

Co všechno víme o nohatkách?

Potápěči se vracují z ponoru a vytahují na břeh materiál sesbíraný ze dna. Vylouží živočichy, které vidí, a zbytek písku a dalších úlomků prozatím ponechají v nádobě. Najednou se však jedno ze smítek začne váhavě pohybovat – pomalu kráčející nohatka (Pantopoda). Záhadné mořské zvíře, kterému pro prapodivný vzhled dala angličtina jméno mořský pavouk. Co všechno o jeho morfologii, životě a systematickém zařazení víme?

Nohatky jsou výhradně mořskou celosvětově rozšířenou skupinou členovců. Obývají různé hloubky, od kontinentálního šelfu (litorálu) po hlubokomořské roviny (abysál), přičemž většina z nich je bentická (žijící na dně). Velikost jejich těla bez délky nohou se pohybuje v rozmezí od 1 mm po 80 mm. Nohatky z mořských hlubin nebo polárních oblastí bývají větší než druhy litorální (nehrozí jim zranění křehkého těla příbojovými vlnami). Za největší druh je považovaná hlubokomořská *Colossendeis colossea* s délkou těla 8 cm a rozpětím končetin až 75 cm. Nohatky jsou i přes svou pomalost predátory, případně spásací, výjimečně paraziti – vysávají přisedlé nebo pomalu se pohybující bezobratlé, méně často mrtvé živočichy. Malou kořist polykají celou. Typicky se živí na houbovcích, žahavcích (často na saskách) a mechovkách, ale též na měkkýších, mnohoštětinatcích, ježovkách, detritu a řasách. Přesto byly popsány případy, kdy nohatka ulovila i rychle se pohybující kořist, jako např. plazivky (Harpacticoida, Lotz 1968). Samy se stávají kořistí jen několika málo druhů koryšů a ryb – tím, že

jejich tělo chrání silná kutikula, obsahuje minimum tkání a také proto, že se zpravidla nevyskytují ve velké početnosti, nepředstavují atraktivní zdroj potravy a jsou pojidány víceméně náhodně. Spíše bývají porůstány přisedlými organismy, od bakterií přes protista až po různé živočichy.

Životní projev většiny nohatek ale takřka neznáme, protože v přírodě na ně narazíme jen sporadicky. Rozhodně nemůžeme počítat s tím, že si řekneme: „dnes vyrazíme na nohatky“ a nasbíráme jich pro výzkum dostatečné množství. Mnohé údaje známe jen na základě studia jedinců chovaných v laboratorních podmínkách. Tak je u některých druhů výborně prostudována např. jejich embryogeneze a za „modelové“ nebo v jistém smyslu „nejprobádanější“ druhy bychom mohli považovat nohatku pobřežní (*Pycnogonum littorale*, obr. 1) a několik málo zástupců z čeledí Nymphonidae a Callipallenidae. Všechny současné nohatky (přes 1 300 druhů v 11 čeledích, 6 nadčeledích a dvou podřádech) patří do řádu Pantopoda, který spolu s třemi dalšími řády vymřelých nohatek (Palaeoisopoda, Palaeopantopoda

a Nectopantopoda) tvoří skupinu Pycnogonida. Nohatky evropských moří podchycují dvě významné publikace: T. Lehmann a kol. (2014) pro Středozemní moře a R. N. Bamber (2010) pro severovýchodní část Atlantského oceánu.

Karikatury pavouků

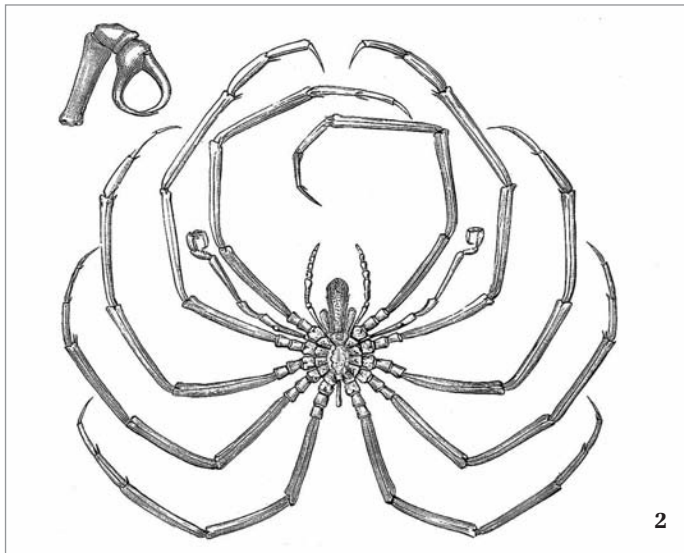
Nohatky mají tělo výrazně redukované a řečeno s nadsázkou jediné, co je dělá nohatkami, jsou jejich nohy. Na vlastním těle najdeme několik úseků (tagmat): hlavovou část (cephalosoma), trup (trunk) a zadeček (abdomen). Z hlavové části vyrůstá směrem dopředu chobot (proboscis), na jehož předním konci je patrný ústní otvor o průřezu tvaru Y, a dorzálně oční hrbolek nesoucí čtyři jednoduchá očka (u některých, zejména hlubokomořských druhů mohou chybět). Dále cephalosoma nese čtyři páry končetin: chelify, makadla (palpy), ovigery (viz dále) a první pár kráčivých nohou. Za hlavovou částí následují ještě nejčastěji tři trupové články, na každém z nich po jednom páru nohou. Celkem má nohatka 8 kráčivých nohou stejně jako pavouk. Existují ale výjimky – dosud bylo popsáno 7 druhů, které mají pět párů nohou (viz obr. 2), a dva druhy jsou dokonce obdařeny 6 páry. Ty ale žijí převážně u Antarktidy (případně v tropech), takže v evropských vodách se potkáme jen s osmi nohými zástupci. Zadeček je redukovaný do podoby malého přívěsku, na jehož konci ústí řitní otvor.

Pojďme se nyní podívat trochu blíže na jednotlivé končetiny. Chelify jsou tří- až čtyřčlánkové, klepítkovitě zakončené (chelátní) a inervované z deutocerebra (Brenneis a kol. 2008). Zatímco mláďata všech druhů je vždy mají, dospělým ze tří čeledí (*Colossendeidae*, *Endeidae* a *Pycnogonidae*) scházejí. Makadla jsou sídlem některých smyslů a nohatky je navíc používají k příjmu potravy a čištění. Počet článků makadel (1–11) nebo jejich úplná absence představují důležité diagnostické znaky. Nenajdeme je u zástupců tří čeledí (*Endeidae*, *Phoxichilidiidae* a *Pycnogonidae*) a u většiny samic z čeledi *Callipallenidae*. Ovigery jsou unikátními končetinami nohatek určenými původně k čištění. Jejich hlavní význam spočívá ale v tom, že na nich samci nosí shluky vajíček (obr. 3) a poté vylíhlé larvy. Mohou být různé dlouhé (5–10 článků; opět taxonomicky důležitý znak), nebo chybět, jako v případě samic z čeledí *Endeidae*, *Phoxichilidiidae* a *Pycnogonidae*. Scházejí i samcům několika druhů rodu *Pycnogonum*, kteří nosí vajíčka přilepená na břišní straně svého těla (Bamber 2010).

Kráčivé nohy jsou vždy devítičlánkové, sestávají ze tří kyčlí (coxa 1–3), stehna (femur), dvou holení (tibia 1–2), dvoučlánkového chodidla (tarsus a propodus) a drápku (který se v případě nohatek počítá jako



1 Nohatka pobřežní (*Pycnogonum littorale*), jeden z nejběžnějších zástupců žijících v evropských mořích, je příkladem druhu, jehož samicím chybějí chelify (první pár klepítkovitých končetin), makadla (palpy) i ovigery (končetiny, na nichž samec nosí shluky vajíček a později larvy). Ze sbírky Národního muzea v Praze



samostatný článek nohy). Více článků mají jen zástupci rodu *Nymphonella*, s prodlouženým a druhotně článkovaným propodem na prvním páru končetin. Vzdáleně proto mohou připomínat bičovce (Amblypygi, viz např. Živa 1996, 4: 178). Nohy se pohybují převážně vertikálně. Kloub mezi první a druhou kyčlí ale umožňuje nohatce otáčet nohama do všech stran. Může tak chodit dopředu, dozadu a do boku, aniž by musela natáčet celé tělo. Některé nohatky, zejména ty s dlouhými nohama, doveďou i plavat. Způsob jejich plavání by se dal přirovnat ke střídavému otevírání a zavírání deštníku (zaměříme-li se na jeho výztuhy) – při sevření nohou („zavření“ deštníku) se nohatka pohybuje vzhůru, při roztažení klesá. Nohy snadno regenerují, jen orgánové soustavy, které do nich zasahují, se plně obnoví až při dalším svlékání. Poměrně dlouhou dobu panovala nejistota, kterým končetinám ostatních členovců jsou končetiny nohatek homologické. Současný pohled shrnuje tab. 1.

Zjednodušené tělo nohatek se odráží také v jejich anatomii – některé orgánové soustavy zasahují až do končetin. Klíčky střeva vybíhají často do kyčlí, ale u některých druhů až do chodidel, někdy do chobotu a bazálních článků cheliferů. Vaječníky sahají do stehen (případně i dále), varlata do kyčlí nohou. Vyústění reprodukční soustavy se nenachází na těle jako u ostatních členovců, ale na spodní straně druhých kyčlí všech nebo jen zadních nohou. Naopak dýchací a vylučovací soustava chybějí – oba procesy probíhají celým (relativně značně zvětšeným) povrchem těla. Cévní soustava je otevřená, srdce redukováno. Pulz dosahuje 120–180 tepů za minutu a cirkulaci hemolymfy napomáhá i peristaltika střeva a pohyby nohou.

Krevním barvivem je hemocyamin, volně rozpuštěný v hemolymfě.

Z rodinného života nohatek

Tito živočichové jsou odděleného pohlaví – jediný hermafroditický druh *Ascorhynchus corderoi* žije v mořích okolo Brazílie, Mauritia a Madagaskaru. Samci se poznají podle vyústění cementových žláz dorzálně na stehnech nohou. Tyto žlázy produkují tuhnoucí látku sloužící ke spojení vajíček do shluku, jakési kuličky. Druhou odlišností samců jsou delší ovigery (u druhů, kde je mají obě pohlaví), někdy s ochlupenými zduřeninami (obvykle na 3.–5. článku). Samice mají ztlustlá stehna (někdy i druhé a třetí kyčle), cementové žlázy ve stehnech jim ale chybějí. Kutikulou stehen mohou prosvítat vajíčka. Spermie nohatek charakterizuje protažená hlavička bez akrozomu (útvary s hydrolytickými enzymy sloužícími při pronikání spermie do vajíčka) a dlouhý bičík. Výjimku tvoří spermie nohatky pobřežní, které jsou bezbičíkaté, a tudíž nepohyblivé (Arnaud a Bamber 1987).

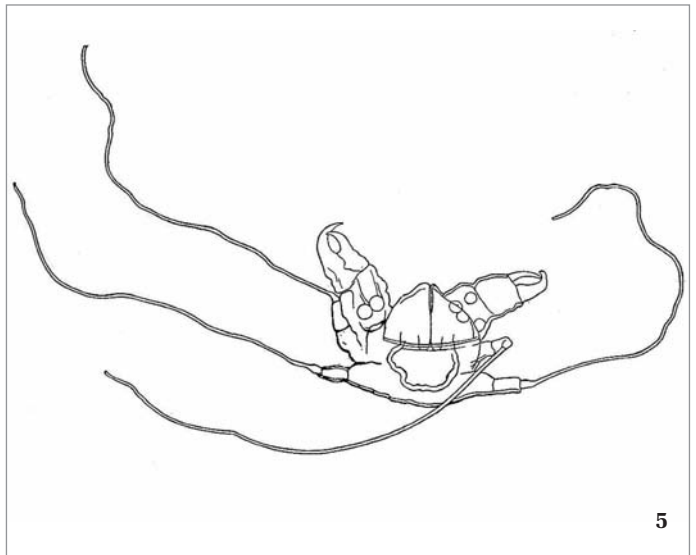
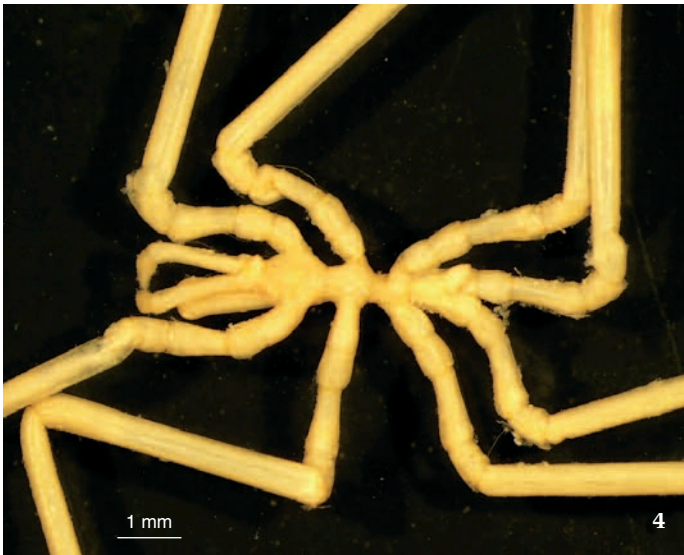
Průběh páření, resp. vzájemná poloha samce a samice se u nohatek různí. Samec buď tělo samice přeleze a podleze, čímž se ocitne pod ní tak, že oba partneři přiléhají k sobě břišními částmi a jejich těla směřují na opačnou stranu, nebo zůstane na jejím hřbetě, svými cheliferami drží její chelify, dotýkají se ovigery a následně se oba přetočí na hřbet. Pak jsou u sebe hřbetní strana samice a břišní strana samce a těla obou ve stejném směru (obr. 6). Na tělesný kontakt reagují samičky kladením vajíček, která nabírají ovigery a předávají je samci. Během předávání samec vajíčka oplodní tak, že k nim přiblíží své druhé kyčle s pohlavními otvory. Oplod-

zení je tedy u nohatek vnější. Po předání vajíček se pár rozdělí. V případě, že samice ovigery nemají, snášená vajíčka přebírá rovnou samec a oplodní je v okamžiku kladení. Páření trvá od několika minut u druhu *Anoplodactylus lentus* (obr. 4) až po pět týdnů v případě nohatky pobřežní. Samec za pomoci výměšků z cementových žláz spojí vajíčka do kuličky, kterou přilepí na své ovigery, podobně jako nosí vajíčka na nohou samci filipínského sekáče ostnícovce vejčitého (*Leytподoctis oviger*). Vajíčka snesená z levých kyčlí tvoří jednu kuličku na jednom ovigeru, vajíčka snesená z pravých kyčlí jsou umístěna na druhém ovigeru. Na každém ovigeru může nést samec 4–6 shluků vajíček (maximum pozorovaných bylo 14), přičemž každá snůška pochází od jiné samice a obsahuje podle druhu dvě až více než 100 vajíček. Nejstarší snůška se nachází blíže k tělu samce, nejmladší blíže konci ovigeru. Existují však i samci, kteří vajíčka nenosí – jejich další osud není známý, jako v případě rodu *Colossendeis* (např. Nakamura a Sekiguchi 1980).

Z vajíček se u většiny druhů líhne larva zvaná protonymfon (obr. 5). U některých druhů (např. z čeledi Colossendeidae nebo Callipallenidae) se ale vyskytuje přímý vývoj. Typický protonymfon má jen malý chobot, chelify a dva páry končetin (ze kterých se v průběhu ontogeneze stanou palpy a ovigery), často s nápadným ostnem, na jehož konci ústí „snovací“ žláza. Protonymfon se nechává vozit na těle samce (jistě sekretem výše uvedené žlázy), podobně jako jezdí na samici mláďata např. štírů, bičovců nebo pavouků slíďáků (viz Živa 1860, 2: 80–93; 1991, 4: 169–172; 2014, 3: 127–129 ad.). Larvy se několikrát svlékají, po třetím svléknutí zpravidla samce opouštějí. U druhů rodu *Boreonymphon* na samci setrvávají mnohem déle (viz obr. na 3. str. obálky). Po osamostatnění většinou parazitují vně na žahavcích (endoparazitismus je vzácný a byl popsán jen u několika druhů rodu *Anoplodactylus*, *Ammothea* a *Phoxichilidium*), dále se svlékají, až se promění v mladou nohatku (Bettim a Haddad 2013). Ta ve svlékání pokračuje, než dospěje – dospělost charakterizují plně vyvinuté ovigery. Počet svlékání kutikuly se nejčastěji pohybuje od 9 do 13. Nohatka pobřežní

Tab. 1 Homologie končetin nohatek a ostatních členovců. Upravil P. Dolejš podle M. Jager a kol. (2006), M. Manuel a kol. (2006) a G. Brenneis a kol. (2008)

nohatky (Pycnogonida)	klepátkatci (Euchelicerata)	kusadlovci (Mandibulata)
chelify	klepátka (cheliceri)	1. pár tykadel (antenuly)
palpy	makadla (pedipalpy)	2. pár tykadel (anteny)
ovigery	1. pár nohou	kusadla (mandibuly)
1. pár nohou	2. pár nohou	1. pár čelistí (maxily I)
2. pár nohou	3. pár nohou	2. pár čelistí (maxily II)



2 *Decolopoda australis* – jedna z deseti-nohých nohatek, která žije v Jižním oceánu a jižní části Indického oceánu. Vlevo nahoře detail chelify. Podle: W. Thompson (1909)

3 Samec druhu *Nymphon grossipes* s vajíčky. Ze sbírky Národního muzea v Praze

4 Samice nohatky *Anoplodactylus lentus* je za živa tmavě fialová stejně jako nezmarovka (*Eudendrium*), na jejichž koloniích se často vyskytuje. Hojný druh u atlantského pobřeží USA. Ze sbírky Národního muzea v Praze. Snímky P. Dolejše

5 Larva nohatek – protonymfon – se třemi páry končetin. První pár jsou již hotové chelify, z posledních dvou párů se vyvinou palpy a ovigery. Zde zástupce rodu *Phoxichilidium*. Podle: A. Dohrn (1870)

v práci W. Thompsona (1909)
6 Kopulace nohatky *Propallene longiceps*. Samec leží na „zádech“, drží samici na svém „břiše“ (obr. nahoře) a přebírá od ní vajíčka, která oplodňuje (dva obr. uprostřed). Po několika hodinách se pár rozdělí (dole). Podle: N. Nakamura a K. Sekiguchi (1980), orig. M. Chumchalová

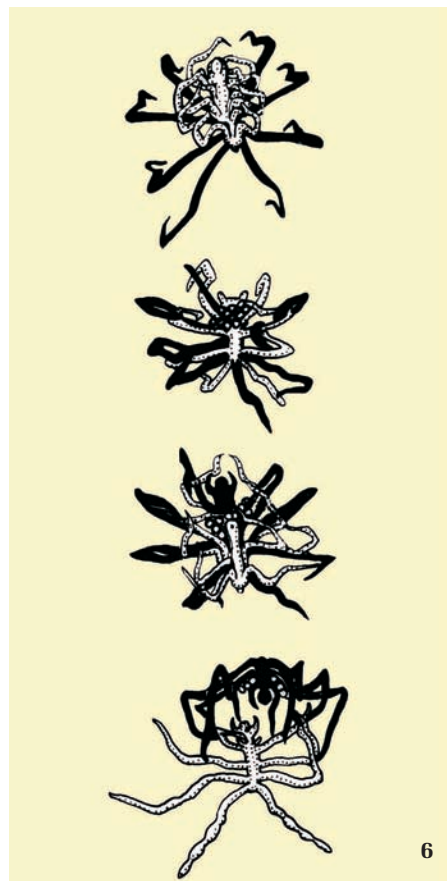
dospěje za jeden rok a může se dožít až 9 let.

Nerudovská otázka – kam s nimi?

Náborů na fylogenezi nohatek se objevilo v celé historii nesčetné množství. Byly považovány za zcela samostatnou skupinu nepříbuznou ostatním členovcům (Arthropoda), nebo příbuzné drápkovcům (Onychophora), mnohoštětinatcům (Polychaeta) nebo stonožkovcům (Myriapoda). Podle modernějších teorií se řadily ke koryšům (Crustacea), nebo považovaly za „mezistupeň“ mezi koryši a pavoukovi (Arachnida), jak shrnují J. A. Dunlop a C. P. Arango (2005). V poslední době ale byly nejčastěji diskutovány tři hypotézy. První označila nohatky za sesterskou skupinu členovců sensu stricto (s. str.) – v užším pojetí (Euarthropoda, viz např. Maxmen a kol. 2005). Druhá hypotéza se kloní k názoru, že nohatky jsou sesterské klepátkovcům s. str. (Euchelicerata), tedy pavoukovi, ostrorepům (Xiphosura) a vymřelým kyjonož-

cům (Eurypterida, viz např. Roeding a kol. 2009). Podle třetí se nohatky řadí mezi klepátkatce s. str., konkrétně přímo mezi pavoukovce (např. Masta a kol. 2010). Klasický taxonom by se tedy mohl zeptat: Jsou samostatný kmen, třída (klepátkatců), nebo řád (pavoukoviců)?

Pojetí nohatek jako sesterské skupiny členovců se zakládá zejména na již zmínované poloze pohlavních otvorů a na několika dalších morfologických znacích (absenci vylučovacích orgánů – metanefridií s váčky s podocyty, svrchního pysku, podélných svalů upínajících se na mezičlánkové tendony a koxopoditů s výběžky gnatobází) a znacích molekulárních (Giribet a kol. 2001). V případě polohy pohlavních otvorů však není jasné, zda jde o znak původní, nebo odvozený – jinými slovy, zda tato poloha nevznikla jen důsledkem redukce těla.



Jako druhá alternativa se objevila teorie, podle níž jsou nohatky odvozeny nebo specializovaní pavoukovi příbuzní roztočům. Měla být podpořena dvěma morfologickými synapomorfii (společnými odvozenými znaky) nohatek a roztočů, a to podobností mezi šestinohou larvou roztočů a larvou nohatek – protonymfonem, který rovněž nese tři páry končetin, a postupným přirůstáním nohou u obou skupin. Žádné další vývojové ani anatomické znaky sdílené nohatkami i roztoči, které by jejich příbuznost podpořily, ale nalezeny nebyly. Navíc údajná homologie protonymfonu se šestinohou larvou roztočů se zakládá na nesprávném pozorování. Zatímco protonymfon má skutečně pouze tři páry končetin (obr. 5) a čtyři páry mu dorostou, larva roztočů (např. klíšťe) jich má pět (chelicery, pedipalpy a tři páry nohou) a doroste pouze jeden pár. Další odlišnost spočívá v tom, že v případě nohatek dorůstají tělní segmenty, kdežto u roztočů jen končetiny.

Podle tradičního „učebnicového“ pojetí jsou nohatky sesterské klepátkovcům s. str. (Euchelicerata), s nimiž vytvářejí podkmen klepátkaci s. lat. (Chelicerata). Hlavními synapomorfii klepátkovců sensu lato (tedy společných znaků nohatek a klepátkovců s. str.) měly být tagmatizace těla na prosoma (cephalosoma) a opisthosoma (abdomen), čtyři páry nohou, do kterých zabíhají výběžky střeva, a klepátkovité chelicery (chelify). Pomineme-li drobné nejasnosti ohledně zadečku a případných párů nohou navíc (viz výše), jsou všechny ostatní struktury nohatek a klepátkovců homologické (viz tab. 1). Tradiční pozice sesterské linie ostatním klepátkovcům tak není vyvrácena a pojetí nohatek jako třídy v podkmenu Chelicerata se uvádí ve většině publikací jako možný odraz skutečnosti.

Práce vznikla na základě vědeckého zpracování sbírkového fondu nohatek v Národním muzeu v Praze za podpory Ministerstva kultury v rámci institucionálního financování dlouhodobého koncepčního rozvoje výzkumné organizace Národního muzea (DKRVO 2015/15, 00023272).

Použitá a doporučená literatura je uvedena na webové stránce Živý.