

Tajný život v podzemí aneb Adaptace terestrických členovců k životu v jeskyních

Přestože člověk žil po boku jeskynních živočichů v minulosti po statisíce let, svou pozornost jim dlouho nevěnoval. První zmínka o takovém živočichovi – macarátu jeskynním (*Proteus anguinus*) – pochází z konce 17. století, jeho popis se objevil v r. 1768. Tenkrát se lidé domnívali, že podivný depigmentovaný a slepý živočich s vnějšími žábry žije v potocích na povrchu, kde byl zprvu pozorován. Později se však ukázalo, že macarát byl z jeskyň vyplavován při povodních. Teprve po r. 1832, kdy Ferdinand Schmidt popsal prvního jeskynního brouka *Leptodirus hochenwartii* (čeled' lanžovkovití – Leiodidae, obr. 2) ze slovinské jeskyně Postojna, se začala rozvíjet nová vědní disciplína – nauka o životě v podzemních prostorech, biospeleologie. Po tomto objevu nastal „boom“ popisů nových druhů z podzemního prostředí z řad bezobratlých, ale třeba i ryb. Jen málokdo se tehdy zaměřil na biologii těchto vysoce přizpůsobených živočichů – a stejný trend pokračuje do jisté míry dodnes. Tématu jsem se věnovala v bakalářské práci vedené Františkem Štáhlavským, ráda bych proto přiblížila některé pozoruhodné adaptace, které si terestrickí členovci vyvinuli k životu v tak specifickém prostředí.

Jeskyně jsou prostory ve většině případů špatně přístupné člověku a vyznačují se extrémními podmínkami – omezeným až žádným světlem a přísunem živin a obvykle s nízkou, ale stabilní teplotou. Největší druhovou diverzitu pozorujeme v jeskyních komplexech reliéfu zvaného kras, vytvářeném v rozpustných horninách, jako jsou vápenec nebo dolomit. Voda, hlavní

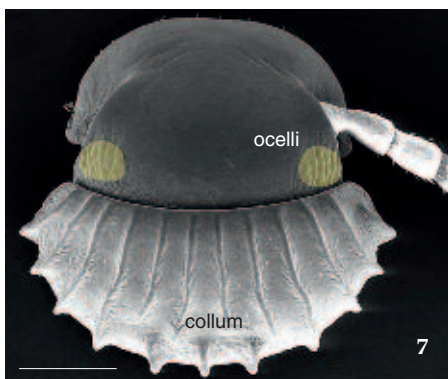
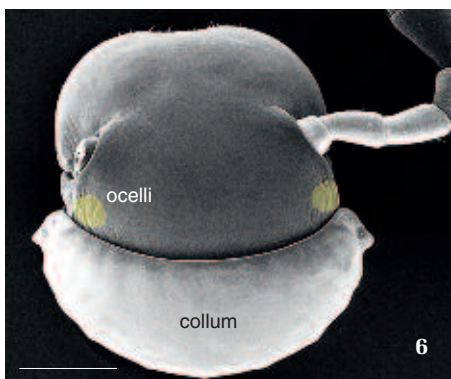
činitel vzniku takového reliéfu, je zároveň důležitým zdrojem živin pro podzemní faunu. V Evropě se setkáme s největší krasovou oblastí na Balkánském poloostrově, kde najdeme i nejbohatší diverzitu evropských podzemních živočichů. Druhým typem podzemních prostor, ve kterých jsou živočichové schopni žít, bývají mnohem mladší a oproti krasovým oblastem menší a krátko-

věké jeskyně, vytvářené lávovým proudem typu pahoehoe (provazová láva, obr. 1). Tyto lávové jeskyně se nacházejí v aktivních vulkanických oblastech. V Evropě je nejprozkoumanější život v jeskyních na Kanárských ostrovech, další dobře probádanou oblast najdeme na Havajském souostroví. Jeskyně mohou vznikat i dalšími geologickými procesy (např. pukliny, zlomy, řícení – pseudokras) v jiných horninách – v pískovci, křemenci, sádrovci apod.

Většina adaptací k tomuto typu prostředí vzniká již v půdě, půdních skulinách, skalních puklinách a průvrách. Tato místa mají průměr od několika milimetrů po několik metrů. Vysoce přizpůsobené živočichy můžeme pozorovat už pouhé centimetry pod povrchem, např. v kamenitých sutích – viz variabilita adaptací u pavouků obývajících sutě, pukliny i jeskyně, např. plachetnatky jeskynní (*Porrhomma egeria*) nebo p. hlubinné (*P. profundum*; Živa 2015, 5: 263–266).

O tom, zda, jak moc a kým bude jeskyně obydlená, rozhoduje mnoho faktorů. Pravděpodobně nejdůležitějším je dostupnost živin. U vchodu do jeskyně, kam ještě dopadá světlo a kde rostou organismy schopné fotosyntézy, je vždy nejvíce života, obyvatelé těchto míst ale bývají většinou jen málo adaptovaní. Afotická zóna začíná tam, kam se světlo nedostane, a představuje již skutečně extrémní prostředí. Teplota zde po celý rok kolísá jen minimálně a je tu stálá relativní vzdušná vlhkost, která v krasových oblastech dosahuje až 100 %. V případě, že jeskyně komunikuje s vnějším prostředím, bývá zdrojem energie hlavně voda, která do těchto prostor přináší živiny v podobě detritu nebo živých organismů. Jinak jsou zdrojem živin mikrobiální nárosty na stěnách. Důležité jsou i kořeny rostlin, schopné prorůst až do jeskynního prostoru (např. v lávových jeskyních, obr. 1). Největší diverzitou oplývají jeskyně obohacené o netopýří guáno (přestože pro mnohé jiné organismy může být jeho koncentrace toxická).





1 Lávová jeskyně vzniká, když tekoucí láva na povrchu chladne rychleji, v dolních vrstvách však stihne vytéct a vytvoří se tím rovný tubus. Rostliny na mladé lávě musejí zapustit kořeny velmi hluboko kvůli extrémnímu suchu při povrchu. Proto mohou jejich kořeny měřit desítky metrů a prorůst až do jeskyně. Cueva del Viento, Tenerife. Foto S. Socorro

2 První nalezený bezobratlý jeskynní živočich, *Leptodirus hochenwartii* z čeledi lanýžovkovití (Leiodidae). Tělo troglobiontních brouků je ploché, ale krovky mají vypouklé – vzniklá vzduchová kapsa pravděpodobně pomáhá regulovat vypařování vody z těla. Zdroj fotografie: Jeskyně Postojna, Slovinsko, s laskavým svolením

3 Jeskynní cvrček *Endecous apterus* z Brazílie ztratil křídla i tympanální sluchový orgán. Stejně redukce ale pozorujeme i u epigeických druhů, je proto otázka, zda je považovat za troglomorfixmy. Foto P. G. B. Souza-Dias, orthoptera.speciesfile.org, v souladu s podmínkami použití

4 Jeskynní brouk *Hadesia vasickei*, obojživelný filtrátor podzemních vod Balkánského poloostrova. Podobné

úpravy ústního ústrojí najdeme i u rovněž lanýžovkovitých rodů *Croatodirus* nebo *Tartariella*. Foto B. Jalžić

5 Štírenka evropská (*Eukoenenia spelaea*), nejseverněji žijící druh štírenek našeho kontinentu, jehož areál dosahuje až na Slovensko. Na obrázku je i vysoce přizpůsobený jeskynní chvostoskok. Ardovská jeskyně. Foto L. Kováč

Kolonizace podzemí

Doklady o pronikání epigeických živočichů (žijících na povrchu půdy) do jeskyní máme už ze středního miocénu, ale hromadný přechod do tohoto prostředí je znám až z pleistocénu (Barr Jr. 1967). K přesunu do podzemního prostředí dochází neustále po celém světě, a to i opakovaně, nejčastěji na nově vytvořených sopečných ostrovech. Takový případ je znám u šesti-oček rodu *Dysdera* z Kanárských ostrovů, které se do lávových jeskyní dostaly nej-

méně sedmkrát nezávisle na sobě (Arnedo a kol. 2007, blíže v Živě 2021, 1: 35–40).

Předpokládá se, že živočichové na severní polokouli se do jeskyní přicházeli ukrýt před nepříznivými podmínkami panujícími na povrchu (postupující ledovec nebo snižování hladiny moře), což označujeme jako pleistocenní efekt či reliktní hypotézu (Howart 2019). Ke vzniku nových druhů v podzemí mohlo dojít po lokálním vymření epigeické populace nebo právě vytvořením nějaké bariéry mezi populacemi. Na jižní polokouli (např. v Austrálii) živočichové zalézali do jeskyní za vlhkým prostředím během ústupu vlhkých pralesů a aridizace.

Dalším důvodem kolonizace podzemních prostor je fenomén zvaný adaptivní posun. Jedinci se uchylují pod zem pro využívání nových zdrojů. To se děje převážně v tropických jeskyních a v těch nacházejících se v izolovaných geografických oblastech – typicky na ostrovech.

Terminologie

Než si přiblížíme adaptace bezobratlých terestrických živočichů, je důležité vymezit určité pojmy, které platí pro všechny živočichy mající k jeskynnímu prostředí nějaký vztah. Nejznámější a nejpoužívanější klasifikací je Schinerova–Racovitsova z r. 1907 (Sket 2008). Třídí živočichy podle vztahu k podzemnímu prostředí do tří kategorií: trogloxeni, troglofilové, troglobionti. První termín označuje druh, který s jeskynním prostředím nemá nic společného a objevil se v něm zcela náhodně. Druhý sdružuje živočichy, kteří jeskynní prostředí sami vyhledávají, ale nevytvářejí zde trvalé populace. Troglofil vyhledává jeskyně jako nocoviště, zimoviště, nebo je nějakou částí svého vývoje vázán na toto prostředí, zatímco jiná část probíhá na povrchu. Může mít k životu

v podzemí vytvořeny určité adaptace. A troglobionti již v jeskyních vytvářejí trvalé populace, jsou vysoce přizpůsobeni a mimo jeskyně by většinou nepřežili. Adaptace k životu v podzemí se nazývají troglomorfismy.

Morfologické adaptace

Z důvodu absence světla troglofilové a troglobionti nepotřebují zrak; velmi často tedy dochází k částečné nebo úplné ztrátě očí a s tím spojenému přizpůsobení jiných smyslů. Nejtypičtější je zmnožení smyslových set (brv), sloužících jako mechanoreceptory, a zvětšování jiných orgánů (Tömösváryho orgánu u stonožek, kterým vnímají vlhkost a vibrace) a prodloužení tělních přívěsků, na nichž se sety nacházejí. Velmi typické bývá např. prodloužení končetin. Kvůli absenci slunečního záření není potřeba pigmentace kutikuly, vysoce přizpůsobení živočichové jsou zcela bez pigmentu. S tím souvisí i ztenčení kutikuly, jelikož nedochází k většímu odparu vody z těla. Celé tělo se často zvětšuje, okřídlení živočichové ztrácejí schopnost letu a mají redukovaná křídla. Totéž platí nejen u brouků, ale i u kříšů a cvrčků. Příkladem je brazilský cvrček *Endecous apterus* (obr. 3). Některým skupinám se prodlužují dráčky, např. u kavkazského chvostoskoka *Troglyphorura gladiator*, jehož drápek představuje téměř šestinu délky těla. S přechodem do vlhkého podzemí se chvostoskoci museli vypořádat se všudypřítomnou vodou. Právě prodloužení dráčky umožnilo lepší penetraci vodní blanky a chvostoskoci se naučili pohybovat po vodní hladině (Christiansen 1961). Zvětšené dráčky mají i někteří kříši z čeledi Cixiidae a řada brouků, což jim umožňuje pohyb po mokřích stěnách jeskyně. U některých skupin se objevila přestavba ústního ústrojí pro výkonnější lov kořisti v úplné tmě nebo využívání nového typu kořisti – např. u balkánského lanýžovkovitého brouka *Hadesia vasiceki* (obr. 4) ústní ústrojí připomíná lžici – brouk s ním může přivádět vodu k ústnímu otvoru a filtrovat organické látky. Chelicery štírenky evropské *Eukoenenia spelaea*, (obr. 5) jsou přizpůsobeny ke shrabávání nárostu sinic, což z ní dělá vegetariána mezi masožravci – ostatní štírenky (a všichni pavoukovci kromě některých roztočů) jsou predátoři (Smrž a kol. 2013). Také některé jeskynní mnohonozky asijského rodu *Glyptulus* mají redukované mandibuly, protože se jejich potravou stalo netopýří guáno, které je mnohem měkčí než detrit požíraný epigeickými mnohonozkami. Ukázalo se, že mají též vyhlazené hřebenů na krku. Přítomnost hřebenů u epigeických zástupců pravděpodobně znesnadňuje jejich predaci, v jeskyních se ale predátoři mnohonozek nevyskytují, hřebenů tudíž nebylo zapotřebí (Liu a kol. 2017, obr. 6 a 7).

Fyziologické adaptace

Protože se v jeskyních neprojevuje cirkadiální ani roční rytmicitata a bývá zde nízká teplota, má většina troglobiontů malou rychlost metabolismu. Dokazuje to např. výzkum havajského jeskynního slíďáka *Lycosa howarthi*, jenž má 1,5× pomalejší metabolismus než povrchové druhy rodu (Hadley a kol. 1981). V jeskyních není pří-



tomno ani mnoho predátorů, nestává se proto často, že by živočich musel zvyšovat rychlost při útěku před nebezpečím. Pomalou rychlostí metabolismu se zmenšuje i tracheální systém a zvětšují tukové zásoby ve všech životních stádiích. Vajíčka troglobiontů jsou větší a je jich méně, což opět dokazuje výzkum zmíněného slíďáka *L. howarthi*, u nějž se počet vajíček pohybuje v rozmezí 20–40, zatímco u epigeických druhů dosahuje až 300 (Howarth a Mull 1992). Vývoj jeskynních jedinců je daleko pomalejší než vývoj jejich příbuzných na povrchu. Jeskynní živočichové také obvykle žijí déle, což bylo zaznamenáno u balkánského stejnonohého koryše *Titanethes albus* (obr. 10), který svléká kutikulu 2–3× méně často než epigeičtí

8 a 9 Porovnání morfologie epigeického (obr. 8) a hypogeického (9) štírka rodu *Neobisium*. Je zřetelná značná depigmentace těla, prodloužení končetin a jiných přívěsků a redukce zraku u jeskynního druhu. Foto P. Krásenský (obr. 8) a R. Ozimec (obr. 9)

10 Stejnozoeček *Titanethes albus* úplně ztratil zrak i pigment. Foto O. Zicha

11 a 12 Čelistnatka meta temnostní (*Meta menardi*, obr. 11). Juvenilní stadia tráví čas mimo jeskyně a hledají podzemní prostory, proto je pavouk „pouze“ troglofil, nedisponuje morfologickými a pravděpodobně ani fyziologickými adaptacemi k životu v podzemí. Je tak podobný pozemní metě Mengeho (*Metellina menegi*, 12). Foto A. Poledníček (obr. 11) a R. Macek (12)

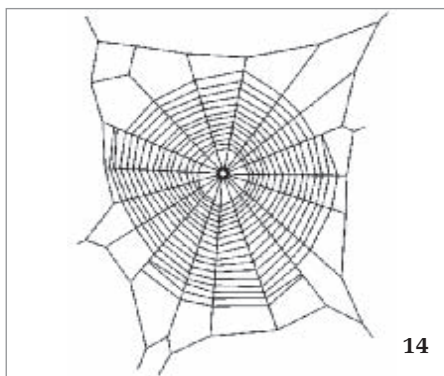
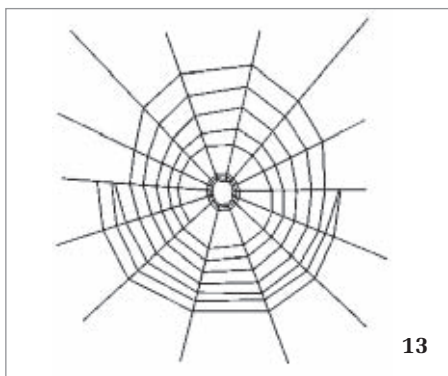
13 a 14 Radiální vlákna v síti mety temnostní (obr. 13) nekončí v síti, jako je tomu u příbuzné mety Mengeho (14), nýbrž pokračují dále a jsou nalepena na stěnu jeskyně. Upraveno podle: D. Simonsen a T. Hesselberg (2021)

zástupci rodu (Vittori a kol. 2012). Dalším zajímavým objevem se staly dva druhy mexických štírů – štír pekelný (*Alacran tartarus*) a *A. triquimera*, pozorovaní potápěči v téměř kilometrové vzdálenosti od vstupu do jeskyně, jak lezou v šestimetrové hloubce pod vodou. Zatím netušíme, co jim umožnilo dýchat, jde o první nález sekundárně vodních pavoukovců (Santibáñez-López a kol. 2014).

Behaviorální adaptace

O adaptacích v chování toho víme nejméně, jelikož výzkum obvykle vyžaduje pozorování v přirozeném prostředí. Bylo ale zjištěno zajímavé epigamní chování u havajského křísa *Oliarus polyphemus*. Tento druh komunikuje s protějškem opačného pohlaví odlišným způsobem než jeho příbuzní na povrchu; kříši se dorozumívají pomocí zvukotvorného orgánu (tymbal), kterým vibrují o určitý substrát. Na povrchu jsou jím nadzemní části rostlin, v podzemí jejich kořeny. Každý druh má specifické „písň“, včetně *O. polyphemus*. U povrchových druhů vibrují samci a odpovídají samice, které však nereagují okamžitě a často neodpovědí vůbec. Samec je tedy nucen prohledávat prostředí a vystavuje se riziku predace. U kříšů *O. polyphemus* je tomu naopak – vibrují samice a odpovídají samci, kteří se vždy ozvou neprodleně. V hypogeickém prostředí proto není žádné pohlaví nuceno prohledávat okolí, aby našlo svůj protějšek, a jedinci tak mohou šetřit energií (Hoch a Howarth 1993). Zajímavá je také behaviorální adaptace troglofilního pavouka mety podzemní (*Meta menardi*, obr. 11), kterého běžně potkáme také v našich jeskyních nebo sklepech. Radiální vlákna kolové sítě met jsou přichycena ke stěně jeskyně, nikoli ke zbytku pavučiny (obr. 13). Díky této přestavbě sítě mohou mety lovit kořist nejen létající, ale i lezoucí po stěnách, když zavadí právě o vlákna (Simonsen a Hesselberg 2021).

U všech vývojových linií schopných adaptovat se na podzemní prostředí dochází k totožným regresivním i progresivním změnám (zejména depigmentaci, redukci zraku, zvětšení těla, prodloužení



tělních výběžků, snížení rychlosti metabolismu atd.). Většina adaptací je vyčtena z popisu daných druhů, jen málo dat vychází z přímého pozorování. Důvodem je nejen obtížná přístupnost prostor, ale i nelehký chov takto adaptovaných živočichů v laboratorních podmínkách. Život v podzemí tak stále nabízí řadu nezodpovězených otázek.

Použitá literatura uvedena na webu Živy. K dalšímu čtení např. Živa 2008, 2: 63–64; 2012, 3: 131–132; 2015, 5: 263–266; 2017, 5: 213–217; 2018, 6: 325.

Vladimír Vrabec

Za roháči na Borneo

Věnováno památce Jiřího Hroníka, mého souputníka při cestě na Borneo.

Před 15 lety jsme s kolegy rozebírali, jaké výpravy bychom rádi uskutečnili, a debata se stále stáčela na tropický prales a motýly – vidět tak létat nějaké druhy velkých ptakokřídleců, otakárků a jiných, které známe z fotografií nebo z nabídky faremních odchovů na výměnných dnech, ale pouze jako preparáty. Potkat masožravé láčkovky rodu *Nepenthes*, vidět rostlinu s největšími květy (*Rafflesia*), zoborožce nebo orangutana v jejich přirozeném prostředí... A tak se stalo, že jsme se ve čtyřech účastnících sešli začátkem března v letadle mířícím do Kota Kinabalu ve státě Sabah, jednoho ze 13 států konstituční monarchie Malajsie. Do země pralesů a hor, na ostrov Borneo nebo chcete-li Kalimantan, mimo jiné s cílem navštívit okolí nejvyšší hory ostrova Gunung Kinabalu, která ční do výše 4 095 m n. m. Aniž bych s tím počítal, zavítal jsem zároveň do země s prakticky nejvyšší diverzitou brouků čeledi roháčovití (Lucanidae). Vzhledem k tomu, že nyní pandemie covidu-19 velmi zkomplikovala cestování a je čas třídit cestovní deníky a fotografie, rozhodl jsem se o zkušenosti z této cesty podělit s čtenáři Živy.

Z českých luhů a hájů prakticky všichni znají našeho největšího brouka, chráněného roháče obecného (*Lucanus cervus*), ale kolik občanů státu ho někdy vidělo živého a případně kolikrát za život se jim to podařilo, pokud nejsou entomology nebo nebydlí v některé pro roháče velmi příznivé lokalitě. Přitom tento brouk není na vhodných místech Čech ani Moravy vzácný a na řadě míst lze po konci období jeho

aktivity na zemi posbírat uhynulé a někdy i dobře zachované exempláře. Individuální ochrana a postihování sběratelů za držení jednotlivých brouků jsou v případě tohoto druhu dost nesmyslné, protože jedinou funkční aktivitou, která zajistí jeho přežívání, je uchování rozvolněných a prohrátých porostů dubu a jiných listnáčů

s jistým podílem přestárých stromů a ponechání dřevní hmoty a pařezů na místech, kde je tento druh přítomen. Změna zákona ve směru k větší ochraně stánovišť a ne jednotlivých brouků je nanejvýš žádoucí. Na území České republiky se vyskytuje 6 dalších druhů čeledi roháčovití z pěti rodů, ale to ví již jen menšina obyvatel se zájmem o přírodu. Některé z nich jsou nepoměrně vzácnější než roháč obecný.

Na Borneu ale roháčů žije více než 140 druhů ve 21 rodech, přičemž přesné číslo je obtížné stanovit, protože počet není konečný a stále jsou popisovány další taxony na různých úrovních. Zejména u menších a nenápadnějších příslušníků čeledi prales jistě nevydal všechna svá tajemství. Jiné revize naopak dříve popsány taxony synonymizují. Přispívá k tomu úžasná vnitrodruhová variabilita roháčů, která se mimo jiné projevuje velikostí a utvářením kusadel samců (viz obr. 6). Shodou okolností pohoří Kinabalu a jeho předhůří (Crocker range) představuje oblast nejbohatší na roháče v rámci celého ostrova, dokonce s výskytem několika endemitů, takže kromě pozorování pro nás jinak cílových motýlů jsme na první roháče narazili hned druhý den pobytu. Setkali jsme se s nimi pak celou dobu, kterou jsme v okolí Kinabalu strávili. Po přesunu na jiná místa ostrova jsme již roháče nepozorovali. Zmínit se v tomto článku samozřejmě mohou jen o některých z nich. Osobně jsem viděl druhy rodů *Aegus*, *Cyclommatus*, *Odontolabis*, *Serrognathus* a *Velutinodorcus*.

Začneme těmi nej, což jsou pro sběratele zástupci rodu *Odontolabis*. Velikostí i zbarvením zaujme *O. femoralis*, který jsme v poddruhu *O. femoralis waterstradti*