií. Upraveno podle: D. Jablonski a kol. (2016), orig. M. Chumchalová

2 Jižní části Dinarid a pohoří Biokovo jsou domovem mnohých druhů plazů, včetně endemické ještěrky mosorské (*Dinarolacerta mosorensis*).

3 Oblast východní Albánie, severního Řecka a západní Makedonie se vyznačuje značnou genetickou diverzitou druhového komplexu ještěrky zelené (*Lacerta viridis*). Na obr. jedinec z Albánie představující potenciální kryptický taxon

4 Mlok černý (*Salamandra atra*) patří mezi druhy tolerující chlad a na Balkáně má v současnosti roztroušený areál. Je zde znám i poddruh *S. a. prenjensis*, jenž zřejmě prodělal vlastní evoluční vývoj v jednom z balkánských interglaciálních refugií (v teplých dobách meziledových). Na snímku poddruh *S. a. atra* z národního parku Triglav (Slovinsko), který obývá převážně středoevropské Alpy.

5 Rosnička zelená (*Hyla arborea*) se do střední Evropy dostala nejspíše z refugia ležícího někde na jihozápadě Balkánu. Skřehotající samec z jihovýchodní Albánie

6 Na západě Balkánu endemická ještěrka jadranská (*Podarcis melisellensis*) představuje případ, kdy k alopatickému rozrušení populací došlo zřejmě vlivem kolísání mořské hladiny a ostrovní izolace. Albánie

linie (dnes zastupující všechny populace na sever od Řecka) užovky podplamaté (*Natrix tessellata*), najdeme zde endemickou linii u. obojkové (*N. natrix*). Oproti dosavadnímu tradičnímu členění menšího počtu poddruhů zmiye růžkaté (*Vipera ammodytes*) zjistily genetické studie variabilitu mnoha často výrazně diferencovaných evolučních linií (podrobněji dále), z nichž na jihu Balkánu měla pravděpodobná refugia peloponéská a jihozápadní linie.

Jadranská oblast izolovaná Dinárským pohořím (Dinaridami) se stala útočištěm např. balkánských populací mloka černého (*Salamandra atra*, obr. 4), rosničky zelené (*Hyla arborea*, obr. 5), černohorské a severozápadní linie zmiye růžkaté a v posledních řadách endemických rodů ještěrek *Dinarolacerta* a *Dalmatolacerta* nebo rovněž endemické ještěrky jadranské (*P. melisellensis*, obr. 6). Vysoká genetická variabilita nalezená u několika druhů zejména v pobřežních oblastech Jaderského moře naznačuje, že zde lokalizovaná refugia byla nejspíše oddělena různými přechodnými bariérami (pobřežními mokřady, měnící se strukturou mořských zálivů, kanálů a ostrovů rozdílně izolovaných při kolísání hladiny), které nebyly díky salinitě snadno překonatelné. Příklady nabízejí zmíněné druhy ještěrek a různá míra izolovanosti úseků balkánského pobřeží Jaderského moře včetně přilehlých ostrovů. Ve vrcholných fázích posledního glaciálu (před více než 20 tisíci let) poklesla mořská hladina až o 120 m, přičemž průměrná hloubka severních a centrálních částí Jaderského moře dosahuje pouze 50 až

150 m, takže většina ostrovů se spojila s pevninou. Jen některé skupiny dalmatských ostrovů kvůli větší hloubce zůstaly od pevniny izolovány (souostroví Lastovo a Vis a několik dalších menších ostrovů jako Sušac, Mala Palagruža aj.). A právě na nich byly na základě mitochondriální DNA identifikovány unikátní genetické evoluční linie. U ještěrky jadranské jde o tři linie – jedna ze souostroví Lastovo (možný dosud nepopsaný poddruh *P. melisellensis* ssp.), druhá ze souostroví Vis (*P. m. melisellensis*) a třetí široce rozšířená linie na jadranské pevnině a mnoha dříve propojených kvarnerských a dalmatských ostrovech (*P. m. fumanus*). Podobná situace nastala u ještěrky dalmatské (*Dalmatolacerta oxycephala*) – dvě geneticky výrazně rozdílné linie (jedna z nich představuje možný samostatný druh), zjednodušeně pevninská a ostrovní (původem zřejmě z Lastova nebo Visu), přičemž obě se posléze rozšířily i na některé další ostrovy. Zajímavá byla zjištění u ještěrky italské (*P. siculus*) obývajících hlavně Apeninský poloostrov, Sicílii a přilehlé oblasti. Na západním Balkáně existují čtyři linie, z nich ale pouze jedna (sušacká) pochází z místního refugia – izolovaných dalmatských ostrovů Sušac a Mala Palagruža. Nevelká hloubka Jaderského moře pravděpodobně umožnila rychlou kolonizaci Dalmácie, Istrie a přilehlých ostrovů z jihozápadu jadranskou evoluční linií ještěrky italské, která jinak obývá východ Apeninského poloostrova. Vše nasvědčuje jejímu rychlému rozšíření a možnosti proniknutí z Apeninského poloostrova buď přirozenou cestou v pleistocénu (při snížené hladině



moře), nebo případně zavlečením lodní dopravou. Na severu balkánské části Jadranu žije ještě populace z nedaleké Pádské nížiny. Nepůvodní a člověkem neúmyslně introdukované jsou malé populace druhu v některých přístavech (Dubrovník, Kotor, Athény, Istanbul), které přísluší jedné z linií jihu Apeninského poloostrova. Přitom ještě koncem 20. stol. se z balkánské části Jaderského moře rozlišovalo podle zbarvení a podobných znaků asi 20 lokálně endemických ostrovních poddruhů ještětek jadranské a více než 20 poddruhů j. italské (např. Živa 1991, 5: 226–227). Výše popsané fylogenetické výsledky ale toto pojetí radikálně změnily.

Na západě a jihozápadě Balkánu najdeme i zajímavé případy, které lze označit jako interglaciální refugia chladnomilných druhů. Pro ně bylo typické zvětšování areálů v ledových dobách a jejich zmenšování a členění do izolovaných horských mikrefugií v teplých dobách meziledových, což je i současná situace. Jde např. o zmíněného mloka černého, o ještětky rodu *Dinarolacerta*, zmiji *V. graeca* nebo horské poddruhy zmije Ursiniho (jako *V. ursinii macrops*).

Refugia však neexistovala pouze na jihu Evropy ve Středozeří. Označují se jako extramediteránní (ležící mimo Středozeří) a byla zatím objevena např. ve střední Francii, ale také v jižních Karpatech a Panonské nížině (např. Mráz a Ronikier 2016; obr. 1), v některých případech i ve východních a dokonce západních Karpatech (např. Zieliński a kol. 2014, také v Živě 2009, 5: 194–198). Určité druhy v nich přežívaly nepříznivá období gla-

ciálu, protože zde přetrvávaly podmínky bez zalednění a tedy teplotně vyhovující. I u nich se mnohdy vyvinula značná míra genetické variability populací. Na severovýchodním pomezí Balkánu sehrála hlavní roli v tomto směru východní část Panonské nížiny (někteří obojživelníci měli mikrefugia i v západní části), jižní oblast Karpatského oblouku (obr. 7) a přilehlé horské systémy, např. Apuseni. Glaciální refugia zde s velkou pravděpodobností našly mnohé populace a evoluční linie různých druhů, které se v poledové době šířily do střední Evropy. Jako vybrané příklady můžeme zmínit čolka karpatského (*Lissotriton montandoni*) nebo také č. obecného (*L. vulgaris*), ještětku obecnou (*L. agilis*) a j. živorodou (*Zootoca vivipara*), dále třeba slepýše východního (*A. colchica*) či zmiji obecnou (*V. berus*). Ke konkrétním příkladům jejich pronikání do střední Evropy se ještě vrátíme.

Kolonizace Balkánu z okolních oblastí

Balkánský poloostrov znamenal pro herpetofaunu významné území na trasách při postupném rozšiřování areálů, kdy se některé asijské, ale i africké prvky dostaly do Evropy. Díky geografické pozici (času- vě omezené, ale opakované spojení mezi Evropou a Malou Asií, blízkost Apeninského poloostrova, sousedství s kavkazským a kaspickým regionem apod.) byla fauna poloostrova z těchto oblastí ovlivňována. Mnoho druhů sem proniklo z radiálních center (pravděpodobně stará miocenní refugia) v Anatólii, na Kavkazu nebo dokonce ze severní Afriky.

Scink tečkovaný (*Ophiomorus punctatissimus*, obr. 10), jehož dnešní izolované balkánské populace jsou omezeny pouze na řecká území Peloponésu, Attiky a ostrova Kythira, oddělené v miocénu vývojem Středoegejského příkopu od populací východních, pocházejí právě z Anatólie. Tento druh představuje zajímavý vzor, kdy izolovaná populace na Peloponésu je výsledkem přirozeného šíření a následné geologické separace, nikoli náhodné introdukce. Krátkonožka evropská (*Ablepharus kitaibelii*) kolonizovala Balkán rovněž z Malé Asie a zároveň je výjimečným příkladem, kdy se blízkovýchodní rod plaza dostal až do střední Evropy – do Maďarska a na jižní Slovensko. Z východu na západ se z kavkazské oblasti šířili čolci z druhového komplexu *Triturus karelinii*, kdy podél Černého moře na severu pronikli na Krym (*T. karelinii*) a na jihu přes Anatólii (*T. anatolicus*) až na Balkán (*T. ivanbureschi*). Z regionu Kavkazu se na Balkán dostala také želva žlutohnědá (*Testudo graeca*), ještětka obecná (fylogeneticky nejstarší současné populace se vyskytují v oblasti Gruzie a Arménie) a region se stal radiálním centrem druhového komplexu ropuchy obecné (*Bufo bufo*). Scénář kolonizace Balkánu z Malé Asie můžeme předpokládat u řady dalších druhů, jako blatnice syrské (*Pelobates syriacus*), ještětky balkánské (*L. trilineata*), hadiočka úhledného (*Ophisops elegans*) nebo blavora žlutého (*Pseudopus apodus*). Z hadů šlo např. o slepáka nažloutlého (*Xerotyphlops vermicularis*, obr. 11), hroznýška tureckého (*Eryx jaculus*), štíhlavky rodu *Platyceps* nebo třeba zmiji tureckou (*Montivipera*



7 Členitý terén a rozsáhlá údolí Karpat se otiskly v dnes zaznamenatelné genetické diverzitě populací nejen u obojživelníků a plazů. Karpatský region je tak jedním z nejvýznamnějších mimomediteránních refugií v Evropě. Část pohoří Lăitoriei, Rumunsko

8 Pontická linie slepýše východního (*A. colchica*), zasahující z Anatólie do jihovýchodního Bulharska, je v kontextu taxonomie druhu zatím nepopsaným poddruhem. Kondolovo, Bulharsko

9 Balkánská linie zmije obecné (*Vipera berus bosniensis*) – charakteristická geneticky, morfologicky, ale i složením jedu. Pohoří Vitoša, Bulharsko

10 Scink tečkovaný (*Ophiomorus punctatissimus*) připomínající slepýše se v Evropě vyskytuje pouze v nejjižnějším Řecku. Poloostrov Mani

11 Slepák nažloutlý (*Xerophylops vermicularis*) je zajímavým příkladem druhu, který i při skrytém podzemním způsobu života dokázal kolonizovat Balkán a široký region Íránu a Střední Asie z oblasti východní Anatólie (Kornilios a kol. 2017). Dojran, Makedonie

12 Šírohlavec východní (*Malpolon insignitus*) pronikl podél pobřeží Středozemního moře do severovýchodní Afriky, na Blízký východ a Balkán až z oblasti Maghrebu. Na snímku jedinec z Bulharska. Snímky: D. Jablonski

xanthina). Zajímavý vzor šíření byl zaznamenán u želvy tmavobřiché (*Mauremys rivulata*), jejíž nízká genetická variabilita populací vyskytujících se západně od vlastních radiálních center (Blízký východ) svědčí o schopnosti rychlého úspěšného šíření. Díky částečné toleranci slaneého prostředí moří se tato želva dostala až na vzdálená území včetně některých ostrovů, např. na Krétu nebo Kypr. Nemnohé druhy postupovaly i opačným směrem z Balkánu do Malé Asie – ještěrka zední (*P. muralis*), j. travní (*P. tauricus*), zmi-je růžkatá a patrně i užovka stromová.

I původně africké prvky se rozšířily až na Balkán. Z východního Maghrebu (pomezí Alžírsko a Tunisko) v období končícího miocénu pocházel předek dnešních hadů šírohlavce východního (*Malpolon insignitus*, obr. 12) a š. ještěrčího (*M. mopsessulanus*) s pozoruhodně velkým areálem. Šírohlavec ještěrčí osídlil západní Maghreb (Maroko a okolí) a západoevropskou část Středozemí (Iberský poloostrov

i jižní Francii). Šírohlavec východní se přes severní Afriku dostal na Blízký východ a následně přes Malou Asii až na Balkán, kde žije v pobřežní části poloostrova (na severozápadě až po Istrii), ale nedostal se na tehdy již izolované Kykladské souostroví a na Krétu. Nízká genetická divergence populací tohoto hada může být výsledkem rychlé kolonizace v pleistocénu.

Herpetofaunu Balkánu obohatily rovněž druhy z Apeninského poloostrova a západní Evropy, vedle zmíněné ještěrky italské např. stíhlovka *Hierophis carbonarius* (tradičně poddruh š. žlutozelené – *H. viridiflavus*, ale morfologické, genetické a dokonce cytogenetické analýzy tvaru chromozomů podporují postavení samostatného druhu). Obývá jih a severovýchod Apeninského poloostrova, Sicílii a Maltu, na Balkáně pak Istrii nebo ostrov Krk. Na sousedním ostrově Cres zase nejednoduše izolovanou populaci západoevropské a apeninské ještěrky dvoupruhé (*L. bilineata*). Původní předpoklad o jejím výskytu rovněž na Istrii, případně dalších částech západního Balkánu, se geneticky nepotvrdil (Marzahn a kol. 2016), jde o jiný, dosud nepojmenovaný taxon z druhového komplexu ještěrky zelené.

Jak jsme uvedli v prvním dílu, u několika druhů se o současný výskyt na poloostrově výraznou měrou zasloužil člověk. Dva příklady lze uvést u gekonů, k jejichž introdukci na Balkán došlo poměrně nedávno. Všechny evropské populace gekona tureckého (*Hemidactylus turcicus*) byly do Evropy zavlečeny antropogenní činností (pravděpodobně starověkou lodní dopravou) z Blízkého východu. Gekon zední (*Tarentola mauritanica*), pocházející ze severozápadní Afriky a Iberského poloostrova, se dostal do velké části středozemní, převážně západní Evropy. Charakter rozšíření tohoto druhu na Balkáně (roztroušené po západním pobřeží, chybějící ve východní části a na většině egejských ostrovů) naznačuje, že výskyt je zde výsledkem náhodných introdukcí (Mačát a kol. 2014). Trochu odlišný případ pozorujeme u scinka válcovitého (*Chalcides ocellatus*), jenž kombinuje přirozené šíření s introdukcí člověkem. Pravděpodobně v pliocénu expandoval ze severoafrického Maghrebu východním směrem. Od lybijské Kyrenaiky dále na východ však geograficko-genetická struktura populací nevykazuje shodu s fylogeografickou



hypotézou, a proto se P. Kornilios a kol. (2010) domnívají, že do zbytku areálu (včetně jižního Balkánu) byl zavlečen, zřejmě spolu s pěstováním okrasných rostlin, v jejichž zemině se mohl ukrývat.

Šíření z Balkánu do střední Evropy

Vzhledem ke složení herpetofauny střední Evropy a informacím získaným ze studia molekulární biogeografie můžeme tvrdit, že množství druhů tohoto regionu má původ na Balkánském poloostrově, další pak z přilehlých oblastí Karpat. K výjimkám patří např. čolek horský, jehož středoevropské populace pocházejí nejspíše z panonského refugia východně od Alp, ropucha krátkonohá (*Epidaleia calamita*) ze západní Evropy nebo blatnice skvrnitá (*P. fuscus*) z refugia na severu Černého moře a z mikrorefugií na západě Panonské nížiny a z Pádské nížiny.

Předpokládaných tras šíření z Balkánu do střední Evropy bylo několik. Jednak šlo o vnější oblouk Karpat, Valašsko-dunajskou nížinu a sousedící oblast Dobruždi. Tudy pronikaly druhy do severních částí Karpat, nebo do východo- a středoevropských plošin a nížin v současné Ukrajině, Bělorusku a Polsku, a kam se zároveň šířily i druhy z pontických a jihoruských refugií (dříve se tato trasa označovala jako sarmátská cesta, Živa 2009, 4: 146–149). Za druhé šlo o vnitřní oblouk Karpat a území napříč Panonskou nížinou (dříve dácká cesta), která ve spojení s aluviem Dunaje vytvářela hlavní koridory vedoucí z Balkánu do střední Evropy (např. Joger a kol. 2010). A konečně podél předhůří Alp a západní části Panonie se šířily některé druhy ze západních oblastí Balkánu (tzv. ilýrská cesta). Z Balkánu tak podél Valašsko-dunajské nížiny a vnějšího oblouku Karpat pronikla na sever např. rosníčka *H. orientalis*, kterou dnes najdeme až ve východním a severním Polsku. Naopak její příbuzná rosníčka zelená využila nejspíše vnitřní oblouk Karpat a Panonskou nížinu a osídlila i naše území (Gvoždík a kol. 2015). Podobný vzor sledujeme u dvou sesterských balkánských evolučních linií želvy bahenní, kdy jedna obývá v současnosti Polsko nebo Litvu a pronikala ze severu také do Slezska na území České republiky, a druhá žije v Panonii včetně Slovenska a (spíše historicky) jižní Moravy.

Některé druhy v holocénu nejen rychle kolonizovaly střední Evropu, ale také další části svého dnes značně rozsáhlého areálu.

Jde např. o ještěrku živorodou nebo zmiji obecnou, které žijí od Britských ostrovů po asijský Dálný východ a od balkánských pohoří po Skandinávii. Glaciální refugia ještěrky živorodé byla lokalizována v oblastech dnešního Chorvatska, Bulharska, Srbska, Černé Hory a Rumunska, odkud v případě dvou nejrozšířenějších linií došlo koncem pleistocénu k expanzi do Evropy a dále do Asie. Zmije obecná v první vlně kolonizace ve středním pleistocénu začala postupovat z refugií na severu Apeninského poloostrova (a byla zadržena Alpami – tzv. italská nebo též alpská evoluční linie, pravděpodobně specifický taxon), z jihozápadního Balkánu (která osídlila horské oblasti Balkánu a dala vzniknout poddruhu *V. berus bosniensis*, obr. 9) a z doposud neupřesněného území v rumunských Karpatech na sever, přičemž nejvíce se šířily populace právě z Karpat, korespondující s tzv. severní linií. V období svrchního pleistocénu se severní linie diverzifikovala, což poukazuje na existenci dalších glaciálních mikrorefugií mimo Středozemí, z nichž se zmije obecná mohla šířit v druhé vlně kolonizace do zbylé části areálu. Např. na Slovensku se proto dnes vyskytují dvě různé podlinie (karpatská a východní) pocházející z odlišných mikrorefugií (např. Živa 2015, 2: 85–86).

Když zůstaneme u zmijí, tak z. růžkatá se do střední Evropy (Slovinsko, jižní Ra-

kousko) a přilehlé oblasti v severní Itálii dostala z balkánského jadranského refugia. Její předek nejspíše vznikl na Balkáně v miocénu, případně poloostrov v té době osídlil z jiného centra. Rozrůznění populací pak proběhlo relativně rychle v pliocénu. Následný opakovaný vliv pleistocenních glaciálních cyklů měl za následek rozdělení populací do několika refugií po celém Balkáně (příklady jsme již uvedli výše). Ke kolonizaci střední Evropy pak přispěla severozápadní linie, šířící se podél Jadranu dvěma možnými trasami. Jedna vedla v blízkosti dnešních Kvarnerských ostrovů přes Istrii do severního Slovinska a jižního Rakouska, druhá dosáhla severovýchodní Itálie napříč Jaderskou pánví, která v té době byla pevninou.

Jak jsme zmínili, hned z několika refugií severního Balkánu a karpatské oblasti pocházejí středoevropské populace slepýše křehkého a s. východního. Zřejmě z jihovýchodního Řecka či Bulharska se v poledové době do střední Evropy rozšířila ještěrka zelená. Až do Maďarska pronikla štihlavka kaspická. Rychlá disperzní schopnost užovky stromové pomohla východní linii druhu kolonizovat po skončení posledního ledovcového maxima střední a severní Evropu z balkánského útočiště, zatímco zbytek evropského areálu obsadily populace z apeninského refugia (Musilová a kol. 2010). Užovka podplamatá pro cestu do střední Evropy

využila zřejmě nivu Dunaje, což potvrzuje identické typy mitochondriální DNA u bulharských a západoněmeckých populací i kosterní pozůstatky holocenního stáří. K těmto kolonizacím muselo docházet rychle, jak svědčí hlavně fosilní data ze střední Evropy a jižní Skandinávie u teplotně náročnějších druhů (např. želva bahenní, užovka stromová), které se v době klimatického optima holocénu vyskytovaly dokonce severněji než v současnosti.

Z hlediska genetické diverzity herpetofauny nepředstavuje střední Evropa příliš významný region, protože kvůli efektu zakladatele (šíření se účastnila jen omezená část populace a jejich potomků) mají středoevropské populace obvykle nižší genetickou variabilitu. Výjimku představují čolek obecný, slepýš, užovka obojková nebo zmije obecná, protože jejich středoevropské populace pocházejí z více evolučních linií původem z různých glaciálních refugií. Ve střední Evropě se pak stýkají a vytvářejí kontaktní a hybridní zóny (např. Kindler a kol. 2017). To už je ale téma na jiný článek.

Práce vznikla za podpory Agentury pro vědu a výzkum Slovenské republiky pod číslem APVV-15-0147.

Seznam použité a doporučené literatury najdete na webových stránkách Živy.

Tereza Vlasatá

Jak se žije hlodounům v etiopském pohoří Bale? Telemetrická studie jedinečného podzemního hlodavce

Studiu hlodavců s podzemní (fosoriální) aktivitou se věnuje mnoho vědeckých skupin po celém světě. Specifické vlastnosti podzemního prostředí, jako je nízká koncentrace kyslíku, vysoká koncentrace oxidu uhličitého nebo absence vnějších podnětů běžně používaných k orientaci v prostoru, vystavují všechny tyto hlodavce obdobným selekčním tlakům, díky čemuž se stali ideálním modelem pro výzkum mozaikovitě konvergentní evoluce (Nevo 1999). Jejich specializace na život v podzemí se projevuje modifikovanou morfologií, fyziologií, ale i chováním (viz např. seriál v Živě 1996, 1–4), a proto výzkum těchto hlodavců přesahuje do mnoha vědních oborů. Např. v medicíně se badatelé věnují především studiu jejich dlouhověkosti a odolnosti proti rakovině.

Jedna z pracovních skupin, která se zabývá podzemními savci, funguje i na Přírodovědecké fakultě Jihočeské univerzity v Českých Budějovicích. Kromě laboratorních studií zaměřených především na fyziologii a chování různých druhů hlodavců, např. rypošů (čeleď Bathyergidae) ze savan východní a jižní Afriky, patří mezi

naše zajímavé práce z terénu i výzkum aktivity a chování fosoriálního hlodavce hlodouna velkého (*Tachyoryctes macrocephalus*). Přinesl mnoho nových poznatků o tomto endemickém druhu Etiopské vysočiny, o kterém se příliš nevědělo, a zároveň poskytl možnost zasadit tyto poznatky do kontextu dalších studií.

Aktivita fosoriálních hlodavců

Jedním ze základních aspektů biologie každého druhu je denní pohybová aktivita, její množství, typ a rozvržení během 24hodinového cyklu. Správné načasování aktivity a odpočinku je pro savce z hlediska přežití zcela zásadní a vliv na něj má mnoho vnějších abiotických i biotických faktorů, které utvářejí u většiny druhů konkrétní vzorec aktivity. U podzemních savců se dříve předpokládala nepravidelná aktivita, protože jsou životem pod zemí izolováni od cyklických změn prostředí a vnějších podnětů (hlavně střídání a délky světla a tmy), které běžně aktivitu řídí. Bylo ale prokázáno, že i oni vykazují určitý vzorec. Podle čeho se tedy v tmavých podzemních tunelech orientují? Jednou z možností je, že se řídí podle teploty, jež i pod zemí v průběhu dne mírně kolísá (např. Šklíba a kol. 2014). U některých fosoriálních hlodavců, kteří většinu času tráví v podzemních tunelových systémech, ale krmí se převážně na povrchu, se ale dá předpokládat, že jejich aktivitu bude ovlivňovat kombinace faktorů z podzemního i nadzemního prostředí. Abychom našli rozhodující faktory, je užitečné studovat chování druhů žijících na nehostinných místech, jako jsou např. vysokohorské nebo chladné biotopy s extrémními podmínkami. Třeba cokor čínský (*Eospalax fontanieri*) z Tibetské plošiny na chlad a nedostatek potravy reaguje tak, že šetří energii a zůstává po většinu dne ve svém hnízdě (Zhang 2007). Dalším příkladem behaviorální adaptace může být změna načasování aktivity známá u savičů z horských oblastí a stepí Eurasie a Severní Ameriky. Ti během horkých dnů



Krasec *Lamprodila decipiens* je relativně „novým“ druhem na území našeho hlavního města. Ke svému vývoji vyžaduje chřadnoucí kmeny a silnější větve vrby jívy (*Salix caprea*), nejlépe okolo cest a ruderálních porostů nebo v neudržovaných zahradách. Praha-Malešice.

Foto R. Rejzek
(k článku na str. 300)



Populace užovky stromové (*Zamenis longissimus*) v jižním Řecku si zaslouží bližší pozornost, protože zde byla zjištěna linie, která se zdá být geneticky výrazně odlišná od ostatních populací druhu v Evropě i Asii. Tento fakt podtrhuje historický význam regionu na jihu Balkánského poloostrova z hlediska speciálních procesů a genetické diferenciace populací obojživelníků a plazů i jiných skupin živočichů. Na snímku nedospělý jedinec.

Foto D. Jablonski
(k článku na str. 314)

IV. obálka

Provazovka nejdelší (*Usnea longissima*) vyhynula na našem území nejspíše už v první polovině 20. stol. V současné době roste v celé střední Evropě na několika posledních lokalitách v Rakousku a ve Švýcarsku. Na Kavkaze, odkud pochází i tento snímek, patří k dominantním lišejníkům. Foto J. Malíček (k článku na str. 290)