

Naši pavouci a biospeleologie

Vývoj biospeleologie je poznamenán skutečností, že lidé jsou fascinováni tím, co v přístupných podzemních prostorách vidí. Vápencové jeskyně celého světa s bohatou krápníkovou výzdobou, jeskyně v solném krasu Íránu, jeskyně v křemenných pískovcích Guyanské vysočiny, jeskyně s obřími krystaly sádrovce v Mexiku – to všechno je pro nás úžasná nádhera. Není bez zajímavosti si uvědomit, že kdyby lidé podzemní prostory neosvětlili, nikdo nikdy by tu – z našeho pohledu – krásu neviděl. Panuje tam naprostá tma a skuteční obyvatelé podzemních prostor nemají oči.

Pod pojmem biospeleologie byla původně míněna nauka o životě v jeskyních přístupných člověku. Jenže nemá smysl poměřovat velikost podzemních prostor podle velkého savce druhu *Homo sapiens*, který takovému životu přizpůsoben není. Hlavními obyvateli podzemí jsou bezobratlí živočichové, většinou členovci o velikosti několika milimetrů. Jestli chceme něco pochopit, musíme uvažovat o podzemních prostorách jim odpovídajících rozměrů. Škvíry v půdě, mezery mezi kameny, síť puklin v hornině – to všechno představuje pro členovce „jeskyně“. Poměrně rozlehlé prostory, které mohou obývat. Dnes je již biospeleologie pojímána jako věda o životě v podzemních biotopech obecně.

Podle rozměrů můžeme podzemní prostory zhruba rozdělit na prostory v půdě (srovnatelné s velikostí členovců) a na všechny ostatní (výrazně převyšující velikost členovců). Podle hloubky pak lze rozlišit nehluboké biotopy (přibližně do 10 m) a hluboké. Terestrické nehluboké podzemní biotopy nalézáme v půdě a v horninovém plášti – v kamenitých půdách, v holých i lesních kamenitých sutích, v puklinách a dutinách vytvořených v hornině (Culver a Pipan 2014). Hluboké podzemní prostory (včetně jeskyní přístupných člověku) vznikaly v síti puklin a dutin v horninových masivech.

Přizpůsobení k životu v podzemí

Obecnou adaptací představuje ztráta pigmentu a redukce očí. V návaznosti na velikost podzemních prostor pak u členovců rozlišujeme přizpůsobení k životu v půdě – edafomorfiismy (zúžení těla, zkrácení končetin) a v ostatních podzemních prostorách – troglomorfiismy (prodloužení končetin, rozvoj jiných než zrakových smyslových orgánů). Depigmentace a prodloužení končetin patří k počátečním adaptacím, redukce (až úplná ztráta) očí se řadí k pokročilým přizpůsobením. Obyvatele podzemí dále charakterizuje ztráta křídel u létavého hmyzu, ztenčení kutikuly, zvětšení objemu vajíček atd. Ale na první pohled je typický podzemní členovec bledý, s prodlouženými končetinami a redukovanými očima.

Chod klimatu střední Evropy

Oscilace klimatu během čtvrtohor vedly k opakovaným přesunům a rekonstrukcím celých flór a faun střední Evropy. V průběhu pleistocenních zalednění tvořilo území České republiky úzký průchod mezi kontinentálním ledovcem a oblastí alpského zalednění. Zalednění přinejmenším některých našich jeskyní během chladných období dokládají nálezy kryogenních karbonátů v jeskyních Českého krasu (Žák a kol. 2011). První zalednění, při němž jeskyně promrzly, muselo jistě znamenat

vymýcení jakékoli specializované třetihorní terestrické zvířeny obývající tyto prostory. Víme, že jižní Evropa hostí ohromující bohatství podzemních živočichů; počet druhů zde dosahuje až pěti tisíc. Víme také, že severní hranice výskytu slepých podzemních brouků probíhá přibližně po severním okraji Pyrenejí, Alp a Dinárského krasu. Z toho všeho vznikl mylný dojem, že evoluce života v podzemí střední Evropy během opakujících se zalednění i po jejich odeznění ustrnula. Jenže tak tomu není. Dnes ve střední Evropě nacházíme pavouky vykazující výrazná morfologická přizpůsobení k životu pod zemským povrchem.

Pavouci našeho podzemí

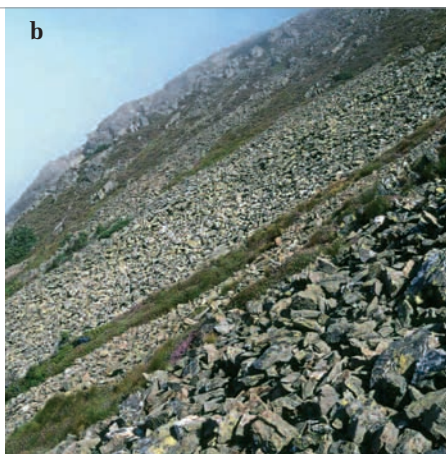
Vyhodnotili jsme materiál pavouků z celého území České republiky z různých podzemních biotopů – z půdy, puklinových systémů, holých i lesních kamenitých sutí vytvořených ve vápenci, pískovci, vulkanických horninách (čedič, znělec, andezit), rule, slepenci, křemenci a žule, a z jeskyní ve vápenci, pískovci, vulkanických horninách (čedič, znělec), opuce a spraši. Vše z hloubek od 10 cm do 100 m (Růžička a kol. 2013).

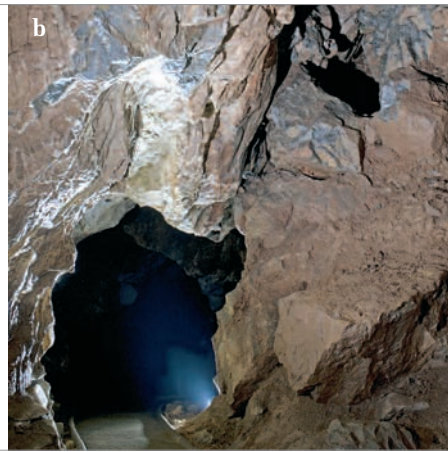
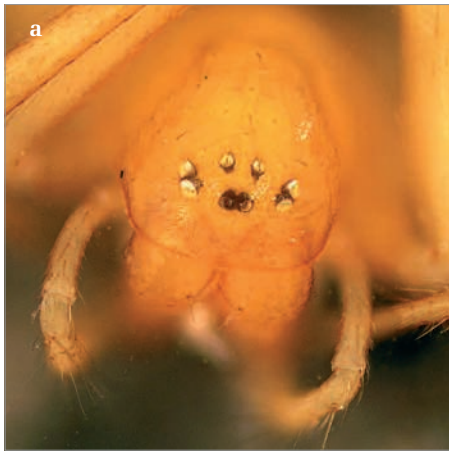
Mezi 161 zjištěnými druhy pavouků vyznačovalo 13 forem přizpůsobení k životu v podzemí – většinou depigmentaci, prodloužení končetin v porovnání s povrchovými populacemi (či s nejbližšími příbuznými druhy) a redukci očí v různém stupni vývoje. Počet troglomorfních druhů ve vzorcích stoupal s přibývajícím hloubkou, v hloubkách pod 10 m se prakticky vyskytují již pouze troglomorfní druhy.

Každý ze studovaných biotopů hostí nějaké troglomorfní zástupce; nejvíce jich bylo nalezeno v kamenitých sutích a v jeskyních. Výskyt troglomorfních pavouků byl zjištěn ve všech zkoumaných hloubkách, ale žádný se neobjevil výhradně v hlubokých jeskyních. Naopak, výskyt většiny troglomorfních druhů byl zaznamenán v některém z nehlubokých podzemních biotopů nebo i v povrchových biotopech.

Příroda netřídí. My si vytváříme „škatulky“, abychom získané údaje zpřehlednili.

1 Plachetnatka suťová (*Wubanoidea uralensis*): a – hlavohrud zepředu, plně vyvinuté oči; b – Sněžka, místo výskytu v Krkonošském národním parku; c – západní část areálu tohoto druhu (červeně)



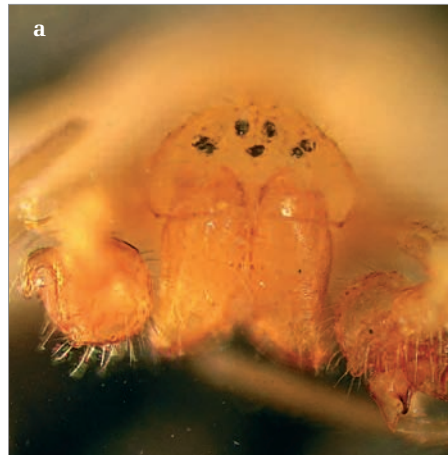


Jsmo-li si vědomi výjimek a vidíme-li i nevyhraněné typy, můžeme v materiálu přece jen rozlišit dvě výrazné skupiny druhů.

● První skupinou jsou druhy s disjunktivním (nespojivým) areálem – s hlavním subareálem v boreální zóně nebo v Alpách a s izolovanými subareály ve střední Evropě. Označujeme je jako glaciální relikty. Mají ještě plně vyvinuté oči a většinou prodloužené končetiny. Vyskytují se pouze v nehlubokých podzemních biotopech. Typickým zástupcem této skupiny je plachetnatka suťová (*Wubanoidea uralensis*, obr. 1). Druh má rozlehlý hlavní areál svého výskytu v zóně tajgy mezi Barentsovým mořem a řekou Jenisej, kde osídluje rozmanité vlhké biotopy – spadané listy olšin, kamenité břehy vod, horskou tundru. Poddruh *W. u. lithodytes*, charakteristický protáhlejší hlavohrudí a delšíma nohama, byl popsán ze střední Evropy, kde žije výhradně ve vnitřních prostorách kamenitých sutí v německém Harzu a v našich severních pohraničních horách od Krušných hor po Hrubý Jeseník.

Obdobným rozšířením se vyznačuje plachetnatka pískovcová (*Bathyphantes eumenis*). Její hlavní subareál se rozprostírá od severu Skandinávie až po Čukotku a Kamčatku. Pozoruhodný izolovaný subareál nominotypického, plně vybarveného poddruhu představuje oblast pískovcových skalních měst na pomezí severovýchodních Čech a Polska; v chladných inverzních soutěskách žije tento pavouk masově na vlhkých skalních stěnách. Depigmentovaný dlouhonohý poddruh *B. e. buchari* pak obývá výhradně vnitřní prostory kamenitých sutí mezi francouzskými Vogézami, Harzem a Nízkými Tatrami na Slovensku (také Živa 2009, 2: 75–77).

● Druhou skupinu tvoří pavouci s nevelkým evropským areálem, kteří mají výrazně redukované oči. Často jsou to obyvatelé hlubokých jeskyní, ale vyskytují se i v nehlubokých podzemních prostorách nebo v povrchových biotopech. Plachetnatka dutinková (*Porrhomma microcavense*, obr. 2) je poměrně nápadný druh, popsáný teprve v r. 1990 a známý podle necelé dvacítky nálezů pouze z území Německa, Rakouska, Belgie, Nizozemska a České republiky. U nás ji našel jako první Luboš Beran (Správa CHKO Kokořínsko) na slunném okraji pískovcových skal v přírodní rezervaci Kokořínský důl, kde se však v podloží nachází vrstva opuky. Další nález byl učiněn v Mladečských jeskyních a jde o jediný doklad tohoto druhu z jeskyně.



Podobný areál, zahrnující navíc jih Anglie, má drobnooká plachetnatka Cambridgeova (*P. cambridgei*, viz obr. 3). Protože v podzemí ve střední Evropě sbírá pavouky málokdo, je nalézána jen náhodně na povrchu. Naprosto originální údaje o výskytu pavouků v půdě přineslo používání trubkových pastí Ivanem H. Tufem a jeho studenty (Univerzita Palackého, Olomouc; blíže také Živa 2008, 4: 169–171), kteří zjistili výskyt plachetnatky Cambridgeovy v půdě lužního lesa v Litovelském Pomoraví v hloubce 35–95 cm. My jsme s kolegou Janem Dolanským (Východočeské muzeum, Pardubice) odchytli dva exempláře v půdě 90 a 120 cm hluboko na opukovém svahu poblíž Chrudimi a jeden exemplář v hloubce 100 cm v puklinách v opuce u Kounova na Rakovnicku. Tento druh byl dále lapan Lenkou Kubcovou (Univerzita Karlova, Praha) i na kůře dubu na Karlštejně a kromě toho máme několik jedinců z Harbešské jeskyně v Moravském krasu z hloubky 50 m.

Nejběžnějším evropskýmobyvatelem hlubokých jeskyní je plachetnatka jeskynní (*P. egeria*, obr. 4). Známe ji z mnoha našich krasových jeskyní, ve Sloupsko-šošůvských jeskyních žije 100 m pod povrchem. Ale vyskytuje se poměrně hojně i v pískovcových skalních městech, v kamenitých sutích a obývá ledovcové kary a horské smrčiny Krkonoš. Spolu s ní se často vyskytuje rovněž p. bystrinná (*P. convexum*). V jeskyních Moravského krasu byla zastížena v hloubkách 50–80 m (Býčí skála, Rudické propadání), přesto však – aby to nebylo tak jednoduché – má jen nepatrně zmenšené oči.

Pozoruhodný druh představuje plachetnatka hlubinná (*P. profundum*, obr. 5),

2 Plachetnatka dutinková (*Porrhomma microcavense*): a – hlavohruď zepředu, redukované oči; b – lokalita v Mladečských jeskyních (foto P. Zajíček); c – areál druhu

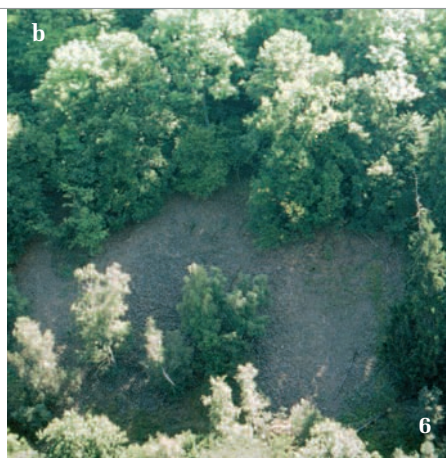
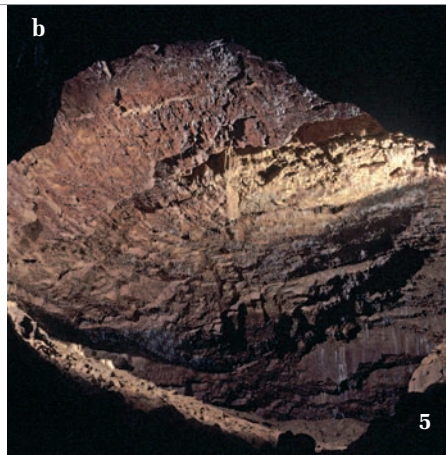
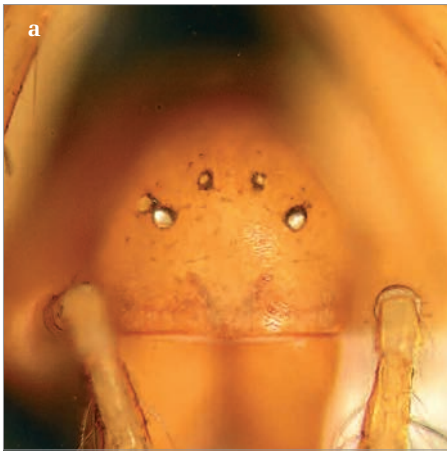
3 Plachetnatka Cambridgeova (*P. cambridgei*): a – hlavohruď zepředu, bodovité oči; b – místo výskytu na plošině Džbán, Kounov (foto J. Dolanský)

4 Plachetnatka jeskynní (*P. egeria*): a – hlavohruď zepředu, obě přední střední oči a levé zadní postranní oko scházejí; b – vyskytuje se např. v Úpské jámě v Krkonošském národním parku (foto J. Vaněk); c – žije také v chráněné krajinné oblasti Broumovsko, národní přírodní rezervace Adršpašsko-teplické skály (foto P. Zajíček).

5 Plachetnatka hlubinná (*P. profundum*): a – hlavohruď zepředu, silně redukované oči, místo levého předního středního oka má pouze pigmentovou skvrnu; b – rozlehlá Harbešská jeskyně v CHKO Moravský kras (foto P. Zajíček).

6 Plachetnatka Rosenhauerova (*P. rosenhaueri*): a – hlavohruď zepředu, bodovité oči, místo předních středních očí má pouze pigmentovou skvrnu; b – lokalita v CHKO Křivoklátsko. Snímky V. Růžičky, pokud není uvedeno jinak

kteřá byla 70 let považována za endemit krasových jeskyní na jihu Slovenska a v Maďarsku. Pak ji ovšem Roman Mlejnek (Správa jeskyní ČR, Blansko) objevil ve Slámově sluji u Štamberka a v Harbešské jeskyni, a Michal Holec (Univerzita J. E. Purkyně, Ústí nad Labem) zjistil její výskyt dokonce v jeskyni Puklinová na Špičáku poblíž Ústí nad Labem, tedy v prostoru



vytvořeném v pískovci daleko od krasu. Plachetnatka hlubinná byla nalezena výhradně v jeskyních (nejblíže k povrchu v hloubce asi 10 m), a plně tak odpovídá charakteristice troglobionta coby druhu silně vázaného na podzemní prostory (Sket 2008). Mezi pavouky je naším jediným troglobiontem.

Drobnoookou plachetnatku lužní (*P. microps*) známe z vlhkého listí lužních lesů, z půdy a z jeskyní do hloubky asi 10 m (např. z Netopýří jeskyně u Dolních Věstonic). Rovněž drobnoookou plachetnatku temnostní (*P. myops*) můžeme pozorovat v kamenitých sutích, až už v povrchových (na Šumavě či v Jeseníkách), nebo v podzemních (v Dómu chaosu v Kateřinské jeskyni).

Obdobně hodně redukované oči má plachetnatka Rosenhauerova (*P. rosenhaueri*, obr. 6). U nás byla zjištěna na jediné lokalitě, a to v podmrzající kamenité suti na svahu Berounky v hloubce do 1 m.

A nových nálezů přibývá. Příčnatku drobnoookou (*Hahnia microphthalma*) jsme našli poprvé v naší republice v r. 2014. Tento druh byl doposud popsán z pouhých šesti povrchových nálezů na území Velké Británie, Německa, Švýcarska a Maďarska. My jsme přinesli první konkrétní údaj o jejím výskytu v podzemí, a to v hloubce 70 cm v jílovité svahové hlíně na opukovém podloží. Sameček druhu zůstává neznámý. Zcela nedávno byl učiněn v Plavecké jeskyni v Malých Karpatech i první nález plachetnatky malooké (*Pseudomaro aenigmaticus*) na Slovensku. Kuriózně šlo o samce, který – ač „v kuloárech“ už je znám – nebyl dosud formálně popsán.

Vývoj podzemních forem

Co můžeme z výše uvedené pestré mozaiky skutečností odvodit o vývoji podzemních forem pavouků u nás? Početný výskyt troglomorfních druhů v nehlubokých podzemních biotopech dokumentuje velký –

a dříve nedoceňovaný – význam těchto prostor pro podzemní evoluci bezobratlých živočichů. Adaptace na podmínky panující v nehlubokých podzemních prostorech musí předcházet osídlení hlubokých míst, jak je nezávisle dokumentováno v případě brouků nebo vodních korýšů. Pro pavouky představují holé kamenité sutě doslova vstupní bránu do podzemí; snadno šplhají i po holém povrchu kamenů a mezi nimi se jim dobře tkají sítě k lovu kořisti.

Jestliže předpokládáme vývoj časných troglomorfních (prodloužení končetin, ale ještě nikoli výraznou redukci očí) u typických glaciálních reliktních po odeznění zalednění v průběhu holocénu, vývoj druhů s výrazně redukovanými očima musel trvat déle. To by ovšem znamenalo, že tyto druhy během svého vývoje ve střední Evropě přečkaly přinejmenším poslední zalednění. Kde?

Cyklické změny kvartérního klimatu ovlivňovaly všechny přírodní procesy, tedy i vývoj podzemních forem živočichů. Teplé interglaciální periody byly charakteristické vývojem zapojeného lesa a intenzivními krasovými procesy, tvorbou sintru v jeskyních. Jeskyně mohly být osídleny, mohl probíhat vývoj adaptací k podzemnímu způsobu života a pavouci byli schopni žít stále hlouběji a v místech izolovanějších od povrchu. V průběhu chladných period, charakterizovaných rozvojem stepních a tundrových společenstev, některé jeskyně promrzaly. Za takových podmínek v nich nemohli terestrickí bezobratlí přežít. Vertikální migrace na krátké vzdálenosti ovšem nepředstavuje pro pavouky problém, a tak se mohly troglomorfní populace přesouvat k povrchu a překonat období promrzání jeskyní ve vlhkých a chladných podpovrchových i povrchových biotopech, které nebyly celoročně promrzlé a kde je ostatně nacházíme i dnes – v kamenitých sutích, v pobřežních biotopech, v horách.

Obecně se má za to, že podzemní evoluce představuje slepou cestu vývoje, z níž se příliš specializované formy nemohou vrátit zpět na povrch. Jenže z počátku této cesty ještě může být návratu. Z jižní Anglie jsou zmíněny četné nálezy drobnoooké plachetnatky Cambridgeovy na kovovém ohrazení a v Mörickeho miskách (žluté misky s vodou určené k odchytu létavého hmyzu), což naznačuje aeronautické chování druhu. Plachetnatka malooká byla u nás nalezena v materiálu sesmýkaném

z nízké vegetace a ve Švýcarsku dvakrát nezávisle odchycena ve výšce 12 m při studiu vzdušného planktonu. To jasně dokládá, že (přinejmenším některé) drobnoké druhy obývajících podzemní prostory dosud neztratily schopnost letu na pavučinovém vlákne, a mohou se tak šířit na velké vzdálenosti. Tím se vysvětluje i jejich vyskyt daleko od krasových oblastí.

Předpokládáme, že troglomorfní populace z jeskyní musely (v některých případech nejspíše opakovaně) migrovat během promrzání k povrchu. Troglomorfismy byly zavlečeny do povrchových populací a populace se mohly mísit. Tak došlo k situaci, kdy nacházíme druhy s vysokým stupněm redukce očí jak v hlubokých jeskyních, tak v podpovrchových i povrchových bioto-

pech, a kdy široká variabilita znaků komplikuje jejich taxonomické vyhodnocení. Tedy žádné ustrnutí, ba naopak. Ve střední Evropě jsme v současnosti svědky intenzivního vývoje nových podzemních forem pavouků.

Seznam použité literatury je uveden na webové stránce Živy.

Adam Petrusek, Petr Jan Juračka

Československý endemit *Daphnia hrbaceki*: jak jsme objevili „hrbáče od Bezdězu“

Česká kotlina má dlouhou tradici ve výzkumu zooplanktonních korýšů. V 19. stol. byla z našeho území popsána řada druhů perlooček, včetně jedné z hrotnatek rodu *Daphnia*. Výzkum ekologie, systematiky a diverzity perlooček se rozvíjel na Přírodovědecké fakultě Univerzity Karlovy v Praze i během 20. stol. Kdo by tedy čekal, že téměř „pod nosem“, jen hodinu jízdy autem z Prahy, objevíme nový druh?

Perloočky rodu *Daphnia* (česky nazývané hrotnatky podle charakteristického hrotu na spodní straně schránky) jsou pravděpodobně vůbec nejprozkoumanějšími vodními bezobratlými živočichy. Vděčí za to nejen svému ekologickému významu – patří mezi klíčové druhy v zooplanktonu jezer i dočasných vod mírného pásu – ale také různým charakteristikám, které je předurčují jako vhodné modelové organismy pro ekologii, evoluční biologii, ekotoxikologii

a další obory včetně biomedicínského výzkumu. Jedna z amerických hrotnatek byla mimo jiné prvním korýšem s kompletně sekvenovaným genomem.

Perloočky se snadno chovají v laboratoři, rychle rostou a mají krátkou generační dobu. Velkou výhodou pro hrotnatky v planktonu, ale i badatele využívající tyto korýše v experimentech, je jejich životní cyklus. V něm se střídá nepohlavní rozmnožování, kdy za příznivých podmínek

partenogenetické samice rodí své genetiky identické kopie, a pohlavní rozmnožování, kdy se v populaci objeví samci a po páření s některými samicemi vznikají dormantní stadia, tedy „trvalá vajíčka“ uzavřená v ochranné chitinózní schránce zvané sedélko (efipium). Dormantní stadia tolerují nejrůznější nepříznivé podmínky včetně vyschnutí. V sedimentech jezer vydrží v životaschopném stavu až desetiletí a slouží jako zásobárna genetické diverzity i jako disperzní stadia, umožňující šíření perlooček na nové lokality. Díky tomu, že v laboratoři lze chovat jednotlivé klony a vystavovat je nejrůznějším podmínkám, se rod *Daphnia* hojně používá v experimentálním výzkumu.

Při studiu systematiky hrotnatek ale badatel naráží na problémy. Mnohé druhy reagují plasticky na podmínky prostředí, např. na přítomnost konkrétního predátora, změnou morfologie. Velmi odlišné formy jednoho druhu proto byly v minulosti často popsány pod různými jmény. Zároveň si příbuzné druhy bývají hodně podobné. Protože se dříve předpokládalo, že planktonní druhy mají rozsáhlé areály nebo dokonce kosmopolitní rozšíření, jméno druhu popsaného z jednoho kontinentu se klidně použilo pro populaci z opačného konce světa. I přesto, že *Daphnia* patří mezi nejstudovanější korýše, potřebuje proto značná část v minulosti popsaných druhů systematickou revizi. Významným pokrokem v systematice tohoto rodu bylo využití molekulárních metod, které umožňují odhalovat kryptické evoluční linie a prokázat, kdy patří odlišné fenotypy k těmž

