

usadil dále v Chorvatsku a Itálii, jedinci vysazení do volné přírody byli nalezeni dokonce i ve Švédsku.

Výčet račích přivandrovalců prozatím uzavírají dva druhy pocházející až z Austrálie. Prvním je rak *Cherax destructor* (obr. 2), který byl do Španělska opakovaně introdukován od r. 1983 za účelem akvakulturního chovu. Vytvořil i volně žijící populace, z nichž většina byla později zlikvidována cíleným nakažením račím morem. Přinejmenším některé však existují dodnes. Pro chov byl v 80. letech tento druh dovezen do Itálie a nedávno byla i zde nalezena volně žijící populace. Španělsko, Itálie, australský původ – nenechme se zmást, tento druh raka nejspíše nepotřebuje tak teplé podnebí, jak by se na první pohled mohlo zdát. Podle našich výsledků úspěšně přežívá v zimních teplotách odpovídajících těm z našich stojatých vod a v porovnání s původními druhy raků se zdá být méně citlivý vůči račímu moru. Invazní potenciál mu přitom nechybí –

v rámci Austrálie byl široce vysazen i mimo svůj původní areál a s tamními lokálními račími endemity si hravě poradil.

Naopak poslední dokumentovaný exotický rak *Cherax quadricarinatus* se po Evropě asi příliš šířit nebude. Tento subtropický druh pochází ze severní části Austrálie a jihu Nové Guineje. Za účelem akvakultury je držen v Itálii a do několika dalších evropských zemí dodáván v živém stavu do luxusních restaurací. Rozvíjející se populace byla v r. 2009 popsána v mrtvém říčním rameni Topla ve Slovinsku, které má díky horkým pramenům vyšší teplotu, a stalo se útočištěm mnoha jiných tropických akvariálních živočichů. Mimo tuto lokalitu však patrně neproniká a podle našich poznatků při teplotách okolo 5–6 °C masově hyne. Ve střeoevropských podmínkách tedy zjevně není schopen přežimovat.

Z pohledu nepůvodních druhů se dnes v České republice ve volnosti setkáme zatím „pouze“ s rakem pruhovaným a rakem

signálním. Tato situace se však může rychle změnit. Za hlavního hybatele těchto změn lze označit neodpovědné nebo nezkušené chovatele, potažmo akvaristický obchod jako takový. V Evropě je jeho ústředím Německo přibližně se 120 dostupnými druhy raků, většinou původem ze Severní Ameriky. Hned za Německem následují akvaristiky v České republice, téměř se 30 druhy v nabídce. Aktuální dostupnost jednotlivých druhů se samozřejmě značně liší a některé z nich jsou vyslovené rarity, přinejmenším tři rizikové druhy ale seženete bez větších obtíží – raka červeného, raka mramorovaného a *C. destructor*. Je jen otázka času, kdy je některý neodpovědný chovatel vypustí do volné přírody a tito raci se uchytí. Pokud se tedy s podezřelými raky ve volné přírodě setkáte, dejte urychleně vědět odborníkům nebo orgánům ochrany přírody. Včasný záchyt invazních druhů je totiž nejlepším předpokladem případného zásahu proti jejich trvalému usídlení.

Zdeněk Ďuriš

Symbiózy krevet korálových útesů

Krevety neboli také garnáti (jde o běžně používaná synonyma) představují jednu z dominantních skupin desetinožých korýšů (*Decapoda*) vstupujících v teplých mořích do symbiotických vztahů s řadou různých mořských bezobratlých a v menší míře také ryb. Přestože příklady soužití krevet s jinými organismy jsou známy u zástupců více čeledí, je u většiny z nich podíl symbiotických forem vůči volně žijícím druhům poměrně nízký. Vyšší zastoupení druhů vázaných na jiné tvory známe např. u tzv. pistolníků čeledi *Alpheidae*. Hrabaví zástupci rodu *Alpheus* jsou pak oblíbeným objektem badatelů i potápěčů pro jejich soužití s hlaváčovitými rybami (*Gobiidae*). Mnohé drobnější krevety této čeledi ale žijí v prostředí skrytém našim zrakům, jako jsou nory jiných korýšů a „červů“, a západoatlantské krevety rodu *Synalpheus* obývající kanálky v tělech houbovců (*Porifera*) dokonce vykazují jediný známý příklad eusociální organizace v mořském prostředí. Nejpoběžnější skupinu krevet – symbiontů však zahrnuje čeleď *Palaemonidae*.

Krevety čeledi *Palaemonidae* tvoří nejpočetnější taxon „pravých“ krevet skupiny *Caridea*, které mají dva páry klepet a jejichž samičky pečují o vajíčka upevněná na nožkách pod zadečkem. Počet druhů této čeledi dosahuje jednoho tisíce. Primárně se její zástupci vyskytují v mělkých vodách tropických a subtropických moří s nejvyšší diverzitou v indopacifické biogeografické oblasti (zahrnující Indický oceán včetně Rudého moře a západní Tichý oceán). Z evolučního hlediska jde o skupinu, která se díky své ekologické plasticitě skvěle adaptovala na různá prostředí, včetně brakických a sladkých vod (mnozí zástupci podčeledi *Palaemoninae*), anebo prostředí daná soužitím s jinými živočichy (*Pontoniinae*). Krevety *Palaemoninae* jsou obvykle větší a štíhle stavění volně žijící korýši.

Patří k nim i největší představitel skupiny *Caridea*, např. *Macrobrachium carcinus* z tropických sladkých vod Střední a Jižní Ameriky dorůstající délky až 30 cm. Pouze zástupci některých mořských rodů, např. *Urocaridella* nebo *Brachycarpus*, vstupují jako čistíči ryb do symbiotických, resp. mutualistických vztahů.

Naopak, symbiózu má jako „životní styl“ naprostá většina (přes 80 %) z více než 600 popsáných druhů podčeledi *Pontoniinae*, jejichž seznam se každoročně rozšiřuje o nové položky. Tyto krevety bývají mnohem drobnější, více zploštělé a robustnější, pohybují se hlavně kráčením po těle svých hostitelů. I mezi nimi však najdeme lehce stavěné štíhle plovoucí formy, a zahrnují i menší počet takových, jež si zachovaly od svých předků volný způsob života.

Úchvatná diverzita organismů obývajících korálové útesy, ale i jiná prostředí tropických moří nabízející nepřehledné množství potenciálně vhodných hostitelských forem, vedla i k velké různorodosti zejména těch evolučních větví krevet, které se zaměřily na symbiotický způsob života.

Symbiotické krevety *Pontoniinae* se adaptovaly k soužití hlavně se žahavci, ostnokožci, houbovci a měkkýši, ale najdeme je i v sumkách, norách rypohlavců i hrabavých desetinožců z jiných skupin (*Axiidea* a *Gebiidea*) a strašků (*Stomatopoda*), v ulitách plžů obývaných poustevníčky a na těle nahožábých plžů. Zahrnují také čističe ryb. Nejširší zastoupení symbiotických krevet je mezi druhy vázanými na těla žahavců. Většina žahavců nabízí krevetám prostorově velmi členité a dobře chráněné prostředí. Pokud se krevety dokázaly podobně jako ryby klauni (*Amphiprion* a *Premnas*) adaptovat na přítomnost toxických žahavých buněk svých hostitelů, nebránilo již nic jejich specializaci na nejrůznější typy vysoce diverzifikovaných žahavců. Lehce plovoucí formy krevet se vznášejí v nediferencovaných skupinách mezi větvemi útesotvorných korálů (větvevníků), nebo černých korálů (trnatců), měkkých laločníků a pérovníků, pružných vějířů rohovitek či jemných kolonií poly-povců. Vyšší stupeň mezi nimi představují specializovanější a tvarově modifikované formy. Příkladem mohou být krevety rodů *Coralliocaris* (obr. 4), *Harpiliopsis* (obr. 7), *Jocaste* či *Philarius* (obr. 9) s modifikovanými posledními články kráčivých nohou přizpůsobených k pohybu po těle útesotvorných korálů (obr. 5 a 10), aniž by docházelo k poškození tkáně hostitele. Protože jde většinou o nepřibuzné taxony, dosahují toho odlišnými způsoby. Pozoruhodným je v tomto i paralelismus u stejně žijících pistolnických krevet, např. *Alpheus lottini* a *Synalpheus charon*. Zvětšená klepeta všech těchto krevet svědčí jak o vnitrodruhové kompetici při boji o životní prostor, tak o interakcích s predátory, před nimiž mohou některé z nich svůj korál chránit.



1



2



3



4



5



6



7



8

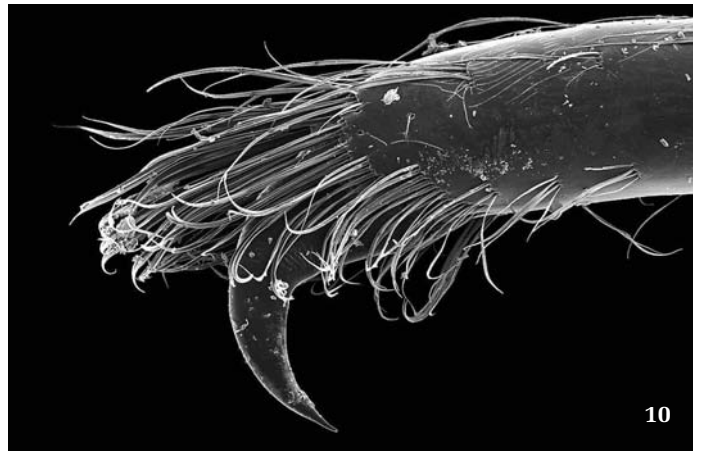
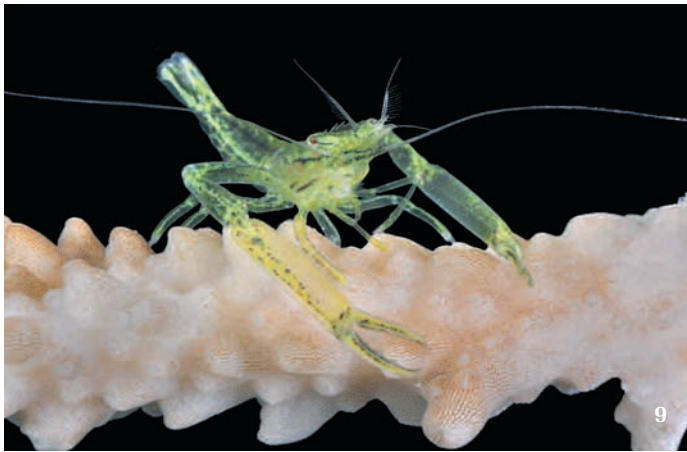
1 Krevetky *Hamodactylus noumeae* najdeme na koloniích větvičích se rohovitek. Dosud jsou známy čtyři druhy, ale analýzy DNA naznačují existenci nejméně čtyř dalších. Všechny použité snímky byly pořízeny ve vodách Papuy-Nové Guineje. 2 Krevetky *Zenopontonia soror* žijí i ve vyšších počtech na mořských hvězdících v celé indopacifické oblasti. Samičky bývají tmavší a robustnější, zbarvené podle typu hostitele, zatímco samečci jsou štíhlejší a téměř bezbarví. 3 S drobnými krevetkami rodu *Phycomenes* se setkáváme na „mořské trávě“, ale i na různých žahavcích. Na obr. je nepopsaný druh na pérovníku z Papuy-Nové Guineje. Rod *Phycomenes*

zatím zahrnuje čtyři druhy, připravujeme ale popisy několika dalších.

4 a 5 *Coralliocaris* – rod krevet žijících výlučně na útesotvorných korálech v indopacifické oblasti. Charakteristickým znakem jsou symetrická klepeta a velký kopytovitý výrůstek na bázi posledních článků kráčivých nohou. O něj se opírá a chrání tak hostitelský korál před poškozením.

6 Těsné prostory exhalačních kanálků společenských sumek (*Ascidacea*) představují životní prostředí páru velmi drobných krevet rodu *Periclimenaeus*. Známe kolem 70 druhů tohoto rodu obývajících sumky a houbovce teplých vod Indického, Tichého i Atlantského oceánu.

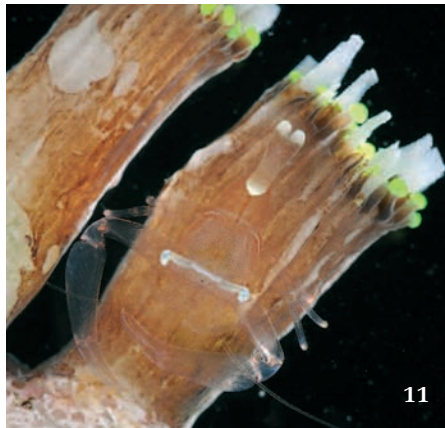
7 *Harpiliopsis depressa* – běžný symbiont větvičků rodu *Acropora* i jiných. Pohybuje se pouze kráčením a drží se pevně na opačné straně od pozorovatele pomocí modifikovaných háčkovitých, tupě zakončených „drápků“. 8 Svérázným prostředím jsou plášťové dutiny mořských plžů. Krevetky *Conchodytes meleagrinae* obývají v párech dutinu mezi lasturami perlotvorky mořské (*Pinctada margaritifera*). Krevety se živí slizem mlže a detritem, který v něm ulpěl, část potravy zřejmě filtrují přímo z vody. Z jedné strany svého hostitele čistí, z druhé mu však ujdají „ze stolu“. Snímky Z. Ďuriše, pokud není uvedeno jinak



Do krajnosti dovedené adaptace najde-
me u malé skupiny krevet z vysoce speci-
lizovaných prostředí, např. úzkých mezer
mezi sloupky koralitů u bochníkovitého
korálu okulíny rodu *Galaxea*. Druhy *Ana-
pontonia denticauda* a *Ischnopontonia
lophos*, ale i „pistolnický“ *Racilius com-
pressus* (Alpheidae) mají úzké tělo, zatímco
jejich spolubydlící *Platycaris latirostris*
(obr. 11) je zploštělý dorzoventrálně. Tři
prvně uvedené druhy mají i podobně speci-
lizovaný ocasní vějíř vybavený silnými
bočními trny k bezpečnému zakotvení mezi
koralitami. Počet jedinců v tak omezeném
prostředí je již mnohem nižší, přesto jde
stále o skupinu několika párů dospělců
s mladými jedinci. Dalším příkladem vyso-
ké specializace na žahavce je *Pliopontonia
furtiva* žijící naopak v jediném páru téměř
výlučně na obřích polypech korálovníků
(sasankovců) rodu *Amplexidiscus*.

Evoluce symbióz u krevet

Jak naznačují naše fylogenetické analý-
zy, evolučně nejstaršími hostiteli krevet
podčeledi *Pontoniinae* byli zřejmě žahavci.
Teprve později došlo přechodem na
ostnokožce k první zásadní změně typu
hostitelského organismu se zachováním
ektosymbiotického vztahu. Zatímco osvoje-
ní si lilijic u nich většinou nevedlo k výraz-
ným změnám tvaru těla, kolonizace ježov-
vek si již vyžádala zásadní úpravy vedoucí
např. u rodů *Stegopontonia* a *Tuleariocaris*
k výraznému protažení a zeštíhlení, asy-
metrii hlavních klepet na jejich druhém
páru a zkrácení kráčlivých nohou s modi-
fikovanými posledními články (daktyly).
Přítisťení k podkladu spolu s kryptickým
zbarvením umožňuje při nebezpečí opti-
cké splynutí krevet s ostny dlouhoostných
ježovek rodů *Diadema* nebo *Echinothrix*.
Mnohé krevety však upřednostňují úkryt
na těle krátkoostných ježovek a výrazný
podélný pruh na jejich těle jim pomáhá
účinně se maskovat mezi světlými ostny.
Na hvězdicích a sumýších žije symbiotic-
kých krevet méně (obr. 2), populární mezi
potápěči a fotografy je však kreveta císař-
ská (*Zenopontonia rex*, známá pod starším
jménem *Periclimenes imperator*), běžná
na jedovaté dravé hvězdičce trnové koruně
(*Acanthaster planci*), ale kupodivu i na
nahožábrém plži *Hexabranhus sanguinus*
(„španělská tanečnice“). Do příbuzenstva
krevety císařské patří i druh *Lipkemenes
lanipes*, jehož lze zahlédnout ve spleti
svějíčích se větvič hadice mnohoramenné
rodu *Gorgonocephalus*.



9 a 10 Druh *Philarius imperialis* na
korálu pórovníku rodu *Pocillopora*
(obr. 9, foto A. Anker). Tělo nemá zásadně
pozměněno k symbióze na tvrdých korá-
lech, jen kráčlivé nohy jsou již háčkovitě
zahnuté a s hustým svazkem dlouhých
štětín (obr. 10), které zamezují
poškození tenké tkáně korálu.

11 Úzké štěrby mezi sloupky korálu
okulíny rodu *Galaxea* jsou domovem
několika druhů bizarních krevet.
Platycaris latirostris se pohybuje vsile
po slupcích koralitů. Zatímco sameček
je téměř průhledný, samičky jsou zelené
a bílé, aby skryly snůšky vajíček
pod zadečkem. Foto A. Anker

Zásadním mezníkem v evoluci symbio-
tických krevet a jejich vazeb na hostite-
le byl přechod od vnějších ektosymbióz
k tomu, co bychom mohli označit za endo-
symbiózu. Jde o osídlení tělních dutin jin-
ých hostitelů, přestože o pravou endo-
symbiózu jako u vnitrobuněčných parazitů
nebo cizopasníků vnitřních orgánových
soustav obratlovců zde ve skutečnosti ne-
může být řeč. Stále totiž žijí v prostorech
hlubokých dutin, obvykle trvale otevřených
do vnějšího prostředí. Příkladem mohou být
hlavně subdermální kanály a spongocelo-
vé dutiny houbovců (mořských hub), plá-
ťové a žaberní dutiny mlžů a solitérních
sumek a exhalací kanály společenských
sumek (obr. 6 a 8).

Snad ve všech případech endosymbio-
tických krevet jsou tyto vztahy komplexní,
podobně jako obecně u většiny ostatních
případů symbióz. Obvykle se považují za
komezálismus, kdy symbionti svého hos-
titele pouze obývají a neškodí mu, ale ne-
poskytují mu ani žádné cenné služby. Náš
nedávný průzkum prokázal, že např. větši-
na krevet obývajících mořské houby je ve
skutečnosti i pojidá, a vykazuje tudíž k hos-
titeli parazitický vztah. V jejich žaludcích
byly nalezeny jehlice hostitele a jejich kle-
peta mají tvar silných nůžek, často i s drobným
ozubením a s typickým opotřebením
ostří (Živa 2012, 5: 242–243). V mořských
houbách menších rozměrů však žijí kre-
vety pouze jako jediný heterosexuální pár,
kdy samec má mohutná klepeta. Při šar-
vátkách domácí pár vyhání představitele
stejně druhu, ale i jiné vetřelce, a tím
chrání svého hostitele před nadměrným
ujídáním ze strany dalších konzumentů.
Výsledný vztah je tedy spíše mutualistický,
vzájemně výhodný pro oba partnerské
organismy.

Výzkumem systematiky symbiotických
krevet se dlouhodobě zabývá tým z Ostrav-
ské univerzity. Vedle dostupnosti cenných
sbírek z muzeí v Evropě (Paříž, Leiden,
Oxford, Frankfurt, Moskva) i v Asii (Tchaj-
wan) disponujeme bohatým vlastním ma-
teriálem získaným z výzkumných cest do
Středozevního a Karibského moře, ale i do
destinací v indopacifické oblasti (Vietnam,
Tchaj-wan, Papua-Nová Guinea, Austrálie).
Bylo objeveno a popsáno kolem 15 nových
druhů symbiotických krevet a několika-
násobek dalších již čeká na své „křestní
listy“. S využitím molekulárních metod,
a to i ve spolupráci s Univerzitou Karlovou
v Praze a pracovišti v Leidenu a Oxfordu,
se otvírají cesty k poznání evoluce sym-
bióz u těchto krevet. Genetické metody
v hojně míře indikují a potvrzují existen-
ci nových a kryptických druhů a zpětně
umožňují vyčlenit jejich tvarové i barevné
morfortypy. Tak lze spolehlivě rozeznat
jednotlivé druhy přímo v jejich prostředí
a u ektosymbiotických forem, např. sasankov-
kých krevet rodu *Ancylomenes* ze sku-
piny čističů (viz Živa 2010, 3: 124–125),
přímá pozorování a sběr dat o jejich eko-
logii a chování.

Vzhledem k početnosti symbiotických
krevet, jejich často snadnému rozeznání,
diverzitě jejich hostitelských organismů
i symbiotických vztahů je tato skupina
korýšů zvláště vhodným modelovým taxo-
nem k poznání evoluce a fylogeografie
symbióz na korálových útesech a jejich
šíření do jiných moří i hlubin oceánu.

*Představený výzkum byl možný díky účasti
autora zejména na mezinárodních expedi-
cích CREefs Lizard Island Expedition 2010,
Papua-Niugini expedition 2012,
La Planète Revisitée (Kavieng, 2014) aj.*