

Česká zemědělská univerzita v Praze

Fakulta agrobiologie, potravinových a přírodních zdrojů

Katedra zoologie a rybářství



**Fakulta agrobiologie,
potravinových a přírodních zdrojů**

Troglobiontní fauna Indonésie

Bakalářská práce

Václav Hořejší

Chov exotických zvířat

doc. Ing. Jiří Patoka, PhD., DiS.

© 2023 ČZU v Praze

Čestné prohlášení

Prohlašuji, že svou bakalářskou práci "Troglóbiontní fauna Indonésie" jsem vypracoval samostatně pod vedením vedoucího bakalářské práce a s použitím odborné literatury a dalších informačních zdrojů, které jsou citovány v práci a uvedeny v seznamu literatury na konci práce. Jako autor uvedené bakalářské práce dále prohlašuji, že jsem v souvislosti s jejím vytvořením neporušil autorská práva třetích osob.

V Praze dne 20.4.2023

Poděkování

Rád bych touto cestou poděkoval mému vedoucímu doc. Ing. Jiřímu Patokovi, PhD., DiS, za jeho věcné připomínky a přínosné komentáře při vedení mé práce. Dále děkuji mé rodině za podporu při studiu.

Troglobiontní fauna Indonésie

Souhrn

Jeskyně a podzemní prostory jsou z hlediska biodiverzity velmi zajímavým prostředím, kde organizmy nabývají na první pohled podivných, ale přesto charakteristických podob jako je ztráta pigmentu či prodloužení končetin a redukce zrakového aparátu. Tato bakalářská práce se v první části věnuje popisu kavernikolních, tedy jeskynních, druhů a jejich dělení na trogloxény, troglofilly a troglobionty dle jejich způsobu života. Dále se věnuje popisu morfologických změn, které tyto organizmy musely prodělat, aby se adaptovaly na život v podzemí. Práce se dále věnuje popisu zoogeografie Indonésie a jejímu rozdělení na jednotlivé zoogeografické regiony: Sundaland, Wallacea a Sahul a souhrnným způsobem se snaží kompilovat všechny doposud popsané druhy obratlovců i bezobratlých, které se vyskytují v jednotlivých oblastech.

Klíčová slova: jeskyně; podzemí; obratlovci; bezobratlí; jihovýchodní Asie; kras

Troglobionts of Indonesia

Summary

Caves and underground spaces are very interesting environments from the point of view of biodiversity, where organisms take on strange, but nevertheless characteristic forms, such as loss of pigment or elongation of limbs and reduction of the visual apparatus. The first part of this bachelor thesis is devoted to the description of cavernicolous, or so-called cave-dwelling, species and their sorting to troglonemes, troglonemes and troglonemes according to their way of life. Further, it describes the morphological modifications that helped these organisms to adapt to life underground. The thesis proceeds to describe the zoogeography of Indonesia and including different zoogeographic hotspots of Sundaland, Wallacea and Sahul, and attempts to compile in a comprehensive way a list of all formally described vertebrate and invertebrate species that occur in each region.

Keywords: caves; underground; vertebrates; invertebrates; Southeast Asia; karst

Obsah

1	Úvod	10
2	Cíl práce	11
3	Jeskynní druhy	12
3.1	Praví troglobionti	13
3.2	Příležitostní troglobionti	16
4	Zoogeografické rozdělení Indonésie	19
4.1	Jeskynní biotop	21
4.2	Sundaland	22
4.2.1	Obratlovci	23
4.2.1.1	Suchozemské druhy	23
4.2.1.2	Vodní druhy	24
4.2.2	Bezobratlí	25
4.2.2.1	Suchozemské druhy	25
4.2.2.2	Vodní duhy	28
4.3	Wallacea	29
4.3.1	Obratlovci	30
4.3.1.1	Suchozemské druhy	30
4.3.1.2	Vodní druhy	31
4.3.2	Bezobratlí	31
4.3.2.1	Suchozemské druhy	31
4.3.2.2	Vodní druhy	34
4.4	Sahul	35
4.4.1	Obratlovci	36
4.4.1.1	Suchozemské druhy	36
4.4.1.2	Vodní druhy	37
4.4.2	Bezobratlí	37
4.4.2.1	Suchozemské druhy	37
4.4.2.2	Vodní druhy	38
5	Závěr	40
6	Literatura	41

1 Úvod

Jeskyně a podzemní prostory jsou z hlediska biodiverzity velmi zajímavým prostředím, kde organizmy nabývají na první pohled podivných, ale přesto charakteristických podob jako je ztráta pigmentu či prodloužení končetin a redukce zrakového aparátu (Vandel 1965). Přestože lidstvo je s jeskyněmi spjato již od pravěku, vědci nepředpokládali, že by se zde mohli vyskytovat živočichové. To se změnilo až v roce 1832, kdy byl objeven první jeskynní brouk *Leptodirus hochenwartii* (Schmidt, 1832) (Polak 2005). Schmidt provedl v dalších letech mnohé expedice, při kterých bylo popsáno množství dalších druhů z mnoha taxonomických skupin (Polak 2005). Opravdový rozmach biospeleologie, jak tento nově vzniklý obor v roce 1904 nazval francouzský vědec Armand Viré, nastal v první polovině 20. století (Vandel 1965) a pokračuje do teď, což dokazují mnohé nové objevy. Za první výzkumníky a zakladatele tohoto oboru lze považovat francouzské vědce René Gabriel Jeannela a Alberta Vandela (Beron 2015).

Oblast Indonésie je velmi rozmanitá a diverzifikovaná jak z hlediska fauny, tak flory. Této skutečnosti si poprvé všiml Alfred Russel Wallace, a to již v roce 1858. Stejně jako pro Charlese Darwina byl stěžejní výzkum souostroví Galapág, pro Wallace to byla právě oblast Indonésie. Z hlediska zoogeografie se dnes tato oblast člení na tři menší oblasti: Sundaland, Wallaceu a Sahul. Pro toto rozdělení byla podstatná právě Wallaceova práce, kterou později rozšířilo několik dalších vědců (Lohman et al. 2011).

Unikátnost jednotlivých oblastí se promítá i do jeskyní, které jsou na jednotlivých ostrovech vcelku hojné (Balazs 1968). Oblast se dočkala prvních expedic již v první polovině 20. století, avšak nebyly příliš důkladné a nebylo jich mnoho, neboť se tito první výzkumníci spíše zaměřovali na mnohem dostupnější jeskyně Evropy či Ameriky (Beron 2015). Beron (2015) zmiňuje, že rozsáhlejší výzkumy indonéské oblasti začali probíhat až po roce 1960. Jak již bylo zmíněno, výzkum probíhá dodnes a téměř každá expedice popisuje nové druhy a s rozvojem moderních technologií se znalosti druhů v této oblasti dále prohlubují.

„The western and eastern islands of the Archipelago, as here divided, belong to regions more distinct and contrasted than any other of the great zoological divisions of the globe. South America and Africa, separated by the Atlantic, do not differ so widely as Asia and Australia.“

-Alfer Russel Wallace, 1860

2 Cíl práce

V této práci byl rešeršním způsobem vytvořen kompilát všech dosud vědecky popsaných druhů bezobratlých i obratlovců obývajících jeskyně v Indonésii. Zároveň byly zmíněny i známé vzorky, ke kterým dosud nebylo vědecké jméno přiřazeno (např. švábi rodu *Nocticola*). Rozložení druhů mezi jednotlivými živočišnými skupinami bylo referováno i s ohledem na potenciální množství předpokládaných a dosud neobjevených taxonů. U vybraných druhů bylo blíže pojednáno o jejich biologii, ekologii a životních nárocích.

3 Jeskynní druhy

Jeskynní a podzemní prostory patří k jednomu z nejnáročnějších prostředí pro život. I přes nepříznivé podmínky, stálou tmou, téměř žádné primární producenty a omezené zdroje se zde vyvinula rozmanitá skupina organismů obývajících tento podzemní ekosystém. U těchto druhů se postupem času vyvinuly různé morfologické a fyziologické znaky, které jsou specifické právě pro tyto ekosystémy. Velká část jeskynních druhů ztrácí pigmentaci a redukuje se u nich zrak, oba znaky nepotřebné pro život ve tmě. Objevují se u nich prodloužené končetiny a různé přívěšky na těle, které jim pomáhají orientovat se ve tmě (Vandel 1965). V rámci fyziologických změn oproti epigeickým žijícím živočichům můžeme mluvit o výrazně pomalejším metabolismu a kvůli snížené možnosti primární produkce převažuje v jeskynních prostorech saprofágie a predace (Vandel 1965; Barr 1968).

O popis jeskynních druhů a jejich klasifikaci dle jejich vztahu s podzemními prostory se v 19. a později 20. století zasloužilo několik zoologů. Zprvu klasifikace nereflektovaly ekologii jednotlivých druhů a vědci považovali temnotu jako primární princip pro rozdělení organismů. Nejčastěji užívanou terminologii zavedl Schiner (1854), který založil svou práci na vztahu mezi jednotlivými druhy a jeskynním prostředím. Racovitza (1907) tuto terminologii později rozšířil o menší úpravy a tato je hojně užívána dodnes. Z této terminologie vychází tři kategorie živočichů: trogloxén, troglofil a troglobiont. Trogloxén je takový živočich, který se do jeskyně dostává vcelku náhodou, kvůli potravě, kvůli vlhkosti či zde hledají krátkodobý úkryt, ale dlouhodobě se zde nezdržuje. Trogloxéni nemají žádné adaptace pro život v jeskyních a zpravidla je najdeme pouze u vstupu do jeskyně. Troglofilové podzemní prostory již vyhledávají, dlouhodobě se zde zdržují a objevují se u nich prvotní adaptace na život v temnotě. Troglofilní organismy se mohou vyskytovat i mimo jeskynní prostory a v podzemí nevytváří trvalé populace. Troglobiont je poté takový živočich, který žije výhradně v podzemních prostorech a je vysoce adaptovaný pro život v jeskyních (Sket 2008).

K dalšímu rozšíření Schiner-Racovitzovy klasifikace přispěl Pavan (1944), který po nejasné definici troglofilních organismů přišel se svou vlastní klasifikací a uvádí termíny: troglosseni, subtroglofil, eutroglofil a troglobi (Tabulka 1). Dále pak přidává dva nové termíny: parassiti a guanobi, tedy parazity jeskynních organismů a živočichy osidlující guáno. Ruffo (1957) později doplňuje tuto klasifikaci o přesnější definice těchto termínů. Jejich klasifikace se však příliš neujala a byla využívána především v italské odborné literatuře.

Tabulka 1: Rozdělení podzemních organismů dle Pavana, převzato z Vandel (1965)

Kavernikolní organismy	Náhodně	Bez tolerance	Bez reprodukce	Eutrogloxén
			S reprodukci	Subtrogloxén
		S tolerancí	Bez reprodukce	Afyletický trogloxén
			S reprodukci	Fyletický trogloxén
	Vlastní rozhodnutí	Fakultativní	Bez reprodukce	Subtroglofil
			S reprodukci	Eutroglofil
Obligátní		S reprodukci	Troglobit	

Sket (2008) upřesňuje kategorii subtroglafilních organismů jako organizmy, které obývají jeskyně a podzemní prostory pouze dočasně jako úkryt, ať už na denní bázi, sezonně či je některý z jeho životních cyklů vázán na jeskynní prostředí. Potravu si subtroglafilové obstarávají mimo podzemní prostory. Eutroglafilní organizmy jsou poté takové organizmy, které žijí v epigeickém prostředí, ale v hypogeickém prostředí jsou schopny žít a rozmnožovat se. Takové organizmy mají šanci stát se postupem času troglobiontními.

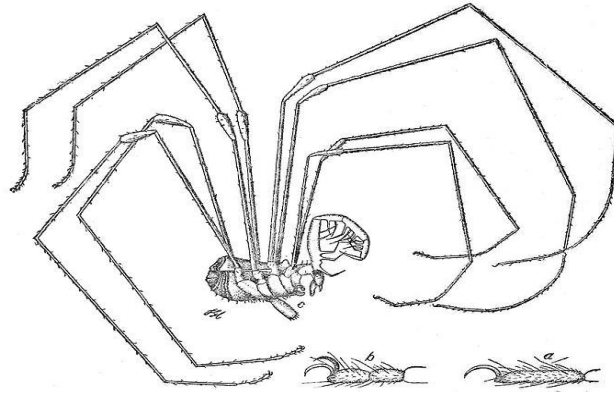
Christiansen (1962) se svým rozdílným přístupem ke klasifikaci představil termín troglomorfie, kterým vysvětluje morfologické změny spojené s adaptací na jeskynní prostory. Rozdělil organizmy na epigiomorfní, ambimorfní a troglomorfní s ohledem na to, jak moc se jejich morfologie přizpůsobila podmínkám podzemí. Christiansen tak určuje morfologii jako hlavní faktor pro klasifikaci jeskynních živočichů oproti klasické klasifikaci, která jako hlavní faktor považuje ekologické vztahy živočicha a prostředí.

Za další kategorií jeskynních živočichů lze považovat čistě vodní neboli akvatické organizmy a označujeme je za stygobionty. Z obratlovců mezi ně patří ocasatí obojživelníci a ryby (Durand 2005; Wilkins 2005), z bezobratlých poté korýši, měkkýši a mnohé druhy mikroorganismů (Culver 2005; Hobbs III 2005). Stygobionti jsou zastoupení ve větším počtu v tropických a subtropických krasech (Wilkins 2005).

3.1 Praví troglobionti

Za pravé troglobionty lze považovat pouze živočichy, kteří trvale osidlují jeskynní a podzemní vody a prostory. Taxonomicky mezi troglobitické organizmy patří Amphipoda (různonožci), Araneae (pavouci), Caudata (ocasatí), Coleoptera (brouci), Collembola (chvostoskoci), Copepoda (klanonožci), Decapoda (desetinožci), Diplopoda (mnohonožky), Diplura (vidličnatky), Gastropoda (plži), Isopoda (stejnonožci), Teleostei (kostnatí) a Tricladida (trojvětvevní). Menší zastoupení poté mají Acarina, Bathynellacea (bezkrunýřky), Blattodea (švábi), Bivalvia (mlži), Diptera (dvoukřídlí), Hirudinea (píjavice), Chilopoda (stonožky), Mysidacea (vidlonožci), Nematoda (hlístice), Nemertea (pásnice), Oligochaeta (máloštětinatci), Onychophora (máloštětinatci), Opiliones (sekáči), Orthoptera (rovnokřídlí), Ostracoda (lasturnatky), Palpigradi (štírenky), Pauropoda (drobnušky), Pedipalpi (krátkochvosti), Polychaeta (mnohoštětinatci), Rhabdocoela (rovnotřevní), Scorpionida (veleštírovití), Spelaeogriphacea (jeskyňovci), Thermosbaenacea (vřídlovky) a Thysanura (šupinušky). Stejně jako na povrchu převažují v jeskynních prostorech členovci a nejvyšší zastoupení mají brouci (Barr 1968).

Z hlediska morfologie prodělali praví troglobionti největší změny ze všech kavernikolních živočichů. Praví troglobionti jsou, co se velikosti týče, zpravidla větší než jejich epigeální příbuzní ze stejných čeledí. Například chvostoskok *Heteromurus longicornis* (Absolon 1900) je největší ze všech Collembola (Vandel 1965). Větší velikost ale není pravidlem. Jeskynní druhy některých stejnonožců jsou mikroskopické a tyto rozdíly ve velikosti, ať už zvětšení či zmenšení oproti epigeickým druhům ukazují na vysokou míru diference v takovémto prostředí (Vandel 1965).

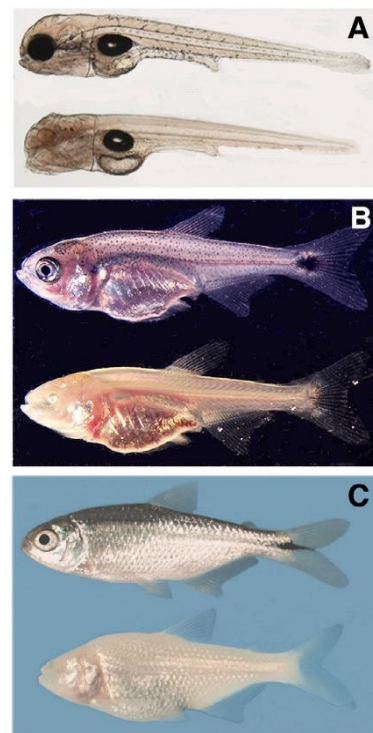


Obr. 1 *Phalangodes armata* Tellkampff, 1844; Autor: Packard 1888

S ohledem na tvar těla lze říct, že kavernikolní živočichové mají užší tělo a delší a užší končetiny než epigeální živočichové. Je nutno podotknout, že ne všichni kavernikolní živočichové si vyvinuli tento morfologický znak a zpravidla se vyskytuje pouze u skupin organismů, které tyto znaky mají i v epigeické formě (obr. 1). Kavernikolní živočichové tak pouze zvýrazňují tyto znaky. Kavernikolní druhy, jejichž příbuzné epigeické formy mají krátká zavalitá těla a krátké končetiny, mají normálně vypadající končetiny (Vandel 1965).

Důležité je zmínit, že u většiny troglobiontních živočichů dochází k částečné či úplné depigmentaci, což je nejklaštější morfologická změna troglobiontů (Vandel 1965). Spolu s depigmentací dochází u kavernikolních živočichů ke ztenčování a zjednodušování kutikuly (obr. 2). Kavernikolní živočichové si tuto regresivní změnu mohou dovolit, jelikož žijí v naprosté tmě, avšak při vystavení světlu s UV složkou může dojít až k jejich úhynu. Dle Vandela (1965) je pro kavernikolní ploštěnky světlo natolik škodlivé a reagují na něj tak rychle, že je náročné je vůbec vyfotografovat. U velké většiny druhů kavernikolních živočichů je pak pozorována negativní fototaxe, tedy vyhledávání nižší intenzity světla, jako adaptace na negativní účinky světla u depigmentovaných živočichů. Opak, tedy pozitivní fototaxe, je u kavernikolních organismů pozorována jen výjimečně (Vandel 1965). Spolu se ztrátou pigmentace převážně způsobenou ztenčením kutikuly lze pozorovat, že kavernikolní živočichové špatně snášejí prostředí s nízkou vzdušnou vlhkostí.

V návaznosti na depigmentaci lze dále pozorovat částečnou či úplnou ztrátu zraku a u některých dokonce chybí zrakový aparát, avšak nelze to brát jako pravidlo. Barr (1965) uvádí jako příčinu ztráty zraku i ztrátu pigmentace mnoho evolučních teorií jako lamarckismus, darwinismus i ortogenetické teorie. S jistotou lze říct, že se znovu jedná o jednu z klasických morfologických změn troglobiontů. I přes ztrátu zraku však troglobiontní



Obr. 2 Porovnání epigeické a hypogeické formy rodu *Astyanax*. Lavální stadia (A), mladí dospělci (B) a dospělci (C).

Autoři: A. Strickler (A) a Y. Yamamoto (B, C); převzato z Jeffery et al. (2016)

organizmy nejsou zcela lhostejní vůči světlu a výše zmíněná letální reakce na světlo toho může být příkladem. U mnohých ryb a vodních živočichů (např.: korýšů, chvostoskoků, ale i vodních larev hmyzu) je pak dále pozorována dermatoptická citlivost na světlo, schopnost reagovat na světlo pomocí receptorů v kůži. Tuto vlastnost pozoruje například Ginet (1960) u korýšů rodu *Niphargus* Schiödte, 1849. Breder a Rasquin (1950) dále ukazují, že reakci na světlo lze ovlivnit zakrytím tkáně pokožky nad oblastí šišinky a dokazují tak její roli ve vnímání světla. Tento fakt dokazují na několika druzích ryb, jak epigeických, tak hypogeických (Vandel 1968).

Je nutné také zmínit, že podzemní prostory jsou místa chudá na živiny. Tato skutečnost je další překážka, se kterou se musely troglobiontní organizmy vypořádat. Primární producenti se v podzemních prostorech vyskytují pouze blízko jejich vstupu a živiny jsou tak hlouběji do těchto prostor zanášeny ve velké míře vodou, méně pak vzduchem. Charakteristickým znakem výskytu většiny živin je pak jeho nepředvídatelnost. Dle Barra (1968) se vodou tekoucí do jeskyní dostává velké množství rostlinné organické hmoty, bez které by byly jeskyně „biologickou pouští“. Jedná se o mikroskopické částice již rozložené organické hmoty, mikroskopické organizmy, ale i o biologickou hmotu v podobě listů, větví a klád. Objem a velikost materiálu je přímo závislá na velikosti toku, který se do jeskyně vnořuje a záleží také na ročním období, protože některé ponorné potoky a řeky mají fluktuující průtoky v průběhu roku (Barr 1968). Ani listů ani dřevo se však nedostanou v jeskyních daleko od místa zanoření potoka a brzy se mění na drobnější částice, které se mohou dostávat do hlubších částí jeskyní (Culver & Pipan 2009). Voda se také do jeskyní dostává průtokem skrz zeminu procesem, který se označuje jako perkolace. Taková voda s sebou při průtoku zeminou strhává různé organické sloučeniny, které vznikly rozkladem rostlin a živočichů v zemině a na povrchu (Culver & Pipan 2009). Dalším zdrojem potravy pro vyšší živočichy mohou být chemoautotrofní organizmy, které získávají energii z chemických vazeb nezávisle na světle. Dle Bennetta a Engelové (2005) se nejčastěji se jedná o oxidaci síry. Vzduch a gravitace do jisté míry také přináší do jeskyní živiny. Vzduch je tam zanáší v podobě prachu a lehkých organických částic a gravitací se poté myslí například nemožnost útěku zvířat, která náhodou vstoupila či spadla do jeskynních prostor a již se nemohla dostat ven. Účelný pohyb zvířat je také jeden ze způsobů, jak se do jeskyní dostávají živiny. Zvířata, která se běžně vyskytují v jeskyních přináší do těchto prostorů mnoho biologického materiálu. Velkou roli v tomto způsobu pohybu živin hrají netopýři, jejichž guáno je využíváno jako potrava. Této skutečnosti si všiml již Pavan (1944), když rozšiřoval Schiner-Racovitzovu klasifikaci jeskynních živočichů a tyto živočichy označil za guanobi. V jeskyních, kde se pravidelně vyskytují velké kolonie netopýřů vytváří guáno takové vrstvy, že se v nich dokážou uživit rozsáhlé kolonie bezobratlých živočichů a tyto kolonie bezobratlých jsou typické pro tropické jeskyně (Culver & Pipan 2009). Tito bezobratlí dále tvoří základ potravního řetězce pro další kavernikolní živočichy. Přestože se v guánu vyskytují druhy, které nánosy tohoto biologického odpadu téměř nikdy neopouští, i ostatní kavernikolní živočichové do jisté míry tento materiál využívají, pokud dojde k nedostatku jejich běžné potravy. Kořeny také mohou mít určitou roli v dopravování živin do mělkých podzemních prostorů, například do lávových tunelů na Havaji (Culver & Pipan 2009).

Jak již bylo zmíněno množství živin v podzemních prostorech je omezené, fluktuující a často nepředvídatelné, závislé na vnějších faktorech a troglobiontní organizmy se těmito faktorům museli přizpůsobit (Culver & Pipan 2009). Dříve se vědci domnívali, že právě

potravní omezení je příčinou malé velikosti, a že kavernikolní živočichové jsou schopni přežít jen díky svému pomalému metabolismu. Vandel (1965) zmiňuje pokusy Gineta který choval jedince druhu *Niphargus virei* Chevreux, 1896 po dobu 2 let, kdy jediná potrava, kterou jedinec pozřel byl jeden z jeho druhů. Dále zmiňuje podobný experiment, který provedl Packard v roce 1886, podle kterého udržel na živu jeskynní rybu *Amblyopsis spelea* DeKay, 1842 po dobu 2 let, přestože jí nebyla podána žádná potrava. Vandel však zmiňuje, že tyto experimenty by měli být brány s jistou dávkou opatrnosti. Dlouhodobý půst zdaleka není výsadou kavernikolních živočichů a odolnost vůči hladovění je přítomna téměř u všech chladnokrevných živočichů. Je složité zobecnit všechny změny, které si kavernikolní živočichové vyvinuli jako obranu proti hladovění a je nutno také podotknout, že s rozvojem průzkumu jeskyní a s naším větším chápáním o procesech, které se zde odehrávají není výživa kavernikolních živočichů až takovou záhadou. Dá se říct, že druhy žijící v jeskyních se stávají do jisté míry potravními oportunisty a využívají maximum všech jim dostupných zdrojů potravy a živin (Vandel 1965; Culver & Pipan 2009).

Konkurence v podzemních prostorech paradoxně není až tak výrazná. Pouze málo druhů je stenofágních a kvůli nedostatku potravy se valná většina druhů stává potravními oportunisty (Vandel 1965). Přesto jsou některé druhy kavernikolních živočichů specializované na konkrétní typ potravy. Barr (1968) tyto specializace ukazuje na několika družích čeledi střevlíkovitých, přímo pak na podčeledi Trechinae, u které uvádí soužití až čtyř zástupců této podčeledi v jedné jeskyni.

Výčet morfologických změn by však mohl být rozsáhlý a vysoce přesáhnout rozsah této práce. Ve zkratce lze říct, že praví troglobionti jsou specifikované druhy, které ve velké míře podlehly četným morfologickým změnám, aby se přizpůsobily náročným podmínkám které panují v podzemních prostorech a vytvořili tak unikátní životní formy (Ginet 1960; Vandel 1965; Poulson & White 1969; Culver & Pipan 2009).

Jeskyně a převážně jejich nejhlubší části, jsou do jisté míry izolované. Troglobionti se v jeskyních začínají vyskytovat až po prvotním rozvoji krasových oblastí. Ve vznikající krasové oblasti chybí dostatek vstupů do podzemních prostor a živočichové se tak nemají jak do podzemí dostat. Až ve chvíli, kdy je krasová oblast alespoň částečně rozvinutá začíná její kolonizace. V poslední fázi vývoje krasové oblasti dochází díky erozi k izolaci jednotlivých jeskyní tím, jak je spojení mezi nimi přerušeno. Schopnost pohybu mezi jednotlivými jeskyněmi také záleží na velikosti troglobionta. Menší druhy, například roztoči a chvostoskoci, jsou mnohem více rozšíření než velké druhy troglobiontů. Menší druhy využívají více cest, jako například prasklinky ve stěnách jeskyní a do jisté míry se mohou přesouvat i podpovrchovou vodou a zeminou mimo jeskyně (Poulson & White 1969).

3.2 Příležitostní troglobionti

Praví troglobionti nejsou jedinými obyvateli jeskyní. Právě příležitostní troglobionti, trogloxéni a troglofilové, doplňují tento zajímavý ekosystém.

Jak již bylo zmíněno v předchozích kapitolách, některé druhy příležitostných troglobiontů, zejména pak trogloxéni, se do jeskyní dostávají velmi často i náhodou. Někteří jedinci do jeskynních prostorů mohou zavítat kvůli potravě či při vyhledávání dočasného úkrytu. Dle Culvera a Pipanové (2009) je výčet takovýchto nahodilých návštěvníků vcelku rozsáhlý. Z běžných savců to mohou být lišky, vlci, domestikované ovce, a dokonce byli pozorovány i případy kdy se v ústí jeskyní objevili afričtí sloni. Na těchto příkladech lze vidět proč Barr (1968) označuje trogloxény za „accidentals“ – nahodilí. Jak bylo zmíněno v předchozí kapitole, někteří z těchto nahodilých návštěvníků může posloužit jako zdroj živin, pokud se již z jeskyně nedostanou.

Trogloxénní živočichové jsou ale z definice takové druhy, které nedokončí celý svůj životní cyklus v jeskyních. Klasickým příkladem mohou být netopýři (Microchiroptera). Někteří kaloňovití (Megachiroptera) se v jeskyních také vyskytují, ale v daleko menší míře než netopýři, protože kaloňovití se orientují převážně zrakem, a proto se vykytují pouze u ústí jeskyní nebo v jeskyních kde je dostatek světla, aby se dostali dovnitř a ven. Dle Murrayové a Kunze (2005) téměř polovinu všech druhů netopýřů lze nalézt v jeskyních a téměř všude kde jsou jeskyně najdeme i netopýry. Rozšíření jednotlivých druhů poté záleží na jejich specifické ekologii. Netopýři využívají jeskyně jako místo úkrytu převážně pro stálost tohoto prostředí a zároveň poskytují úkryt před možnými predátory. Stálost prostředí, tedy relativní chlad a vlhkost, je pro netopýry velmi důležitá vlastnost jeskyní (Murray & Kunz 2005). Netopýři mají díky svým velkým křídélům velký povrch vůči velikosti těla. To s sebou nese fakt, že netopýři ztrácejí velké množství vody odparem. Při nízké vzdušné vlhkosti mohou ztratit až 30 % své váhy za den kvůli odparu (Murray & Kunz 2005). Jeskynní prostředí umožňuje netopýřům jednodušší termoregulaci. Klasicky se netopýři v období hibernace shlukují do kolonií (obr. 3), které jim pomáhají zachovávat teplo. Některé druhy, například listonos kalifornský (*Macrotus californicus* Baird, 1858) vyhledává geotermálně vyhříváné jeskyně, aby šetřil energii. Jeskyně také umožňuje netopýřům utvářet větší sociální skupiny a udržovat stálejší sociální vazby (Murray & Kunz 2005).



Obr. 3 Shluk netopýřů jeskynních *Myotis velifer* J.A. Allen, 1890, Autor: Ariel Leon; Převzato z usgs.org

Netopýři nejsou jedinými živočichy, které bychom mohli označit za trogloxény. Mezi savci takto jeskyně využíval i vyhynulý medvěd jeskynní *Ursus spelaeus* Rosenmüller, 1794, který jeskyně vyhledával jako zimoviště. Jako zimoviště jeskyně vyhledává i mnoho druhů žab a bezobratlých jako například můry *Scoliopteryx ibatrix* (Linnaeus, 1758) a *Triphosa dubitata* (Linnaeus, 1758) (Dubnicka & Płotek 2013).

Mnoho živočichů se vyskytuje u ústí jeskyní a využívají tak částečného úkrytu, které jeskyně poskytují. Několik druhů ptáků často hnízdí v mělkých soumravných zónách jeskyní. Dle Culvera a Pipanové (2009) je jedna z mexických jeskyní, Sotano de Golandrinas, známá pro svou hloubku 512 metrů, pojmenována právě po vlaštovkách, které na stěnách jeskyně hnízdí. V ústích jeskyní se také často vyskytují specialisté-predátoři tohoto prostředí. Známý jsou pavouci rodu *Meta* (obr. 4), kteří si tvoří své sítě v dosahu denního světla a čekají na hmyz, který v jeskyních vyhledává úkryt před venkovními teplotami (Culver & Pipan 2009; Dumnicka & Płotek 2013).



Obr. 4 křižák temnostní *Meta menard* (Latreille, 1804),
Autor: Josef Tecl; Převzato z biolib.cz

Živočichy, které nalezneme dále v jeskyních označujeme za troglify. Takové živočichy lze sice nalézt i mimo jeskyně, ale na povrchu se zdržují ve vlhkých tmavých prostorech či v půdě (Sket 2008). Troglifové jsou defacto předstupeň vývoje pravých



Obr. 5 mločik nuorský *Speleomantes supramontis* (Lanza, Nascetti & Bullini, 1986), Autor: Franco Andreone; Převzato z calphotos.berkeley.edu

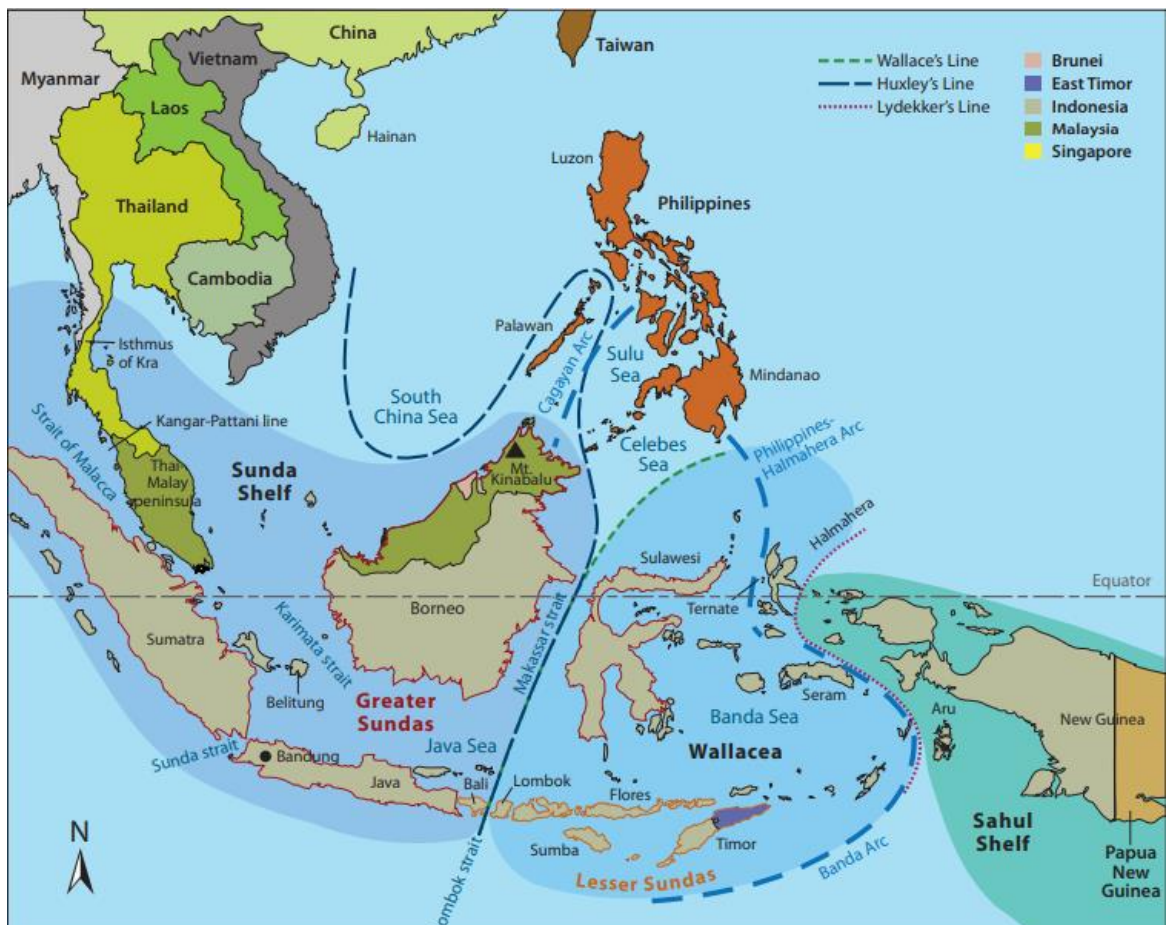
troglontů: pokud v jeskyních zůstanou dostatečně dlouho existuje vysoká pravděpodobnost, že prodělají morfologické změny, díky kterým se stanou troglity. U troglifů nejdříve musí dojít k takzvané „preadaptaci“. Dle Barra (1968) tento termín poprvé užil Davenport už v roce 1903. Dále uvádí, že preadaptace znamená „vývoj určitých znaků, které jsou výhodné pro

určitou skupinu živočichů, aby mohli kolonizovat určité prostředí.“ Teorie preadaptace tak naznačuje, že výskyt živočichů v jeskyních není pouze souhra náhod.

Troglofilové vyhledávají jeskyně pro jejich vlhko a tmu. Troglofilní organizmy můžeme nalézt i na povrchu, a to ve vlhkých a tmavých místech například pod kameny či pod spadlými kmeny. Za troglofilní živočichy lze považovat některé druhy brouků, pavouků či některé druhy mloků (obr. 5) (Barr 1968; Sket 2008).

4 Zoogeografické rozdělení Indonésie

Indonésko-Australská oblast je jednou z nejvíce biologicky rozmanitých tropických oblastí. Skládá se z cca 20 000 větších i menších ostrovů a zahrnuje státy Brunej, Indonésii, Novou Guineu, Filipíny, Singapur, Východní Timur, Malajsii a thajská souostroví. Indonésie k tomuto vysokému počtu ostrovů přispívá nejvíce, a to více než 17 000 ostrovy. K biologické rozmanitosti této oblasti přispívají časté geografické změny tohoto regionu, kterých za posledních 50 milionů let proběhlo velké množství a se stejnou intenzitou pokračují dodnes. Od sopečných erupcí, které formovaly mnoho ostrovů (k roku 2010 bylo aktivních 129 vulkánů (Zaennudin 2010)) až po pohyb tektonických desek, které se zde stýkají hned čtyři: Australská, Pacifická, Filipínská a Euroasijská (Lohman et al. 2011). Díky těmto geografickým změnám mělo mnoho druhů možnost vyvíjet se endemicky. Toto tvrzení podporuje i fakt, že v této oblasti se nachází téměř jedna čtvrtina všech popsanych terestrických druhů (Corlett 2009).



Obr. 6 Mapa Indo-Australské oblasti s vyznačenými zoogeografickými liniemi; Převzato z Lohman et al. (2011)

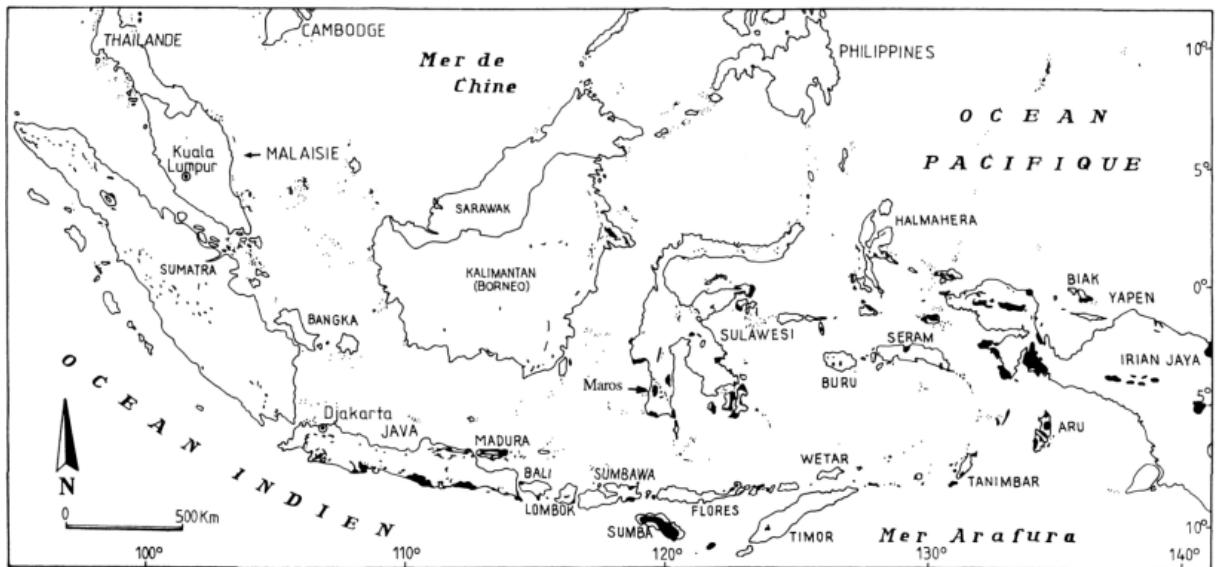
Největší podíl na výzkumu této oblasti měl bezesporu Alfred Russel Wallace. Současník Charlese Darwina, se kterým v roce 1858 napsal článek „*On the tendency of species to form varieties; and on the perpetuation of varieties by natural means of selection*“, který pojednává o evoluci a přírodním výběru. Charles Darwin o rok později dokončuje na základě této práce knihu „*O původu druhů*“. Wallace lze tak považovat za jednoho ze zakladatelů moderní evoluční biologie a biogeografie. Wallace jako jeden z prvních popsal unikátnost této oblasti, která se nyní dělí dle 3 linií: Wallaceova linie, Huxleyho linie a Lydekkerova linie a dle těchto linií na jednotlivé oblasti: Wallacea, Sahul a Sundaland (viz obr. 6) (Lohman et al. 2011).

Právě Wallaceova linie je jedna z nejvýznamnějších a nejznámějších přechodových linií v zoogeografii. Dle Wallace (1860) západní ostrovy od dnešní Wallaceovy linie spadají pod indonéské oblasti a východní ostrovy spadají do australské oblasti a tyto oblasti jsou vůči sobě velmi zoologicky kontrastní. Tento fakt dokazuje na příkladech zástupců z různých tříd živočichů. Například vačnatci jsou dominantními zástupci savců v australské oblasti, avšak v indonéské oblasti není jediný zástupce. Australská oblast je nejbohatší na světě na výskyt papoušků, tropická oblast Asie je naopak nejchudší. Dle něj jsou obě tyto poloviny, Indonéská i Australská velmi homogenní a v obou se vykytují jisté geografické podobnosti, ale co se zoologické podobnosti týče, nemohou být tyto dvě oblasti více rozdílné, byť v nejužším bodě tyto dvě oblasti dělí pouhých 21 kilometrů. Wallace navrhuje jako vysvětlení takovýchto biologických rozdílů tak blízko sebe formováním ostrovů dále od sebe a až jejich přiblížení v nedávné době. Wallaceovu práci a jeho myšlenky později rozšířil Huxley (1868), který také jako první pojmenoval linii mezi současným Sundalandem a Wallaceou za Wallaceovu linii. Wallaceova linie rozšířena o Huxleyho pozorování je označována za Huxleyho linii. Dalším významným biologem, který rozšířil poznatky o této oblasti byl Richard Lydekker, který v roce 1896 ve své knize „*A geographical history of mammals*“ přidává 3. linii dělení, kterou je Lydekkerova linie. Dle Aliho a Heaneyho (2021) by však tato linie měla být nazvaná Heilprin-Lydekkerova linie jako odkaz na práci Angelo Heilprina (1887), který na základě rozšíření pozemních obratlovců jako první nastínil „Austro-Malajskou přechodovou zónu“. Lydekkerova práce později rozšířila Heilprinovu práci a mnohem detailněji popisuje zoogeografii Indo-Australské oblasti. Dá se tedy říct, že z hlediska biodiverzity tvoří Sundaland orientální oblast, Sahul tvoří australskou oblast a Wallacea poté tvoří mix obou (Ali & Heaney 2021). Být tyto linie dělí oblast Indonésie na větší biogeografické celky, nejsou pro živočichy nepřekonatelné. Dle Lohmana et al. (2011) byly obě tyto linie v minulosti několikrát překročeny různými druhy, převážně pak ptáky a některými brouky.

Samotné linie zoogeografického dělení ani jimi vytvořené oblasti nelze považovat za ustálené. Neustávající výzkum Indo-Australské oblasti v minulosti i v současnosti, převážně pak v posledním desetiletí vedl k četným návrhům pro úpravu polohy zoogeografických linií. Někteří zoologové zabývající se touto problematikou například navrhují rozdělení současných zoogeografických oblastí na menší celky či podoblasti (Ali & Heaney 2021).

Neustálé geologické změny v indonéské oblasti spolu s vysokými vrstvami sedimentů, které dosahují v některých místech až 15 kilometrů, dali za vznik krasovým oblastem rozsetých po mnohých ostrovech (obr. 7). Kvůli složité geologické minulosti této oblasti není možné vyvodit komplexní analýzu krasových oblastí, protože jsou často velmi daleko od sebe. Lze však říct, že velká část krasových oblastí vznikala v době pleistocénu. Velký podíl na tvorbě

krasových oblastí v Indonésii má kromě geologie této oblasti také klimatické podmínky. Tropické podmínky, tedy vyšší stálá teplota kolem 26 °C a obzvláště pak vysoká vlhkost a vysoký úhrn srážek. V průměru to může být až 2400 mm za rok, přičemž většina tohoto srážkového úhrnu se koncentruje od prosince do března, do období monzunů. Takovéto množství spadlé vody má poté logicky v krasové oblasti velký vliv na erozi a utváření krajiny. Obecně lze říct, že se indonéské krasové oblasti liší od evropských a amerických krasových oblastí svou velikostí a formou. Krasová oblast odráží klimatické podmínky daného regionu a pro tropické krasové oblasti, tedy i ty indonéské, jsou typické spíše vystupující krasové prvky, například krasové kopce, než propadliny a krasové prvky zasahující pod povrch. Takovéto krasové prvky jsou následkem vyzdvižení usazenin nad hladinu moře pomocí pohybu tektonických desek (Balazs 1968).

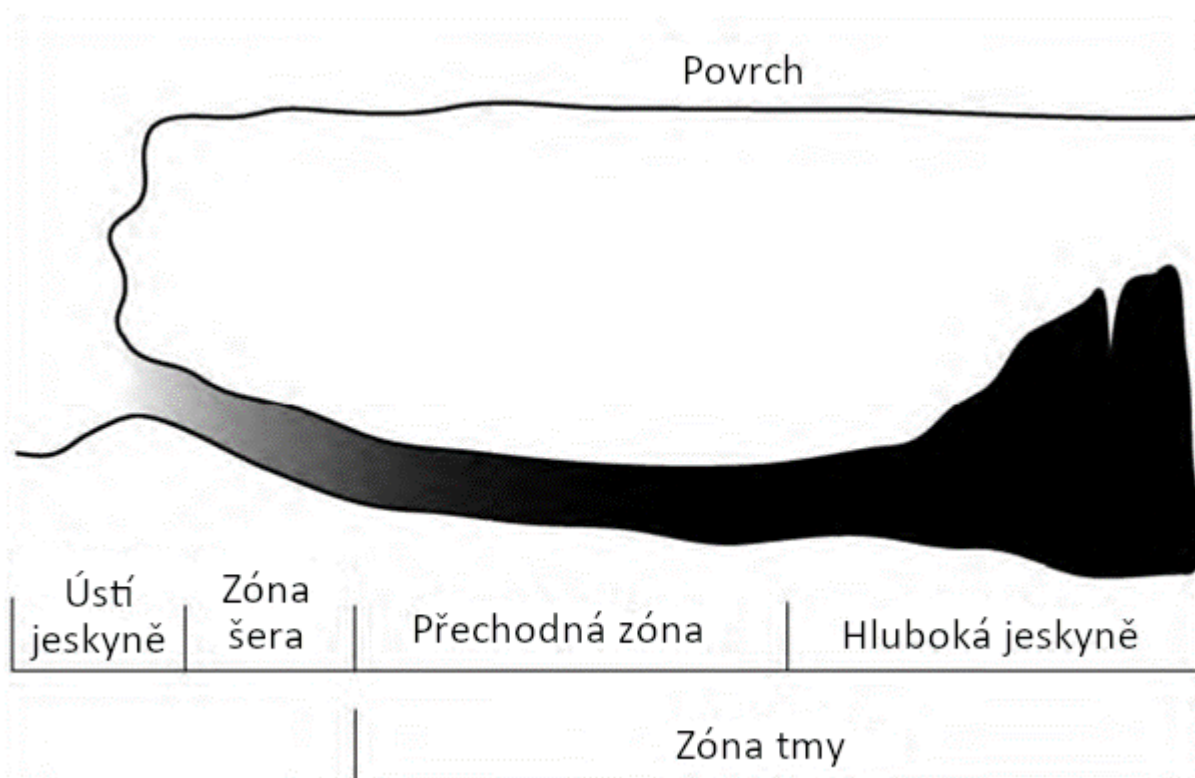


Obr. 7 Mapa hlavních krasových oblastí Indonésie, Převzato z Leclerc et al. (2001)

4.1 Jeskynní biotop

Prostředí jeskyní se dá rozdělit na několik zón. Samotné ústí jeskyně, zóna šera u vstupu do jeskyní, střední, přechodná zóna trvalé tmy s proměnlivou teplotou a nejhlubší, zóna trvalé tmy v nejhlubší části jeskyně se stálou teplotou. Jak již bylo zmíněno výše, ústí jeskyní a střední zóna je z hlediska biodiverzity nejrozmanitější, obývaná troglonexény a troglófilý. Nejhlubší části jeskyní jsou obývané troglobity (Poulson & White 1969) (obr. 8).

Biotop jeskyní kdekoliv na světě je do jisté míry velmi podobný. Hlavní atributy jeskyní jsou bezpochyby nepřítomnost světla, vysoká a obecně stálá vlhkost a relativně stálá teplota. Jak již bylo napsáno velká část jeskyní trpí na nedostatek živin, které se do jeskyně musí dostat zvenčí. Dle Barra (1968) jsou limitujícím faktorem života v jeskyních vlhkost a přítomnost potravy. Toto tvrzení dokazuje na faktu, že suché, prašné jeskyně jsou zpravidla bez života. Téměř všechny jeskyní biotopy na světě jsou ve větší či menší míře ovlivněny vnějším prostředím a podnebím, ve kterém se nachází. Přestože teplota je v jeskyních do jisté míry stálá, dochází k takzvanému „dýchání jeskyní“, tedy k efektu, kdy se z jeskyně dostává chladný hustý



Obr. 8 Environmentální zóny jeskyně, převzato z Moulds 2013; přeloženo

vzduch a teplý řidší vzduch se naopak dostává dovnitř (Barr 1968). Pokud je venkovní vzduch chladnější než vzduch v jeskyni, toto proudění se otočí. Teplota v jeskyni pak kopíruje roční průměrnou teplotu regionu, ve kterém se nachází, tropické jeskyně se proto vyznačují vyšší teplotou než například jeskyně v mírném podnebném pásu (Barr 1968; Balazs 1968)

4.2 Sundaland

Sundaland je nejzápadnější ze zoogeografických oblastí Indonésie. Jedná se o oblast ležící na eurasijské tektonické desce a sestává ze Sundského šelfu a ostrovů Sumatra, Borneo, Jáva a z Malajského souostroví (Sarr et al. 2019).

Sumatra je ostrov na západě Indonéského souostroví. Na západním pobřeží ostrova se nachází pohoří Barisan, které se táhne po celé délce ostrova. Vrcholky pohoří tvoří převážně sopky z nichž 35 je stále aktivních. I přes výrazný vulkanismus se v tomto pohoří nachází depozity původně mořských usazenin. V Barisanském pohoří se nachází celkem tři větší krasové oblasti. Krasové oblasti Padangské vrchoviny se nachází převážně na východní straně Barisanského pohoří. Největší z krasových oblastí Padangské vrchoviny se nachází na západní straně jezera Singkarak s celkovou rozlohou 50–60 km² (Balazs 1968). Díky erozi je tato oblast rozdělená do bloků. Další významnou krasovou oblast se nachází v pánvi Pajakumbuh. Zde jsou krasové útvary rozsety po celé ploše pánve, neboť vznikaly v době, kdy pánev tvořila deltu prehistorických řek. Netvoří tak souvislou oblast, ale jakési krasové ostrůvky. Třetí krasovou oblastí je poríčí řek Sinamar, Kvantan a Takung. Jedná se o největší krasovou oblast centrální Sumatry. Tuto oblast pojmenovává Balazs (1968) po třech největších řekách této oblasti (Balazs

1968). Co se biodiverzity týče, jsou jeskyně západní Sumatry zřejmě nejvíce prozkoumané z celé jihovýchodní Asie (Deharveng & Bedos 2001; Leclerc et al. 2001).

Jáva je nejprozkoumanějším ostrovem Indonésie. Dle Balazse (1968) tvoří až 4 % tohoto ostrova krasové oblasti dohromady čítající rozlohu kolem 5500 km². Podobně jako na Sumatře i na Jávě je většina pohoří tvořena vulkány, které jsou až 3000 m vysoké. Vulkány tvoří střed jávského pohoří a krasové oblasti se dají rozdělit na skupinu západních krasových oblastí a na skupinu východních krasových oblastí. Nejprozkoumanější krasovou oblastí je Gunung Sewu na východě ostrova a představuje typický kras Jávy. Celková rozloha této oblasti je kolem 1300 km². Hlavní morfologickou strukturou této oblasti jsou krasové kopce jejichž počet se odhaduje až na 40 000, odtud název oblasti (Gunung Sewu v javánštině znamená doslova tisíc hor) (Balazs 1968; Haryono et al. 2017).

Prodloužením osy Sumatra-Jáva se dostaneme k souostroví Malých Sund, které jsou v hlediska zoogeografie rozděleny Wallaceovou linií a do oblasti Sundaland tak spadá pouze ostrovy Bali a Penida. Oba tyto ostrovy jsou geologicky velmi podobné, Bali je pak do jisté míry prodloužení jihozápadní Jávské krasové oblasti. Převážná část ostrova je znovu tvořena vulkanicky a kras tvoří pouhých 85 km². Chybí zde hloubkové krasové prvky jako jeskyně, závrtvy a propasti (Balazs 1968).

Borneo je třetí největší ostrov světa a druhý největší v Indonéském souostroví. Až třetina tohoto ostrova leží na Sundském šelfu a náleží Indonésii. Nazývá se také jako Kalimantan. Největší krasové oblasti se nachází na severovýchodě ostrova. Krasové oblasti zabírají rozlohu mezi 1500 až 2000 km² (Balazs 1968).

4.2.1 Obratlovci

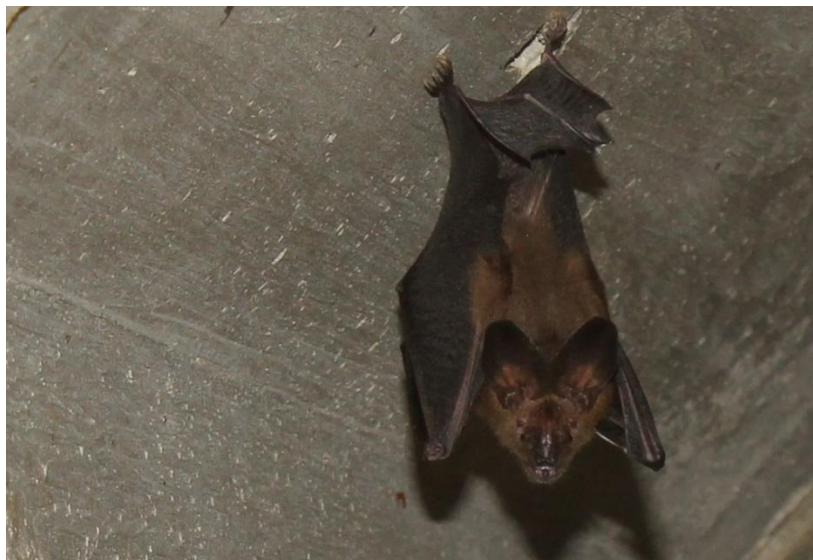
4.2.1.1 Suchozemské druhy

Při popisu biodiverzity Sundalandu, musí se brát v potaz, že byt' se jedná o jednu zoogeografickou oblast, jednotlivé ostrovy se mezi sebou počtem popsáných taxonů liší, a o to víc počtem popsáných taxonů v jeskyních. Jak je zmíněno výše, Leclerc et al. (2001) považují za nejlépe popsanou oblast západní Sumatry, přesto např.: Salas et al. (2005) objevily při výzkumu na území poloostrova Sangkulirang na Bornu mnoho nových druhů.

Sumatra je co do počtu krasových oblastí, a tedy případných jeskyní, kde by se mohli vyskytovat troglobiontní druhy chudší než například Jáva či Borneo (Balazs 1968). Přesto zde lze pozorovat některé klasické zástupce suchozemských jeskynních obratlovců. Deharveng a Bedosová (2001) uvádí mnoho neidentifikovaných druhů řádu letouni a neidentifikovaný druh rodu *Collocalia* G. R. Gray, 1840. Dále uvádí neidentifikovaný druh rodu *Elaphe* Fitzinger in Wagler, 1833.

Na Borneu se lze znovu setkat převážně s letouny (Salas et al. 2005). Severovýchodní krasová oblast poloostrova Sangkulirang je jedna z nejvíce druhově rozmanitých oblastí, co se letounů týče a nachází se zde až 40 % všech druhů letounů na Borneu. Znovu zde lze nalézt druhy rorýsů rodu *Collocalia*. Salas et al. (2005) zmiňuje například druh *Collocalia fuciphaga* (Thunberg, 1812) jejichž hnízda místní sbírají pro místní pokrm.

Jáva, jakožto nejlidnatější ostrov Indonésie je nejvíce prozkoumána z hlediska geologie a morfologie, avšak z hlediska biospeleologie je stále málo popsána (Rahmadi 2011). Prakarsa et al. (2022) ve svém výzkumu populací jeskynních druhů netopýrů v pobřežní oblasti krasu Gunung Sewu uvádí devět druhů netopýrů, a to *Nycteris javanica* É. Geoffroy, 1813, *Hipposideros larvatus* Horsfield, 1823, *Hipposideros diadema* É. Geoffroy, 1813, *Rhinolophus*



Obr. 9 *Nycteris javanica*; Autor: A. Restu Dwikelana

pusillus Temminck, 1834, *Miniopterus fuliginosus* (Hodgson, 1835), *Miniopterus pusillus* Dobson, 1876, *Miniopterus australis* Tomes, 1858, *Cynopterus brachyotis* (Müller, 1838) a *Cynopterus sphinx* (Vahl, 1797). *N. javanica* (obr. 9) je endemitem Jávy a jedná se o zranitelný druh. Většina těchto druhů jsou insektivorní a mají schopnost echolokace což jim usnadňuje pohyb v jeskyni (Prakarsa et al. 2021). Přestože se jen málo studií zkoumajících jeskynní biodiverzitu Jávy zmiňuje o výskytu dalších pozemních druhů, lze na základě podobných studií z okolních ostrovů předpokládat, že se zde také vyskytují jeskynní druhy rorýsů, které hnízdí v jeskyních.

4.2.1.2 Vodní druhy

Z vodních druhů lze na Sumatře nalézt dle Deharvenga a Bedosové (2001) rybu *Puntius binotatus* (Valenciennes, 1842). Proudlove (2006) však zmiňuje, že *P. binotatus* je endemický pro ostrov Jáva z čehož lze soudit, že druh popsáný Dehravengem a Bedosovou (2001) musí být jiný příbuzný druh z rodu *Puntius*.

Sales et al. (2005) uvádí na Borneu endemickou troglofilní rybu *Clarias microstomus* Ng, 2001, kterou objevili v jeskyni Goa Sungai. Jedná se o rybu s výrazně redukovanými očima a je pravděpodobně zcela slepá.

Na Jávě se nachází endemitická ryba *Barbodes microps* (Günther, 1868) (Proudlove 2006). Jedná se spíše o troglofilní druh než o zcela troglobiotický, neboť, jak uvádí Proudlove (2006), byl tento druh kromě jeskyní pozorován také ve třech epigeických lokacích. Přesto u nich lze pozorovat jisté troglomorphy, jako světlá pigmentace, redukce a asymetrie očí.

Proudlove (2006) dále uvádí, že by bylo vhodné jeskynní populace *B. microps* považovat za vlastní druh, právě z důvodu pozorování zmíněných morfologických změn.

4.2.2 Bezobratlí

4.2.2.1 Suchozemské druhy

Sumatra

Jeskyně Sumatry jsou svou faunou typické pro jihovýchodní Asii. Z velkých skupin se zde nachází zejména Trobidiidae (sametkovití), Opiliones (sekáči), Schizomida (krátkochvosti), Glyphiulidae a Nocticolidae (Bedos & Deharveng 1998). Troglomorfní brouci řádu Coleoptera zde nejsou přítomni (Bedos & Deharveng 1998). Zvláštní pro sumaterské

Tabulka 2: Seznam troglobiotických druhů Sumatry. Tb: troglobiont; Tp: troglofil; Gu: guanobit, převzato z Bedos & Deharveng (1998)

Achaeta (sangsues)	gen.sp.	Tb	Diplopoda	gen.sp.	Tb
Oligochaeta	gen.spp.			Glomeridesmida gen.sp.	?Tb
Gasteropoda	gen.spp.	Gu		Glyphiulidae gen.sp.	Gu
Gamasida	gen.spp.	Gu		Julida gen.sp.	
Uropodida	gen.spp.	Gu	Symphyla	Craspedosomatida gen.sp.	
Actinedida	gen.spp.		Dictyoptera	gen.sp.	
	Trobidiidae gen. sp.	Tb		gen.sp.	Gu
Oribatida	gen.spp.		Orthoptera	Nocticolidae gen. sp.	Tb
Araneae	gen.spp.	?Tb	Coleoptera	Rhaphidophoridae gen.sp.	Gu
	Heteropoda sp.	Gu-Tp		gen.spp.	
Opiliones	gen.sp.	Tb		Aderidae gen.sp.	Gu
Amblypygida	gen.sp.	Gu-Tp		Caraboidea gen.sp.	
Schizomida	Schizomus sp.	Gu-?Tb		Catopidae Ptomaphagus sp.	Gu
Pseudoscorpionida	gen.sp.	?Tb	Diptera	Scydmaenidae gen.sp.	
Isopoda	Philosciidae gen.sp.	Tb		Staphylinidae gen.spp.	Gu
	?Styloniscidae gen.sp.	Tb	Hemiptera	gen.spp.	Gu
	Armadillidae gen.sp.	Gu	Trichoptera	Psychodidae gen.sp.	Gu
Chilopoda	Scutigera gen.sp.	Gu	Plecoptera	Emesinae gen.sp.	Gu
	Geophilomorpha gen.sp.	Gu	Hymenoptera	gen.sp.	Gu
			Lepidoptera	Formicidae gen.sp.	?Gu
			Tineoidea	Tineidae gen.spp.	?Gu

Tabulka 3: Seznam druhů rodu Collembola, převzato z Bedos & Deharveng (1998)

Poduroporpha		
Hypogastruridae	Acherontiella sp.	Gu-Tb
	Willemia sp.	
Neanuridae	Lobellini gen.sp.	
	Pronura sp.	
	Paranura sp.	
Onychiuridae	Protaphorura sp.1	
	Protaphorura sp.2	
	Mesaphorura sp.	
Entomobryomorpha		
Isotomidae	Folsomina onychiurina	Gu-Tp
	Folsomides centralis	
	Folsomides exiguus	
	Isotomiella nummulifer	
	Isotomiella symetrimucronata	
	Pseudosinella sp.	
Entomobryidae	Cyphoderopsis sp.1	Tm
Paronellidae	Cyphoderopsis sp.2	Gu-Tb
	Oncopodura sp.	Tm
Symphyleona		
Arrhopalitidae	Arrhopalites sp.	
Sminthuridae	Pararrhopalites sp.	Tm
	Sminthuridae gen.sp.	
Neelipleona		
Neelidae	Megalothorax sp.	
	Neelus sp.	

jeskyně je výskyt rodu *Achaeta* Vejdovský, 1878. Tyto troglobiotické pijavice se vykytují v tropických jeskyních pouze vzácně, ale v jeskyni Ngalau Surat se vyskytují hojně na vlhkých stěnách (Bedos & Deharveng, 1998). Bedosová a Deharveng (1998) dále ve svém výzkumu uvádí tři druhy stejnonožců (isopoda) (Tabulka 2). Uvádí také několik druhů řádu Collembola, který je v jeskyních západní Sumatry hojně zastoupen (Tabulka 3).

Borneo

Údaje o terestrických bezobratlých organizmech indonéské části Bornea jsou pouze kusé a obtížně dohledatelné. Nejkompletnější soupis druhů obývajících jeskyně Bornea lze považovat práci „Comparative study of the invertebrate cave faunas of Southeast Asia and New Guinea“ (Beron 2015), která srovnává některé druhy bezobratlých živočichů v jihovýchodní Asii. Nejedná se však o kompletní výčet všech druhů vyskytujících se na Borneu. Zřejmě nejzajímavějším troglobiontním druhem Bornea je druh *Miroblatta baai* Grandcolas & Deharveng, 2007 (Salas 2005 Beron 2015; Deharveng & Bedos 2018). Jedná se o druh čeledi Blaberidae a jedná se zřejmě o největší druh této čeledi s délkou až 6 cm. Deharveng a Bedosová (2018) dále uvádí druh *Neostylopyga jambusanensis* Roth, 1988, který je také zajímavý svou nezvyklou velikostí. Beron (2015) Dále zmiňuje druh *Fangensis leclerci* Rambla, 1994 z řádu Opiliones. Z čeledi Gryllacridoidea Beron (2015) uvádí na Borneu druh *Diestrammena mjobergi* (Chopard, 1937).

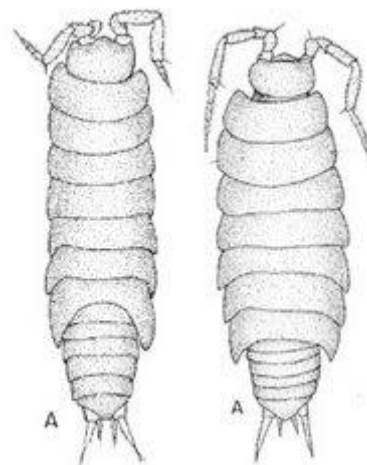
Rahmadi et al. (2010) uvádí dva nově popsané druhy bičovců rodu *Sarax* Simon, 1892, u kterých popisuje redukci očí, prodloužené končetiny a světlou pigmentaci, což by mohlo ukazovat na troglofilní způsob života. Jedná se o druhy *Sarax mardua* Rahmadi, Harvey & Kojima, 2010 a *Sarax cavernicola* Rahmadi, Harvey & Kojima, 2010.

Jáva

Jáva, jak bylo zmíněno výše, je nejhustěji osídlený ostrov Indonésie. Přesto mnoho biospeleologických výzkumů probíhalo až v posledních letech. Krasové oblasti Jávy, a tedy i druhy, které se zde nachází, jsou ohroženy rozsáhlou těžbou dřeva a těžbou vápence (Rahmadi 2011). Rahmadi (2011) ve své práci uvádí rozsáhlý výzkum, který proběhl v letech 2007-2008, při kterém zachytil více než tisíc jedinců, patřících k více než stovce druhů v 71 čeledích. Do tohoto výčtu však patří i vodní druhy, zmiňované dále.

Třída Hirudinea, pijavice, je v jávských jeskyních zastoupena neidentifikovaným druhem v jeskyni Gua Buniayu a v jeskyni Gua Sekantong. Rahmadi (2011) zmiňuje, že zástupci třídy Hirudinea nikdy nebyli nalezeni v jeskyních s nižší nadmořskou výškou než 700 metrů.

Třída Isopoda, stejnonožci, je v Jávských jeskyních zastoupena jak terestrickými, tak vodními druhy. Terestrické druhy jsou ve většině zastoupeny v čeledích Philosciidae, Porcellionidae, Trichoniscidae a Armadillidae, přičemž nejvíce rozmanitá je čeleď Philosciidae, kde bylo nalezeno 12 druhů. Jedná se například o *Javanoscia elongata* Schultz 1985 (obr. 10), druh, který vykazuje silné troglomorfní znaky (Rahmadi 2011).



Obr. 10: *Javanoscia elongata*, Autor Shultz 1985

Řád Amblypygi, bičovci, je na Jávě zastoupen třemi rody: *Charon* Karsch, 1879, *Stygophrynus* Kraepelin, 1895 a *Sarax*. Všechny tyto rody mají na Jávě specifické zastoupení. Rod *Charon* se vyskytuje pouze ve východní části Jávy v oblasti Gunung Sewu, rod *Stygophrynus* a zejména pak druh *Stygophrynus dammermani* Roewer, 1928 v severovýchodní části Jávy a zástupci rodu *Sarax*, zejména pak druh *Sarax javensis* (Gravely, 1915) ve východní i v západní části Jávy (Rahmadi 2011).

Řád Aranae, pavouci. Rahmadi (2011) uvádí několik čeledí pavouků (Tetrablemmidae, Pholcidae, Sparassidae, Salticidae) a několik dalších neidentifikovaných čeledí. Celkově by se na Jávě mělo nacházet 25 druhů pavouků. Rahmadi (2011) uvádí například neidentifikovaný druh rodu *Heteropoda* Latreille, 1804 a druh *Athelphus javanensis* Deeleman-Reinhold, 1995. Beron (2015) uvádí na Jávě jeden druh rodu *Amaurpelma* Raven, Stumkat & Gray, 2001.

Řád Opiliones, sekáči, jsou dle Rahmadiho (2011) na Jávě zastoupeny alespoň ve třech čeledích: Assamiidae, Epedanidae a jedna neidentifikovaná čeleď. Nejvíce zastoupená je čeleď Epedanidae, ke které Rahmadi (2011) přiřazuje šest druhů.

Řád Pseudoscorpiones, štírci, nejsou dle Rahmadiho (2011) na Jávě příliš zastoupeni. Uvádí pouze jediný druh, *Stygiochelifer cavernae* Tullgren, 1912, který však při svých expedicích nebyl schopen zachytit.

Podřád Schizomida, krátkokochvosti, je dle Rahmadiho (2011) zastoupen několika jeskynními druhy, které však doposud nebyli popsány. Všechny však vykazují troglomorfní znaky.

Řád Uropygi, bičnatci, jsou na Jávě zastoupeny celkem čtyřmi druhy, ale pouze jeden z nich je jeskynní (Rahmadi 2011). Jedná se o druh *Thelyphonus caudatus* Linnaeus, 1758, který lze nalézt pod kameny a na stěnách jeskyní. Je to aktivní lovec ostatních jeskynních členovců (Rahmadi 2011).

Podkmen Myriapoda, stonožkovci, je zastoupen na Jávě třídou Diplopoda, kde se převážná většina druhů vyskytuje v čeledi Cambalopsidae a třídou Chilopoda. Cambilopsidae jsou běžně k nalezení na vrstvách guána a Rahmadi (2011) uvádí jediný neidentifikovaný druh patřící k rodu *Hypocambala* Silvestri, 1897. Chilopoda jsou poté naopak aktivními predátory a Rahmadi (2011) zmiňuje rod *Scutigera* Lamarck, 1801, který je běžný v jávských jeskyních.

Podkmenné Hexapoda, šestinozí, je na Jávě zastoupen třídami Collembola (chvostoskoci) a Insecta (hmyz). Chvostoskoci jsou častými zástupci nalezenými v jeskyních a na Jávě jsou především v čeledích Entomobryidae, Paronellidae, Isotomidae, Neanuridae, Sminthuridae, Neelidae a Hypogastruridae, přičemž nejvíce druhů je zastoupeno v čeledi Entomobryidae. V této čeledi se nachází alespoň deset druhů, které jsou většinou dobře adaptované jeskynnímu prostředí. Jedná se například o druhy rodu *Pseudosinella* Schäffer, 1897 a o neidentifikovaný druh rodu *Cypoderopsis* (Rahmadi 2011). Třída Insecta je na Jávě zastoupena 50 druhy v 21 čeledích a sedmi řádech. Jedná se o řády Coleoptera, Dermaptera, Diptera, Hymenoptera, Orthoptera, Thysanoptera a Trichoptera a o nadřád Dictyoptera. Nejvíce druhů je zastoupeno v řádu Coleoptera, který čítá 22 jeskynních druhů (Rahmadi, 2011). Rahmadi (2011) uvádí několik druhů, které byly nově objeveny na Jávě, a to *Xeniarina jacobsoni* (Burr, 1912) a *Rhaphidophora dammermani* Karny, 1924.

4.2.2.2 Vodní duhy

Sumatra

Deharveng a Bedosová (2001) uvádí v jeskyních západní Sumatry několik stygobiontních a několik stygofilních druhů. Z řádu Isopoda se jedná o druh *Stenasellus strinatii* Magniez, 1991. Jedná se o druh endemický pro Sumatru, ale rod *Stenasellus* Dollfus, 1897 je zastoupený po téměř celé jihovýchodní Asii (Magniez 2001) a na Sumatře je čeleď Stenasellidae do které patří i tento rod zastoupena dalšími pěti druhy (Beron 2015). Brancelj et al. (2013) z těchto pěti uvádí druhy *Stenasellus covillae* Magniez, 1987, *Stenasellus foresti* Magniez, 2002, *Stenasellus monodi* Magniez, 2000, *Stenasellus stocki* Magniez, 2001.

Z řádu Amphipoda uvádí Deharveng a Bedosová (2001) pouze neidentifikovaný druh čeledi Bogidielidae. Z řádu Decapoda poté uvádí stygofilní druh kraba *Malayopotamon brevimarginatum* (De Man, 1902). Dále Deharveng a Bedosová (2001) uvádí pravděpodobně sygobiontní neidentifikovaný druh z podkmene Tricladia.

Borneo

Brancelj et al. (2013) a Beron (2015) uvádí na Borneu z podkmenu Turbellaria jeden druh, a to *Mitchellia sarawakana* Kawakatsu and Chapman, 1983 z oblasti Sarawak. Dle Brancelja et al. (2013) a Berona (2015) se na Borneu z řádu Isopoda nachází několik druhů. Obě práce uvádí druh *Stenasellus chapmani* Magniez, 1982 a Brancelj et al. (2013) dále uvádí *Stygocyathura chapmani* Andreev, 1982. Z řádu Amphipoda uvádí Brancelj et al. (2013) pouze druh *Bogidiella sarawacensis* Stock, 1983.

Z řádu Decapoda uvádí Brancelj et al. (2013) celkem šest druhů: *Adeleana chapmani* (Holthuis, 1979), *Arachnothelphusa rhadamanthysi* (Ng and Goh, 1978), *Stygothelphusa bidiensis* (Lanchester, 1900) a Ng, 1989 z čeledi Gecarcinucidae; *Cerberusa tipula* Holthuis, 1979 z čeledi Potamidae a *Edoneus atheatus* Holthuis, 1978 z čeledi Atyidae.

Jáva

Rahmadi (2011) uvádí, že ve svém výzkumu nasbírali v jeskyních Jávy 30 druhů korýšů, z čehož 17 je obligátně jeskynních. Brachyura, krabi, jsou na Jávě zastoupeny ve čtyřech čeledích: Sesarniidae, Parathelphusidae a dalšími dvěma čeleděmi. Jako významné druhy zmiňuje Rahmadi (2011) druh *Karsatrima jacobsoni* (Ihle, 1912), který se nachází v několika jeskyních krsu Gunung Sewu, kde žije v mírně tekoucí vodě a je jen vzácně viděn mimo jeskyně. Dalším z uvedených druhů je *Parathelphusa convexa* De man, 1879, který se také nachází v jeskyních oblasti Gunung Sewu.

Caridea, krevety, jsou v jeskyních Jávy zastoupeny čeleděmi Atyidae a Palaemonidae (Rahmadi 2011; Beron 2015). Druhy čeledi Atyidea se nachází v oblasti Gunung Sewu. Rahmadi (2011) uvádí dva druhy rodu *Caridina* H. Milne Edwards, 1837. Domnívá se, že by mohlo jít o zcela nové druhy. Dále uvádí druhy *Macrobrachium poeti* Holthuis, 1984, *Macrobrachium lar* (J. C. Fabricius, 1798) a *Macrobrachium pilimanus* (De Man, 1879). Všechny tři tyto druhy lze nalézt v mírně tekoucí vodě oblastí Gombong a Banten (Rahmadi 2011).

Vodní druhy řádu Isopoda jsou na Jávě zastoupeny dvěma druhy: *Stenasellus javanicus* Magniez & Rahmadi, 2006 a dalším neidentifikovaným druhem rodu *Stenasellus*. *S. javanicus* je známý pouze z jediné jeskyně Gua Cikaray, kde tento druh žije v hustých populacích, které však ohrožuje těžba vápence. *Stenasellus* sp. Byl nalezen v jeskyni Gua Buniayu, necelých 100 kilometrů od jeskyně Gua Cikaray. Tato jeskyně se nachází ve výšce 800 metrů nad mořem a krevety *Stenasellus* zde žijí v malých jezírkách a fosilních chodbách (Rahmadi 2011).

4.3 Wallacea

Wallacea je tvořena převážně ostrovem Sulawesi a okolními ostrovy. Dále zahrnuje větší část Malých Sund jako například Lombok, Sumbawa, Sumba či Timor. Wallacea je vymezena Wallaceovou linií na západě a Lydekkerovou linií na východě. Jak bylo zmíněno v předchozích kapitolách, přesné oddělení od oblastí Sundaland a Sahul je v současnosti diskutováno. Je pozoruhodné, že vzdálenost mezi Wallaceou a Sundalandem je pouhých 20 kilometrů v nejužším bodě v Lombokské úžině, a přesto jsou tyto oblasti velmi odlišné.

Malé Sundry je možné z hlediska krasů rozdělit na tři části. První, nejzápadnější část, je na kras chudá a tvořila jí převážně vulkanická činnost. Zahrnuje ostrovy Lombok, Sumbawa a Flores. Střední část, kterou tvoří zejména ostrov Sumba. V severní části tohoto ostrova se nachází krasová oblast o rozloze 3000 km² a může připomínat oblast Gunung Sewu popisovanou v předchozí kapitole. Nachází se zde četné krasové útvary včetně mnohých jeskyní různých velikostí. Třetí a nejvýchodnější oblastí je ostrov Timor a několik menších ostrůvků na západ od Timoru. V této oblasti se však nenachází žádná větší krasová oblast (Balazs 1968).

Sulawesi je ostrov, jehož tvar naznačuje složitou geologickou minulost danou tím, že se nachází téměř ve středu indonéské oblasti. Severní poloostrov ostrova je tvořen vulkány, jižní poloostrovy byly poté tvořeny sedimentárně a krasové oblasti se nachází převážně na jihozápadním poloostrově a dělí se na dvě menší oblasti. Oblast Maros je větší z těchto dvou oblastí a největší na Sulawesi. Má rozlohu kolem 400 km² a severovýchodně na ní navazují

menší krasové bloky. Morfologicky se liší od zakulacených krasových kopců, typických například pro krasové oblasti Sumatry a místo toho se zde nachází krasová planina s ostrými jehlany. Okraje krasu tvoří strmé stěny, které jsou důsledkem eroze. V této krasové oblasti se díky výskytu závrťů a na ně navazujících odvodňovacích kanálů tvořili dlouhé jeskyně. Zprávy Pyrenejské asociace speleologie z let 1985-2001 dokumentují v oblasti Maros 219 jeskyní, a celkovou prozkoumanou délku 68 km (Brouguisse et al. 2021). Další jeskyně byly prozkoumány týmy z Indonéského institutu věd a ze Zoologického muzea v Bogoru. Další desítky jeskyní byly objeveny nezávislými týmy z Indonésie a z Itálie. Z uvedených 219 jeskyní je 5 z nich hlubších než 190 metrů a 8 z nich je delších než 1 kilometr (Deharveng et al. 2021). Z hlediska biodiverzity je nejrozmanitější jeskynní systém řeky Towakkalak, který zahrnuje druhou a čtvrtou nejdelší jeskyni Indonésie s celkovou délkou 24 319 metrů (Deharveng et al. 2021). Největší výzkum biodiverzity jeskyní Wallacey probíhal a stále probíhá právě v těchto jeskynních systémech (Brancelj et al. 2013; Deharveng et al. 2021). Druhou velkou krasovou oblastí na Sulawesi je oblast v severní části vrchoviny Bone a výrazně se liší od krasové oblasti Maros. Oblast vrchoviny Bone znovu tvoří krasové kopce typické pro oblast Gunung Sewu (Balazs 1968).

Na východ od Sulawesi leží ostrůvky označované jako souostroví Maluku s ostrovy Morotai, Batjan, Buru, Babar či Kai. Do oblasti Wallaceovy řadíme všechny ostrovy tohoto souostroví kromě ostrovů Aru, které spadají pod zoogeografickou oblast Sahul. Byť se zde vyskytují menší krasové celky, chybí zde útvary typické pro tropický kras. Porézni horniny způsobují, že dešťová voda téměř okamžitě mizí z povrchu a zamezuje tak vzniku jeskynních systémů (Balazs 1968).

4.3.1 Obratlovci

4.3.1.1 Suchozemské druhy

V jeskyních Wallacey se vyskytuje pouze několik druhů suchozemských obratlovců, které lze považovat alespoň za troglóxény. Deharveng et al. (2021) uvádí pouze pravděpodobný výskyt tří druhů jeskynních rorýsů: dva druhy z rodu *Aerodramus* Oberholser, 1906, které mají schopnost echolokace a salanganu bělobřichou (*Collocalia esculenta* (Linnaeus, 1758)), která schopnost echolokace nemá. Jejich výskyt v jeskyních sulawéského krasu se pouze předpokládá. Přestože nebyli pozorováni ve všech zkoumaných jeskyních, je jejich výskyt v téměř jakékoliv jeskyni na Sulawesi dle Deharvenga et al. (2021) velmi pravděpodobný. Kromě rorýsů uvádí Deharveng et al. (2021) a Suyanto & Wiantoro (2012) 15 druhů netopýrů, přičemž uvádí, že insektivorní druhy jsou přítomny častěji než frugivorní a nektarivorní druhy. Menší i větší kolonie netopýrů, ale i izolovaní jedinci se nachází v mnohých jeskyních Maroského krasu. Velké kolonie tvoří například druh *Chaerephon plicatus* Buchannan 1800 v jeskyni zhruba 13 kilometrů severozápadně od systému Towakkalak. Další velké kolonie tvoří druh *Emballonura alecto* (Eydoux & Gervais, 1836) v jeskyních Leang Sarpia a Gua Mimpí (Ilhamsyah 2017; Deharveng et al. 2021) a jeden neidentifikovaný druh v jeskyni Gua Alolu. Frugivorní netopýři druhů *Dobsonia exoleta* K. Andersen, 1909 a *Rousettus amplexicaudatus* (E. Geoffroy, 1810) tvoří velké kolonie v jeskyni Gua Kelelawar. Jak rorýsy, tak netopýři jsou důležitými obyvateli jeskyní. Jejich guáno tvoří vysoké nánosy pod místy, kde

hnízdí a tvoří tak vhodné životní podmínky pro živočichy žijící v guánu (Deharveng et al. 2021).

4.3.1.2 Vodní druhy

Dle Deharvenga et al. (2021) se v Indonésii nachází pouze dvě jeskynní ryby, přičemž obě se nachází na Sulawesi. Proudlove (2006) však uvádí ještě jednu další jeskynní rybu Indonésie, výše zmíněnou *B. microps*. Ta se však nachází na Jávě, tedy v zoogeografické oblasti Sundaland. V krasu Maros se nachází druh *Bostrychus microphtalamus* Hoeas & Kottelat, 2005 a vyskytuje se v systému Towakkalak ve stojatých vodách. *Bostrychus microphtalamus* má většinu morfologických znaků troglobiontních organizmů jako je ztráta pigmentu a zakrnělé oči (obr. 11), které jsou překryté tenkou vrstvou kůže. Dle Proudlovea (2006) je tento druh



Obr. 11 *Bostrychus microphtalmus*; Autor Didier Rigal; Převzato z Deharveng et al. (2021)

jediným z rodu *Bostrychus*, který je uzpůsoben k životu v jeskyni. Rybu rodu *Bostrychus*, ale bez přesného určení, uvádí také Ilhamsyah (2017). Deharveng et al. (2021) uvádí neidentifikovaný druh rodu *Glossogobius* Gill, 1859, který je depigmentovaný, ale má normální oči a považují ho tak za jeskynní formu tohoto neidentifikovaného druhu. Druhou jeskynní rybou Sulawesi je dle Proudlovea (2006) *Diancistrus typhlops* Nielsen, Schwarzahns and Hadiaty, 2009, který obývá jeskyně Alam Moko, Gua Moko a Moko Morete, které se nachází na ostrově Muna na jihovýchodě Sulawesi. Jeskyně, které tato ryba obývá mají horní vrstvu sladké vody a mírně brakickou vrstvu, která přechází v hlubší vrstvy slané vody (Bishop et al. 2015).

4.3.2 Bezobratlí

4.3.2.1 Suchozemské druhy

Řád Amblypygi, tedy bičovci jsou dle Deharvenga et al. (2021) často přítomní v jeskyních jihovýchodní Asie a jsou častými predátory kolonií členovců. V oblasti Maros je tento řád zastoupen dvěma druhy rodu *Sarax* (Rahmadi, 2012) a několika druhy rodu *Charon*. Ilhamsyah (2017) uvádí pozorování neidentifikovaného druh rodu *Charon*. Oba druhy jsou v oblasti Maros běžné. Dle Rahmadiho (2012) je rod *Sarax* pravděpodobně troglobiontní vzhledem k jeho dlouhým nohám a světlé barvě. Harvey (2002) uvádí zajímavý případ objevu

druhu *Phrynus exsul* Harvey, 2002 na ostrově Flores, neboť rod *Phrynus* se až na tuto výjimku vyskytuje pouze na území jižního USA a středoamerických států.

Řád Araneae, pavoukovci, je v jeskyních krasu Maros zastoupen celkem 9 druhy. Tento řád je diverzifikovaný a jedinci se nachází téměř ve všech podzemních terestrických prostředích. Deharveng et al (2021) uvádí několik druhů: *Speocera caeca* Deeleman-Reinhold, 1995, který je jediným slepým zástupcem tohoto rodu a uvádí ho ve své práci i Ilhamsyah (2017). *Amauroplema* sp, kterého autoři považují za *Amauroplema matekecil* Miller & Rahmadi, 2012 díky jeho bledé barvě, nepigmentovaným a redukovaným očím a jeho relativně velké velikosti. *Psilodermes leclerci* Deeleman-Reinhold, 1995, který je jediným zástupcem tohoto rodu na Sulawesi. Rod *Psilodermes* je jinak hojně rozšířený na souostroví malých Sund a řadí se do ně několik dalších jeskynních druhů. *Spermophora maros* Huber, 2005 je jediným zástupcem svého rodu, který se vyskytuje na Sulawesi. Rod *Spermophora* Hentz, 1841 je jinak rozšířen v tropických oblastech celého světa, ale v jeskyních se vyskytuje pouze vzácně (Huber 2005). *Uthina mimpí* Huber, Caspar & Eberle, 2019, druh, který je slabě modifikovaný pro život v jeskyni. Zástupci rodu *Uthina* normálně žijí v lesní hrabance. V oblasti Maros se vyskytují další dva jeskynní zástupci rodu, a to *Uthina luzonica* Simon, 1893 a endemit krasu Maros *Uthina sulawesiensis* Yao & Li, 2016. *Heteropoda beroni* Jäger, 2005 je nejrozšířenějším pavoukem jeskynního systému Towakkalak a je spolu s bičovci významným predátorem členovců. Ilhamsyah (2017) uvádí kromě druhu *H. beroni* ještě druh *Heteropoda maxima* Jäger, 2001. Kromě výše zmíněných druhů Deharveng et al. (2021) uvádí dva neidentifikované druhy troglobiontních pavouků.

Řád Blattodea, švábi, a zejména pak čeled' Nocticolidae jsou běžnými troglobionty jihovýchodní Asie. Většina ze zástupců je silně troglomorfních, tedy projevují mnoho morfologických změn pro život v podzemí. Nejčastěji to je ztráta zraku, prodloužení končetin a tělních přívěšků a depigmentace. Deharveng et al. (2021) uvádí v oblasti Towakkalak dva neidentifikované druhy čeledi Nocticolidae, které se vyskytují v malých skupinkách v oligotrofních prostředích, kde se živý rozkládající se organickou hmotou. Ilhamsyah (2017) uvádí neidentifikovaný druh *Nocticola* sp.

Řád Coleoptera, brouci, jsou v jeskyních tropického krasu zastoupeni jen výjimečně (Deharveng et al. 2021). Na Sulawesi se vyskytují dva zástupci čeledi Carabidae (střevlíkovití) ze dvou různých podčeledí. Jedná se o druhy *Mateuellus troglobioticus* (Deuve, 1990), kterého uvádí i Ilhamsyah (2017) a *Eustra saripaensis* Deuve, 2002. Jejich přítomnost v jeskyních je v rámci Indonésie výjimečná. První ze zmíněných druhů *M. troglobioticus* je jediný z velkého tribu Abacetini, který je jasně troglobiotický (Deuve 2010). Deuve (2010) také popisuje poddruh tohoto brouka, *M. troglobioticus faillei*. *E. saripaensis* je vzácně se vyskytující druh, který lze na Sulawesi nalézt pouze v jeskyni Leang Saripa. Ze stejného rodu se v jeskyních jihovýchodní Asie vyskytuje druh *E. pseudomatanga cavernicola* Deuve, 2001, ale vždy se vyskytuje velmi vzácně (Deharveng et al. 2021).

Řád Collembola, chvostoskoci, tvoří základ potravního řetězce téměř všech jeskyní světa a co do počtu jedinců bývají po roztočích nejvíce zastoupeni (Deharveng et al. 2021). Pověštinou žijí v guánu, které tvoří nánosy pod koloniemi obratlovců. Na rozdíl od jiných krasových oblastí Indonésie je oblast Maros až na výjimky chudá na tyto kolonie, a proto je

jediným dominantním druhem chvostoskoků v této oblasti *Pseudosinella maros* Deharveng & Suhardjono, 2004. Vyskytují se u něj některé morfologické změny jako je prodloužení končetin či depigmentace a ztráta zraku (Deharveng & Suhardjono 2004). Podobné nepopsané druhy se vyskytují v jeskyních po celé Indonésii (Deharveng et al. 2021).

Třída Diplopoda, mnohonožky. Nejčastěji pozorovaným druhem v oblasti Maros je *Hypocambala helleri* Silvestri, 1897, která žije v guánu a v eutrofických prostředích (prostředí bohatá na živiny). Deharveng et al. (2021) předpokládá, že by mohlo jít o vůbec nejrozšířenějšího členovce v této oblasti a podobný, ale neurčený druh uvádí Ilhamsyah (2017). Druhým nejpozorovanějším druhem je *Eutrichodesmus reductus* Golovatch, Geoffroy, Mauriès & VandenSpiegel, 2009. Druh však nebyl pozorován v guánu ani ve velkých koloniích (Deharveng et al. 2021).

Řád Diplura, vidličnatky, jsou v oblasti krasu Maros zastoupeny hlavně druhem *Lepidocampa hypogaea* Condé, 1992. Jedná se o zcela troglobiontní druh, který je hojně rozšířený v jeskyních oblasti Maros (Condé 1992). Deharveng et al. (2021) zmiňuje, že jimi odchycení jedinci se morfologicky liší od jedinců, kteří byli odchyceni v přilehlém systému jeskyně Gua Baharuddin, které popisuje Condé (1992).

Třída Gastropoda, plži, je zastoupena čeledí Subulinidae, která je přítomna v mnoha jeskyních jihovýchodní Asie. Deharveng et al. (2021) uvádí dva nejrozšířenější druhy s velkým areálem rozšíření, a to *Allopeas gracile* (Hutton, 1834) a *Paropeas achatinaceum* Pfeifer, 1846.

Čeď Oniscida, stínkovití, je v krasu Maros zastoupen nejvíce nepopsaným druhem rodu *Venezillo* Verhoeff, 1928. Tento druh má několik morfologických změn typických pro troglobionty jako je depigmentace a redukce zraku. Dle Deharvenga et al. (2021) tento druh nikdy nebyl pozorován mimo jeskyně. Druhým nejčastěji pozorovaným druhem je taktéž nepopsaný druh rodu *Papuaphiloscia* Vandel, 1970. Jedná se o bezoký druh, který je až průhledný (Deharveng et al. 2021).

Řád Opiliones, sekáči. Deharveng et al (2021) uvádí v Maroském krasu pozorování neidentifikovaného druhu sekáče, a uvádí, že pravděpodobně náleží do čeledi Assamiidae.

Řád Orthoptera, rovnokřídlí. Deharveng et al. (2021) popisují druh *Diestrammena heinrichi* (Ramme, 1943) v oblasti Maros. V téže oblasti, v jeskyni Leang Saripa popisuje Allegrucci et al. (2010) druh *Rhaphidophora* Serville, 1838. Jedná se o druh, který je častý ve všech jeskyních oblasti Maros. Ilhamsyah (2017) uvádí neidentifikovaný druh *Rhaphidophora* sp.

Řád Palpigradi, štírenky, jsou dle Deharvenga et al. (2021) na jižním Sulawesi a v okolí oblasti Maros nebývale hojné. Vyskytují se zde čtyři druhy ve dvou čeledích a třech rodech. Dva druhy žijí v zemi: *Koeneniodes frondiger* Remy, 1950 a *Eukoenenia paulinae* Condé, 1994. Další dva druhy byli doposud nalezeny pouze v jeskyních. Jedním z nich je druh *Eukoenenia maros* Condé, 1992, který se vyskytuje pouze ve dvou jeskyních v systému Towakkalk a druhým z nich je druh *Prokoenenia celebica* Condé, 1992, který se také vyskytuje v krasové oblasti Bone (Deharveng et al. 2021)

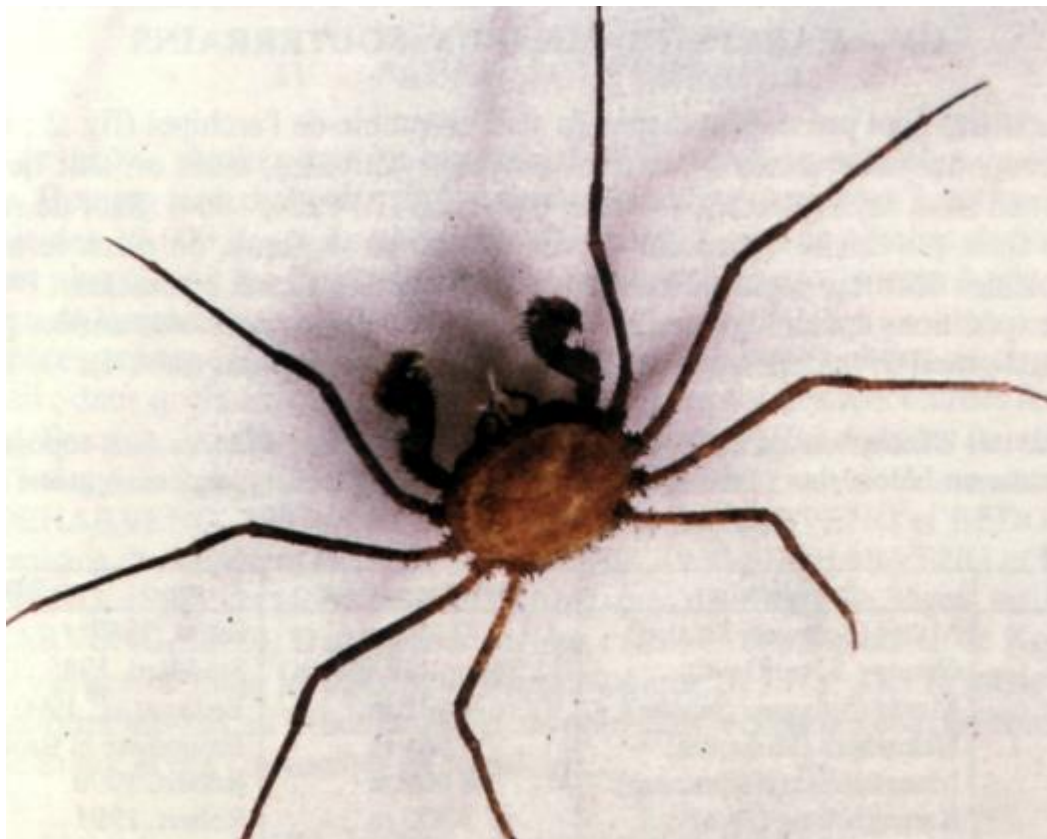
Mimo výše zmíněné skupiny se v jeskyních jižního Sulawesi nachází některé druhy neidentifikované a nepopsané druhy štírků, a několika druhů molů žijících se na guánu.

Deharveng et al. (2021) také zmiňuje přítomnost neidentifikovaných druhů krátkokochvostů a předpokládá, že vzhledem k jejich relativně malé prozkoumanosti se v oblasti jižního Sulawesi bude nacházet několik nových druhů. Ilhamsyah (2017) také uvádí neidentifikovaný druh cvrčka rodu *Gryllus* Linnaeus, 1758.

4.3.2.2 Vodní druhy

Řád Amphipoda, různonožci, je v jeskyních jižního Sulawesi zastoupeny jediným zástupcem, a to neidentifikovaným druhem čeledi Bogidiellidae, avšak Deharveng et al. (2021) uvádí, že zástupci této čeledi jsou pozorováni v jeskyních na některých ostrovech malých Sund. Jedná se například o druh *Bogidiella deharvengi* Stock & Botosaneanu (1989). Fakt, že zástupců tohoto řádu není v jeskyních nacházeno mnoho přikládá Deharveng et al. (2021) k nedostatečnému prozkoumávání prostředí, kde by se mohli zástupci různonožců vyskytovat.

Řád Decapoda, desetinožci. Deharveng et al. (2021) uvádí desetinožce a zejména poté krevety a kraby jako dominantní organizmy jeskynních systémů oblasti Maros. Krevety (Caridae) jsou na jižním Sulawesi zastoupeny celkem ve čtyřech rodech, přičemž některé z druhů jsou endemické pro oblast Maros. Jedná se o rody *Caridina* H. Milne Edwards, 1837, *Marosina* Cai & Ng, 2005 (dva endemické druhy), *Parisia* Holthuis, 1956 (jeden endemický druh) a rod *Macrobrachium* Spence Bate, 1868, který v mnohých jeskyních jihovýchodní Asie zastupuje druh *M. lar* (J. C. Fabricius, 1798) (Deharveng et al. 2021). Krabi (Brachyura) jsou v oblasti Maros zastoupeni čtyřmi druhy, přičemž tři náleží rodu *Parathelphusa* H. Milne-Edwards, 1853 (Deharveng et al. 2021). Chia a Ng (2006) uvádí druh *Parathelphusa sorella*, který má redukované oči a jedná se o obligátního kraba jeskyně Saripa. Ng (1991) uvádí zvláštní



Obr. 12 *Cancrocaeca xenomorpha*; Autor: Didier Riegal; Převzato z Leclerc et al. (2001)

druh *Cancrocaeca xenomorpha* Ng, 1991 s velmi dlouhými a tenkými nohama (obr. 12), který patří do monospecifického rodu *Cancrocaeca*. Ilhamsyah (2017) dále uvádí druh *Karstarma microphthalmus* (Naruse & Ng, 2007).

Řád Isopoda, stejnonožci, je na Sulawesi zastoupen druhem *Cirolana marosina* Botosaneanu, 2003. Tento druh se vyvinul z mořských druhů a do jeskyní Maroského krasu, které jsou vzdáleny až 25 kilometrů od pobřeží se pravděpodobně dostal skrze mělké kanály v mangrovových porostech (Deharveng et al. 2021). Srovnáním pozorovaných jedinců tohoto druhu dospěl Botosaneanu (2003), že se jedinci, kteří žijí v různých jeskyních pouhých 10 kilometrů od sebe, liší v míře redukce očí, což by mohlo ukazovat na probíhající speciaci.

Podřád Tricladida, trojvětvní, je v jeskyních jihovýchodní Asie zastoupen pouze čtyřmi druhy z čehož tři patří k rodu *Dugesia* Giard, 1850 (Brancelj 2013). Jediným zástupcem žijícím na Sulawesi je druh *Dugesia lecreci* Kawakatsu & Mitchel, 1995. Jedná se o slepý, stygobiotický druh (Deharveng et al. 2021). Deharveng et al. (2021) také uvádí druh *Dugesia uenorum* Kawakatsu & Mitchel, 1995, který byl pozorován jen v jedné šachtě systému Towakkalak.

4.4 Sahul

Oblast Sahulu tvořil v historii kontinent Sahul, který spojoval dnešní Austrálii, Tasmánii, Novou Guineu a ostrovy Aru. Z hlediska Indonéské oblasti se za Sahul považují ostrovy Aru a západní část Nové Guiney. Sahul od Wallacey dělí Lydekkerova linie (Lohman et al. 2011; Ali & Heaney 2021).

Nová Guinea je největším ostrovem Indonéské oblasti. Západní část spadá pod správu Indonésie a její severozápadní část se skládá ze dvou velkých poloostrovů. Severní pobřeží je tvořeno především vulkány, které směrem na jih přechází v krasové oblasti. Největší krasová oblast Nové Guiney se nachází v okolí jezera Ajamaru a má rozlohu kolem 2300 km². Krasové útvary této oblasti jsou podobné jako v oblasti Bone na Sulawesi. Je to z důvodu pozdější krasifikace. Východně od oblasti Ajamaru se poté nachází menší krasové bloky. Na jižním poloostrově se poté v horách Fak-Fak nachází další velká krasová oblast. Na rozdíl od oblasti Ajamaru se zde nachází především ostré krasové pilíře. Díky silné erozi se zde nachází četné jeskyně, propasti, závrtky a propadliny. Oblast má rozlohu kolem 1900 km². Velmi podobná krasová oblast se nachází na ostrově Karas. Podobnost s oblastí Fak-Fak není nahodilá, ale je výsledkem vzniku oblastí ve stejném období a podobnými procesy. Další velká krasová oblast se nachází jihovýchodně od oblasti Fak-Fak. Oblast se nachází na poloostrově Kumawa a má rozlohu kolem 1100 km². Geologicky i morfologicky je oblast totožná s oblastí Fak-Fak. Geologie oblasti naznačuje přítomnost velkých jeskynních prostor (Balazs 1968). Na severním pobřeží se nachází mnoho nesouvislých krasových celků povětšinou při úpatí hor. Nejvýchodnějším krasem indonéské části Nové Guiney je oblast na jižním úpatí hory Puncak Mandala a má rozlohu kolem 900 km². Nachází se zde mnoho závrtů a ponorných řek (Balazs (1968).

4.4.1 Obratlovci

4.4.1.1 Suchozemské druhy

Stejně jako ve zbytku Indonéské oblasti obratlovci, kteří využívají jeskyně jsou převážně netopýři a rorýsi. Deharveng et al. (2007) uvádí pět druhů rorýsů rodu *Collocalia*, které se na Nové Guiney vyskytují. *Collocalia esculenta* se hojně vyskytuje po celé jihovýchodní Asii a na Nové Guineji se dělí na tři poddruhy: *C. e. nitens* Ogilvie-Grant, 1914, která hnízdí v nížinách, *C. e. erwini* A. Collin & Hartert, 1927, která se vyskytuje v oblastech nad 1600 metrů nad mořem a *C. e. enumforensis* Salomonsen, 1983, která je endemitem ostrovů v zálivu Geelvink. Dále se zde vyskytuje *C. hirudinacea* Stresemann, 1914, *C. papuensis* Rand, 1941, *C. nudatarsus* (Salomonsen, 1962) a *C. vanikorensis* (Quoy & Gaimard, 1830). Zajímavé je, že *C. hirudinacea* a *C. vanikorensis* jsou druhy, které hnízdí v soumráčných až zcela tmavých částech jeskyní a šacht (Deharveng et al. 2007).

Ze savců se v jeskyních Nové Guiney nejčastěji objevují netopýři. Deharveng et al. (2007) uvádí celkem 29 druhů netopýřů (obr. 13), kteří se shlukují v jeskyních. Mnoho druhů větších netopýřů je loveno na maso (Deharveng et al. 2007).

Pteropodidae	Rhinolophidae
<i>Aproteles bulmerae</i>	<i>Rhinolophus arcuatus</i>
<i>Dobsonia magna</i>	<i>R. euryotis</i>
<i>Roussettus amplexicaudatus</i>	<i>R. megaphyllus</i>
<hr/>	<hr/>
Emballonuridae	Vespertilionidae
<i>Emballonura beccarii</i>	<i>Kerivoula muscina</i>
<i>E. furax</i>	<i>Miniopterus australis</i>
<i>E. raffrayana</i>	<i>M. macrocneme</i>
<hr/>	<i>M. magnater</i>
Hipposideridae	<i>M. medius</i>
<i>Aselliscus tricuspidatus</i>	<i>M. propitristis</i>
<i>Hipposideros ater</i>	<i>M. schreibersii</i>
<i>H. calcaratus</i>	<i>Myotis adversus</i>
<i>H. cervinus</i>	
<i>H. corynophyllus</i>	
<i>H. diadema</i>	
<i>H. edwardshilli</i>	<i>Phoniscus papuensis</i>
<i>H. maggietaaylorae</i>	
<i>H. papua</i>	
<i>H. wollastoni</i>	<i>Pipistrellus angulatus</i>

Obr. 13 Seznam netopýřů hnízdících v jeskyních Nové Guiney, převzato z Deharveng et al., 2007; upraveno

4.4.1.2 Vodní druhy

Jediným jeskynním obratlovcem popsáným na Nové Guineji je ryba *Oxyeleotris caeca* Allen, 1996 (Deharveng et al. 2007). Deharveng et al. (2007) také zmiňuje pozorování malých rybek s bílou pigmentací a mírně redukovánými očima, které však dosud nebyly popsány.

4.4.2 Bezobratlí

4.4.2.1 Suchozemské druhy

Třída Arachnida, pavoukovci je stejně jako ve zbytku jeskyní jihovýchodní Asie a obecně v tropických jeskyních hojně zastoupena. Řád Aranae, pavouci, je v papuánských jeskyních velmi diversifikovanou skupinou živočichů (Deharveng et al. 2007). Deharveng et al. (2007) uvádí pozorování čeledí Anapidae, Mysmenidae, Tetragnathidae, Uloboridae a Nesticidae, přičemž někteří ze zástupců těchto čeledí by mohli být troglobiontní. Beron (2015) uvádí 16 čeledí do kterých řadí 41 blíže neurčených druhů, které nasbíral při expedici v roce 1975. Jedná se o čeledi Dipluridae (*Masteria* sp.), Oonopidae (tři slepé či téměř slepé druhy; *Ischnothyreus* sp. a *Opopaea* sp.), Pholcidae (osm druhů ve čtyřech rodech: *Pholcus ancoralis* (L. Koch, 1865), *Uthina* sp.; tři druhy rodu *Spermophora* a tři druhy rodu *Trichocycclus* Simon, 1908)), Areneidae (dva troglofilní druhy), Metidae (dva jeskynní druhy), Linyphiidae (dva druhy vzácné na Nové Guineji), Theridiosomatidae (jeden druh), Mimetidae (dva druhy náležící pravděpodobně nepopsanému rodu), Nesticidae (tři druhy rodu *Nesticella* Lehtinen & Saaristo, 1980), Theridiidae (čtyři druhy náležící rodům *Argyrodes* Simons, 1864, *Achaearanea* Strand, 1929 a *Theridion* Walckenaer, 1805), Agelenidae (druh *Orepukia* sp., o kterém se dříve myslelo že je endemitem Nového Zélandu), Stiphidiidae (jediný zástupce *Cambridgea* sp.), Desidae (tři druh, pravděpodobně rodu *Badumna* Thorell, 1890) a Uloboridae (tři druhy v pravděpodobně třech nepopsaných rodech). Beron (2015) také uvádí dvě čeledi, Gnaphosidae a Eusparassidae, které však neobsahují žádné známé troglobionty. Deharveng et al. (2007) uvádí pozorování velkého počtu pavouků rodu *Heteropoda*, který je hojný po celé jihovýchodní Asii.

Beron (2015) zmiňuje řád Opiliones, sekáči, pouze okrajově. O tomto řádu je na Nové Guineji pouze málo zmínek a Beron to přikládá nedostatečnému výzkumu tohoto řádu (Beron, 2015).

Řád Diplopoda, mnohonožky, je v jeskyních Nové Guiney dle Deharvenga et al. (2007) zastoupen pouze jediným skutečně troglobiotickým druhem *Selminosoma chapmani* (Hoffman, 1978) patřícím k čeledi Paradoxosomatidae. Další druhy této čeledi byli v jeskyních pozorováni, avšak mělo by se jednat pouze o nahodilé nálezy. Ke stejnému závěru dochází i Beron (2015). Řády Chilopoda a Symphyla nejsou na Nové Guineji pozorovány (Deharveng et al. 2007).

Z řádu Collembola, chvostoskoci, je ve většině tropických jeskyní nejhojnějším pozemním rozkladačem (Deharveng et al. 2007). Na Nové Guineji se vyskytují tři až čtyři troglobiotické druhy. Deharveng et al. (2007) uvádí druhy *Acrocyrthus* sp., *Coecobrya* sp., *Pseudosinella* sp., *Thalassaphorura* sp., *Folsomia candida* Willem, 1902 a endemický druh

Coecoloba plumleyi Deharveng, 1983. *C. plumleyi* a *Pseudosinella* sp. vykazují extrémní troglomorfní znaky (Deharveng et al. 2007).

Sendra et al (2021) uvádí v řádu Diplura, vidličnatky, podčeleď Lepidocaminae, do které na Nové Guinece patří druh *Lepidocampa chapmani* Condé, 1989. Tento druh uvádí také Beron (2015).

V řádu Thysanura, špinušky, uvádí Beron (2015) dva rody *Subnicoletia* Silvestri, 1908 a *Trinemura* Silvestri, 1908. Radí sem čtyři druhy z čehož jeden, *Trinemura subarmata* Paclt 1982.

Řád Blattodea, švábi, nebyl dlouhou dobu na Nové Guineji zastoupen. Teprve nedávný objev druhu *Nocticola baumi* Lucañas, Bláha, Rahmadi & Patoka, 2021 zařadil řád Blattodea k jeskynní fauně Nové Guiney. Jedná se o druh lišící se od ostatních zástupců svého rodu absencí složených očí a ocelli, extrémně prodlouženými nohama a nepřítomností zadních křídel. Tento druh spadá do přechodu mezi Australským a Orientálním areálem rozšíření tohoto rodu (Lucañas et al. 2021).

O řádu Coleoptera, brouci, nebyla do roku 1978 v jeskyních jihovýchodní Asie žádná zmínka (Beron, 2015). Troglobiontní brouci se skutečně vyskytují častěji v jeskyních s nižší teplotou (Beron, 2015) v čemž má Nová Guinea výhodu oproti jiným oblastem jihovýchodní Asie, neboť krasové oblasti se nachází i v relativně velkých nadmořských výškách (Balazs, 1968). Beron (2015) uvádí tři troglobiotické rody z čeledi Carabidae: *Speagonum* Moore, 1978, *Troglagonum* Casale, 1982 a *Gastragonum* Darlington, 1952.

Beron (2015) uvádí, že podřád Oniscidea je v jeskyních Nové Guiney zaznamenány pouze vzácně. Beron (2015) zmiňuje pouze druh *Papuaphiloscia parkeri* Vandel, 1973. Deharveng et al. (2007) zmiňuje, že tento podřád je v jeskyních Nové Guiney hojný.

4.4.2.2 Vodní druhy

Z třídy Gastropoda, plži, je důležité zmínit reliktní vodní druh *Selmistomia beroni* Bernasconi, 1995. Tento nález je pozoruhodný, protože jeskyně, ze které druh pochází se nachází ve výšce 2300 metrů nad mořem (Beron 2015). Beron (2015) dále zmiňuje druh *Georissa papuana* Bernasconi, 1995, který byl, podobně jako předchozí druh, ve vysoko položené jeskyni. Beron (2015) uvádí výšku 3100 metrů nad mořem a vzdálenost od moře téměř 1000 kilometrů.

Deharveng et al. (2007) a Beron (2015) uvádí na Nové Guineji zástupce třídy Hirudinea, pijavice: *Leiobdella jawararensis* Richardson, 1974. Dle Deharvenga et al. (2007) se jedná o růžovou pijavici, která pravděpodobně parazituje na netopýrech. Beron (2015) doplňuje, že tento druh nemá pigmentovanou kůži, ale má pigmentované oči.

Z řádu Isopoda, stejnonožci, uvádí Beron (2015) na Nové Guineji zástupce z čeledi Anthuridae. Jedná se celkem o dva druhy rodu *Cyathura* Norman & Stebbing, 1886: *Cyathura papuae* Wägele, Coleman & Hosse, 1987 a *Cyathura beroni* Andreev, 1982.

Deharveng et al. (2007) zmiňuje, že řád Decapoda, desetinožci, je na Nové Guinece málo popsáný z důvodu chybějícího systematického vzorkování. Deharveng et al. (2007) uvádí jeden

neidentifikovaný druh kraba a druh *Geelvinkia darnei* Ng and Guinot, 1997. Oba tyto druhy jsou nevykazují troglomorfní znaky a jsou považovány za troglofily (Deharveng et al. 2007). Deharveng et al. (2007) dále zmiňuje pět druhů krevet, z čehož čtyři se vyskytují i ve zbytku jihovýchodní Asie. Jedná se o druhy: *Caridina typus* H. Milne Edwards, 1837, *Macrobrachium australe* (Guérin-Méneville, 1838), *Macrobrachium lar* a *Palaemon concinnus* Dana, 1852. Je nutné zmínit, že v posledních letech se výzkum obrací právě na Novou Guineu. Jako příklad může sloužit prvního sladkovodního jeskynního raka z jižní hemisféry. Jedná se o druh *Cherax acherontis* Patoka, Bláha & Kouba, 2017 (obr. 14). Tento druh vykazuje výrazné troglomorfní znaky jako jsou úzká dlouhá klepeta, redukované oči, prodloužená tykadla a ztráta pigmentace (Patoka et al. 2017).



Obr. 14 Rak nažloutlý (*Cherax acherontis*), Autor: Martin Bláha

5 Závěr

V posledních několika desetiletích se počet jeskynních druhů popsaných v Indonésii několikanásobně zvýšil. Je to zásluhou mnohých expedic zejména francouzských a indonéských biospeleologů, ale i mnohých dalších, kteří navazovali na původní práce například A. Vandela či R. Jeannela.

Předložený seznam druhů by měl představovat kompletní výčet druhů vyskytujících se v jeskyních jednotlivých zoogeografických oblastí Sundaland, Wallacea a Sahul. Clements et al. (2006) uvádí že většina jeskynních živočichů jsou bezobratlí, což by měla dokazovat i tato práce. Mělo by se jednat o více než 440 druhů, ale zejména z oblasti Bornea a Nové Guiney není dosavadní výzkum velmi rozsáhlý a je možné, že některé prozkoumané druhy z těchto ostrovů nejsou v této práci zaznamenány. Mnoho těchto druhů vykazuje troglomorfní znaky jako depigmentaci, prodloužení končetin a ztrátu zraku, které jim usnadňují život v podzemí.

Vzhledem ke stále probíhajícím expedicím a novým výzkumům, včetně nových revizí taxonomie je možné že zde popsané druhy budou v dalších letech zařazeny do jiných, či zcela nových taxonomických kategorií. Nicméně je více než pravděpodobné, že se v jeskyních Indonésie nachází mnoho nových druhů, které čekají na objevení. Na nízkou prozkoumanost oblastí Indonésie ukazuje několik prací, které při sběru dat zachytili mnoho nových druhů. Sales et al. (2005) například uvádí, že až 60 % jimi zachycených druhů členovců na Borneu byly pro vědu nové a o velké část z nich uvažuje jako o pravděpodobných endemitech. Nepochybnost již objevených jeskyní, ale i jeskyní, které stále nebyly objeveny nám dává možnost objevit mnohé nové druhy. Například vysoko položené jeskyně na Nové Guineji, které mají teplotu kolem 13 °C, tedy podobnou jako jihoevropské jeskyně, jsou dodnes málo prozkoumány a mohly by skrývat mnohé nové druhy (Beron 2015).

6 Literatura

Ali JR, Heaney LR. 2021. Wallace's line, Wallacea, and associated divides and areas: history of a tortuous tangle of ideas and labels. *Biological Reviews* 96:922-942. Available at <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/brv.12683>.

Allegrucci G, Trewick SA, Fortunato A, Carchini G, Sbordoni V. 2010. Cave crickets and cave weta (Orthoptera, Rhaphidophoridae) from the southern end of the World: a molecular phylogeny test of biogeographical hypotheses. *Journal of Orthoptera Research* 19:121-130.

Balazs D. 1968. Karst regions in Indonesia. *Karszt-Es Barlangkutatas* 5:3-61. Budapest.

Barr TC. 1968. Cave Ecology and the Evolution of Troglodites. *Evolutionary Biology*:35-102. Springer US, Boston, MA. Available at http://link.springer.com/10.1007/978-1-4684-8094-8_2.

Bedos A, Deharveng L. 1998. La faune souterraine de Ngatau Surat. 32-36.in (L. Deharveng, ed.) *Expédition Sumatra 96*. APS, Toulouse

Bennett PC, Engel AS. 2005. Role of micro-organisms in karstification. 345 - 363in *SYMPOSIA-SOCIETY FOR GENERAL MICROBIOLOGY*. Cambridge University Press, Cambridge.

Beron P. 2015. Comparative study of the invertebrate cave faunas of Southeast Asia and New Guinea. *Historia Naturalis Bulgarica* 21:169-210.

Botosaneanu L. 2003. New stygobiontic isopods (Isopoda: Cirolanidae, Anthuridae) from caves in Sulawesi, Indonesia. *Bulletin de L'Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique* 73:91-105.

Brancelj A, Boonyanusith C, Watiroyram S, Sanoamuang L-orsri. 2013. The groundwater-dwelling fauna of Southeast Asia. *Journal of Limnology* 72. Available at <http://www.jlimnol.it/index.php/jlimnol/article/view/700> (accessed April 3, 2023).

Breder CM, Rasquin P. 1950. A Preliminary Report on the Role of the Pineal Organ in the Control of Pigment Cells and Light Reactions in Recent Teleost Fishes. *Science* 111:10-12. Springer US, Boston, MA. Available at <https://www.science.org/doi/10.1126/science.111.2871.10>.

Brouquisse, F.; Deharveng, L.; Laumanns, M. Indonesia 1985–2001 Expeditions of the Association Pyrénéenne de Spéléologie. *Berl. Höhlenkundliche Ber.* 2015, 59, 1–197

Clements R, Sodhi NS, Schilthuizen M, Ng P. 2006. Limestone Karsts of Southeast Asia: Imperiled Arks of Biodiversity. *BioScience* 56:0006-3568-56-9-733-96727.

Condé B. 1992. Campodéides des grottes des Célèbes (Insectes, Diploures). *Mém. Biospéol* 19:155-158.

Corlett RT. 2009. *The Ecology of Tropical East Asia*. Oxford university press, New York.

Culver DC, Pipan T. 2009. *The Biology of Caves and Other Subterranean Habitats*. Oxford University Press.

Culver DC. 2005. Molluscs. 382-386in Encyclopedia of Caves. Elsevier Academic Press.

Darwin C, Wallace A. 1858. On the Tendency of Species to form Varieties; and on the Perpetuation of Varieties and Species by Natural Means of Selection. Journal of the Proceedings of the Linnean Society of London. Zoology 3:45-62. Available at <https://academic.oup.com/zoolinnea/article-lookup/doi/10.1111/j.1096-3642.1858.tb02500.x>.

Deharveng L, Bedos A. 2001. The Sangki System (Sumatera Barat, Indonesia).

Deharveng L, Bedos A. 2018. Diversity of Terrestrial Invertebrates in Subterranean Habitats. 107-172in Cave Ecology. Springer International Publishing, Cham.

Deharveng L, Rahmadi C, Suhardjono YR, Bedos A. 2021. The Towakkalak System, A Hotspot of Subterranean Biodiversity in Sulawesi, Indonesia. Diversity 13. Available at <https://www.mdpi.com/1424-2818/13/8/392>.

Deharveng L, Suhardjono YR. 2004. *Pseudosinella maros* sp. n., a troglobitic Entomobryidae (Collembola) from Sulawesi Selatan, Indonesia. Revue suisse de zoologie 111:979-984.

Deharveng L, Whitten T, Leclerc P. 2007. Caves of Papua. 1064-1083in Ecology of Indonesian Papua Part Two. Tuttle Publishing.

Dubnicka E, Płotek M. 2013. Antropogeniczne zmiany fauny bezkręgowców jaskiń Gór Towarnych (Wyżyna Krakowsko-Częstochowska). Chrońmy Przyrodę Ojczystą rocznik 69:285-296.

Deuve T. 2010. Sur une population différenciée de *Mateuillus troglobioticus* (Deuve, 1990) dans le sud de Sulawesi (Col., Caraboidea, Harpalidae, Pterostichinae, Abacetini. Bulletin de la Société entomologique de France 115:310.

Durand JP. 2005. Salamanders. 485-492in Encyclopedia of Caves. Elsevier Academic Press.

Gibert J, Culver DC. 2009. Assessing and conserving groundwater biodiversity: an introduction. Freshwater Biology 54:639-648.

Ginet R. 1960. Ecologie, éthologie et biologie de «*Niphargus*»(Amphipodes Gammaridés hypogés). Annales de Spéléologie, tome XV, fasc. 1 et fasc. 2.:215-216.

Harvey MS. 2002. The First Old World Species of Phrynidae (Amblypygi): *Phrynus exsul* from Indonesia. The Journal of Arachnology 30:470-474.

Haryono E, Putro ST, Suratman S, Sutikno S. 2017. Karst Morphology of Karangbolong Area, Java-Indonesia. Acta Carsologica 46. Available at <https://ojs.zrc-sazu.si/carsologica/article/view/3589>.

Heilprin A. 1887. The Geographical and Geological Distribution of Mammals. Keegan Paul, Trench & Co, London.

- Hobbs III HH. 2005. Crustacea. 141-153in Encyclopedia of Caves. Elsevier Academic Press.
- Huber BA. 2005. Revision of the genus *Spermophora* Hentz in Southeast Asia and on the Pacific Islands, with descriptions of three new genera (Araneae: Pholcidae). Zoologische Mededelingen:61-114.
- Humphreys WF et al. 2015. ‘Anchialine’ redefined as a subterranean estuary in a crevicular or cavernous geological setting. Journal of Crustacean Biology 35:511-514. Available at <https://academic.oup.com/jcb/article-lookup/doi/10.1163/1937240X-00002335> (accessed April 3, 2023).
- Huxley TH. 1868. On the classification and distribution of the Alectoromorphae and Heteromorphae. 294-319in Proceedings of the Zoological Society of London.
- Chia OKS, Ng PKL 2006. The freshwater crabs of Sulawesi, with descriptions of two new genera and four new species (Crustacea: Decapoda: Brachyura: Parathelphusidae). Raffles Bulletin of Zoology 54 : 381-428
- Christiansen K. 1962. Proposition pour la classification des animaux cavernicoles.. Spelunca, 2: 75–78.
- Ilhamsyah M. 2017. Jenis-Jenis Makrofauna Gua Karst Saripa, Kabupaten Maros, Sulawesi Selatan.
- Jeffery WR, Ma L, Parkhurst A, Bilandžija H. 2016. Pigment Regression and Albinism in *Astyanax* Cavefish. Biology and Evolution of the Mexican Cavefish:155-173. Elsevier.
- Leclerc P, Deharveng L, Ng PKL, Juberthie C, Decu V. 2001. Indonesie. 1806-1823in ENCYCLOPAEDIA BIOSPEOLOGICA. Tome III.
- Lohman DJ, de Bruyn M, Page T, von Rintelen K, Hall R, Ng PKL, Shih H-T, Carvalho GR, von Rintelen T. 2011. Biogeography of the Indo-Australian Archipelago. Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics 42:205-226. Available at <https://www.annualreviews.org/doi/10.1146/annurev-ecolsys-102710-145001> (accessed March 13, 2023).
- Lucañas CC, Bláha M, Rahmadi C, Patoka J. 2021. The first *Nocticola* Bolivar 1892 (Blattodea: Nocticolidae) from New Guinea. Zootaxa 5082:294-300.
- Lydekker R. 1896. A geographical history of mammals. The University press, Cambridge.
- Magniez GJ. 2001. Nouvelles données sur *Stenasellus strinatii* (Crustacea, Isopoda, Asellota, Stenasellidae), stygobie de Sumatra (Indonésie). Revue suisse de Zoologie 108:551-557.
- Murray SW, Kunz TH. 2005. Bats. 39-45in Encyclopedia of Caves. Elsevier Academic Press.

Ng PKL. 1991. *Cancrocaeca xenomorpha*, new genus and species, a blind troglomorphic freshwater hymenosomatid (Crustacea: Decapoda: Brachyura) from Sulawesi, Indonesia. *Raffles Bulletin of Zoology* 37:59–73.

Patoka J, Bláha M, Kouba A. 2017. *Cherax acherontis* (Decapoda: Parastacidae), the first cave crayfish from the Southern Hemisphere (Papua Province, Indonesia). *Zootaxa* 4363:137-144.

Pavan M. 1944. Considerazioni sui concetti di troglobio, troglofilo e troglosseno. *Le Grotte d'Italia* 5:35–41

Polak S. 2005. IMPORTANCE OF DISCOVERY OF THE FIRST CAVE BEETLE *Leptodirus hochenwartii* Schmidt, 1832. *ENDINS*. Mallorca.

Poulson TL, White WB. 1969. The Cave Environment. *Science* 165:971-981. Available at <https://www.science.org/doi/10.1126/science.165.3897.971>.

Prakarsa TBP, Putri RA, Rahmawati YF, Dalee AD. 2022. Diversity of the Cave-Dwelling Bat (Chiroptera) in the Ngobaran Coastal Area, Karst of Gunung Sewu. *Jurnal Biodjati* 7:255-233.

Proudlove G. 2006. *Subterranean Fishes of the World*. Available at <https://cavefishes.org.uk> (accessed April 3, 2023).

Rahmadi C, Harvey MS, Kojima J. 2010. Whip spiders of the genus *Sarax* Simon 1892 (Amblypygi: Charinidae) from Borneo Island. *Zootaxa* 2612:1-21.

Rahmadi C. 2011. BIOSPELEOLOGY OF JAVA CAVES, INDONESIA: A REVIEW. 241-250 in *Proceedings: ASIAN TRANS-DISCIPLINARY KARST CONFERENCE 2011*.

Rahmadi C. 2012. Bab 9 Arthropoda Gua. *Fauna Karst dan gua Maros, Sulawesi Selatan*:191-214.

Ruffo S. 1955. Le attuali conoscenze sulla fauna cavernicola della regione pugliese. *Memorie di Biogeografia Adriatica* 3:1-143.

Salas LA, et al. 2005. Biodiversity, endemism and the conservation of limestone Karsts in the Sangkulirang Peninsula, Borneo. *Biodiversity* 6:15-23.

Sarr A-C, Husson L, Sepulchre P, Pastier A-M, Pedoja K, Elliot M, Arias-Ruiz C, Solihuddin T, Aribowo S, Susilohadi. 2019. Subsiding Sundaland. *Geology* 47:119-122. Available at <https://pubs.geoscienceworld.org/gsa/geology/article/47/2/119/568049/Subsiding-Sundaland>.

Sendra A, Palero F, Jiménez-Valverde A, Reboleira ASP. 2021. Diplura in caves: diversity, ecology, evolution and biogeography. *Zoological Journal of the Linnean Society* 192:675-689.

Schiner JR. 1854. Fauna der Adelsberger-Lueger und Magdalenen-Grotte. 231—272 in Schmidl A, editor. *Die Grotten und Höhlen von Adelsberg, Lueg, Planina und Laas*. Braumüller, Wien.

Sket B. 2008. Can we agree on an ecological classification of subterranean animals?.
Journal of Natural History 42:1549-1563. Available at
<http://www.tandfonline.com/doi/abs/10.1080/00222930801995762>

Suyanto A, Wiantoro S. 2012. Kelelawar. Fauna Karst dan Gua Maros, Sulawesi Selatan:53-76. LIPI Press, Jakarta, Indonesia.

Vandel A. 1965. Biospeleology: The Biology of Cavernicolous Animals. Pergamon press, Londýn.

Wallace AR. 1860. On the Zoological Geography of the Malay Archipelago. Journal of the Proceedings of the Linnean Society of London. Zoology 4:172-184.

Wilkens H. 2005. Fish. 241-251 in Encyclopedia of Caves. Elsevier Academic Press.

Zaennudin A. 2010. The characteristic of eruption of Indonesian active volcanoes in the last four decades. Jurnal Lingkungan dan Bencana Geologi 1:113-129.