

ujmou na pysku vhodnou opylovací polohu. Většinou na květu dokola pobíhají a po chvíli odlétají, aniž by přišly do styku s brylkami.

Specifičnost opylovačů

Protože každý druh tořiče napodobuje druhově specifické signály jediného opylovače (výjimečně i některých příbuzných druhů), je rovněž vztah tořič/opylovač vysoce specifický a životně důležitý. Mimikry fungují nejlépe, když napodobitel omezí svou kopírovanou předlohu na jediný druh. „Vlastnictvím“ pouze jediného opylovacího druhu využívá určitý druh tořiče dobře fungující druhový izolační mechanismus opylovače pro sebe a zaručuje přenos pylu jen v rámci svého druhu. Takové mechanismy jsou označovány jako pre-pollinating mechanisms (předopylovací mechanismy) a jsou speciální formou genetické izolace.

Vysoká specifičnost vztahu tořič/opylo-

vač byla již potvrzena pro celou řadu druhů (Paulus & Gack 1990). Ukázalo se, že v zásadě platí: jeden druh tořiče — jeden druh opylovače.

Opylovači středoevropských druhů tořičů

Ze 7 středoevropských druhů tořičů roste *O. elatior* jen v horním Porýní a *O. holubyana* jen ve slovenských a moravských Bílých Karpatech a na Súlově. Z připojené tabulky je zřejmé, že téměř všechny středoevropské druhy mají své specifické opylovače. Tořič čmelákovitý není opylován čmeláky, ale stepnicí dlouhorohou (*Eucera longicornis*) a její teprve v létě kvetoucí příbuzný, drobnokvětý druh *O. elatior* je opylován drobnější stepnicí *Tetralonia salicariae*. Opylovač tořiče Holubyho nebyl dosud zjištěn. Občas o něj projeví zájem stepnice dlouhorohá, ale opylovačem bude asi jiný druh r. *Eucera*. Tořič *O. apifera* je samosprašný, ve Středozeří ale může být opylován stepnicemi.

Opylovači jako izolační mechanismus

Skutečnost, že každý druh tořiče má jen jediného opylovače, je výsledkem selekce na napodobování samic. To ale znamená, že znalost druhové příslušnosti opylovače může být i velmi dobrým druhovým taxonomickým kritériem taxonomicky obtížného r. *Ophrys*. Jestliže určitá taxonomicky nejistá populace tořiče láká odlišného specifického opylovače, pak nutně jde o samostatný druh. Touto cestou bylo prokázáno, že tořiče *O. elatior* a *O. holubyana* jsou samostatné druhy (H. Paulus 1996). Podobné výzkumy ve Středozeří ukazují, že r. *Ophrys* bude mít pravděpodobně okolo 200 druhů mající své vlastní opylovače a lišící se tedy i svými květy a dalšími morfologickými znaky. Nelze se divit, že klíč k jejich taxonomii mají v ruce entomologové.

(Z německého originálu psaného pro *Živu* přeložil J. Rusek)

Otazníky kolem původu a ekologie červoců

Jiří Král, Jaroslav Marek, Roman Černý

Červocci (*Aplacophora*) představují třídu mořských měkkýšů s neobvyklým, červovitým tvarem těla. Nedávné nálezy podobných záhadných fosilií ze spodního kambria vedly k oživení zájmu o tyto málo známé živočichy. [Příspěvek doplňuje článek o červocích, který byl uveřejněn v *Živě* (1998, 1: 33–35)].

Obecně se předpokládá značné stáří čer-

voců, za primitivní se považuje stavba řady jejich orgánů. Velmi diskutovanou otázkou se staly jejich nejasné příbuzenské vztahy. V současnosti se původ červoců vysvětluje dvěma dosti odlišnými teoriemi.

První z nich je považuje za nejprimitivnější dosud žijící měkkýše. Srovnání s jinými skupinami měkkýšů skutečně ukazuje velmi jednoduchou organizaci některých orgánů.

Jako příklad můžeme uvést tkáň, která vylučuje vápnité útvary na povrchu těla měkkýšů. Buňky této tkáně jsou u červoců uspořádány tak jednoduše, že mohou vytvářet pouze jednotlivé šupiny či jehličky. Primitivní je rovněž stavba trávicí soustavy (zejména raduly a vlastní trávicí tkáně) a uspořádání nervové soustavy. Svalstvo je vyvinuto jako jednotný, kožně svalový vak, ve kterém ještě nejsou diferencovány jednotlivé svaly. Někteří zoologové (Salvini-Plawen 1996) pokládají za primitivní také červovitý tvar těla a polohu žaberní dutiny, která je umístěna na konci těla. Za původní považují též přítomnost pouhého jednoho páru žaber (ktenidií) u červoců podtřídy *Solenogastres*. Podle jejich názoru byla taková morfologie typická právě pro nejstarší měkkýše.

Konkurenční teorie věnuje více pozornosti znakům, které lze považovat za odvozené. Chápe červovce jako skupinu, která vznikla předčasným dospíváním (progenezí) nedospělých stadií neznámých měkkýšů a pak se silně specializovala. Primitivní podoba řady orgánů se vysvětluje tím, že morfologicky ustrnuly na úrovni, na jaké se nacházely u larev či nedospělých jedinců. Podobně se nazírá např. na evoluci plžů čeledi *Acochlididae* a *Rhodopidae*; u jejich předků zanikla schránka a tělní pokrýv tvoří, podobně jako u červoců, pouze vápnité šupinky a trny.

Červovce však nemůžeme odvodit ani od plžů, ani od jiné skupiny schránkovců (tj. měkkýšů podkmene *Conchifera*). V jejich tělesné stavbě totiž nacházíme znaky, které jsou společné jen paplžům, tj. červocům a chroustnatkám a u larev či dospělců schránkovců se nevyskytují. Jde např. o některé rysy stavby nervové soustavy, podobný způsob tvorby vápnitých šupinek či nedávno (1997) prokázanou homologii estétů

Červocci podtřídy *Caudofoveata*. Nahoře *Rhabdoderma gladiatum* (Atlantik při pobřeží Senegalu, hloubka 1 624 m). Foto A. H. Scheltemová ♦ Jedinci druhu *Chaetoderma canadense*. Kanada (Nové Skotsko), hloubka 74 m; a — hrabavá destička na přídi těla, b — zúžení podmíněné mohutným okružním svalem, c — žaberní dutina. Foto R. Robertson (Philadelphia Academy of Natural Science, USA)



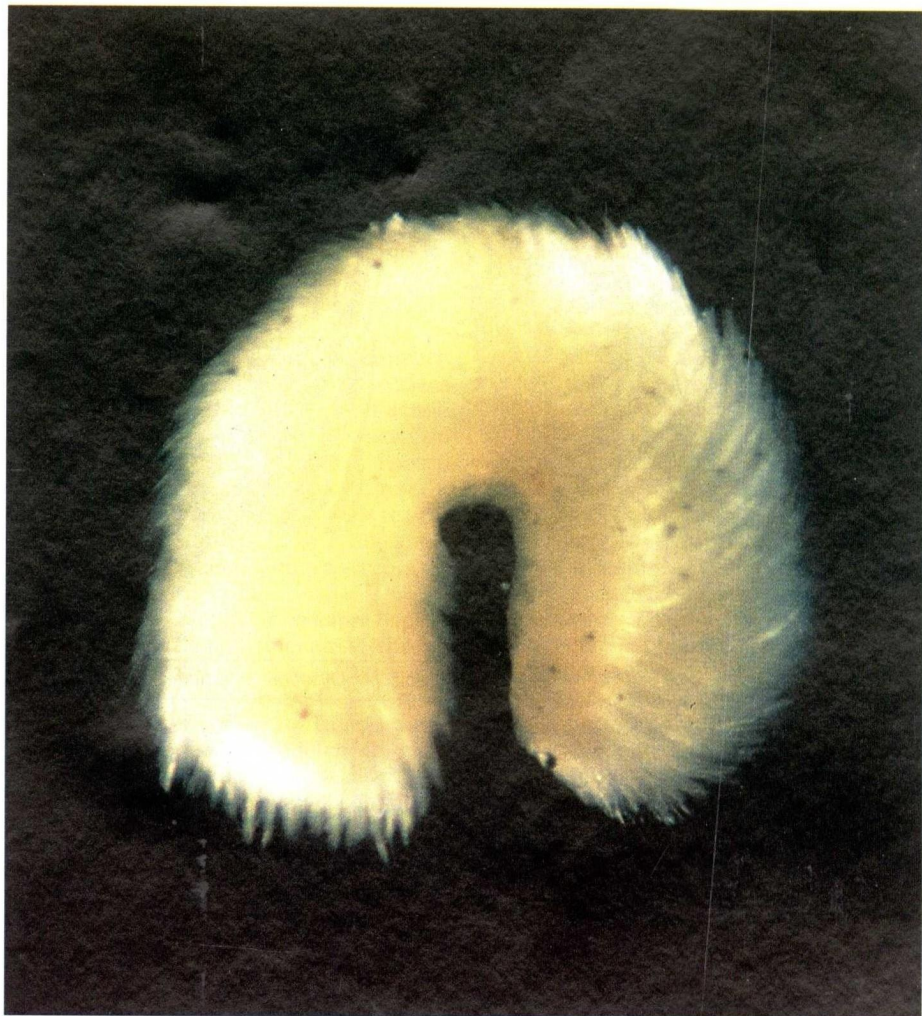
Zástupci podtřídy *Solenogastres* — červovec *Eleutheromenia* sp. (Bassův průliv oddělující Austrálii a Tasmánii); hloubka 70 m ♦ Z pánve Biskajského zálivu (Atlantik poblíž západoevropského pobřeží) pochází červovec *Kruppomenia* sp.; hloubka 4 316 m. Snímky A. H. Scheltemová (Océanografický ústav Woods Hole, USA)

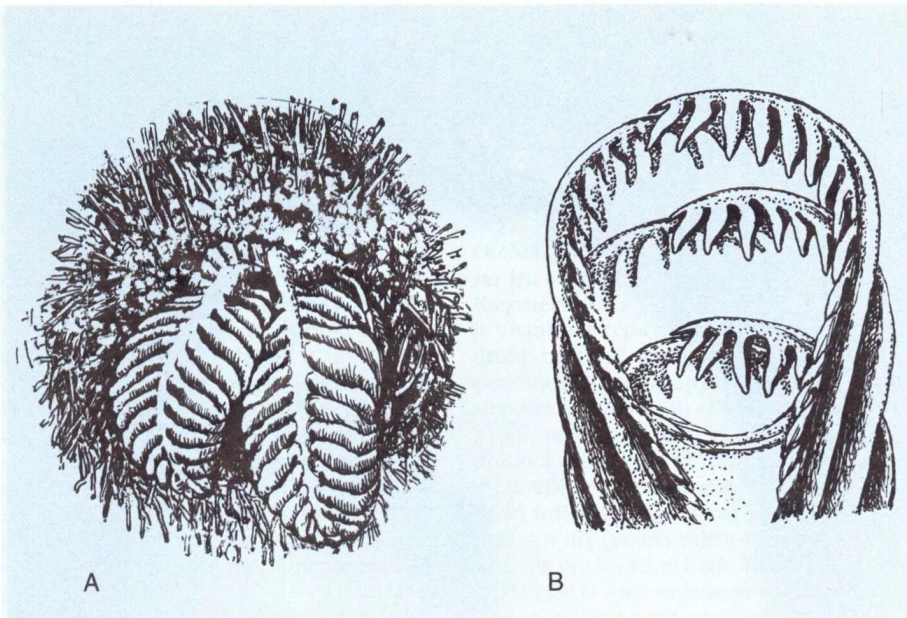
chroustnatek (smyslové orgány na povrchu schránky) a papil červovců. Pokud bychom tedy předpokládali, že červovci vznikli progenerací, mohly by být výchozí skupinou jediné chroustnatky nebo jiná, dnes již vymřelá skupina paplů (A. H. Scheltema 1993).

V současné době nemáme ještě takové důkazy, abychom se mohli jednoznačně rozhodnout pro některou z předložených hypotéz. Další podpůrné argumenty může přinést např. studium fosilií, důkladné prozkoumání embryonálního vývoje či srovnání ultrastruktur spermií červovců a dalších měkkýšů. Zárodečný vývoj červovců však zatím uspokojivě objasněn není a jejich zkameněliny nebyly dosud nalezeny. Zajímavé informace by mohlo poskytnout srovnání vybraných sekvencí DNA červovců a skupin, které jim mohou být blíže příbuzné (pro evoluční studie se nejčastěji používá gen pro 18S ribozómovou RNA). Jde o postup, který byl již úspěšně využit při analýze fylogenetických vztahů mezi ostatními třídami měkkýšů a mezi měkkýši a dalšími kmeny bezobratlých. Získané výsledky podporují dosavadní závěry embryologických studií. Ukazují, že měkkýše můžeme radit do vývojové linie živočišných kmenů, které se vyznačují tzv. druhotnou tělní dutinou (coelomem) a spirálním rýhováním vajíčka. Kromě měkkýšů sem patří kroužkovci (*Annelida*), členovci (*Arthropoda*) a několik dalších, méně významných kmenů. Z toho vyplývá, že výchozím typem, z něhož se měkkýši vyvinuli, nemohl být ploštěnkovitý organismus (tj. některá z větví kmene *Plathelminthes*), jak se mnohdy předpokládá. Na základě molekulárně biologických studií lze za sesterskou skupinu měkkýšů považovat kmen sumýšovců (*Sipuncula*). Je to nepočtená skupina mořských bezobratlých živočichů s červovitým tvarem těla a rozsáhlou druhotnou tělní dutinou, kteří žijí v mořských sedimentech. Molekulární fylogenezi červovců v současné době intenzivně studuje tým dr. Amélie H. Scheltemové v Océanografickém ústavu Woods Hole v USA.

Málo poznatků máme rovněž o způsobu života červovců. Je to dáno zejména tím, že jde o dosti malé živočichy (o průměrné délce těla menší než 1 cm) se skrytým způsobem života, kteří se navíc vyskytují hojněji teprve ve větších mořských hloubkách. Přesto je ale zřejmé, že se příslušníci obou podtříd způsobem života liší.

Zástupci podtřídy *Caudofoveata* žijí v norách, které si hloubí v bahně pomocí svalstva (podobně jako žížaly). Při rytí používají také zvláštní destičku na předním konci těla. Přejít k hrabavému způsobu života vedl k určitému podélnému rozrůznění jejich červovitého těla a také se zvýšila jeho stažitelnost. Přední část je u řady druhů oddělena výrazným zaškracením, které je podmíněno mohutným okružním svalem. Příd' se při zahrabávání do usazenin periodicky sytí hemolymfou a uzavírá okružním svalem, čímž se mění v pevný, ale přitom také pružný hrabavý nástroj. Zduřelá příd' slouží při pohybu bahněm také jako kotva, ke které může být zád' přitažena podélným svalstvem ve střední části těla. Noha zcela za-





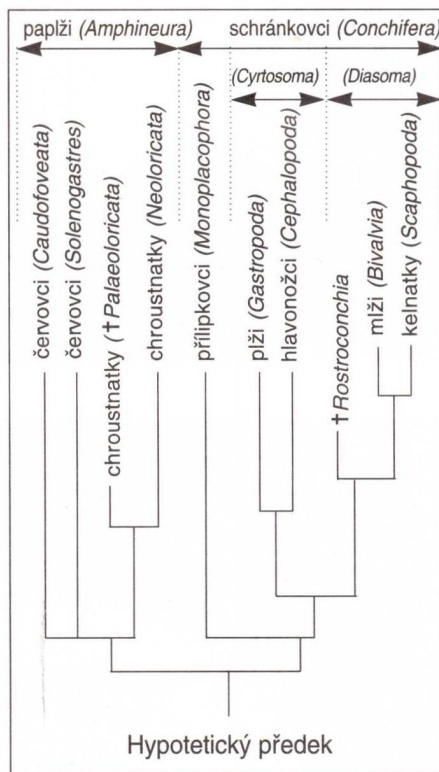
A — Zád' těla červovce *Chaetoderma canadense*. Ze žaberní dutiny vyčnívá pár lupenitých žaber. B — Primitivní radula druhu *Scutopus robustus* (*Caudofoveata*). Podle fotografií Scheltemové et al. 1994 kreslila E. Burianová ♦ Schematické znázornění fylogeneze měkkýšů (zjednodušeno). Podkmen paplžů zahrnuje třídu(?) červoců (*Aplacophora*) s podtřídami(?) *Caudofoveata* a *Solenogastres* a třídu chroustnatek s podtřídami *Palaeoloricata* a *Neoloricata*. Do podkmene schránkovců řadíme třídy přilipkoců, plžů, hlavonožců, mlžů, kelnatek a třídu *Rostroconchia*. † označuje vymřelé skupiny

nikla, jejím zbytkem je pravděpodobně zmíněná hrabavá destička (podle některých zoologů však jde o vychlípenou, pozměněnou tkáň ústní dutiny).

Vhodné místo pro hrabání je vyhledáno pomocí destičky. Většina druhů vytváří jen krátkou strmou noru, ze které vysunují nad povrch sedimentu pouze zadní konec těla se široce rozevřenou pláštovou dutinou a pohyblivými se žábry. Při podráždění rychle zmizí pod povrchem, uzavřou pláštovou dutinu a zatáhnou příď i s hrabavou destičkou do těla. Je zajímavé, že se červoci neumějí (na rozdíl od mnoha jiných hrabavých bezobratlých) otočit v doupěti příďí k povrchu. Znamená to, že pokud chtějí opustit noru, musí se prohrabat na povrch sedimentu. Vyhlobení nového doupěte trvá čtvrt hodiny až několik hodin. Odchylku od popsaného schématu představuje zavalitý druh *Limifossor talpoides* (*Limifossoridae*), který si hloubí labyrint chodeb, v němž žije společně několik jedinců.

Potravu červoců podtřídy *Caudofoveata* tvoří organické zbytky, řasy (rozsivky) a prvoci (dírkonošci, mřížovci), příležitostně také různé bezobratlé z okolního sedimentu (Salvini-Plawen 1981). U zástupců čeledi *Chaetodermatidae* se vyvinula vysoce specializovaná radula, která je vychlípitelná z ústního otvoru. Při sběru potravy je používána podobně jako pinzeta.

Většina červoců podtřídy *Solenogastres* má protáhlé, červovité tělo, které není podélně nijak rozčleněno a je hustě pokryto vápnitými šupinami a trny. Mnoho druhů má na hřbetní straně těla podélný kýl nebo bradavičnaté výrůstky. Jsou to většinou málo pohybliví dravci, kteří pomalu klouzají na úzkém břišním kýlu ve slizové stopě. Kýl leží



v hluboké rýze a při pohybu hraje jen pasivní roli — nedotýká se dna a není vybaven pohybovým svalstvem. Vlastní pohyb je umožněn hustým pokryvem brv na povrchu kýlu a ulehčuje ho sliz, vylučovaný četnými žlázami. Ty ústí do zvláštní vychlípitelné jamky před kýlem i do rýhy po jeho stranách. Pozorováním jedince r. *Gymnomenia* (*Gymnomeniidae*) o délce těla 2 mm se zjistila rychlost pohybu 6–7,5 mm.min⁻¹ (Salvini-Plawen 1981).

Vzhledem k pomalému pohybu mohou červoci lovit pouze nepohyblivé nebo málo pohyblivé živočichy. Kořist vyhledávají kývavými pohyby přední části těla, která je při pohybu vpřed mírně zdvižena nad podklad. Analýzy trávicích soustav ukazují, že se větší červoci živí láčkovci. Kutikula s vápnitými tělisky kryjící povrch těla představuje výbornou ochranu proti jejich žahavým buňkám. Některé druhy láčkovce oškubávají, jiné vychlípitelnou radulou prorazí stěnu jejich těla a savým hltanem pohlucují kusy tkáně. Do rány pravděpodobně pronikají sekrety, které paralyzují žahavé buňky. Pokud

se neporušené žahavé buňky přece jen dostanou do trávicí soustavy, jsou obaleny hlenem z hltanových žláz a vyloučeny výkaly. Druh *Dorymenia usarpi* (*Proneomeniidae*) se zaměřil na bentické dírkonošce, které „kartáčují“ z povrchu sedimentu specializovanou radulou.

Asi 20 % zástupců podtřídy žije přímo v koloniích láčkovců. Tyto druhy se vyznačují velmi zesílenou podélnou svalovinou na břišní straně, která jim umožňuje ovíjet se kolem láčkovců. Některé z nich jsou patrně vázány jen na určitého hostitele. Jako příklad můžeme uvést druh *Nematomenia corallophila* (*Dondersiidae*), který byl dosud nalezen pouze na korálu červeném (*Corallium rubrum*). Tento červovec může dokonce měnit barvu, a to podle místa, na kterém se právě nachází (kostra korálu je červená, polypi naopak bělaví). Barvoměnu umožňují pohyblivé stříbrné šupinky kryjící jeho rudé tělo. Střídavým zvedáním a sklápěním šupinek se totiž mění výsledná barva povrchu těla.

U jiných specializovaných typů červoců došlo dokonce k vymizení raduly (např. *Rhopalomenia aglaopheniae*; *Rhopalomeniidae*). Tyto formy narušují povrch láčkovců svalnatým rypcem. Do vznikající rány uvolňují trávicí enzymy, popř. i jedy (mimořádně trávení) a natrávenou tkáň pomocí svého hltanu vysávají. Další speciality představují druhy, které žijí v mezerách mezi zrnky písku (*Biserramenia psammobionta*; *Simrothiellidae*) nebo ryjí chodby v bahně (*Neomenia carinata*; *Neomeniidae*).

Nové podněty pro studium biologie červoců přinesl nedávný výzkum druhu *Eptenia australis* (*Eptimeniidae*; Scheltemová a Jebb 1994). Tento velký zástupce podtřídy *Solenogastres* (o délce těla až 11 cm) žije na srážech korálových útesů Indonésie, Nové Guineje a severní Austrálie, a to především v místech s výrazným prouděním. Dosavadní nálezy pocházejí z hloubek 15–112 m. Popsaný výzkum se uskutečnil na korálových útesech v okolí Madangu ve východní části (Papua) ostrova Nová Guineje.

Červovec *E. australis* se na studovanou lokalitu živí korálnatci, zejména laločnicí r. *Scleronephthya* (*Nephtthyidae*). Jeho pestře skvrnitě zbarvení vzniká kombinací dvou typů různé zbarvených papil (modrozelených a hnědých) v kutikule. V prostředí korálového útesu však jde o krycí zbarvení, díky kterému splývá s pozadím. Výměšky papil jsou dráždivé, při náhodném dotyku vyvolávají špatně se hojící záňety pokožky. Druh se vyznačuje noční aktivitou. Jedinci se přes den shlukují do skupinek ve škvírách a puklinách. V noci se potulují po útesu, překonávají i větší nerovnosti terénu a nižší kolmé plochy. Pokud jsou proudem odtrženi od podkladu, chvíli splývají s nataženým tělem a pak se snázejí ke dnu. Při cestě za potravou se patrně řídí chemorepcí. Během pohybu se totiž občas zastavují se svisle vztyčeným tělem, přičemž jsou s podkladem spojeni jen krátkým úsekem záďe. Přitom roztahují obrvenou jamku, ležící před ústním otvorem a nasávají do ní vodu. Období rozmnožování je omezeno na únor. Při páření jsou pláštové dutiny obou jedinců spojeny, k oplodnění dochází pravděpodobně v pláštové dutině. Oploděná vajíčka se usazují v jejich záhybech, kde se vyvíjejí až do proměny larev v dospělce.

Prozkoumání způsobu života u druhu *E. australis* ukazuje, že životní projevy červoců mohou být mnohem rozmanitější, než se dosud předpokládalo.