

ČESKÁ ZEMĚDĚLSKÁ UNIVERZITA
V PRAZE
FAKULTA ŽIVOTNÍHO PROSTŘEDÍ

BAKALÁŘSKÁ PRÁCE

2022

Daniel Kraus

Česká zemědělská univerzita v Praze
Fakulta životního prostředí

SROVNÁNÍ
MORFOLOGICKÝCH
MODIFIKACÍ U
TROGLOBIONTNÍCH BROUKŮ
(COLEOPTERA)

Daniel Kraus

Studijní program: Environmentální vědy
Studijní obor: Aplikovaná ekologie
Vedoucí práce: doc. Mgr. Jan Růžička, Ph.D.

Bakalářská práce

Praha 2022

ZADÁNÍ BAKALÁŘSKÉ PRÁCE

Daniel Kraus

Environmentální vědy
Aplikovaná ekologie

Název práce

Srovnání morfologických modifikací u troglobiontních brouků (Coleoptera)

Název anglicky

Review of morphological modifications of troglobiont beetles (Coleoptera)

Cíle práce

Troglobiontní brouci jsou zástupci hmyzu žijící výhradně v podzemí. Díky tomuto, pro výzkum mnohdy obtížně dosažitelnému prostředí, jsou naše znalosti o jejich morfologii i taxonomické diverzitě značně omezené. Obecně se ale diskutuje i o jejich morfologických a biologických modifikacích, často se zpochybňuje, zda se zejména u redukci morfologických struktur jedná vůbec o adaptace. I díky tomu se v poslední době těší velké popularitě mezi entomology, biospeleology, i dalšími biology, s přesahy do srovnávací morfologie, evoluční biologie i aplikovaných disciplín, včetně ochrany přírody. Zástupci různých linií v rámci řádu Coleoptera jsou již tradičně využíváni jako modelové organismy při zkoumání mnoha takových otázek.

Metodika

Obecná část by měla shrnout dosavadní znalosti o morfologických modifikacích u hypogeicky žijících členovců, a srovnat jednotlivé způsoby jejich ekologické klasifikace u sladkovodních i terestrických skupin.

Navazující kapitoly detailně srovnají zástupce pěti vybraných podčeledí brouků (Carabidae: Trechinae, Leiodidae: Cholevinae, Staphylinidae: Pselaphinae, Scydmaeninae, Staphylininae) se zaměřením na evropskou faunu a poskytnou přehled jejich morfologických adaptací v rámci každé skupiny u hypogeických linií ve srovnání s příbuznými epigeickými liniemi. Závěrečné shrnutí se pokusí poskytnout přehled společných (patrně konvergentně vzniklých) modifikací v rámci řádu brouků a spojit je s různými ekologickými faktory v silně modifikovaném prostředí podzemních biotopů.

Doporučený rozsah práce

cca 30 stran

Klíčová slova

Coleoptera, Trechinae, Cholevinae, Pselaphinae, Staphylininae, Scydmaeninae, troglobionti, hypogeické prostředí, ekologie, biospeleologie

Doporučené zdroje informací

- CAMACHO, A.I., 1992: The natural history of biospeleology. Graficas Mar-Car, Madrid. ISBN 84-00-07280-4.
- GIACHINO, P.M., VAILATI D., 2010: The Subterranean Environment. Hypogean life, concepts and collecting techniques. WBA Handbooks, 3, Verona. ISBN 978-88-903323-2-6.
- HLAVÁČ, P., PERREAU, M., ČEPLÍK, D., 2017: The Subterranean beetles of the Balkan Peninsula: Carabidae, Leiodidae, Staphylinidae, Scarabaeidae, Bothrideridae, Zopheridae, Salpingidae, Brachyceridae, Curculionidae. Czech University of Life Sciences Prague, Faculty of Forestry and Wood Sciences, Praha. ISBN 978-80-213-2747-4.
- ROMERO, A., 2009: Cave Biology. Life in Darkness. Cambridge University Press, New York. ISBN 978-0-521-53553-3.
- SKET, B. 2008: Can we agree on an ecological classification of subterranean animals? Journal of Natural History, 42 (21-22): 1549-1563.
- TRAJANO, E., CARVALHO, M.R. de, 2017: Towards a biologically meaningful classification of subterranean organisms: a critical analysis of the Schiner-Racovitza system from a historical perspective, difficulties of its application and implications for conservation. Subterranean Biology 22: 1-26.
- TRAJANO, E., 2012: Ecological classification of subterranean organisms. In: WHITE, W.B., CULVER, D.C., (eds): Encyclopedia of caves. 2nd Ed. Academic Press, Waltham. ISBN 978-0-123-83832-2.
-

Předběžný termín obhajoby

2021/22 LS – FZP

Vedoucí práce

doc. Mgr. Jan Růžička, Ph.D.

Garantující pracoviště

Katedra ekologie

Elektronicky schváleno dne 3. 3. 2021

prof. Mgr. Bohumil Mandák, Ph.D.

Vedoucí katedry

Elektronicky schváleno dne 3. 3. 2021

prof. RNDr. Vladimír Bejček, CSc.

Děkan

V Praze dne 22. 03. 2022

Prohlášení

Prohlašuji, že jsem tuto bakalářskou práci vypracoval samostatně pod vedením pana doc. Mgr. Jana Růžičky, Ph.D., a že jsem uvedl všechny literární prameny, ze kterých jsem čerpal.

Prohlašuji, že tištěná verze se shoduje s verzí odevzdanou přes Univerzitní informační systém.

Vdne.....

Poděkování

Za odbornou pomoc při zpracování bakalářské práce chci na tomto místě poděkovat vedoucímu práce panu doc. Mgr. Janu Růžičkovi, Ph.D. Děkuji také Jiřímu Brestovanskému za odborné rady a zapůjčení preparovaných exemplářů k nafocení.

V.....dne.....

ABSTRAKT

Bakalářská práce se zabývá problematikou zařazení hypogeické bezobratlé fauny, historií této tematiky a pojmem troglobiont. Pro lepší pochopení této problematiky poté podrobně shrnuje biotopy zapadající do kategorie biotopů hypogeické bezobratlé fauny. Dále se zaměřuje na řád Coleoptera a také zmiňuje množství konkrétních druhů a adaptací v kontextu s adaptacemi potřebnými k životu řádu Coleoptera v podzemí i mimo něj. V další části práce nabízí srovnání a podrobný popis pěti zástupců řádu Coleoptera jako extrémních troglobiontů (Carabidae: Trechinae: *Neotrechus suturalis suturalis* (L. Schaufuss, 1864), Leiodidae: Cholevinae: *Hadesia vasiceki* J. Müller, 1911, Staphylinidae: Pselaphinae: *Seracamauropis perreaui* Nonveiller et Pavičević, 2008, Scydmaeninae: *Cephennium weingaertneri* Reitter, 1916, Staphylininae: *Lathrobium cavicola* (H. Müller, 1856)) a pěti zástupců epigeické fauny (Carabidae: Trechinae: *Trechus obtusus obtusus* Erichson, 1837, Leiodidae: Cholevinae: *Catops picipes* (Fabricius, 1787), Staphylinidae: Pselaphinae: *Reichenbachia juncorum* (Leach, 1817), Scydmaeninae: *Neuraphes elongatulus* (P.W.J. Müller et Kunze), Staphylininae: *Lathrobium bruneipes* (Heer, 1839). Výsledky práce korespondují s již známými skutečnostmi, jako jsou redukce pigmentace, očí a další redukce, ale i následky progresivního zvětšování jednotlivých částí habitusu, včetně ochlupení. i přes to práce přináší několik nových námětů na další výzkum a bádání, především v oblasti morfologické podobnosti s pouštně a stepně žijícími zástupci čeledi Tenebrionidae Latreille, 1802, dále také na poli zkoumání sexuálního dimorfismu. Na závěr poukazuje na potřebu lepšího prozkoumání biotopů v průběhu celé sezóny. Práce může sloužit pro případné lepší pochopení problematiky života bezobratlých a hlavně brouků v afotických podmínkách a jednotlivých biotopech zde vznikajících. Kromě toho může také dopomoci s případným správným ekologickým zařazením některých taxonů.

KLÍČOVÁ SLOVA:

Coleoptera, Trechinae, Cholevinae, Pselaphinae, Staphylininae, Scydmaeninae, troglobionti, hypogeické prostředí, ekologie, biospeleologie

ABSTRACT

The bachelor's thesis deals with the issue of the classification of hypogeous invertebrate fauna, the history of this topic and the concept of troglobiont. To better understand this issue, it then summarizes in detail the habitats that fall into the category of habitats of hypogean invertebrate fauna. It also focuses on the order Coleoptera and also mentions a number of specific species and adaptations in the context of adaptations of the order Coleoptera needed for the life underground and beyond. The next part of the work offers a comparison and detailed description of five representatives of the order Coleoptera as extreme troglobionts (Carabidae: Trechinae: *Neotrechus suturalis suturalis* (L. Schaufuss, 1864), Leiodidae: Cholevinae: *Hadesia vasiceki* J. Müller, 1911, Staphylinidae: Pselaphinae *Seracamaurops perreai* Nonveiller et Pavićević, 2008, Scydmaeninae: *Cephennium weingaertneri* Reitter, 1916, Staphylininae: *Lathrobium cavicola* (H. Müller, 1856)) and five representatives of the epigeic fauna (Carabidae: Trechinae: *Trechus obtusus obtusus* Erichson, 1837, Leiodidae: Cholevinae: *Catops picipes* (Fabricius, 1787), Staphylinidae: Pselaphinae: *Reichenbachia juncorum* (Leach, 1817), Scydmaeninae: *Neuraphes elongatulus* (P.W.J. Müller et Kunze), Staphylininae: *Lathrobium bruneipes* (Heer, 1839). The results of the work correspond to already known facts, such as reduction of pigmentation, eyes and other reductions, but also the consequences of progressive enlargement of individual parts of the habitus, including hair. nevertheless, the work brings several new ideas for further research, especially in the field of morphological similarity with desert and steppe representatives of the family Tenebrionidae Latreille, 1802, as well as in the field of sexual dimorphism research. Finally, it points to the need for better exploration of habitats throughout the season. The work can serve for a possible better understanding of the life of invertebrates and especially beetles in aphotic conditions and individual habitats arising here. In addition, it can also help with the possible correct ecological classification of some taxa.

KEYWORDS:

Coleoptera, Trechinae, Cholevinae, Pselaphinae, Staphylininae, Scydmaeninae, troglobionts, hypogean environment, ecology, biospeleology

OBSAH

1. Úvod.....	10
2. Cíle práce	12
3. Literární rešerše	13
3.1 Úvod do problematiky kategorizace jednotlivých hypogeických členovců	13
3.2 Vývoj ekologické kategorizace členovců v čase po současnost	13
3.3 Historie výzkumu hypogeických členovců a podzemní fauny.....	16
3.4 Typy hypogeických prostředí a faktorů ovlivňujících Coleoptera.....	17
3.4.1 Biotopy podle velikosti životního prostoru	20
3.4.2 Voda přítomna v hypogeickém prostředí	20
3.4.3 Geologická povaha hypogeického prostředí.....	22
3.5 Souhrn dosavadních znalostí o morfologických modifikacích u hypogeicky žijících členovců.....	24
4. Výsledné zhodnocení	28
4.1 Morfologická přizpůsobení Coleoptera	28
4.1.1 Morfologie	28
4.1.2 Jednotlivé atributy života Coleoptera v kontextu s jejich adaptacemi.....	31
4.1.2.1 Orientace	31
4.1.2.2 Pohyb.....	32
4.1.2.3 Obživa	34
4.1.2.4 Reprodukce	35
4.2 Srovnání zástupců pěti vybraných podčeledí brouků (Carabidae: Trechinae, Leiodidae: Cholevinae, Staphylinidae: Pselaphinae, Scydmaeninae, Staphylininae) se zaměřením na evropskou faunu	38
4.2.1 Úvod.....	38
4.2.2 Carabidae: Trechinae (<i>Neotrechus suturalis suturalis</i> (L. Schaufuss, 1864), <i>Trechus obtusus obtusus</i> Erichson, 1837).....	39
4.2.3 Leiodidae: Cholevinae (<i>Hadesia vasiceki</i> J. Müller, 1911, <i>Catops picipes</i> (Fabricius, 1787))	41
4.2.4 Staphylinidae: Pselaphinae (<i>Seracamaurops perreai</i> Nonveiller et Pavičević, 2008, <i>Reichenbachia juncorum</i> (Leach, 1817))	43
4.2.5 Staphylinidae: Scydmaeninae (<i>Cephennium weingaertneri</i> Reitter, 1916, <i>Neuraphes elongatulus</i> P.W.J. Müller et Kunze, 1822))	45
4.2.6 Staphylinidae: Staphylininae (<i>Lathrobium cavicola</i> (H. Müller, 1856), <i>Lathrobium bruneipes</i> (Heer, 1839)).....	47
5. Diskuse.....	49
6. Závěr.....	50
7. Zdroje a prameny	51

1. ÚVOD

Jeskyně jako prostředí hostící nejrůznější organismy, od těch nejmenších až po vrcholové predátory živočišné říše, tvoří biotop pro trvalé, či dočasné obývání. Ostatně ještě v nedávné geologické historii tvořily jeskyně neodmyslitelnou část také našeho životního prostředí.

Dnešní využití bývá kromě prostého obdivu přírodní krásy často spíše vědeckého charakteru. Mohou nám sloužit jako okna do geologické i naší samotné historie. Kromě toho ale často zkoumáme právě jejich živočišné obyvatele, kteří už odedávna svým vzezřením, které je často označováno za bizarní, poutají naši pozornost. Tato práce se zabývá právě jednou, rozměrově malou, ale počtem zástupců početnou skupinou členovců, řádem Coleoptera Linnaeus, 1758, kteří si svou atraktivitou mezi odborníky a tradicí v jejich entomologickém výzkumu vydobyli pomyslný prim v modelových skupinách bezobratlých v mnoha dalších oborech. Je zapotřebí si uvědomit, že součástí tohoto jeskynního prostředí nejsou jen prostory člověku přístupné, ale i mikroprostory (např. spáry, trhliny nebo sutě), kde pro mnohé hypogeicky žijící členovce vzniká síť propojených komplexů s nesnadno definovatelnými hranicemi. Troglobiontní brouci jsou zástupci hmyzu žijící výhradně v podzemí. Díky tomuto, pro výzkum mnohdy obtížně dosažitelnému prostředí, jsou naše znalosti o jejich morfologii i taxonomické diverzitě značně omezené. Obecně se ale diskutuje i o jejich morfologických a biologických modifikacích. Často se zpochybňuje, zda se zejména u redukci morfologických struktur jedná vůbec o adaptace. I díky tomu se v poslední době těší velké popularitě mezi entomology, biospeleology i dalšími biology, s přesahy do srovnávací morfologie, evoluční biologie i aplikovaných disciplín, včetně ochrany přírody. Zástupci různých linií v rámci řádu Coleoptera, jak již bylo řečeno, jsou tradičně využíváni jako modelové organismy při zkoumání mnoha takových otázek.

První část práce shrnuje dosavadní znalosti o morfologických modifikacích u hypogeicky žijících členovců a srovnává jednotlivé způsoby jejich ekologické klasifikace u sladkovodních i terestrických skupin. Zároveň se snaží přijít i s několika novými skutečnostmi a podněty k dalšímu výzkumu.

Navazující kapitoly detailně srovnávají zástupce pěti vybraných podčeledí brouků (čeleď Carabidae Latreille, 1802: podčeleď Trechinae Bonelli, 1810, čeleď Leiodidae Fleming, 1821: podčeleď Cholevinae Kirby, 1837, čeleď Staphylinidae Latreille, 1802: podčeledi Pselaphinae Latreille, 1802, Scydmaeninae Leach, 1815 a Staphylininae), se zaměřením na evropskou faunu, a poskytují přehled jejich morfologických adaptací v rámci každé skupiny u hypogeických linií ve srovnání s příbuznými epigeickými liniemi.

Závěrečné shrnutí se pokusí poskytnout přehled společných, patrně konvergentně vzniklých modifikací v rámci řádu brouků a spojit je s různými ekologickými faktory v silně modifikovaném prostředí podzemních biotopů. Za účelem správného pochopení, co z brouka dělá troglobiontního zástupce.

2. CÍLE PRÁCE

Troglobiontní brouci jsou zástupci hmyzu žijící výhradně v podzemí. Díky tomuto prostředí, pro výzkum mnohdy nedosažitelnému, je jejich dosavadní prozkoumanost, stejně jako u ostatních organismů zde žijících, značně omezená. Avšak i díky tomu se v poslední době těší velké popularitě mezi odborníky, a to nejen u entomologů nebo biospeleologů. Poznání tohoto typu fauny je zapotřebí nejen k jeho efektivní ochraně, může být ale nápomocno i v mnoha dalších ekologicky zaměřených vědních disciplínách jako je např. pedologie. Zástupci řádu Coleoptera jsou již tradičně využíváni pro svou oblíbenost a prozkoumanost také např. jako modelové organismy při mnoha výzkumech ekologických, chemických a dalších vlivů na hmyz a bezobratlé vůbec.

Mnozí zástupci se řadí mezi hypogeicky žijící brouky, avšak jejich přesná kategorizace není úplně snadná. Proto si pro lepší pochopení této problematiky bakalářská práce klade za cíl prezentaci morfologických adaptací, které z daných brouků dělají pravého troglobionta.

Rešeršní část práce shrnuje dosavadní znalosti a koncepce troglobiontismu bezobratlých a zasazuje je do kontextu celého řádu Coleoptera. Praktická část bakalářské práce se dělí na kapitoly výsledné zhodnocení a diskuse, kde se připomenou některé hypogeické a epigeické adaptace. Dále nastíní nové spekulativní hypotézy a poté se pokusí srovnat vybrané zástupce za využití zástupných skupin v rámci pěti vybraných podčeledí (Trechinae, Cholevinae, Pselaphinae, Staphylininae, Scydmaeninae) na základě morfologických adaptací s jejich hypogeickými protějšky v rámci podčeledi se zřetelem na ekologii druhů. V kapitole diskuse zhodnotím a proberu, v čem se navzájem jednotliví zástupci liší a co mají naopak všechny skupiny společné. Následně budou znovu zdůrazněné některé již zmiňované nedostatky dosavadního výzkumu a na závěr práce budou shrnuty její výsledky a zhodnocen její přínos k řešené problematice.

3. LITERÁRNÍ REŠERŠE

3.1 Úvod do problematiky kategorizace jednotlivých hypogeických členovců

I pro nezasvěcenou osobu se některá hypogeická fauna na první pohled odlišuje od zavedeného normálu. „*Nejvýraznější charakteristikou pro zdejší faunu jsou živočichové s velmi výraznými rysy, která jsou pro širokou veřejnost neznámá a která propůjčují vzhled, který je obvykle popisován jako zvláštní, bizarní a dokonce hrůzostrašný, někdy zobrazovaný jako míchání skutečných zvířat s mýtickými tvory, jako jsou draci. A navíc tato stvoření koexistují v jeskyních s „normálními“ tvory, jako jsou zvířata nacházející se na povrchu.*“ (Trajano et Carvalho, 2017) Je tedy jasné, že prvotní kategorizace pramenily z odlišností od epigeické fauny. V podzemních prostorách může být přítomno i mnoho méně specializovaných nebo dokonce nepřizpůsobených druhů. Jedinečnost organismů podzemního prostředí však zapůsobila i na první průzkumníky, a to i na ty, kteří prováděli obecný výzkum v jeskyních, a vedla některé k prvotním pokusům ekologicky klasifikovat hypogeickou faunu ve vztahu s jejich podzemním prostředím. Vzhledem k nedostatku ekologických znalostí není divu, že rané klasifikace považovaly temnotu stanoviště za primární. Tyto počátky se datují do druhé poloviny 19. století a vývoj situace po současnost je probrán podrobněji v následující podkapitole.

3.2 Vývoj ekologické kategorizace členovců v čase po současnost

Členovci, stejně jako ostatní obyvatelé hypogeického prostředí, jsou nějak více nebo méně adaptovaní na prostředí, ve kterém žijí. Jedním z prvních, kdo klasifikoval jeskynní zvířata jako Skygge-Dyr neboli stínová zvířata, Tasmørke-Dyr neboli soumraková zvířata, Hule-Dyr neboli jeskynní zvířata a Drypsteenshule-Dyr neboli stalaktitová jeskynní zvířata, byl dánský zoolog C. Schiødte v dále zmíněných pracích z let 1849 a 1851 (Schiødte, 1851). Tato klasifikace však naprosto přehlížela ekologické podmínky v jeskyních, protože (jak již bylo výše zmiňováno) vědci v této době věděli jen málo o tomto prostředí a ekologii jejich jednotlivých obyvatel. O tři roky později, v roce 1854, vyvinul Schiner o něco pokrokovější klasifikaci sledováním síly asociací mezi druhem a hypogeickým prostředím (Schiner, 1854). Jeho terminologie, s několika revizemi od Racovitzy z roku 1907, se stala tradiční

klasifikací, která se stále používá a je tedy, založena na základě vztahů živočicha k jeskynnímu prostředí. Tato terminologie zahrnuje tři kategorie, kterými jsou troglobiontní, zvláštní jeskynní zvířata, troglofilní a trogloxení pro zvířata, která se rovněž zároveň vyskytují na povrchu, ale s různými vztahy s hypogeickým prostředím. Níže je uveden překlad kategorizace podle Racovitzy z roku 1907 (Racovitza, 1907).

„Trogloxyeny = Trogloxéni (les trogloxénes). Jsou to buď bloudící nebo náhodní hosté, kteří jsou přitahováni buď vlhkostí nebo jídlem, ale nežijí tam neustále a nereprodukuje se tam. Nikdy nevykazují speciální adaptivní úpravy a nacházejí se zejména u vchodů do jeskyní. Jejich význam při studiu podzemní oblasti je téměř nulový. (Příklad: Tineidae Latreille, 1810 a Culicidae Stephens, 1829)

Troglophily = Troglofilové (les troglophiles). Neustále žijící v podzemní oblasti, ale preferující povrchové oblasti, často se tam množí, ale mohou se vyskytovat i venku. Jedná se o velmi charakteristické afotické druhy, které často prošly redukcí optického aparátu, adaptacemi na kompenzaci nedostatku zraku a dalšími adaptacemi na život ve tmě. Právě tyto formy zásobují po celou dobu hlavní kontingent budoucími troglobionty a jsou to první kolonisté, když je pro kolonizaci k dispozici nová oblast podzemního prostředí. Poskytují také užitečné údaje o historii jeskyní.

Troglobionty = Troglobionti (les troglobies) obývají výlučně podzemní doménu a preferují nejhlubší oblasti. Jsou vysoce modifikovaní a vykazují nejhlubší adaptace na život v temnotě.“

V historii se objevilo množství pokusů o další rozdělení, která ale nenašla širší než lokální užití, jako například Ruffo v roce 1957 (eucavernicoles, subcavernicoles), který představil další klasifikaci, jež kombinovala troglobionty a eutroglofily (jako eucavernicoles), zatímco subtroglofilové a trogloxení byli kombinováni jako subcavernicolové (Ruffo, 1955). Jako další příklad lze uvést klasifikaci Barra z USA z roku 1968, který mimo jiné přidal „accidentals“ (Barr, 1968). Na jeho práci navazuje dále například Holsinger a Culver (1988), kteří ve svém souhrnu přebírají po Barrovi „accidentals“. Dodnes je jeho klasifikace hlavní ekologickou kategorizací hypogeických bezobratlých v USA (Holsinger et Culver, 1988). Tyto a další méně ujaté kategorizace uvádí a dopodrobna probírá Sket (2008).

V této práci zároveň přichází i se svým návrhem na rozdělení a standardizaci kategorizace, a to následovně:

*„**Troglobiont** – silně vázán na hypogenní stanoviště (troglobiotická rasa může tvořit pouze část eutroglofilního druhu).*

***Eutroglophil** – v podstatě epigeický druh schopný udržovat trvalou podzemní populaci (která se může stát troglobiotickou).*

***Subtroglophil** – druhy, které mají tendenci trvale nebo dočasně obývat podzemní stanoviště, ale jsou úzce spojeny s epigeickými stanovišti pro některé biologické funkce (denně, např. krmení, sezónně nebo během historie života, např. reprodukce).*

***Trogloxene** – druhy vyskytující se v hypogeickém prostředí pouze sporadicky a neschopné vytvořit podzemní populaci.“*

Avšak Trajano et al. rozebírají ve své práci z roku 2017 nedostatky těchto definic a jejich možné vzájemné vylučování v jejich koncepci. Zároveň poukazují na jejich nepřehlednost a na prioritu v názvosloví Schiner-Racovitzové (Trajano et Carvalho, 2017). Právě Trajano přichází pak s novým, modernějším pohledem na Schiner-Racovitzovu ekologickou kategorizaci. Jeho kategorizace zní takto (Trajano, 2012):

*„**Troglobiont** (z řeckého trogle jeskyně, bioteuo žiji) – druh žijící výhradně a pouze v jeskyni, kterou nikdy neopouští. Je vysoce specializovaný a fyziologicky adaptovaný k životu v podzemí, může být zcela slepý a nepigmentovaný. **Troglofil** (z řeckého filéo miluji) – druh žijící jak v jeskyních, tak v různě hlubokých vrstvách půdy, sutích apod.; k jeskynnímu životu není extrémně morfologicky přizpůsobený, např. má pouze částečně redukované oči. Jeskyně většinou využívá po určité období svého života, může se zde i rozmnožovat. Naproti tomu **trogloxen** (z řeckého xénos cizí) – druh, který v jeskyni pouze hostuje, tedy se zde nerozmnožuje; jeskyni využívá jen určitou část roku nebo jako dočasný úkryt před predátorem, či nepříznivými epigeickými poměry, zejména teplotními a vlhkostními, případně se sem dostává náhodou či pasivně, např. s vodou. Při deletrvajícím pobytu v takovém prostředí zpravidla po čase hyne.“*

Trajano přidává však i ke své vlastní “aktualizaci” kritické zhodnocení a poukazuje také na stále trávající „evoluci na pochodu“, kdy některé linie povrchových druhů se v určitých geografických podmínkách přizpůsobují životu v podzemních prostorech, zatímco jinde v jejich areálu výskytu tomu tak z různých důvodů není. Také musíme brát na zřetel, že tyto pochody pozorujeme v reálném čase a jednotlivé linie, potažmo druhy, měly různou dobu na morfolgickou reakci na stále delší dobu periodicky trávenou v hypogeickém prostředí. Mohly bychom tedy logicky směle označit trogloxyeny za potencionální předky troglofilů a troglofilů zase za předky troglobiontů, i proto je někdy náležité zařazení bez podrobné znalosti ekologických nároků a živočichových životních strategií a zvyků značně nesnadné a závisí mnohdy i na momentální prozkoumanosti taxonu. Také bychom mohli tedy říci, že všechny bezobratlé organismy, trávící zde alespoň část svého života, jsou v jistém smyslu „uzpůsobeny“ pro život zde. Jen troglobionti z jednotlivých důvodů omezili svůj životní styl výhradně na podzemí a v případě kontaktu s povrchem často záhy hynou (Trajano et Carvalho, 2017).

V této práci budu k rozdělení podzemních členovců používat systém Schiner-Rakovitza, je totiž i přes jeho stáří stále nejpoužívanější, a to jak v pracích starších, tak i novodobých.

Pro doplnění na závěr, odhadem kolem 8 % evropské vodní fauny tvoří specializované hypogeické druhy žijící pod zemí. Zvláště je kategorizoval Gibert et al. (1994) takto: stygobionti, stygophilové a stygoxeni. Zmíněné termíny byly původně vytvořeny ale pro faunu podzemních vod v jiných než jeskynních oblastech, jako jsou prostory na hyporheických stanovištích (Gibert et al. 1994).

3.3 Historie výzkumu hypogeických členovců a podzemní fauny

Fakt, že podzemní říše oplývá nějakou faunou, jsme prokazatelně pochopili již v pravěku při pravidelném používání jeskyní. Důkazem toho je mimo jiné i podrobné vyobrazení cvrčka z čeledi Rhabdophoridae, typického obyvatele mnoha jeskynních biotopů, vytesaného do bizoní kosti nalezené v Ariège ve francouzských Pyrenejích (Richards, 1961). „*Hlavními oblastmi obsahujícími podzemní stanoviště jsou puklinové systémy a jeskyně v krasových karbonátových horninách a v lávových polích a nekonsolidované zrnité sedimenty s intersticiálními vodami. Systematický*

výzkum jeskynní fauny v Evropě byl zahájen ve 30. letech 19. století ve Slovinsku, zatímco výzkum intersticiálních stanovišť začal ve 20. letech 20. století v Makedonii a Německu.” (Sket, 2008) Takto tedy Sket shrnul jednotlivé hlavní geologické typy a oblasti podzemních stanovišť.

3.4 Typy hypogeických prostředí a faktorů ovlivňujících Coleoptera

V první řadě je důležité si uvědomit, že jednotlivé hypogeické biotopy se neomezují pouze na jeskynní prostory jako takové, ale také na různé sutě, spárové prostory, kořenové systémy, mohou to být dokonce nory nebo chodby ostatních živočichů. Zároveň je častá také možná kombinace několika typů prostorů, kde poté vzniká rozsáhlá propojená síť podzemních prostor nabízející potenciál pro mnoho specializovaných forem živočichů. Je to prostředí značně oligotrofní – tedy velmi chudé na živiny. Dále je lze dělit na prostory periodicky nebo stále pod vodou. Jednu z důležitých rolí hraje také hornina, v níž se biotop nachází. Významným faktorem spojujícím všechny podzemní prostory, kde žijí členovci, je jejich relativní fyzikální, chemická a teplotní stálost v porovnání s povrchem.

Rozsáhlý součet jednotlivých podzemních biotopů nabízí ve své práci například Romero (2009):

Lávové neboli vulkanické jeskyně – jeskyně vzniklé proudícím roztaveným materiálem; dutiny se tvoří, když se horký materiál ochlazuje. Tyto dutiny jsou také známé jako lávové trubice.

Liparské jeskyně – jsou jeskyně v různých materiálech, avšak vzniklé na základě větrné eroze. Jsou to tedy zpravidla krátké prostory.

Tektonické jeskyně – jeskyně vytvořená pohybem země a zemské kůry. Většinou jde o sesuvy ve spárované skále. Vznik tektonických jeskyní tedy nezávisí na erozi a působení vody.

Erozní jeskyně – jsou jeskyně vzniklé chemickým působením vody na okolní horninu. Mohou vznikat v mnoha typech hornin, ale ty nejběžnější jsou ve vápencové formaci a nazývají se vápencové nebo dolomitové jeskyně.

Vápencové jeskyně – jeskyně, které se vyskytují v hornině obsahující alespoň 50 % uhličitanu vápenatého. Mnoho vápencových jeskyní je porézních, a proto propustných a lze je upravovat vodou.

Krasové oblasti a jeskyně – pochází ze srbochorvatského Kras a německého der Karst. Je to prostředí, které vzniká kombinací vysoké rozpustnosti podložních hornin a dobře vyvinuté sekundární rozpustnosti v dobře odvodněných oblastech. Jde tedy o kombinaci činnosti povrchové a podzemní vody, která při svém vsakování tvoří puklinové systémy. Krasové oblasti se vyznačují klesajícími toky, jeskyněmi, uzavřenými prohlubněmi, žlábkovanými skalními výchozy a velkými prameny.

Pískovcové jeskyně – jeskyně v pískovcových skalách. Takové jeskyně mají většinou erozní původ. Mohou být horizontální nebo vertikální.

Ledové jeskyně – jeskyně se skalními stěnami, obsahující buď sezónní nebo trvalý led. Biologická diverzita je zde obvykle nízká.

Ledovcové jeskyně – jeskyně vytesaná z ledu uvnitř ledovce, tím se liší od ledové jeskyně. Ledovcové jeskyně mají tendenci být druhově chudší, v podstatě v důsledku toho, že se nacházejí v chladných zeměpisných šířkách, kde je biologická rozmanitost sama o sobě také velmi nízká.

Hydrotermální jeskyně – je vytvořená nebo pouze upravená vodou při vysokých teplotách. Takové jeskyně jsou zvláště zajímavé kvůli mikroorganismům, které jsou s nimi spojené.

Mořské jeskyně – jeskyně vzniklé působením vody. Tyto jeskyně mohou vznikat v různých geologických podmínkách a mít různou délku, někdy více než 100 m. Obvykle mají velkou komoru hned uvnitř vchodu.

Blue holes – jde o šachtové prohlubně zaplavené běžnou mořskou vodou. Modré díry se obvykle nacházejí na korálových ostrovech. Tento termín se používá na Bahamách k označení závrťů, ze kterých vyvěrá chladnější voda během přílivu. Přítomny jsou například na Belize, Jamajce či Floridě a ta nejhlubší známá je na Bahamách (Deanova modrá díra). Charakteristická modrá barva je způsobena přítomností řas ve vodě.

Cenoty – jsou definovány jako zatopená přirozená prohlubeň vytesaná do vápence se zříceným stropem. Cenoty obsahují rozmanitou vodní faunu. Slovo cenote je španělského původu, ale kořeny pochází z mayského slova tzonot nebo conot.

Uzavřené deprese – propadají se nebo ponořují pod povrch krasových oblastí, které mohou být značně rozsáhlé a mnohdy trychtýřovitého tvaru. Jsou také vždy přítomny v horních úrovních krasových oblastí.

Doliny – jsou synonymním prostředím k uzavřeným depresím.

Závrtý (sinkholes) – jsou v podstatě jakékoli přirozené povrchové prohlubně, kterými obvykle protéká voda z povrchu a obohacuje je o podzemní vodu. Ve speleologii to znamená díry, jeskyně nebo trychtýřovité dutiny vytvořené v zemi působením vody na půdu, skály nebo podložní vrstvy a často tvořící průběh podzemního toku.

Suťové jeskyně – otvory mezi hromadami balvanů, které jsou dostatečně velké na to, aby jimi mohl projít člověk.

MSS – zkratka pro francouzské “milieu souterrain superficiel” neboli mesovoidní mělká vrstva. MSS označuje intersticiální prostory hluboko na rozhraní půdy a horniny; je typická pro ledovcově členité zóny.

Vadózní jeskyně – vadózní jeskyně (neboli nenasycená jeskyně) je ta, která většinu svého vývoje prodělala nad hladinou podzemní vody.

Vadózní prostory – zóna horniny nad hladinou podzemních vod.

Mohou to ale být i další podzemní prostory. Důležité je podotknout ještě například prostory vzniklé lidskou činností, kam se druhy dostaly teprve sekundárně.

Jako poslední konkrétní biotop je zapotřebí zmínit půdu. Půdu ve všech formách, kde může něco žít. Kdy se tedy všichni obyvatelé edafonu dají brát v širším pojetí jako hypogeičtí zástupci. Frakcie (fragmentace suťových prostor) a chemismus jsou zde hlavní faktory, avšak další dělení by bylo nad rámec bakalářské práce. S tím, že se i obsah práce zabývá spíše ostatními hypogeickými prostředními.

Podzemní prostory jsou tedy velice komplexní a nabízí velké množství různých ekologických nik. Mimo jiné se také dají rozdělit podle dostupnosti světla na zóny: eufotickou a afotickou, liší se jak složením fauny, tak přítomností či nepřítomností autotrofů v roli primárních producentů (Štěrbá et Vašátka, 1992).

3.4.1 Biotopy podle velikosti životního prostoru

Z předchozí části Souhrnu jednotlivých typů hypogeických prostředí bychom si měli připomenout a ujasnit, že jednotlivé biotopy jsou složeny z mikrobiotopů a ty klidně ještě z menších mikrobiotopů, kdy členovci jsou jako skupina velikostně velmi variabilní a zástupci těch nejmenších skupin, jako jsou třeba roztoči (Acari), mohou mít v rámci jednoho biotopu více různých prostředí. Například v rámci krasové oblasti, uvnitř vápencové jeskyně, máme mikrobiotopy jako jsou sintrové vodopády, podlahová suť nebo strop jeskyně atp. a každý z nich má na sobě ještě různé biotopy ve formě rozdílných biofilmů, které mohou hostit mnoho rozličných mikroorganismů.

Prostor mezi komponenty sutě, respektive její frakcie, nebo velikost spár mezi kameny (potažmo zdmi) limituje samozřejmě pohyb členovců v podzemním prostředí, kdy v rámci jednoho podzemního systému se může vyvinout několik odlišných forem. Právě díky tomu, že spolu populace původního druhu již nějakou dobu nekomunikují. Což krásně shrnuli například Năstase-Bucur et al. (2022), kteří se zabývají genetickou příslušností rumunských zástupců řádu Coleoptera (Leiodidae, Leptodirini), hlavně potom rodu *Pholeuon* Hampe, 1826, který zde podrobují DNA analýzám s následnými výsledky poukazujícími na diverzifikaci několika kryptických taxonů na úrovni druhů a několika poddruhů z podzemního systému pohoří Pădurea Craiului (Năstase-Bucur et al. 2022).

3.4.2 Voda přítomna v hypogeickém prostředí

Voda je v podzemním prostředí klíčovou složkou, která nejen že utváří charakter a mnohdy i velikost a tvar prostředí, ale přináší s sebou z povrchu živiny a zbytky organického materiálu, jež zde tvoří základ potravního řetězce.

Termín "groundwater" -> „podzemní voda“ zavedl Thieneman (1925), který ji takto definoval, a rozumíme tím veškerou vodu na povrchu Země a cirkulující v nejbližší části zemské kůry (myšleno od povrchu). Prvně podle Spandla (1926)

byly definovány tři typy podzemních vod: Grundwasser/podzemní, Spätkwasser/evaporované vody a Hohlenwasser/jeskynní vody.

Další novodobější rozdělení je podle Delamere de Boutteville (1960) v rámci první hydrogeologické terminologie. Ve své podstatě se jedná o rozdělení na dva typy podle způsobu cirkulace podzemní vody, kdy obě podzemní vody cirkulují zásadně odlišným způsobem, přičemž první typ z nich se vyznačuje propustností v mezerách propustných terénů, kde dochází k rychlým a nespojitým změnám zavodnění, zatímco u druhého typu se méně propustné terény vyznačují pomalým a plynulým kolísáním zavodnění. Avšak z biologického hlediska se zdá oddělení těchto dvou typů terénu jaksi umělé.

Ve všech raných klasifikacích podzemního světa byl kladen velký důraz na důležitost prostředí tvořeného trhlinami a prasklinami v jeskynních podlahách a stěnách. Navzdory tomu byl odběr vzorků do dnešní doby prováděn pouze ve viditelných vodách (bazény, jezírka, jezera, rybníky atd.) a z toho důvodu existuje mnoho klasifikací podzemních vodních toků, tůní, jezer, rybníků atd. Mnohé studie ale prokázaly existenci a důležitost sítí puklin s odkazem na přítomnost fauny. Jak již bylo řečeno v předchozí kapitole, jeskyně tvoří pouze viditelnou část hypogeického prostředí. Stejně tak zde jeskyně tvoří pouze viditelnou část vodní plochy, která je ale rozšířena o sítě kanálů a puklin, takže ji nelze považovat za uzavřený prostor (Camacho, 1992).

Jako další lze rozdělit vodní prostředí podle počtu látek rozpuštěných ve vodě. Jeskynní prostory jsou oligotrofní. Přísun energie pro živočichy je tedy zajištěn z venkovního prostředí, tedy z autochtonních zdrojů. Významné zdroje energie tu jsou např. guáno, což jsou exkrementy netopýrů, ale nejen ty, také zbytky jejich tlejících těl nebo těla živočichů z povrchu, které do jeskyní transportuje voda, případně vítr, nebo gravitační propad. Dále to jsou nejrůznější organické zbytky rostlinného původu (např. větve stromů, listí či ostatní vegetace). Významným zdrojem organického uhlíku je však i samotná voda pronikající z povrchu. Voda s sebou tedy přináší jak rozpuštěné organické sloučeniny, tak i mikroskopické zbytky rostlinného a živočišného původu (Camacho, 1992).

Toto bylo však zaznamenáno až počátkem 20. století. Kdy prvně stygobionty živící se těmito organickými sloučeninami popisuje jako stenoxygobiontní druhy Remy (1940) a později jsou také popsáni jako druhy takzvaně hygropetricolní dle Sketa (1994, 2004). Bylo tomu v evropské rozsáhlé jeskyni Vjetrenica (jižní Hercegovina). Zde je tedy celá řada specializovaných vodních filtrátorů a jednotlivé etáže se dají dělit podle jejich koncentrace a postupného ubývání těchto látek. Je zde ale celá řada odlišných biotopů právě na rozhraní souše a vodního prostředí, které hostí mimo jiné i obojživelné členovce jako je například amfibický (obojživelný) brouk *Hadesia vasiceki* J. Müller, 1911, u něhož, jak již název napovídá, je zajímavostí, že brouka v roce 1910 našel český amatérský entomolog, c. k. nadporučík Ludwig Vašíček a který se také žije filtrováním takzvaného biofilmu. Výzkum takzvaných hygropetricolních biotopů se za poslední léta poměrně posunul a italsí biospeleologové Paoletti, Beggio et al. (2011) objevili nový zdroj potravy, tzv. *Moonmilk* – “kašičku”, houbovitý, mikrokrystalický vápenitý materiál, pod tokem vodní hladiny na sintrových vodopádech, který má podobnou konzistenci jako marcipán nebo zubní pasta a který často obsahuje mikrobiální biomasu, kterou brouci využívají jako hlavní a velmi pravděpodobně i jediný zdroj potravy (Mlejnek et Lohaj, 2012).

Všechna tato rozdělení mohou působit poněkud svévolně, ale pomáhají popisovat prostředí, o kterém jsme si nikdy nedokázali udělat skutečnou a celkovou představu. Jsou podle mého názoru důležité, protože nám umožňují popsat a pochopit různé formy cirkulace podzemních vod i živin.

3.4.3 Geologická povaha hypogeického prostředí

Jak je již řečeno v úvodním souhrnu jednotlivých typů hypogeických prostředí, podzemní biotopy vznikají v různých horninách, a to díky různým geologickým nebo jiným přírodním pochodům (vodní nebo větrná eroze). Vznikají tedy jak v horninách vulkanického původu (vyvřeliny), tak sedimentárního (karbonáty).

Geologie ovlivňuje propustnost a vodní cirkulaci, ale i další abiotické faktory prostředí, jako jsou např. salinita, teplota, pH a koncentrace dalších prvků, což přímo

ovlivňuje i mikrobiotu, která tu tvoří základ potravního řetězce. Dále tedy také přímo ovlivňuje velikost podzemních prostor (Camacho, 1992).

Stejně tak jako geologie, tak i geografická poloha oblastí určuje typ fauny, jež v daném prostředí žije. Geografická poloha ovlivňuje epigeické prostředí rozdílnou vlhkostí jednotlivých regionů, rozdílnou teplotou či jejím kolísáním v průběhu roku. Jedním z nejdůležitějších geografických aspektů je i nadmořská výška (Camacho, 1992).

Lávové neboli vulkanické prostory vznikají tedy proudícím roztaveným materiálem a dutiny se tvoří, když se horký materiál ochlazuje. Tyto dutiny jsou také známé jako takzvané lávové trubice (Romero, 2009).

Našim podmínkám jsou pravděpodobně nejbližší krasové jeskyně. Krasové horniny jsou hlavně karbonáty: vápence, dolomity, spraše, křída, sůl, sádrovec (ty jsou vzácné kvůli rychlosti jeho degradace) a klastické horniny s karbonátovým tmelem. Voda je za vhodných fyzikálních a klimatických podmínek rozpouští (korozi), i mechanickým působením (zejména erozí, řícením a evorzí) a vytváří krasové jevy (Hromas et Bílková, 2020).

Nejbohatší krasová podzemní fauna je především na Balkánském poloostrově, dále v Pyrenejích, v jižních a východních Alpách a v Apeninách. Evropa je sama o sobě v biospeleologii pravděpodobně nejprobádanější a společenstva krasových systémů jsou ta nejpočetnější s nejextrémněji diverzifikovanou faunou a také mají velkou tradici ve výzkumu. Jak je tedy z výčtu patrné, hlavní centra výskytu jsou hlavně v jižní části Evropy, a to především v mediteránní oblasti, avšak rozsáhlý výzkum probíhá také v oblasti Asie, zejména v Japonsku (Sugaya et al. 2017), Vietnamu a na jihu Číny (Luo et al. 2018; Huang et al. 2019). Jsou to především tedy oblasti, které nebyly trvale zaledněné, protože se nacházely na okrajích pevninského ledovce, což jim pravděpodobně poskytlo čas na tak rozmanité a bizarní diverzifikace (Mlejnek et Lohaj, 2012).

Co se hypogeických členovců žijících na našem území týká, naše troglofilní a trogloxilní fauna je vcelku bohatá, avšak Česká republika je velmi chudá na troglobionty, což je zapříčiněno její geologickou historií a geografickou polohou, avšak není to v tomto případě zapříčiněno pobytem bývalého pevninského ledovce,

ale jejím především v holocénu se střídajícím dlouhým extrémním suchem s extrémními vlhkými obdobími, která panovala vždy také po dlouhou dobu (Cílek et Ložek, 1995). Nejbližší pravá jeskynní fauna brouků se nalézá na Slovensku. I přes tuto skutečnost nějaké ty troglobionty máme. Jedná se o edafický rod *Parazuphium* Jeannel, 1942 (Carabidae, Coleoptera). Z pavouků lze například zmínit drobné plachetnatky *Centromerus albidus* Simon, 1929 (syn. *C. quercicola* Miller, 1958) a některé druhy rodu *Porrhomma* Simon, 1884. Franc také zmiňuje pravděpodobný výskyt i dalších zatím neprokázaných druhů troglobiontních pavouků (Franc, 2013). Ze stygobiontní fauny lze vyzdvihnout například několik druhů rodu *Niphargus* Schiødte, 1849, kde se i z Čech stále popisují nové druhy (Hudec et al. 2017). Dále je třeba připomenout světoznámě známý nález korýše bezkrunýřovce *Bathynella natans* Vejdovsky, 1882 ve studni v pražské Karmelické ulici (Camacho, 2006).

3.5 Souhrn dosavadních znalostí o morfologických modifikacích u hypogeicky žijících členovců

Pro začátek je dobré si znovu připomenout Racovitzovo ekologické rozdělení trogloxéni, troglofilové, troglobionti. Ti nám částečně poukazují na to, jak moc a třeba i jak dlouho se jednotlivé adaptace mohli vyvíjet a jestli jim již zabraňují kombinovat epigeický s hypogeickým způsobem života. Klíčovou jednotkou je u morfologických modifikací, stejně jako u ostatních evolučních procesů, čas. Důležitou roli tedy hraje také stáří podzemního biotopu a tedy i doba, po kterou mají druhy možnost zde žít.

Významným pojmem je troglomorfie (Christiansen, 1962) nebo synonymně troglobiomorfie (Juberthie et Decu, 1994). Jedná se o morfologická přizpůsobení jeskynnímu prostředí, jako např. prodlužování tělních přívěšků, redukce nebo absence očí, pigmentace, přidané smyslové obrvení a další přívěsky, nebo třeba zužování těla či jeho další tvarové modifikace (Kováč, 2008).

Co se problematiky různých redukcí nebo naopak adaptačních modifikací týká, tak Peck (1998) rozdělil troglomorfní adaptace na regresivní a progresivní. Jako regresivní v případě redukce nebo ztráty některých systémů a znaků, jež jsou běžné u epigeických druhů. Naproti tomu u progresivních je myšleno zvětšování a modifikace některých znaků obecných pro druhy povrchové, ale i vyvinutí znaků, jež se u epigeických druhů běžně vůbec nevyskytují (Peck, 1998).

Například zástupce střevlíků, rod *Duvalius* Delarouzeé, 1859, z různých stanovišť a biotopů, má různou velikost těla i tykadel, liší se ale také tvarem těchto struktur. Druh *Duvalius procerus* (Putzeys, 1847), žijící v alpinském pásmu Balkánského poloostrova, je epigeickým druhem a má délku těla od 5,5 mm do 6,0 mm. Má normálně vyvinuté oči a mohutné tělo. *Duvalius subterraneus* (L. Miller, 1868) je endogenním druhem a žije pod kameny pohřbenými v lesích. Jeho délka je od 6 do 7 mm. Má redukované oči, delší tělo a velikost tykadel delší než původní druhy. Posledním příkladem je druh *Duvalius stankovitchi* (Jeannel, 1923). Zde jde o troglobiontní druh, tedy v jeskyni žijící formu, s délkou mezi 5,0 a 5,2 mm; je zcela slepý, depigmentovaný, s prodlouženým tělem i tykadly a má více ochlupení než první dva druhy (Jeannel, 1928). To přímo koresponduje s nároky na orientaci a pohyb jednotlivých druhů rodu *Duvalius* v jednotlivých prostředích. Je nutné zdůraznit, že určité druhy pigmentů lze získat v úplné tmě pouze z potravy, protože si je zvířata nesyntetizují. Například karotenoidy, které dávají růžovo-oranžovou barvu stejnonožci rodu *Stenasellus* Dollfus, 1897, nebo u blešivců z rodu *Niphargus* Schiødte, 1849. Syntéza melaninů vyžaduje totiž světlo a ostatní pigmenty jsou reziduální produkty z určitých fází metabolických procesů. Některé hormony spojené se zrakovými funkcemi jsou také takzvaně pigmentogenetické. U korýšů generují kromatofické hormony, takzvané sinusové žlázy na očních stopkách Decapoda, což popsal Haström et Brown (1969) i s pokusem, kdy epigeický krab ztrácí svou barvu po té, co mu byly odříznuty oční bulvy (Camacho, 1992).

Mimo jiné lze zdůraznit také zvláštní tendenci progresivního zvětšování klepítek u štírků, ale i dalších pavoukovců (Peck, 1998). Vyzdvihnout lze například ze druhů štírků *Protoneobisium biokovense* (G. Müller, 1931) ze Slovinska nebo slovenského *Neobisium slovacum* Gulička 1977. Z ostatních pavoukovců např. italský druh sekáče *Ischyropsalis strandi* (Kratohvíl, 1936).

Podzemní vody a vodonosné vrstvy jsou také kolonizovány adaptovanými druhy, které se nazývají stygobiontní, ale v současné době neexistují žádní známí stygobiontní zástupci evropských brouků ve skupině Dytiscidae Leach, 1815, avšak co se týče stygophilů, máme zde rody *Iberoporus* Casteo et Delgado, 2001 ze Španělska, *Etruscodytes* Mazza, Cianferoni et Rocchi de Italirinabetia, 2013 z Itálie a rod *Siettitia* Abbeyle de Perrin, 1904 z Francie. Na Balkáně však nikdy nebyl žádný

hypogeicky žijící potápník objeven. Tam jsou ale terestrické biotopy využívány jinými zástupci řádu Coleoptera (Hlaváč et al. 2017).

Jako pomyslnou třesničku na dortu bychom si měli ještě jednou připomenout stygobionty, ve formě stenohygrobiontních druhů podle Remyho (1940) a synonymních hygropetricolních druhů dle Sketa (1994, 2004), takzvané brouky filtrátory, kteří žijí obojživelný život a již podle jejich označení se s jeskynním prostředím vypořádali dosti jedinečně. Původně tedy byly popsány v rozsáhlém krasovém jeskynním podzemním systému Vjetrenica na jihu Hercegoviny, kde šlo tedy o rod *Hadesia*, který je tomuto prostředí výrazně uzpůsoben. Dlouhými končetinami se silnými drápkami se přidržuje na stěnách, po kterých stéká voda. Tělo člunkovitého tvaru je přizpůsobeno i pro překonání vodního proudu. Velmi zvláštním a speciálním orgánem je ústní ústrojí. Vnitřní části (lacinia a galea), svrchní pysk (labrum) a makadla (palpy) jsou masivně a hustě kartáčovitě obrvené dlouhými chloupky. Specifické jsou i čelisti – vnitřní čelisti (maxily) jsou hřebenovitě tvarované, vnější pár čelistí (mandibuly) nese charakteristickou člunkovitou prohlubeň, která slouží jako přívod vody přímo do vnitřku ústního ústrojí. Organické zbytky, které jsou přítomné v proudící vodě, se zachytávají na výše zmíněných obrvených částech čelistí. Dále jsou potom posouvány do trávicího systému vyfiltrované částičky organického materiálu. Díky této opravdu neobyčejné adaptaci si tedy tyto brouci vydobyli svou pověst vodních filtrátorů (Mlejnek et Lohaj, 2012).

Ještě do nedávna byl rod *Hadesia* jediným známým jeskynním broukem filtrátorem vázaným na ekosystémy sintrových vodopádů. Teprve v roce 1983 biospeleologové z Chorvatska našli a popsali v hluboké propasti pohoří Biokovo dalšího filtrátora. Nový rod a druh byl pojmenován *Radziella styx* Casale et Jalžic, 1988 (Sket, 2004).

V současné době je známo kromě rodů *Hadesia* a *Radziella* ještě dalších šest rodů, které jsou velmi úzce vázány k hygropetricolnímu prostředí, u kterých se také předpokládá jako zdroj potravy způsob filtrace vody. Ta je výhradně doménou čeledi Leioiidae (podčeleď Cholevinae) (Mlejnek et Lohaj, 2012). Rody *Croatodirus* Casale, Giachino et Jalžic, 2000, *Velebitodromus* Casale, Giachino et Jalžic, 2000, *Nauticiella* Moravec et Mlejnek, 2002, *Tartariella* Nonveiller et Pavicevic, 1999 a *Kircheria* Giachino et Vailati, 2006 se vyskytují v Dinarských horách na Balkáně.

Pouze jediný rod *Cansiliella* Paoletti, 1972 se nachází v Alpách na území Itálie a je možné, že „filtrační“ potravní strategie se u nich vyvinula naprosto nezávisle a geneticky s ostatními nesouvisí (Sket, 2004). Vesměs až na výjimky se tedy jedná o hluboké propasti, kde na určitých patrech je více či méně stabilní proudění vody. Někdy přes zimní měsíce, kdy horské propasti mají v mnoha případech minimum vody, někdy mohou být i tyto prostory s mikrobiotopy úplně suché. Důkladnější sledování lokalit v průběhu celého roku bohužel chybí. Často z důvodu obtížnějších speleologických sestupů. Pro příklad druh *Velebitodromus smidai* Casale, Giachino et Jalžić, 2004 se nachází v propastovitém systému Lukina jama – Trojama, což je nejhlubší propast celého Balkánu (hloubka 1 421 m). Bohužel zatím nevíme, co brouci v tomto „období sucha“ dělají a chybí i informace o rozmnožování a metamorfozních pochodech, včetně jednotlivých stádií, natož jejich ekologie. Tato skutečnost se na druhou stranu nezdá příliš zvláštní, když uvážíme, že většina druhů je popsána pouze z jednoho nebo několika málo exemplářů a my je téměř výhradně zastihujeme pouze na mikrobiofilmovém biotopu (Mlejnek et Lohaj, 2012).

4. VÝSLEDNÉ ZHODNOCENÍ

4.1 Morfologická přizpůsobení Coleoptera

Pro správné pochopení problematiky týkající se vztahů mezi jednotlivými adaptacemi s hypogeickým prostředím je důležité si nastínit morfologii Coleoptera jako takovou a alespoň rámcově si představit jednotlivé adaptace, které si tento řád v průběhu své evoluce osvojil pro své úspěšné přežívání po miliony let v nejrůznějších typech prostředí. Od adaptací, které je charakterizují, až po příklad několika jedinečných úprav, které jen podtrhují neuvěřitelnou schopnost se přizpůsobit a dobývat nejen různá prostředí, ale kromě toho plně obsáhnout jimi poskytovanou ekologickou niku, a to za pomoci jejich škály plastických forem.

Zároveň je také na závěr každé podkapitoly nastíněno to, jak se s tím jednotlivé podzemní druhy vypořádaly. Bohužel, protože informace o jednotlivých hypogeických druzích často chybí, což je do jisté míry určitě ovlivněno faktory, které byly již zmiňovány, jako jsou špatná dostupnost biotopu a to, že jde co do výzkumu troglobiontních brouků o hodně mladou vědní disciplínu. Proto se zde pokusím shrnout i nějaké vlastní závěry.

V obou následných kapitolách je také obsažen popis a srovnání pouze dospělce, neboli imaga, který se pro následné srovnání hodí nejlépe a také z důvodu rozsáhlosti problematiky týkající se jednotlivých vývojových stadií brouků.

4.1.1 Morfologie

Tělo hmyzu je bilaterálně souměrné, kryté tvrdým exoskeletem, který se skládá z takzvaných skleritů. Kutikula je tvořena dvěma vrstvami, silnou chitinovou a tenkou nesmáčivou, voskovitého charakteru. Řád Coleoptera je nejpočetnějším řádem hmyzu v počtu popsáných druhů a rodů. Jejich tělo je tvořeno ze tří hlavních částí – hlavy, hrudi a zadečku.

Blanitá křídla jsou u brouků vždy kryta předním modifikovaným kožovitým párem křídel zvaným krovky (*elytra*). Základním společným znakem pro všechny brouky je (stejně jako štítek) takzvané trojúhelníkové *scutellum* (Pokorný, 2002).

Hlava je tvořena silně sklerotizovanou kapsulí nesoucí oči a ústní ústrojí. Jedním z klíčových znaků zástupců Coleoptera je také to, že je hlava vždy víceméně namířena dopředu (Buchar et al. 1995). Dále je vybavena tykadly s hlavními smyslovými orgány čichové a hmatové soustavy. Tykadla se obvykle skládají z 11 (někdy však i z 10 nebo 12) článků. Dle tvaru rozdělujeme tykadla na štětinovitá, nitkovitá, růžencovitá, kyjovitá, pilovitá, lomená, vějířovitá, hřebenitá, paličkovitá, zpeřená a nepravidelná (Pokorný, 2002).

Ústní ústrojí je kousací až na některé výjimky, např. rod *Myrmicholeva* Lea, 1910 (Leiodidae), která má ústní ústrojí sací (Kilian, 2012). U predátorů bývá uzpůsobené k úchopu kořisti a u ostatních je tvarováno podle způsobu příjmu potravy. Skládá se z horního pysku (*labrum*), kusadel (*mandibuly*), čelistí (*maxilly*) a dolního pysku (*labium*). Čelisti slouží k rozměňování potravy a nesou až pětičlenná párová čelistní makadla (*palpi maxillares*), přičemž dolní pysk nese další až tříčlenná párová makadla (*palpi labiales*) (Pokorný, 2002).

Hrud' (*thorax*) je tvořena také třemi částmi: předohrudí (*prothorax*), středohrudí (*mesothorax*) a zadohrudí (*metathorax*). Z vrchu lze vidět pouze hřbetní část předohrudí, nazývanou hřbetní štít (*protonum*). Nohou mají brouci vždy po třech párech a známe několik funkčních typů (běhavé, skákavé, hrabavé a veslovací). Středohrud' a zadohrud' jsou vzájemně srostlé a nesou každá jeden pár křídel. Zadeček skrývá většinu vnitřních orgánů. Shora je kryt krovkami a skládá se z několika (až osmi) článků, zesponu sternity a shora tergity (Pokorný, 2002). Velikost brouků napříč všemi čeleděmi kolísá od několika milimetrů po několik desítek centimetrů. Nejmenšími zástupci jsou např. pírníci (Ptiliidae).

Právě jednotliví zástupci brouků obývající podzemní prostory si vyvinuli pro své přežití v takových podmínkách pro laika velmi bizarně působící vzezření. Nijak zvlášť se ale od svých protějšků v morfologickém popisu výše neliší. Bohužel ani přes předešlé shrnutí a mnohaleté snažení odborníků, neexistuje žádný znak, který by spojoval všechny skupiny podzemních Coleoptera. Pouze v případě trvalého pobytu v hypogeickém prostředí křídla zakrní a z druhu se stává takzvaně apterní. To je však běžné i u epigeických pozemně žijících druhů. Dalším společným rysem je tedy úbytek pigmentace a redukce očí. Tyto znaky ale nemůžeme paušalizovat, protože (stejně jako pro všechny ostatní členovce) platí, že si všichni brouci v různých jeskyních nejsou

geneticky příbuzní, jelikož se nedostali do kontaktu s podzemním prostředím ve stejnou dobu. Lze však říci, že zde zkoumáme evoluci na pochodu v různých časových stádiích a rozdílných prostředích, ale také opětovnou kolonizaci téhož prostředí (Camacho, 1992).

Důležité je si také více představit nadčeleď Staphylinoidea Latreille, 1802, která bude dále více rozebírána. Na začátek je třeba zmínit podčeleď Staphylininae Latreille, 1802, která patří do čeledi Staphylinidae. Mohlo by se zdát, že zde existuje poměrně izolovaná skupinka forem typická pro mnohé nápadné společné znaky, jimiž se velká většina drabčků vyznačuje, ale není tomu striktně tak. Takovými znaky se myslí hlavně protažený celkový habitus, silně zkrácené krovky a silně chitinizované články zadečku spojené poměrně širokými membránami, které jim umožňují lepší pohyblivost při dravém způsobu života. Ačkoliv lze u většiny drabčků připustit určitou izolovanost od ostatních zástupců Coleoptera způsobenou zkrácením krovek a k němuž došlo pravděpodobně následkem často půdního dravého způsobu života s následnou pohybovou "výhodou" nad ostatními zástupci nejen brouků, právě v hypogeickém prostředí. Musíme si zde pro dokreslení problematiky představit některé triby podčeledi Oxytelinae Fleming, 1821 (Omaliini MacLeay, 1825, Piestini Erichson, 1839), které jsou obecně považovány za ty nejprimitivnější zástupce čeledi (Smetana, 1958). U nich jsou často zachovány krovky, které u některých taxonů zakrývají zadeček úplně. Velmi často se u nich setkáváme také s jednoduchými temenními očky (*ocelli*). Oba tyto znaky poukazují na značnou příbuznost s čeledí Agyrtidae Thomson, 1859, dříve řazenou jako podčeleď v rámci široce chápané čeledi Silphidae Latreille, 1806 (Smetana, 1958). Jediným rozlišujícím klíčovým morfologickým znakem mezi nimi je rozdílná chitinisace prvních tergítů, kdy Staphylinidae mají nejvýše dva a Agyrtidae nejméně tři až čtyři membranosní články. Některé druhy podčeledi Apateticinae Fauvel, 1895 následně připomínají Staphylininae a Silphidae tak silně, že o jejich příslušnosti bylo v minulosti často pochybováno (např. druh *Nodynus leucofasciatus* Lewis, 1879), dnes jsou všichni řazeni jako vnitřní skupiny drabčků. Na opačné straně stojí podčeleď Pselaphinae Latreille, 1802, u nichž jsou znovu u primitivnějších, vývojově mladších, forem často membrány zachovány. Dochází zde ale také k větším či menším redukcím pohyblivých segmentů podle častého systematického vzdalování a jednotlivého ekologického zaměřování konkrétních skupin Pselaphinae. To tedy znamená, že se zadečkové články

na bezpečné rozlišení jednotlivých podčeledí použít nedají. Vzájemná morfologická podobnost je však patrná i mezi Pselaphinae a podčeledí Scydmaeninae Leach, 1815, která také patří do čeledi Staphylinidae, ale většina jejích zástupců má krovky, které zakrývají zadeček úplně (Smetana, 1958).



Obr. 1 et 2 *Trechus austriacus* Dejean, 1831 ze stejné lokality v různém stavu ztráty pigmentace (ČR, Praha, Prosecké pískovcové skály) – příklad problematiky evoluce na pochodu

4.1.2 Jednotlivé atributy života Coleoptera v kontextu s jejich adaptacemi

Tato část se věnuje jednotlivým atributům, zvolených jako názvy podkapitol, které musí Coleoptera pro svou existenci zvládnout, aby byli schopni přežít a přenést svou genetickou informaci do dalších generací. Každý jednotlivý atribut je spojen s některými morfologickými adaptacemi. Účelem je uvědomit si, jak tvárná skupina brouci jsou a pomůže nám to pochopit, jak mohou být tyto adaptace ovlivňovány změnou tak radikální, jako je trvalejší přesun do podzemí.

4.1.2.1 Orientace

Každý organismus využívající schopnost aktivního pohybu musí mít alespoň nějaké orientační smysly. V případě brouků k orientaci v prostoru slouží neuvěřitelná paleta adaptací. Od různě složitých složených očí, v případě zraku, až po nejrůznější

modifikace tykadél s chemoreceptory (zde se naše pojetí dvou smyslů čich a chuť však smazává z důvodu, že Coleoptera jsou schopni drobné částice zachytit z okolního prostředí, jak z materiálu v okolí, tak z částic rozptýlených ve vzduchu a určit i směr zdroje, případně jeho pohyb v čase). Jako doplňkový hmatový, pro orientaci v prostoru však důležitý, orgán je pro brouky i jejich ochlupení. Evoluce nám v tomto odvětví připravila opravdu rozmanitou škálu adaptací, můžeme se zde setkat např. s obdobou termovize (umístěné na sternitech) a receptorem kouře (na tykadlech), jako je tomu třeba u krasce *Melanophila acuminata* (De Geer, 1774) (Hošek, 1998).

Dále se u létajících druhů obecně uvažuje o kooperacích s magnetickým polem a dá se říci, že v této problematice se stále přichází s novými poznatky, avšak někdy může být takový výzkum značně nesnadný z pochopitelných důvodů. Pro představu stejně tak, jako když se snažíme zjišťovat, která zvířata vidí černobíle a která barevně. Více je tato problematika prozkoumána například u švábů (Bazalová et al. 2016).

V případě podzemních zástupců Coleoptera tomu není jinak. A v případě afotických podmínek podzemního prostředí se byli nuceni brouci spolehnout na jiný vjem než zrak. Bohužel, co se jednotlivých čichových receptorů týká, toho moc nevíme, ale jako klíčový se jeví hmat, který je zajišťován nápadně dlouhými hmatovými štěty na různých částech exoskeletu. Brouci pro lepší orientaci zde mají často prodloužená tykadla.

4.1.2.2 Pohyb

Brouci si v průběhu své evoluce osvojili schopnost prosperovat ve většině typů prostředí, kromě slanovodního mořského prostředí a ledovcových ker. Naučili se prostřednictvím svých sofistikovaných adaptací létat, plavat, skákat, běhat, zahrabávat se a pohybovat v podzemních prostorách, ale také díky geniální adaptaci krycího páru křídel, známého jako krovky (*elytra*), který je pro tento řád charakteristickým znakem. Tento řád dosáhl velmi efektivní kombinace většinou hned několika pohybových možností. Ty jistě přispěly k tomu, že se do dnešní doby vyvinulo tolik diferenciovaných forem a tvoří jeden z nejpočetnějších živočišných řádů vůbec (Stork, 2018). Existují ale ještě další společné znaky, které výrazně ovlivňují pohybové možnosti této skupiny. Těmi jsou tři páry nohou, kdy známe několik funkčních typů

(viz výše). Všichni zástupci řádu Coleoptera mají stejně jako ostatní hmyz společně ještě zakončení posledního tarsálního článku. Tvoří jej háčkovitě zahnuté drápky, které hmyzu společně s velkou silou, v poměru k velikosti a váze, propůjčují schopnost šplhat po prakticky většině typů povrchů, které se v přírodě přirozeně vyskytují.

Následující dva probírané atributy (obživa a reprodukce) spadají také teoreticky pod dva první atributy, ale zaslouží si samostatné podkapitoly. Převedeno do hypogeického prostředí. Let, tedy i blanitá křídla zde Coleoptera využívají pouze v případě tropů např. rod *Adelopsis* Portevin, 1907, *Paulipalpina* Gnaspini et Peck, 1996 a *Parapaulipalpina* Gnaspini, 1996 (Leiodidae: Cholevinae), všechny původem z neotropické oblasti Jižní Ameriky (Gnaspini et Peck, 2019). Typ nohou si většinou nesou geneticky se svou čeledí a v podzemním prostředí funkční typ nemění. Mění se pouze délka nohou, která prošla u mnoha forem prodloužením. Dále tvar těla, který odpovídá častému pohybu ve spárách a skulinách. Někdy se díky tomuto faktoru objevují až extrémně zploštělé formy. Jedním z typicky zploštělých zástupců je i náš zmiňovaný zástupce hypogeických brouků rod *Parazuphium* Jeannel, 1942.



Obr. 3 *Parazuphium chevrolatii rebli*
Hůrka et Pulpán, 1981



Obr. 4 *Parazuphium chevrolatii rebli*
Hůrka et Pulpán, 1981

4.1.2.3 Obživa

K obživě u jednotlivých druhů slouží hlavně jejich ústní ústrojí, přizpůsobené tedy k příjmu tuhé potravy a dále samostatné pohybové schopnosti. Obojí se zpravidla liší podle potravní specializace dané skupiny brouků. Ekologická potravní specializace se však pro jednotlivé linie nedá brát jako pravidlo a vyžaduje dokonce u každého konkrétního druhu či linie individuální zkoumání.

Hypogeické prostředí, jak už bylo řečeno, je prostředím značně oligotrofním. V potravním řetězci chybí primární producenti (fotoautotrofové). I přes tento handicap se zde ale vyvinul potravní řetězec, kde jsou reducenti, většinou saproxylické nebo fytofágní formy, ale i predátoři a větší predátoři. Což tedy broukům dává prostor k mnohým potravním nikám. Od rozebíraných petrikolních filtrátorů z čeledi Leiodidae, kteří z pohledu bakterií jsou vlastně také predátoři, ale třeba i pestrá paleta zástupců čeledi Carabidae nebo Staphylinidae, kteří jsou jedni z vrcholových predátorů bezobratlé říše i na povrchu a kteří jsou schopni konzumovat oportunně skoro všechny menší živočichy než jsou oni sami. Do kategorie obživy patří i voda, která je mnohdy i důvodem stahování jinak epigeických forem do hypogeického prostředí, což je samo o sobě faktorem ovlivňující potravní řetězec v podzemních prostorách. Na druhou stranu některá hypogeická prostředí trpí sezónně také nedostatkem vody (Mlejnek et Lohaj, 2012).



Obr. 5 Filtrační aparát druhu *Hadesia vasiceki* J. Müller, 1911

Tato problematika s tím spojená není bohužel dostatečně prozkoumaná a jestli brouci v tomto období mají nějaké estivační nebo hibernační stavy, nebo se pouze stáhnou do příznivějších prostor není známo. Zde si dovolím prezentovat zatím nikde

nepublikovanou hypotézu, či spíše osobní domněnku, kde vidím jistou spojitost s adaptacemi stepních a pouštních druhů některých zástupců čeledi Tenebrionidae Latreille, 1802, jejichž chovem se léta zabývám. Například rody *Pimelia* Fabricius, 1775, kteří své zakulacené tvary využívají k dobré hydroregulaci a výběžky na bázi krovek, které využívají k zachytávání kondenzované vody, např. rod *Blaps* Fabricius, 1775, ten je až nápadně podobný tvaru stejného výběžku u rodu *Nauticiella* Moravec et Mlejnek, 2002. Velikosti jednotlivých zástupců přitom spekulativně odpovídá pravděpodobně množství vody, kterou musí po období sucha zadržovat, což převedeno na hypogeickou faunu může korespondovat i s trendem větší hloubka – větší zástupci. To například u rodu *Hadesia* J. Müller, 1911 nebo *Velebitodromus* Casale, Giachino et Jalžić, 2004 platí. Tvar však hraje u potemníků roli i v termoregulaci a pomáhá jim překlenout rozdíly teplot panující za dne a v noci, což může mít v hypogeickém prostředí také své opodstatnění. Avšak všechny tyto hypotézy jsou čistě spekulativní a je zapotřebí dalšího výzkumu v této oblasti.

4.1.2.4 Reprodukce

Posledním kritériem úspěšného života a jeho zachování je určitě schopnost přenést genetickou informaci do další generace za pomoci úspěšné reprodukce. Reprodukční přizpůsobení je zde provázeno častým sexuálním dimorfismem. Jak již bylo zmiňováno, důležitou roli zde hrají feromony a receptory na ně citlivé, zpravidla umístěny na tykadlech. Celou řadu adaptací si přichystali samci jednotlivých linií v boji o samice a prosazení své genetické informace, jako to dělá mnoho zástupců například u čeledi *Lucanidae* Latreille, 1804 nebo *Dynastidae* MacLeay, 1819 v rámci nadčeledi *Scarabaeoidea* Latreille, 1802. Dá se říci, že samci přicházejí i s adaptacemi zaměřenými na lepší udržení kontaktu při kopulaci se samicí. Rozumí se jimi např. tvar kusadel, vtlač na laterální straně *mesosterna* a v neposlední řadě také modifikace hlavně předního páru nohou, kdy může jít o ostruhy, rozšířené holeně nebo třeba rozšířené tarsi, jako je tomu např. u Staphylinidae, Liodidae nebo Carabidae. Speciálně výrazný je tento znak např. u rodu *Carabus* Linnaeus, 1758 nebo u celého tribu *Harpalini* Bonelli, 1810. Samčí pohlavní orgán (*aedeagus*) je v klidovém stavu v koncové části zadečku a je pohyblivě fixován s prstencovitým *skleritem* vzniklým z desátého zadečkového článku, tzv. *genitálního segmentu*. Sestává ze střední části, části vlastního penisu, párových paramer a na konci je např. u střevlíků vybaven větším

počtem set. Penis (*aedeagus*) je při kopulaci schopen se vychlípit a má uvnitř často druhově různě utvářený vnitřní vak, do něhož ústí *ductus ejaculatorius*. Vnitřní vak nese variabilně utvářené sklerotizované útvary jako zuby, trny, destičky, ale i různé šupinky nebo *mikrotrichie*. Všechny tyto struktury jsou také velmi specifického charakteru a u jednotlivých taxonů jsou tradičně využívány jako určovací znaky. Často jsou jedinými spolehlivě známými morfologickými odlišnostmi. Samičím vnějším pohlavním orgánem je kladélko. K odlišení druhů je možno využít u některých zástupců i tvar *spermatheky* a jiných sklerotizovaných částí samičích pohlavních orgánů (Hůrka, 1996).

U jeskynních zástupců řádu Coleoptera je rozmnožování a následný vývoj asi nejméně probádanou částí života hypogeických brouků vůbec. Co se týče sexuálního dimorfismu, tak ten je díky afotickému prostředí dost omezen, avšak u mnoha forem je zachován. Například právě čeled' Leiodidae má jasně robustnější samice než samce. U Carabidae je tento znak méně patrný, ale obecně platí (např. rod *Anophthalmus* Sturm, 1844, *Neotrechus* G. Müller, 1913 a *Duvalius* Delarouzée, 1859). I adaptace pro boj mezi samci jsou známy. U Leiodidae Fleming, 1821 jsou popsány například u rodu *Agathidium* Panzer, 1797, kdy samci mají asymetrické rohy na mandibulách a bojují spolu podobně jako roháči (Miller et Wheeler, 2005).

Z adaptací pro udržení samic toho také není úplně moc známo, jelikož ani nejbližší epigeičtí příbuzní hypogeických forem těmito adaptacemi často neoplývají a ucelené informace o této problematice chybí. Jsou tu jisté druhy, které tyto adaptace mají, třeba *Pseudoamaurops calcaratus* Nonveiller et Pavićević, 2002 (Pavićević et Perreau, 2008).

Například u poddruhu *Haplotropidius taxi subinflatus* (Apfelbeck, 1907) (*Leiodidae*) se mi podařilo vyzorovat (viz Obr. 6–7) velmi výraznou prohlubeň na laterální straně mesosterna, která jistě slouží nejen k lepšímu kontaktu se samicí, ale vůbec k uskutečnění páření jako takového u tohoto velmi kulatého druhu filtrátora. Při bližším zkoumání se dá jistý laterální vtlač nalézt i na samci druhu *Hadesia vasiceki* J. Müller, 1911. Věřím, že by se jistě našli i další zástupci nesoucí tuto adaptaci. Jen to není zrovna hlavním zájmem dosavadního vědeckého bádání. Největší otázkou ale zůstávají feromony, o kterých však u epigeických brouků dodnes není známo de facto vůbec nic. Vlastně celá problematika, jak se brouci vzájemně ve tmě najdou, je zatím otázkou.



Obr. 6 ♂ *Haplotropidius taxi subinflatus* (Apfelbeck, 1907)



Obr. 7 ♀ *Haplotropidius taxi subinflatus* (Apfelbeck, 1907)

4.2 Srovnání zástupců pěti vybraných podčeledí brouků (Carabidae: Trechinae, Leiodidae: Cholevinae, Staphylinidae: Pselaphinae, Scydmaeninae, Staphylininae) se zaměřením na evropskou faunu

4.2.1 Úvod

Poslední část práce se zabývá srovnáním jednotlivých zástupců hypogeických druhů zvolených v rámci pěti vybraných podčeledí s jejich epigeickými protějšky pro lepší pochopení vztahů jednotlivých adaptací výrazně diverzifikovaných skupin na podzemní prostředí.

Jako zástupce troglobiontních brouků jsem si vybral druhy s výraznými adaptacemi, zatímco jejich epigeické protějšky v rámci podčeledí brouků náhodně. Volil jsem přitom zástupce evropské, které jsou naší fauně nejbližší, většinou původem z Balkánu. Vždy na začátek jsem zvolil úvod do čeledi a pro detailní porovnání jedinců jsem si vybral metodu postupu kombinace empirického a teoretického popisu, který se snažím dát do ekologického konceptu u každého druhu. Postupoval jsem tak hlavně z několika důvodů. Prvotně proto, že jednotliví zástupci jsou konkrétní kusy, jejichž druhy velikostně varírují, dále proto, že jednotliví zástupci nejsou přímými příbuznými a často mají různé vlastní specializace, kterým jsou přizpůsobeni. Potom z důvodu jisté pochopitelné podobnosti s jejich epigeicky žijícími protějšky a také proto, že mnozí epigeičtí zástupci jsou i například příležitostnými troglofyly a část svého života také tráví v podzemí. Jako metodu měření jedinců jsem zvolil sagitární rovinu od ústního ústrojí po konec posledního sternitu. Z důvodu malého množství porovnávaného materiálu a z již zmiňovaných důvodů, jsem nepřikročil ani k žádné statistické analýze. Srovnání má pouze za úkol lepší pochopení již zmiňovaných skutečností a podtrhnutí jejich platnosti.

4.2.2 Carabidae: Trechinae (*Neotrechus suturalis suturalis* (L. Schaufuss, 1864), *Trechus obtusus obtusus* Erichson, 1837)



Obr. 8 *Neotrechus suturalis suturalis*
(L. Schaufuss, 1864)
- Černá hora, Erikova jáma (7 mm sag.)



Obr. 9 *Trechus obtusus obtusus*
Erichson, 1837
- ČR/Bohemia – Praha (4,1 mm sag.)

V prvním srovnání si představíme dravé brouky střevlíky (Carabidae) v rámci podčeledi Trechinae. Střevlíkovití jsou čeledí brouků, která pro svou různorodost, velkou druhovou početnost, relativně spolehlivou identifikovatelnost a slušné znalosti bionomie a ekologických nároků je ve středu zájmu entomologů. Mnozí Carabidae jsou citliví na změny pH a především vlhkosti, takže mohou být využiti i jako bioindikátory těchto změn prostředí. Střevlíkovití tedy již několik desítek let slouží i jako modelová skupina pro nejrůznější vědecké studie, hlavně ekologické a biocenologické (Hůrka, 1996). Potravně je většina zástupců nespécializovanými masožravci, aktivně lovíci kořist nebo vyhledávající uhynulé bezobratlé i obratlovce. Jenom opravdu malá část jsou potravní specialisté. Mnoho druhů je však všežravých s převahou masožravosti i býložravosti jako třeba *Amara* Bonelli, 1810, *Harpalus*

Latreille, 1802. Známe i vysloveně specializované býložravce, do kterých patří někteří zástupci rodů *Zabrus* Clairville, 1806, *Ophonus*, Dejean, 1821 nebo *Amara* (Hůrka, 1996). “*Imaga všežravých druhů Amara a Harpalus žerou také různá semena nebo ovesné vločky.*” (Hůrka, 1996)

Na první pohled můžeme vidět, že troglobiontní *N. suturalis* má kompletní redukci očí, zatímco u *T. obtusus* oči pokrývají skoro 1/4 hlavy. Náš hypogeický zástupce *N. suturalis* působí robustnějším dojmem než *T. obtusus*. Dále má *N. suturalis* výrazně delší nohy k tělesnému poměru. Tykadla a palpy jsou také prodlouženy. Kusadla má *Neotrechus* delší a masivnější. Oba mají kaštanovou barvu a tedy i zachovaný pigment, s tím rozdílem, že *T. obtusus* má nohy a ostatní přívěsky žluté. Na první pohled to tedy vypadá, že *T. obtusus* by klidně mohl být také hypogeickým zástupcem, čemuž odpovídá i jeho životní prostředí, kterým jsou například zastíněné lesy a louky, rostlinami porostlé břehy vod nacházející se od nížin až po hory. Nejčastěji je však přítomný v pahorkatinách. V těchto biotopech pobývá v lesní hrabance nebo substrátu. Je to subatlantický poddruh evropského druhu. V ČR je vcelku hojný. Je to také taxon poměrně indiferentní k vlhkosti (Hůrka, 1996).

Posledním probíraným velkým rozdílem jsou hmatové štěty, které kvůli jejich průhlednosti u *N. suturalis* na obrázku vidíme až při bližším zkoumání, avšak ty nejdelší na bázi krovek dosahují až 1/3 těla, zatímco *T. obtusus* má pouze několik drobných štětů a někdy je štět úplně redukovaný a na jeho místě je pouze porojamka. Oba brouci jsou tedy predátoři, přizpůsobeni lovu, a to i větší a sklerotizovanější kořisti v omezených prostorách.

4.2.3 Leiodidae: Cholevinae (*Hadesia vasiceki* J. Müller, 1911, *Catops picipes* (Fabricius, 1787))



Obr. 10 *Hadesia vasiceki*
J. Müller, 1911
- JZ Hercegovina, Vjetrenica (7 mm sag.)



Obr. 11 *Catops picipes*
(Fabricius, 1787)
- ČR/Bohemia, Skryje env. (5,1 mm sag.)

Ve druhém srovnání si představíme čeleď Leiodidae Fleming, 1821 v rámci podčeledi Cholevinae Kirby, 1837. Jsou to malí až středně velcí brouci, kteří jsou mrchožraví nebo živící se rozkládající organickou hmotou včetně hub, často žijí na jejich podzemních částech nebo v jiných podzemních prostorech (Pokorný, 2002). Zvolenými zástupci jsou *Hadesia vasiceki* J. Müller, 1911 – SW Hercegovina, Vjetrenica (7 mm sag.) a *Catops picipes* (Fabricius, 1787) – ČR/Bohemia, Skryje env. (5,1 mm sag.). Hned na začátek si můžeme povšimnout, že troglobiontní *H. vasiceki* má úplnou redukci očí, zatímco u *C. picipes* oči nalezneme. Na první pohled je *H. vasiceki* zúžená oproti *C. picipes*. Dále má *H. vasiceki* výrazně delší nohy k tělesnému poměru. Tykadla jsou u obou druhů velmi rozdílná, kdy u *H. vasiceki* jsou

delší než celá sagitární rovina habitusu brouka. Tykadla jsou odlišná délkou i tvarem segmentů a ty u *Hadesia* působí dojmem velmi prodloužených a receptorově citlivých orgánů. *C. picipes* naproti tomu má jednotlivé články velmi redukované a nabývají zde až soudkovitého tvaru. Poslední článek tykadel má žlutou barvu a je se silným ochlupením. U *H. vasiceki* jsme si její extrémně modifikovaný čelistní aparát již popsali výše, ale nezmínili jsme, že se s největší pravděpodobností jedná o znak a adaptaci na hydropetrikolní biotopy, která se ale u několika forem vyvinula konvergentně. Jde zde tedy o jednotlivé formy odděleny dlouhými vzdálenostmi s nepravděpodobnou komunikací (Mlejnek et Lohaj, 2012). Naproti tomu *C. picipes* je epigeickým zástupcem podčeledi, žijícím např. v listové hrabance, který také příležitostně obývá podzemní prostory (Mlejnek et al. 2015). Barva je zde velkým kontrastem. Na první pohled působí *Hadesia* s okrově hnědými krovkami a červenou hlavou, předohrudí (prothorax), středohrudí (mesothorax) a zadohrudí (metathorax) trošku pestřeji (kromě ochlupení a posledního žlutého článku tykadel) než úplně černý *Catops*. Posledním probíraným znakem je ochlupení, které je u obou jedinců podobné hustotou, rozměry i barvou. Pouze *H. vasiceki* má úplně holé pronotum a naopak obrvené specializované ústní ústrojí filtrátora (Mlejnek et Lohaj, 2012). Za zmínění stojí znovu jistá forma sametového vzhledu *C. picipes*, který ji propůjčují světlé chloupky. Nejvýraznější je potom tento znak na krovkách.

4.2.4 Staphylinidae: Pselaphinae (*Seracamaurops perreai* Nonveiller et Pavičević, 2008, *Reichenbachia juncorum* (Leach, 1817))



Obr. 12 *Seracamaurops perreai*
Nonveiller et Pavičević, 2008
- Černá hora, Crkvice env., Erikova jáma (3,7 mm sag.)



Obr. 13 *Reichenbachia juncorum*
(Leach, 1817)
- ČR/Bohemia, Minice (1,8 mm sag.)

V následném srovnání použijeme čeleď drabčíkovitých (Staphylinidae) a jejich podčeď Pselaphinae. Zvolenými zástupci jsou *Seracamaurops perreai* Nonveiller et Pavičević, 2008 (3,7 mm sag.) a *Reichenbachia juncorum* (Leach, 1817) - ČR/Bohemia, Minice (1,8 mm sag.). Jak již bylo zmíněno, Pselaphinae jsou vlastně vývojově extrémně diverzifikovanou skupinou příbuznou se Staphylininae, kdy někteří zástupci mají pohyblivé membrány mezi jednotlivými články zadečku a někteří o ně částečně nebo úplně přišli (Smetana, 1958; Besuchet, 1974).

Na světě je popsáno přibližně 8 500 druhů Pselaphinae s tím, že větší diverzita je v tropech, i přes to, že v mírném pásu je fauna pravděpodobně lépe prozkoumána (Newton et Chandler, 1989). V České republice jsou zastoupeni více než 100 druhů v 25 rodech (Pokorný, 2002).

Mnozí zástupci jsou myrfekofilní (žijí u mravenců) a jiní žijí v různých tlejících materiálech, meších, lišejnicích atp. (Burakowski et al. 1978; Newton et Chandler, 1989).

Zatímco *S. perreai* je typickým balkánským troglobiontním černohorským endemitem, který žije v sušovém podzemním prostředí (Hlaváč et al. 2017), tak *R. juncorum* je druhem žijícím v celém evropském areálu (včetně ČR), kde obývá biotopy zastíněných lesů, ve kterých žije v mechu skrytým způsobem života a loví zde drobné bezobratlé (Burakowski et al. 1978).

Seracamaurops perreai má tedy na první pohled na zástupce čeledi Pselaphinae nápadně protáhlejší tělo a je velikostně o něco větším zástupcem než *R. juncorum*, která je ovšem robustnější. Podzemní *S. perreai* má také kompletně redukované oči, na rozdíl od *R. juncorum*, u které vypouklé oči zaujímají na pohled něco přes 1/5 plochy hlavy. Oba brouci jsou tedy dravci, ale jejich hlavní, ihned patrný, morfologický rozdíl spočívá hlavně v tom, že *S. perreai* na rozdíl od *R. juncorum* má všechny přívěsky (nohy i jejich jednotlivé části, ústní ústrojí a všechny jeho části a tykadla na všech jejich segmentech) výrazně protáhlejší. *S. perreai* není nijak zvlášť depigmentován na hlavě, těle, ani na ostatních přívěscích, kde má všude tmavě oranžové až smolně hnědé zbarvení. Naopak *R. juncorum* je sice na těle a hlavě také oranžová až smolně hnědá, ale má světlejší všechny již zmiňované přívěsky (světle žluté).

Z obrázků je také zřejmý rozdíl mezi ochlupením obou jedinců. Oba zástupci mají ochlupený celý habitus, přičemž *S. perreai* je opravdu masivně obrvený. Zde je nutné vyzdvihnout, že nejdelší chlupy má na tykadlech. *R. juncorum* je naproti tomu ochlupena jen krátkými jemnými chloupky, jež ji propůjčují lehce sametový vzhled, což je viditelné hlavně na krovkách.

4.2.5 Staphylinidae: Scydmaeninae (*Cephenium weingaertneri* Reitter, 1916, *Neuraphes elongatulus* P.W.J. Müller et Kunze, 1822))



Obr. 14 *Cephenium weingaertneri*
Reitter, 1916
- Croatia, Lekve env.(1,6 mm sag.)



Obr. 15 *Neuraphes elongatulus* (P.W.J.
Müller et Kunze, 1822) - ČR/Bohemia mer.
Nová Bystřice (1,2 mm sag.)

U předposledního srovnání probereme další zástupce čeledi drabčíkovitých (Staphylinidae), tentokrát v rámci podčeledi Scydmaeninae Leach, 1815. Mají také pětičláňkové tarsi a stejně jako *Staphylininae* mají 6 pohyblivých segmentů zadečku (Freude et al. 1971). Zvolenými zástupci jsou troglobiontní *Cephenium weingaertneri* Reitter, 1916 – Croatia, Lekve env.(1,6 mm sag.) chorvatsko-slovinsko-balkánský endemit a jeho potravní nároky bohužel nejsou popsány. Epigeický zástupce hojný i v ČR, *Neuraphes elongatulus* (P.W.J. Müller et Kunze, 1822) – ČR/Bohemia mer. Nová Bystřice (1,2 mm sag.), žije například v lesní hrabance (Freude et al. 1971).

Cephennium weingaertneri je o několik setin milimetru větší než epigeický *N. elongatulus*. V rámci celkového habitu lze říci, že oba srovnávaní zástupci mají kompaktní tvar připomínající kuličku a jsou si tvarem velmi podobní. *C. weingaertneri* má plochou nejméně dvojnásobného prothoraxu než má *N. elongatulus*. *C. weingaertneri* je potom výrazně depigmentováno hnědě, místy (báze krovek, tarsi) až do žluta. *N. elongatulus* je kontrastně úplně černý až na nohy, tykadla a palpy (ty jsou rezavě červené). *C. weingaertneri* má nohy, tykadla a palpy depigmentovány (místy do žluta). Palpy má delší a robustnější *C. weingaertneri*, ale tykadla v poměru k tělu má delší *N. elongatulus*. Oba druhy jsou ochlupené, ale *C. weingaertneri* nesrovnatelně hrubšími chloupky (zvláště na elytrách a prothoraxu). Za zmínku stojí i jakási obruba na bázi krovek a hladké hrbolky nad velmi redukovanými očima *C. weingaertneri*. Naproti tomu *N. elongatulus* má oči neredukované a zaujímají kolem 1/6 jeho hlavy.

4.2.6 Staphylinidae: Staphylininae (*Lathrobium cavicola* (H. Müller, 1856), *Lathrobium bruneipes* (Heer, 1839))



Obr. 16 *Lathrobium cavicola*
(H. Müller, 1856)
- Slovenia, Čohova luknja (14 mm sag.)



Obr. 17 *Lathrobium bruneipes* (Heer, 1839)
- ČR/Bohemia, Nová Bystřice (12 mm sag.)

Na závěr si srovnáme ještě jednu podčeleď v rámci drabčíkovitých (Staphylinidae), tentokrát podčeleď Staphylininae. Ta patří mezi nejobsáhlejší podčeledi brouků vůbec, Společným znakem jsou většinou silně zkrácené krovky a protažené zadečkové články, které mají spojené pohyblivými membránami a působí tak v rámci brouků jedinečně, avšak těmito adaptacemi oplývají i další zástupci čeledi Staphylinidae a další viz text výše. Tento znak se vyvinul patrně za hypogeické historie s převážně dravým způsobem života (Smetana, 1958). Zvolenými zástupci jsou

troglobiontní predátor žijící v podzemních prostorech Chorvatska, Slovinska, Itálie a Rakouska (Hlaváč et al. 2017) *Lathrobium cavicola* (H. Müller, 1856) – Slovenia, Čohova luknja (14 mm sag.) a *Lathrobium bruneipes* (Heer, 1839) – ČR/Bohemia mer. Nová Bystřice (12 mm sag.), který je také převážně dravým evropským zástupcem žijícím hojně např. v lesních zastíněných biotopech ČR (Hůrka, 1996).

Lathrobium cavicola je o dva milimetry větší než epigeický *L. bruneipes*. V rámci celkového habitusu však lze říci, že oba srovnávaní zástupci jsou si tvarem velmi podobní až na hlavu, která je u *L. cavicola* znatelně robustnější. Při pohledu na oba zástupce stejného rodu lze vyzorovat určitý depigmentační pochod, jehož výsledkem je právě kaštanově hnědá až červená, se kterou jsme se mohli setkat u předešlých srovnávaných hypogeických zástupců. Hlava je výrazně zploštělá u obou druhů. V tykadlech ani ústním ústrojí nejsou viditelnější rozdíly. Páry nohou jsou také rozměrově podobné v poměru k tělu, avšak u *L. cavicola* se vyvinuly nohy robustnějšího charakteru než u *L. bruneipes*. Jde také o druh s kompletní redukcí zrakového aparátu na rozdíl od *L. bruneipes*, který drobné oči má, ale nezaujímají ani 1/6 plochy hlavy. Ochlupení je znak, který zde působí na první pohled opět velmi podobně na všech částech těla obou zástupců. Při bližším zkoumání má *L. cavicola* však masivní řady štětů na holeních všech párů.

5. DISKUSE

Z předešlých srovnání je zřejmé, že zástupci zvolených dospělců z řádu Coleoptera se zaměřením na evropskou faunu, jsou většinou epigeičtí zástupci, kteří žijí pozemním způsobem života, často ale na místech s redukovanými afotickými a prostorovými podmínkami (mechy, listový substrát, hrabanka) nebo dokonce jako příležitostní troglofilové (pedologické vrstvy, sutě, nebo i ostatní podzemní prostory).

Co se všech srovnávaných troglobiontních zástupců týká, jsou všichni původem z balkánských krasových prostor, mají silně redukované oči a jsou všichni více či méně depigmentovaní (z původní černé se postupně stává hnědá nebo červená, které postupně dále redukuje do žluta). Přívěsky ústního ústrojí, tykadla a páry nohou mají tendenci k progresivnímu zvětšování, ale i k redukcím. Jako poslední klíčové se jeví ochlupení, které spojuje všechny zkoumané jedince, ale ti troglobiontní je mají opravdu vždy o úroveň výraznější než epigeičtí zástupci. Obecně mám tedy za to, že tyto znaky charakterizují troglobiontismus u brouků nejlépe. Je třeba ale znovu zmínit, že všichni prezentovaní zástupci epigeické fauny jsou také příležitostnými troglofilami. Je tomu tak hlavně proto, že linie příbuzné hypogeickým jsou většinou zástupci brouků žijící pozemním způsobem života, a proto často pronikají do podzemí, kde vytvářejí trvalejší adaptované formy, které však někdy mohou sekundárně unikat zpět na povrch, takže problematika je v tomto směru velice komplikovaná. V porovnání s rešeršní částí nám tedy vychází jistá shoda ve zmiňovaných znacích (redukce očí, redukce pigmentace, redukce nebo progresivní zvětšování párů nohou, tykadel, ústního ústrojí nebo hlavy a celkového habitusu). Jako hlavním u všech zkoumaných jedinců se jeví ochlupení, které je velmi často zmiňováno a i když se pojetí zmiňovaných autorů v kategorizaci hypogeických členovců, potažmo brouků, mnohdy liší a je zásadně ovlivněno preferencí tradičního lokálního pojetí (kontrast USA a Evropy), po morfologické stránce jsou srovnávaní jedinci extrémně adaptovaní na podzemní prostředí a lze je považovat za pravé troglobionty ve všech pojetích.

6. ZÁVĚR

V předložené bakalářské práci je shrnuta problematika ekologického zařazení troglobiontních bezobratlých a brouků. Shrnuje také jednotlivé znaky některých konkrétních zástupců, které dává do kontextu jednotlivá přizpůsobení řádu Coleoptera u epigeických a hypogeických forem potřebných pro život na základě jejich potravní specializace pro lepší pochopení této problematiky. Kromě toho práce přichází i s některými novými náměty na studium a zkoumání jako jsou znaky konvergentní s pouštními formami a zachování sexuálního dimorfismu u hypogeických druhů. V následující části byli probíráni konkrétní zástupci, na kterých byla prezentována konvergence znaků spojující troglobiontní zástupce brouků, kteří jsou extrémně modifikováni podzemnímu prostředí v kontrastu s jejich epigeickými protějšky, kteří s tímto prostředím přicházejí do kontaktu také často.

Jejich kontakt s tímto prostředím často není za evoluční historií první a například u Staphylinoidea, v jejich evoluční historii, pravděpodobně utvářel habitus dnešní většiny recentních zástupců. Výsledky srovnání nakonec pouze korespondují s rešeršní částí bakalářské práce. Společným výsledkem bylo, že s troglobiontním způsobem života nezávisle na potravní specializaci přichází konvergentně mezi různými čeleděmi brouků redukce očí a s ní patrně související redukce pigmentu, často doprovázené zesíleným ochlupením, pravděpodobně hmatového charakteru. Často poté dochází u většiny zástupců forem žijících v podzemním prostředí k progresivním nebo redukčním procesům (zkracování nebo prodlužování, zploštění nebo nabývání na robustnosti) na již vzniklých adaptacích, zejména na tykadlech, párech nohou nebo na aparátu ústního ústrojí, a to na všech jejich segmentech a částech. Označení "troglobiontní" je však z pohledu nestálosti přírody pouze lidskou snahou o ekologické zařazení skupiny nepříbuzných živočichů, kterou v pravém slova smyslu může vystihovat pouze nemorfologická skutečnost, a to jestli je konkrétní jedinec schopen přežít návrat do epigeického prostředí. Věřím však, že práce pomáhá přiblížit tuto problematiku a přichází se souhrnem modifikací brouků, které z nich dělá skutečné troglobionty.

7. ZDROJE A PRAMENY

Odborné publikace

1. BARR, T. C., 1968: Cave ecology and the Evolution of Troglodites. In: DOBZHANSKY, T. et al. (eds.): *Evolutionary Biology*. Spinger, Boston. S. 35-96. ISBN 978-0-306-50012-1.
2. BAZALOVÁ, O., KVÍČALOVÁ, M., VÁLKOVÁ, T., SLABÝ, P., BARTOŠ, P., NETUŠIL, R., TOMANOVÁ, K., BRAEUNIG, P., LEE, HJ., SAUMAN, I., DAMULEWICZ, M., PROVAZNÍK, J., POKORNÝ, R., DOLEŽEL, D., VÁCHA, M., 2016: Cryptochrome 2 mediates directional magnetoreception in cockroaches. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 113 (6): 1660-1665. ISSN 0027-8424.
3. BESUCHET, C., 1974: 24. Familie: Pselaphidae. In: FREUDE, H., HARDE K. W., LOHSE, G. A. (eds.): *Die Kaefer Mitteleuropas 5. Staphylinidae II*. GGcke & Evers, Krefeld. S. 305-362.
4. BUCHAR, J., DUCHÁČ, V., HŮRKA, K., LELLÁK, J., 1995: *Klíč k určování bezobratlých*. Scientia, Praha. 285 s. ISBN 80-85827-81-6.
5. BURAKOWSKI, B, MROCZKOWSKI, M., STEFANSKA, J., 1978: *Chrzaszczce – Coleoptera. Histeroidea i Staphylinoidea prócz Staphylinidae*. Państwowe Wydawnictwo Naukowe, Varšava.
6. CAMACHO, A. I., 1992: *The Natural History of Biospeleology*. Graficas Mar-Car, Madrid. 702 s. ISBN 84-00-07280-4.
7. CAMACHO, A. I., 2006: An Annotated Checklist of the Syncarida (Crustacea, Malacostraca) of the World. *Zootaxa*, 1374: 1-54. ISSN 1175-5326.
8. CÍLEK, V., LOŽEK, V., 1995: Klimatické změny a vývoj krasových sedimentů. *Vesmír*, 1995 (1): 16. ISSN 1214-4029.

9. FREUDE, H., HARDE, K. W., LOHSE, G. A., 1971: *Die Käfer Mitteleuropas 3: Adephaga 2, Palpicornia, Histeroidea, Staphylinoidea 1*. Goecke & Evers Verlag, Krefeld. ISBN 3-87263-015-6.
10. GIBERT, J., DANIELOPOL D. L., STANFORD, J. A., 1994: *Groundwater Ecology*. Academic Press, San Diego. 571 s. ISBN 0-12282110-6.
11. GNASPINI, P., PECK, S. B., 2019: Redescription of the 'older Adelopsis' species (Coleoptera: Leiodidae: Cholevinae: Ptomaphagini) based on the analysis of type specimens. *Zootaxa*, 4696 (1): 1-62. ISSN 1175-5326.
12. HLAVÁČ, P., PERREAU, M., ČEPLÍK, D., 2017: *The Subterranean beetles of the Balkan Peninsula: Carabidae, Leiodidae, Staphylinidae, Scarabaeidae, Bothrideridae, Zopheridae, Salpingidae, Brachyceridae, Curculionidae*. Czech University of Life Sciences Prague, Faculty of Forestry and Wood Sciences, Praha. 267 s. ISBN 978-80-213-2747-4.
13. HOLSINGER, J. R., CULVER, D. C., 1988: The invertebrate cave fauna of Virginia and a part of Eastern Tennessee: zoogeography and ecology. *Brimleyana*, 14: 1-162. ISSN 0193-4406.
14. HOŠEK, P., 1998: Receptory tepelného záření u brouků. *Vesmír*, 1998 (1): 43. ISSN 1214-4029.
15. HUANG, S., TU, V. T., PHU, P. V., TIAN, MY., FAILLE, A., 2019: Contributions to the knowledge of the genus *Tonkinaphaelgops* Deuve, 2013 from China and Vietnam (Coleoptera: Carabidae: Trechinae). *Zootaxa*, 4701 (1): 35-53. ISSN 1175-5326.
16. HUDEC, I., FIŠER, C., DOLANSKÝ, J., 2017: *Niphargus diadematus* sp. n. (Crustacea, Amphipoda, Niphargidae), an inhabitant of a shallow subterranean habitat in South Moravia (Czech Republic). *Zootaxa*, 4291 (1): 41-60. ISSN 1175-5326.
17. HŮRKA, K., 1996: *Carabidae České a Slovenské republiky*. Kabourek, Zlín. 565 s. ISBN 80-901466-2-7.

18. KILIAN, A., 2012: Phylogenetic Analysis of Camiarinae (Coleoptera: Leiodidae) based on Larval Morphology. *Annales Zoologici*, 62 (1): 11-68. ISSN 0003-4541.
19. KOVÁČ, L., 2008: Cave life. In: JAKÁL, J., BELLA, P. (eds.): *Caves of the world heritage in Slovakia*. Polygraf print, Prešov. S. 95-108. ISBN 9788080643034.
20. LUO, XZ., WIPFLER, B., RIBERA, I., LIANG, HB., TIAN, MY., GE, SQ., BEUTEL, R. G., 2018: The cephalic morphology of free-living and cave-dwelling species of trechine ground beetles from China (Coleoptera, Carabidae). *Organisms Diversity & Evolution*, 18 (1): 125-142. ISSN 1439-6092.
21. MILLER, K. B., WHEELER, Q. D., 2005: Asymmetrical male mandibular horns and mating behavior in *Agathidium* Panzer (Coleoptera: Leiodidae). *Journal of Natural History*, 39 (10): 779-792. ISSN 0022-2933.
22. MLEJNEK, R., LOHAJ, R., 2012: Tajemní brouci „filtrátoři“. *Ochrana přírody*, 2011 (5): 20-22. ISSN 1210-258X.
23. MLEJNEK, R., HAMET, A., RŮŽIČKA, J., 2015: Brouci (Coleoptera) v jeskyních a propastech České Republiky. (Beetles (Coleoptera) in caves and chasms of the Czech Republic). *Acta Speleologica*, 6: 1-112.
24. NĂSTASE-BUCUR, R., ALLEGRUCCI, G., KETMAIER, V., MIREA, I. C., MOLDOVAN, O. T., 2022: Comparative phylogeography of two troglobitic Coleoptera (Leiodidae, Leptodirini) species from Romania based on mitochondrial DNA. *Subterranean Biology*, 42: 61-78. ISSN 1768-1448.
25. NEWTON, A. F., CHANDLER, D. S., 1989: World Catalog of the Genera of Pselaphidae (Coleoptera). *Fieldiana*, 53: 1-93. ISSN 0015-00754.
26. PAVIĆEVIĆ, D., PERREAU, M., 2008: *Advances in the Studies of the Fauna of the Balkan Peninsula : papers dedicated to the memory of Guido Nonveiller*. Institute for Nature Conservation of Serbia, Bělehrad. 564 s. ISBN 978-86-80877-30-3.

27. PECK, S. B., 1998: Cladistic biogeography of cavernicolous Ptomaphagus beetles Leiodidae, (Cholevinae: Ptomaphagini) in the United States. In: GIACHINO, P. M., PECK, S. B. (eds.): *Proceedings of the 20th International Congress of Entomology*. Museo Regionale di Scienze Naturali, Torino. S. 235-260. ISBN 9788886041324.
28. POKORNÝ, V., 2002: *Atlas brouků*. Paseka, Praha. 144 s. ISBN 80-7185-484-0.
29. RACOVITZA, E. G., 1907: *Essai sur les problemes biospeologiques*. Schleicher freres, Paříž. 488 s.
30. RICHARDS, A. M., 1961: Some observations on New Zealand cave-wetas. *Tuatara: Journal of the Biological Society*, 9 (3): 80-83. ISSN 1612-9237.
31. ROMERO, A., 2009: *Cave Biology. Life in Darkness*. Cambridge University Press, New York. 291 s. ISBN 978-0-521-53553-3.
32. RUFFO, S., 1955: *Le attuali conoscenze sulla fauna cavernicola della Regione Pugliese*. Memorie di Biogeografia Adriatica, Bonn. 143 s.
33. SCHINER, J. R., 1854: Fauna der Adelsberger-, Luegger-, and Magdalenen Grotte. In: SCHMIDL, A. (ed.): *Die Grotten und Höhlen von Adelsberg, Lueg, Planina und Laas*. Braumüller, Vídeň. S. 231-272.
34. SCHIØDTE, J. M. C., 1851: Specimen Faunæ Subterraneæ; being a Contribution towards the Subterranean Fauna. *Transaction of the Entomological Society of London*, 6 (5): 134-157.
35. SKET, B., 2004: The cave hygropetric - a little known habitat and its inhabitants. *Archiv fur Hydrobiologie*, 160 (3): 413-425. ISSN 0003-9136.
36. SKET, B., 2008: Can we agree on an ecological classification of subterranean animals? *Journal of Natural History*, 42 (21-22): 1549-1563. ISSN 0022-2933.
37. SMETANA, A., 1958: *Fauna ČSR. Drabčikovítí – Staphylinidae I*. Nakladatelství Československé akademie věd, Praha. 435 s.

38. STORK, N. E., 2018: How Many Species of Insects and Other Terrestrial Arthropods Are There on Earth? *Annual Review of Entomology*, 63: 31-45. ISSN 0066-4170.
39. SUGAYA, K., OGAWA, R., HARA, Y., 2017: Rediscovery of the "extinct" blind ground beetle (Coleoptera: Carabidae: Trechinae). *Entomological Science*, 20 (1): 159-162. ISSN 1343-8786.
40. ŠTĚRBA, O., VAŠÁTKO, J., 1992: Podzemní ekosystémy a ekotopy. In: PŘIBYL, J., LOŽEK, V., KUČERA, B. (eds.): *Základy karsologie a speleologie*. Academia, Praha. S. 156-178. ISBN 80-200-0084-4.
41. TRAJANO, E., 2012: Ecological classification of subterranean organisms. In: WHITE, W. B., CULVER, D. C. (eds): *Encyclopedia of caves*. 2nd Ed. Academic Press, Waltham. ISBN 978-0-123-83832-2.
42. TRAJANO, E., CARVALHO, M. R. de, 2017: Towards a biologically meaningful classification of subterranean organisms: a critical analysis of the Schiner-Racovitza system from a historical perspective, difficulties of its application and implications for conservation. *Subterranean Biology*, 22: 1-26.

Internetové zdroje

1. HROMAS, J., BÍLKOVÁ, D., 2020: *Jeskyně a krasová území ČR* (online) [cit. 2022.02.25], dostupné z <<https://administration.caves.cz/kras-a-jeskyne>>.
2. VALERIÁN, F., 2013: *Jeskynní pavouci – opomíjená skupina živočichů* (online) [cit. 2022.02.28], dostupné z <https://www.fpv.umb.sk/cms/saveDataFilePublic.php?uid=vfranc&path=kkb3PLdk0r9r__d-8d4SoHTn7SvkSa8W79bR23Bt52KnctvPQtsU5M62SxtwhiFY13cVVPaScVVP4mtojK_Gw>.