

Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích
Přírodovědecká fakulta
Katedra Zoologie



**Symbiotické vztahy mezi krevetami a
obřimi sasankami v Rudém moři**

Bakalářská práce

Martina Balzarová

Vedoucí práce: Doc. RNDr. Zdeněk Ďuriš, CSc.,

PřF, Ostravská Univerzita v Ostravě

Garant práce: RNDr. Roman Kuchta PhD., Parazitologický ústav BC v.v.i. AV ČR

České Budějovice 2009

Balzarová, M., 2009: Symbiotické vztahy mezi krevetami a obřími sasankami v Rudém moři [Symbiotic relationships between anemone shrimps and giant sea anemones in the Red Sea, Bc. thesis in Czech] p-55+XII., The Faculty of Science, The University of South Bohemia, České Budějovice, Czech Republic

Anotace: Rešerše symbiotických vztahů mezi krevetami (Caridea) a ostatními mořskými organismy s důrazem na interakce mezi „sasankovými“ krevetami a obřími sasankami v Rudém moři. Součástí je také kapitola o čistících symbiózách krevet a ryb.

Anotation: This Bc. thesis is review of symbiotic relationships among shrimps (Caridea) and other marine organisms. The main part is about relationships of anemone shrimps and giant sea anemones in the Red Sea. Chapter about cleaning symbiosis and cleaning behaviour of shrimps is also included.

Klíčová slova: symbioza, mutualismus, koryši, sasankové krevety, žahavci, mořské sasanky, čištění, Rudé moře, mořská biologie

Keywords: symbiosis, mutualism, crustacea, anemone shrimps, cnidaria, sea anemones, cleaning symbiosis, Red Sea, marine biology

Prohlašuji, že bakalářskou práci jsem vypracovala samostatně s použitím uvedených zdrojů.

Prohlašuji, že v souladu s §47b zákona č.111/1998 Sb. v platném znění souhlasím se zveřejněním své bakalářské práce, a to v nezkrácené podobě elektronickou cestou ve veřejně přístupné části databáze STAG provozované Jihočeskou univerzitou v Českých Budějovicích na jejich internetových stránkách.

V Českých Budějovicích dne 29.4.2009

Martina Balzarová

Chtěla bych poděkovat svým rodičům, kteří mne neustále podporují ve všem co dělám a to nejen finančně, ale zejména psychicky.

Dále školiteli doc. RNDr. Zdeňkovi Ďurišovi, CSc. a garantovi Romanovi Kuchtovi. za odborné rady a pomoc při zpracování práce. Také děkuji vedoucímu katedry Zoologie doc. RNDr. Oldřichovi Nedvědovi, CSc. za prokázanou podporu.

Za možnost vyfotografovat objekty této studie v jejich přirozeném prostředí v Rudém moři děkuji Potápěčskému centru Seamaster Teplice a Lighthouse DC, Egypt, Dahab.

Mé vřelé díky patří také všem mým kamarádům a kamarádkám, kteří mne neustále udržují v pohodě a dobré náladě. A v neposlední řadě bych také chtěla poděkovat za podporu a pomoc nejen během psaní této práce, ale i v těžkých životních chvílích na cestách rozbouřeným mořem i v klidném přístavu svému milovanému příteli Jakubovi Karáskovi.

Obsah

1	Úvod	2
2	Cíle práce	3
3	Literární přehled	4
3.1	Symbióza.....	4
3.1.1	Typy soužití.....	5
3.2	Evoluce a symbióza	8
3.3	Krevety jako symbionti.....	9
3.3.1	Krevety a sasanky	22
3.3.2	Sasankové krevety v Rudém moři.....	25
3.4	Interakce čistič – zákazník	31
4	Diskuze a závěr	36
5	Metodika a témata terénní diplomové práce	38
6	Literatura.....	40
7	Příloha	55

1 Úvod

Vzájemné interakce mezi organismy jsou běžným fenoménem ve všech ekosystémech. Práce zabývající se vzájemnými vztahy mezi mořskými organismy jsou zaměřeny zejména na interakce mezi rybami a bezobratlými. Existuje velmi málo prací zabývajících se etologií a ekologií mořských bezobratlých. Přitom například korýši (Crustacea) jsou důležitou součástí mořského ekosystému. Působí jako filtrátoři, čističi, predátoři či jsou součástí potravních řetězců (Bauer 2004). Veškeré recentní práce o korýších se zabývají převážně morfologií a systematikou. O interakcích mezi korýši a dalšími mořskými organismy z hlediska jejich ekologie víme velmi málo. Konkrétně práce zabývající se vztahy mezi korýši a sasankami nedostatečně pokrývají tuto problematiku, přestože jsou tyto vztahy známy (Bruce 1976a, 1976b; Herrnkind et al. 1976; Mercado & Capriles 1982; Criales 1984; Jonsson et al. 2001; Khan et al. 2004; Calado et al. 2007). Naproti tomu interakce ryb z čeledi Pomacentridae a sasank jsou velmi dobře zdokumentované (Arvendlund & Takemura 2005; Chadwick & Arvendlund 2005; Porat & Chadwick-Furman 2004; 2005) a tyto údaje lze porovnat současně s biologií krevet, které se na sasance s asociovanými rybami vyskytují. Můžeme tak získat informace o životě sasanky, asociovaných ryb i krevet zároveň a charakterizovat jaké jsou mezi těmito organismy symbiotické vztahy či závislosti.

V této práci jsem se zaměřila na co nejucelenější přehled všech dosavadních znalostí o vztazích mezi krevetami a dalšími organismy s důrazem na ekologii interakcí se sasankami a to zejména v Rudém moři. Na základě literatury jsem určila sílu vazby „sasankových“ krevet na hostitelskou sasanku. Práce mi bude sloužit jako výchozí teoretický základ pro diplomovou práci, ve které se budu zabývat praktickým pozorováním, dokumentováním a analýzou života symbiotických krevet na sasankách v Rudém moři. Stěžejním bodem v této plánované navazující studii bude dosud nezkoumaná noční aktivita vybraných druhů „sasankových“ krevet.

2 Cíle práce

1. Literární přehled o biologii a ekologii symbiotických krevet se zaměřením na vztahy mezi krevetami a sasankami.
2. Charakteristika vztahů mezi krevetami a obřími sasankami v Rudém moři a ekologie „sasankových“ krevet.
3. Návrh tématu a metodiky terénních experimentů a pozorování pro diplomovou práci.

3 Literární přehled

3.1 Symbióza

V přírodě organismy nikdy nežijí osamoceně, nýbrž sdílejí prostor společně s dalšími organismy. Vedle nesčíslných případů vztahu predátor-kořist jsou také velmi dobře známy některé symbiotické interakce. Například symbióza mezi kořeny rostlin a hlízkovými bakteriemi, vztahy mezi mšicemi a mravenci, symbióza mezi vyššími rostlinami a houbami (Henry 1966a; 1966b; Paracer & Ahmadjian 2000). Podle toho, zda soužití přináší účastníkům prospěch či škodu, rozlišujeme různé typy soužití neboli symbiózy (tab. 1).

Symbióza je vztah mezi dvěma a více organismy. Slovo symbióza pochází z řeckého σύν *syn* (s) a βίωσις *biosis* (žítí). Poprvé byl tento termín použit v roce 1879 německým mykologem Heinrichem Antonem de Bary v knize *Die Erscheinung der Symbiose*. Podle této definice se v zásadě jedná o vztah oboustranně prospěšný pro všechny zúčastněné. Někteří (Saffo 1993; Wilkinson 2001) symbiózu definují pouze jako vztah, kdy oba organismy mají ze vztahu prospěch, podle původní definice, jedná se tedy pouze o tzv. mutualistické vztahy. Jiní autoři používají termín symbióza pro označení různých asociací a všech možných interakcí mezi zúčastněnými organismy. (Henry 1966a; 1966b; Cheng 1973; Paracer & Ahmadjian 2000). Někdy nemusí být výhody svazku na obou zúčastněných stranách, a proto se symbiotické vztahy dělí v přírodě v zásadě na 3 hlavní směry: na **mutualismus**, **parazitismus** nebo **komezualismus**. Občas může docházet k predaci symbionta na hostiteli. Takové případy známe u ryb z čeledi Pomacentridae žijící na sasance, někdy klauni požírají ramena sasanky a dokonce bylo pozorováno, jak klaun začal konzumovat vajíčka vypouštěná sasankou (Scott & Francisco 2006). Další členění symbiózy je podle polohy symbionta na hostiteli, kdy tedy jeden organismus žije na jiném (**ektosymbióza**, **exosymbióza** či **epibiotie**) nebo uvnitř jeho tkání (**endosymbióza**). Ektosymbióza znamená, že symbiont žije na povrchu hostitele. Ektoparazité v mořském prostředí jsou převážně korýši stejnonožci (Isopoda) na tělním povrchu ryb. Speciálně přizpůsobení čističi (ryby, krevety) dokáží některé tyto parazity, spíše jen jejich raná stádia odstranit, a můžeme je tak považovat za mutualistické ektosymbionty postižených ryb (kapitola 2.2.3). Vilejší (Cirripedia) přichycení na tělním povrchu velryb jim v zásadě neškodí,

a proto jsou to komenzální ektosymbionti. Některé druhy však zřejmě svému hostiteli poškozují tělní pokryv. Endosymbióza je jakýkoliv symbiotický vztah, ve kterém symbiont žije v tkáních hostitele, ať už v intra nebo extracelulárním prostoru. Příkladem jsou obrněnky (Dinoflagellata) žijící uvnitř tkání korálů či některých sasanek (Henry 1966a). Symbióza může být dokonce permanentní neboli **obligátní** (organismy nemohou přežít jeden bez druhého, např. korál a jeho endosymbiont) nebo **fakultativní**, kdy partneři bez sebe mohou přežít (příkladem jsou různé mořští čističi střídající své hostitele) (Henry 1966a; Moran 2006).

Tab. 1 Přehled symbiotických vztahů a efektů na zúčastněné organismy.

Typ soužití	Symbiont	Hostitel
Predace	+	-
Kompetice	-	-
Mutualismus	+	+
Protokooperace	+	+
Komenzalizmus	+	0
Parazitizmus	+	-
Amenzalizmus	-	0
Neutralizmus	0	0

3.1.1 Typy soužití

Predace znamená, když jeden druh (predátor) usmrcuje kořist za účelem potravy. Predátor má přímý vliv na populaci kořisti (Bengtson 2002). Výsledek predace je vždy smrt jiného organismu. Další kategorií konzumace je požívání mrtvé organické hmoty - nekrofágie. Narozdíl od predace zde nedochází k přímému působení na populaci druhého organismu (Buzun 1989).

Kompetice probíhá mezi druhy i mezi jedinci stejného druhu (Paracer & Ahmadjian 2000). Zdatnost neboli fitness jednoho jedince je snížena aktivitou druhého. Kompetice je vždy o nějaký limitovaný zdroj, jako je např. voda, potrava, teritorium nebo sexuální partner. Kompetice může být přímá mezi účastníky (např.

agrese, napadení) nebo nepřímá prostřednictvím limitovaného zdroje (Henry 1966a; 1966b). Velmi častá je také kompetice spermií několika samců v pohlavním ústrojí samice u promiskuitních druhů živočichů (Birkhead 1998; Civetta 1999).

Termín **mutualismus** charakterizuje vztahy mezi jedinci různých druhů, kde oba získávají výhody z tohoto svazku (Henry 1966a; 1966b; Cheng 1973). Je tedy prospěšný pro oba zúčastněné, nicméně prospěch nemusejí získávat rovným dílem (Paracer & Ahmadjian 2000). Obecně lze považovat za symbiotické vztahy pouze dlouhodobé interakce zahrnující blízké fyzické a biochemické kontakty. Mutualistické vztahy mohou být jak obligátní pro oba druhy, tak obligátní pro jeden a zároveň fakultativní pro druhý, nebo dokonce fakultativní pro oba. Velké procento herbivorů má mutualistickou střevní faunu, která pomáhá trávit rostlinnou celulózu (*Ruminococcus*, *Streptococcus*). Korálové útesy jsou výsledkem mutualismu mezi korálem (Anthozoa) a obrněnkami (Dinoflagellata: Zooxanthellidae), které v nich žijí. Korál poskytuje svému endosymbiontu úkryt, ochranu, živiny a konstantní přísun CO₂, zatímco symbiont díky fotosyntéze poskytuje korálu až 90% potřebných nároků na energii (Burt et al. 2008). Mnoho suchozemských rostlin a ekosystémů je závislých na mutualismu mezi rostlinami a bakteriemi, které fixují dusík z atmosféry (*Rhizobium*, *Allorhizobium*) a na mykorrhíze, kde houby pomáhají rostlině získávat minerály z půdy (*Boletus edulis*, *Sclerocystis*) (Henry 1966b). Dalším příkladem jsou ryby z čeledi hlaváčovití (Gobiidae), kteří někdy žijí společně s krevetou rodu *Alpheus* Fabricius, 1798. (Debelius 2001; Lieske & Myers 2004). Tato kreveta je téměř slepá a tím snadná kořist pro predátory. Při budování společného obydlí je kreveta v neustálém kontaktu s hlaváčem (dotýká se ho tykadlem). V případě nebezpečí hlaváč zatřese tělem a kreveta se schová do úkrytu. Při velkém ohrožení ji do úkrytu následuje i hlaváč.

Protokooperace znamená v podstatě totéž co mutualismus, ale s tím rozdílem, že se nejedná většinou o dva různé druhy, ale o jedince téhož druhu. Je to tedy vzájemné prospěšné působení, kdy nejsou jedinci na sobě závislí, ale spolupracují v zásadě jen za to, co ze vztahu dostanou. Příkladem protokooperace v mořském ekosystému mohou být ryby a krevety-čističi a jejich zákazníci (Cheng 1973; Paracer & Ahmadjian 2000; Veselovský 2005).

Komenzalizmus popisuje vztah mezi dvěma žijícími organismy, kde jeden prospívá, zatímco druhý není výrazně zraňován a není mu pomáháno (Cheng 1973). Slovo pochází z latinského *com mensa* a znamená sdílení stolu (potravy). Tyto vztahy zahrnují forézii (organismy využívající druhé pro transport), inquilinismus (obydlí) a metabiozu, příkladem metabiózy jsou známí krabi poustevníčci (rod *Pagurus* Fabricius, 1775), kteří si hledají opuštěné plži ulity na ochranu svého měkkého těla. Forézii využívají jak rostliny, tak živočichové, např. semena rostlin nebo vajíčka hmyzu se přichytí na tělo nějakého zvířete a jsou tak rozmisťovány do nových habitatů (Paracer & Ahmadjian 2000; Henry 1966a). V mořském prostředí jsou známí štítovci lodivodi (*Echeneis naucrates* Linnaeus, 1758), kteří jsou speciální přísavkou vzniklou z hřbetních ploutví přichyceni na pohyblivém objektu jako jsou velcí živočichové (želvy, žraloci, dugongové) nebo dokonce i lodě. Také klunatky *Aeoliscus* Jordan a Starks, 1902, žijící mezi ostny ježovek, nebo vějířníci *Solenostomus* Lacepède, 1803 v okolí korálů jsou komenzály (Debelius 2002, Lieske & Myers 2004).

Parazitické vztahy jsou charakterizovány interakcemi, kdy jeden organismus prospívá, zatímco druhý je zraňován, poškozován nebo využíván (Henry 1966b; Cheng 1973). Podobně jako v mutualistických vztazích jsou primárním faktorem v parazitismu živiny. Parazitismus má mnoho forem. Někteří parazité jsou tak patogenní, že téměř záhy po infikování hostitele způsobují onemocnění, která ho oslabují. Jiní parazité si v koevoluci vynalezli mechanismy na kontrolování smrti hostitelských buněk (Paracer & Ahmadjian 2000). Parazité mají různé vývojové cykly, které zahrnují jednoho i více hostitelů. Definitivní neboli konečný hostitel je takový, ve kterém parazit dosáhne sexuální dospělosti a je schopen se rozmnožovat. Paraziti mohou být **necrotrofičtí** (zabijí svého hostitele) nebo **biotrofičtí** (kdy jsou na přežití svého hostitele závislí). Biotrofický parazitismus je extrémně úspěšným modelem. Platí to často i u rostlin a hub. V mořském prostředí je parazitismus také velmi rozšířený. Specializované druhy a rody stejnonožců (Isopoda) napadají ryby, krevety i ostatní živočichy a parazitují na nich. V mořském prostředí nalezneme i velmi modifikované parazity jako jsou korýši z čeledi kořenohlavci (Rhizocephala) *Sacculina carcini* Thompson, 1836, jež parazitují uvnitř svého hostitele, zejména krabů, jako houbovitá tkáň.

Parazitoidi jsou zvláštní formou parazitizmu. Jsou známí zejména u hmyzu, který žije volně jako dospělec, ale jehož larvy se vyvíjí uvnitř jiného členovce a vývoj končí usmrcením hostitele. Patří sem mnohé druhy hmyzu z řádů Hymenoptera a Diptera. Jsou běžní ve všech terestrických ekosystémech a kategorizují se podle typu hostitele a podle místa, kde se jejich potomstvo vyvíjí. Dospělec pomocí kladélka klade vajíčka buď na nebo do budoucího hostitele svých potomků (Cheng 1973).

O **Amenzalizmus** mezi dvěma druhy se jedná v případech, kdy jeden organismus ve vztahu trátí (je poškozován), zatímco druhý není nijak pozitivně nebo negativně ovlivňován. Patří sem interakce, kde jeden organismus vylučuje chemickou sloučeninu jako součást svého metabolismu, která je pro druhý organismus škodlivá (Richardson et al. 2000). Příkladem je plíseň rodu *Penicillium* vylučující penicilín, který zabíjí bakterie. V moři to mohou být cytolytické toxiny vylučované některými sasankami (Giese et al. 1996).

Neutralizmus jak už název napovídá je příkladem soužití, kdy se organizmy nijak navzájem neovlivňují. Opravdový neutralizmus je v přírodě velmi vzácný a obtížně se prokazuje (Henry 1966a).

3.2 Evoluce a symbióza

Symbióze se v minulosti věnovalo méně pozornosti než predaci nebo kompetici. Symbióza je nyní stále více považována za jednu ze selektivních sil v evoluci. Evoluce všech eukaryot (rostliny, živočichové, houby, prvoci) je zřejmě výsledkem symbiózy mezi rozličnými typy bakterií tzv. endosymbiotická teorie (Paracer & Ahmadjian 2000). Margulisová (2004) považuje symbiózu za hlavní sílu v evoluci. Autorka považuje Darwinovo pojetí evoluce jako výsledek kompetice za neúplné, a tvrdí, že evoluce je silně založená na kooperaci, vzájemných interakcích a závislostí mezi organismy. Život se nerozšířil po Zemi bojem, ale spoluprací (Sagan & Margulis 1990).

Nejbližším příkladem koevoluce organismů jsou zřejmě vztahy mezi kvetoucími rostlinami a živočichy, kteří je opylují. Rostliny jsou opylovány hmyzem, netopýry nebo dokonce ptáky. Opylovači si museli vyvinout speciální struktury a mechanismy na získávání nektaru z květů rostlin. Adaptivní speciace dala vznik velmi diverzifikovaným skupinám hmyzu a ve stejný čas i konkrétním skupinám rostlin.

U některých skupin rostlin a hmyzu došlo k velmi silnému provázání a absolutní závislosti, kdy rostlina může být opylována pouze jedním konkrétním druhem hmyzu (Henry 1966b). Velmi prostudovaným příkladem mutualismu a koevoluce jsou fíky a fíkové vosičky. Existuje více jak 1000 druhů fiků rostoucích v tropech. Herre (1993a; 1993b) prozkoumal velmi propojené vztahy mezi fíkovníky, vosičkami, které je opylují a hlísticemi (Nematoda), které ve vosičkách parazitují. Téměř každý druh fíku je opylován specifickým druhem vosičky. Ne všechny vosičky fíky opylují a kladou v nich svá vajíčka. Některé kladou vajíčka do již přítomné larvy jiné vosičky, jsou tedy parazitoidy jiného druhu vosičky. V mořském prostředí samozřejmě koevoluce probíhala také. V kelpových porostech v jižní Kalifornii se vyvinula společenstva organismů, které se v tomto nestálém prostředí přizpůsobila tak, aby jejich vzájemné poměry a počty jedinců zůstávaly stejné či víceméně neměnné (Bernstein & Jung 1979).

Interakce mezi organismy jsou důležitou hybnou silou evoluce po všech stránkách. V evoluci se uplatňuje tzv. závod ve zbrojení, kdy si organismy vytvářejí struktury a mechanismy na obranu proti parazitům a predátorům, kteří se zároveň vyvíjejí tak, aby tyto ochranné prvky překonávali - evoluční teorie Červené královny (Red Queen) (Ridley 1999; Zrzavý et al. 2004).

3.3 Krevety jako symbionti

Značné množství druhů mořských krevet (Caridea) žije ve svazku s jinými bezobratlými nebo rybami. Najdeme mezi nimi celou řadu různých typů interakcí. V symbiózách většinou nevystupují krevety v roli hostitelů, ale převážně jako symbionti. Nejvíce druhů krevet vstupujících do vztahů s ostatními organismy pochází ze skupiny Pontoniinae (čeleď Palaemonidae). Krevety této skupiny mají, narozdíl od sesterské podčeledi Palaemoninae, na konci telsonu 3 páry ostnů a na 3. maxilipedách nemají vyvinuty pleurobranchie (Borradaile 1915). Přehled rodů a rozsah jejich interakcí s dalšími organismy jsou znázorněny na Obr.1 (mimo druhově dominantního rodu *Periclimenes* Costa, 1844). Historicky se rozlišovaly z počátku 4 rody, kdy za nejprimitivnější byl považován rod *Pontonia* Latreille, 1829 (Borradaile 1898) a uvádí zde celkově asi 20 druhů tehdy známých krevet. Stejný autor o několik let později (Borradaile 1917) již popisuje 17 rodů Pontoniinae s tím, že bazální pozici vykazuje rod *Urocaridella* Borradaile, 1915, nyní řazená do podčeledi Palaemoninae (Chace & Bruce 1993). Má veškeré znaky patrně se vyskytující u předků celé této skupiny krevet,

jednoduchá forma nohou, žaber a dalších struktur tomu jednoznačně nasvědčuje, nicméně nemůže být považována za přímého předka celé skupiny, ale pouze za rod na její bázi. Rod *Periclimenes* vykazuje nejisté postavení i příbuznost k dalším rodům, je nejspíše poly- či parafyletickým taxonem zahrnujícím několik fylogenetických linií z nichž některé budou v dohledné době vyčleněné zvlášť. Vznikání nových rodů vyčleněných z *Periclimenes* není otázkou fylogeneze, nýbrž systematiky. Tuto skutečnost potvrzuje i další fylogenetická studie Li & Liu (1997).

Nejvíce rozšířeným rodem Pontoniinae je rod *Periclimenes* vyskytující se jak v Indo-Západotichooceánské biografické oblasti (IWP) a Rudém moři, tak i v tropickém západním Atlantiku a v tropických a subtropických vodách východní části Atlantského oceánu. Rod byl popsán pro Středomořský druh *P. amethysteus* Risso, 1827. V současné době tento rod obsahuje více jak 155 druhů, ovšem na základě recentních systematických prací se začíná stěpit do několika nových rodů (Bruce 2007a; 2007b). Rod *Periclimenes* vykazuje velkou variabilitu ve výběru hostitelů (Obr.2). Tato variabilita hostitelů je spjata s velkou variabilitou krevet. Hostitelé se liší biologií a ekologií (habitat, morfologie, rozšíření), stejně tak druhy symbiotických krevet vykazují odlišnou morfologii, ekologii i etologii v závislosti na typu hostitele (Bruce 1976b). Stupeň závislosti vazby na ostatní organismy si některé druhy korýšů vyvinuly nezávisle na sobě čili konvergentní evolucí (Thiel & Baeza 2001). Symbiotické krevety žijí individuálně, v párech, ve strukturovaných (hierarchických) nebo neuspořádaných skupinách na hostiteli nebo v jeho okolí. Druhy krevet žijící na ježovkách např. *P. milleri* Bruce, 1986 nebo *P. ingressicolumbi* Berggren a Svane, 1989 vykazují podobnou morfologii v podélném tvaru těla (Berggren & Svane 1989). Přestože *Periclimenes mclaughlinae* Fransen, 2006 má také za hostitele ježovku, vykazuje mírně odlišnou morfologii - tento druh nežije na jejích ostnech, ale pouze na jejím těle. Bruce (1971a; 1975b; 1982; 1988) popisuje několik dalších druhů *Periclimenes* žijících na ostnokožcích včetně detailů o jejich morfologii a ekologii. Krevety vstupují do interakcí i s měkkýši, zejména žijí ve schránkách mlžů (Bivalvia), ale jsou to také symbionti nahožábrých plžů (Nudibranchia) (Fujino & Miyake 1967; Miyake & Fujino 1968; Bruce 1972a; Fransen 1994). Krevety se vyskytují i v interakcích s jinými korýši, *P. dardanicola* Bruce a Okuno, 2006 žije na krabovi poustevníčkovi *Dardanus arrosor* Herbst, 1796 i v blízkosti sasanky *Calliactis japonica* Carlgren, 1928, kterou má poustevníček přichycenou na ulitě (Bruce & Okuno 2006). Krevety žijí velmi často

ve svazku se žahavci (Cnidaria), tyto interakce se těší velkému zájmu ze strany vědců, kvůli specifické imunitě krevety vůči žahavým buňkám hostitele (nematocytům). Krevety *Periclimenes momadophila* Berggren, 1994 z Mozambiku, *P. holthuisi* Bruce, 1969 a *P. tonga* Bruce, 1988, a částečně i *P. holthuisi* Bruce, 1969, byly pozorovány v asociaci s medúzami (Scyphozoa). Recentně popsány druh krevety *P. aqabai* Bruce, 2008 z Rudého moře také žije na medúze a vykazuje stejný trend v průhledném zbarvení těla. Nejvíce druhů je však specializováno na život s korály, především rodu *Acropora* Oken, 1815, *Seriatopora* Lamarck, 1816, *Stylophora* Schweigger, 1819 a *Pocillopora* Lamarck, 1816. Tyto asociace často způsobují velkou specializaci symbionta na konkrétního hostitele (Bruce 1976b). Nesmíme také zapomenout na to, že sasanky (Actinaria) slouží jako hostitelé pro mnoho druhů krevet (viz. kapitola 2.2.1.). Krevety rodu *Periclimenes* mohou být i volně žijícími, nalezneme je i v extrémních podmínkách jako jsou hydrotermální vývěry či studené průsaky (Hayachi & Ohtomi 2001; Martin & Haney 2005; Fransen & Biscoito 2006) a v hloubkách několika stovek metrů pod mořskou hladinou (Mitsubishi & Chan 2006; Li et al. 2008).

Kromě krevet rodu *Periclimenes* existuje i několik dalších rodů a čeledí vykazujících různé stupně specializace na život ve svazku s dalšími organismy. Krevety ze skupiny Alpheidae, kromě soužití s jinými bezobratlými, žijí v symbióze i s rybami hlaváči (Gobiidae). Kreveta v tomto svazku vystupuje jako hostitel hlaváče a sdílí společně její obydlí. Kreveta se stará o budování úkrytu zatímco hlaváč hlídá, zda se neblíží predátor. Jiné druhy rodu *Alpheus* dokáží velmi aktivně bránit svůj domov (např. korál, sasanka) před možnými predátory (Knowlton 1980; Knowlton & Keller 1983; 1985). Dalšími dvěma skupinami krevet často vstupujících do interakcí s ostatními organismy jsou čeledi Hippolytidae a Gnathophyllidae.

Někdy u krevet existují specifické preference konkrétního hostitele. Tato druhová specifita, ale nemusí být nutně definitivní. Krevety mohou přesídlit i na jiného hostitele, ovšem k této změně musí dojít nejpozději během krátké doby postlarválního vývoje. Od okamžiku, kdy se planktonní larva zoea metamorfovaná v bentickou megalopu usadí na hostiteli, již nemohou některé druhy krevet přesídlit na jiného hostitele v dospělosti (Sarver 1979). Khan et al. (2003) zjistili, že *Periclimenes holthuisi* Bruce, 1969 dokáže hostitele změnit, nejspíše tedy není druhem plně specializovaným na konkrétního hostitele. Zdá se, že přesídlení na jiného hostitele není možné pouze

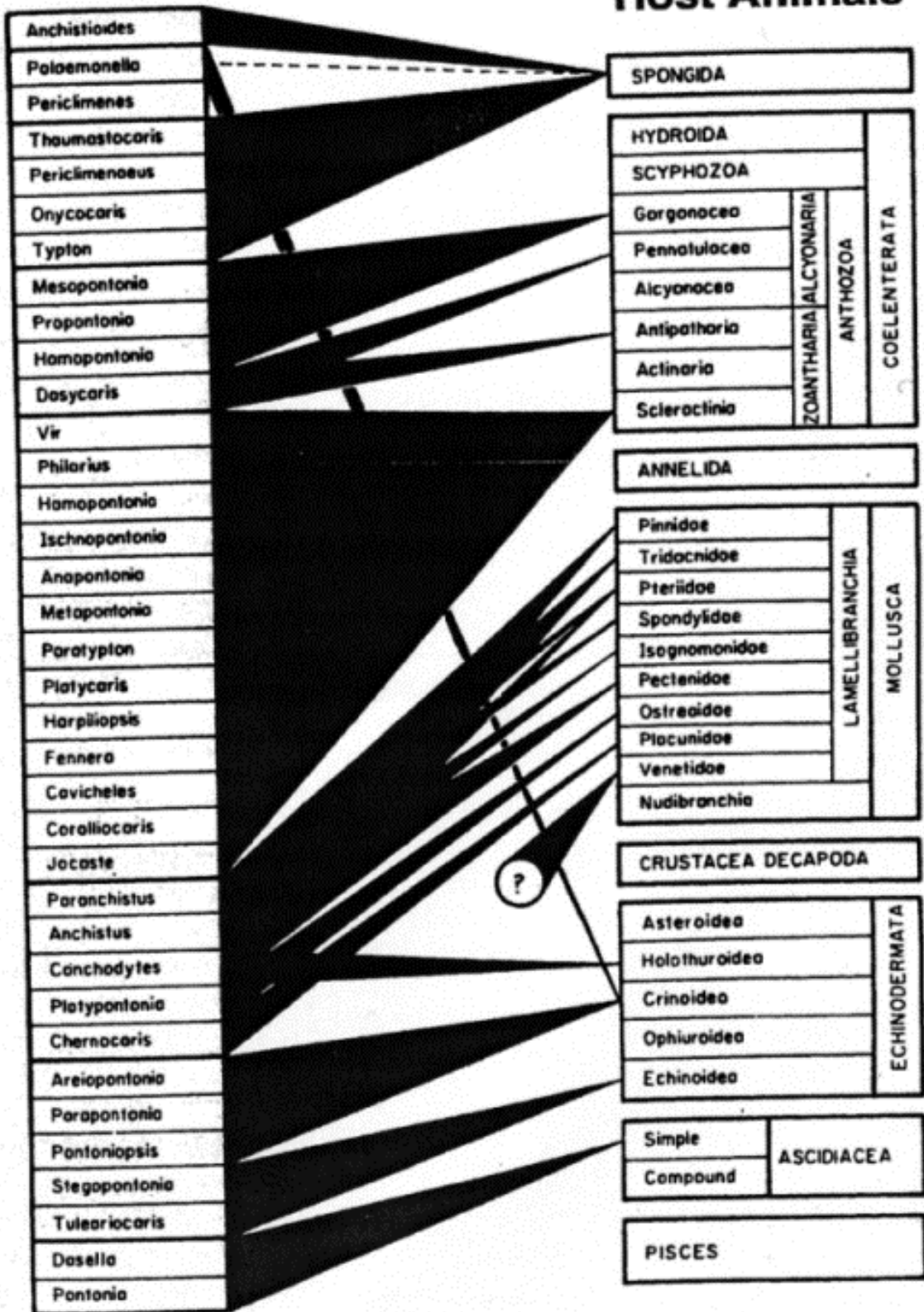
u obligátních (permanentních neboli trvalých symbiontů). Také krevety *Periclimenes rathbunae* Schmitt, 1924 a *Periclimenes yucatanicus* Ives, 1891 byly nalezeny na jiném hostiteli než na dosud preferovaných sasankách (Ritson-Williams & Paul 2007). Důvody vedoucí krevety ke změně hostitele jsou prozatím neznámy.

Potravní strategie symbiotických krevet

Potravní strategie symbiotických krevet se nijak zásadně neliší oproti volně žijícím zástupcům. Živí se drobnými živými nebo mrtvými organismy, detritem a filtrováním planktonních částic. Navíc mohou získávat potravu i z těla svého hostitele. Některé krevety mohou být velmi úzce specializované pouze na požívání částic z těla hostitele, např. *Gnathophylloides* Schmitt, 1933. V jeho žaludku se našly pouze částičky a sliz z povrchu ježovky, na kterých žije. „Sasankové“ krevety se často přizívají na tkáních nebo slizu vylučovaným hostitelskými sasankami, což evidentně představuje jejich občasný parazitismus na hostiteli. I dosud považované komenzální krevety na mořských houbách (Fujino & Miyake 1967) jsou v mnoha případech ve skutečnosti jejich parazity. V žaludcích krevet se totiž našly nestavitelné části tkání mořských hub (Ďuriš et al. in prep.). Požívání slizu z hostitele a dalších částic je také možným důvodem pro morfologické změny ústního ústrojí symbiotických krevet (Bruce 1976b). První pereopody slouží především k podávání potravy k ústnímu otvoru. Jejich funkce byla studována na druhu *Anchistus custos* Forskal, 1775 asociovaném s mlži z čeledi Pinnidae. Kreveta používá první pereopody k seškrabávání slizu a přichycených částic potravy z žaber svého hostitele (Johnson & Liang 1966). U rodů *Stegopontonia* Nobili, 1906 a *Tuleariocaris* Hipeau-Jacquotte, 1965 nalezneme extrémní rozdíl ve velikosti a tvaru druhých pereopod (Bruce 1976b). Adaptací na sbírání velmi malých částic potravy jsou prodloužené dlaně klepet a zároveň zkrácená klepítka (rod *Periclimaneus* Borradaile, 1915, *Onycocaris* Nobili, 1904). Druhé pereopody jsou obvykle stejného tvaru, někdy se liší ve velikosti. Slouží především k účelům obrany a útoku. U predátorů např. *Kemponia elegans* (Paulson, 1875) Bruce, 2004 jsou obvykle opatřeny ostrými zuby na prstech klepet, jež slouží k uchycení a zpracování kořisti. U rodu *Jocaste* Holthuis, 1952 je jedna z končetin druhého páru pereopodů přeměněná na ogán k snadnějšímu sbírání potravy, podobné modifikace nalezneme i u některých druhů krevet rodu *Periclimenes*.

Pontoniine Associates

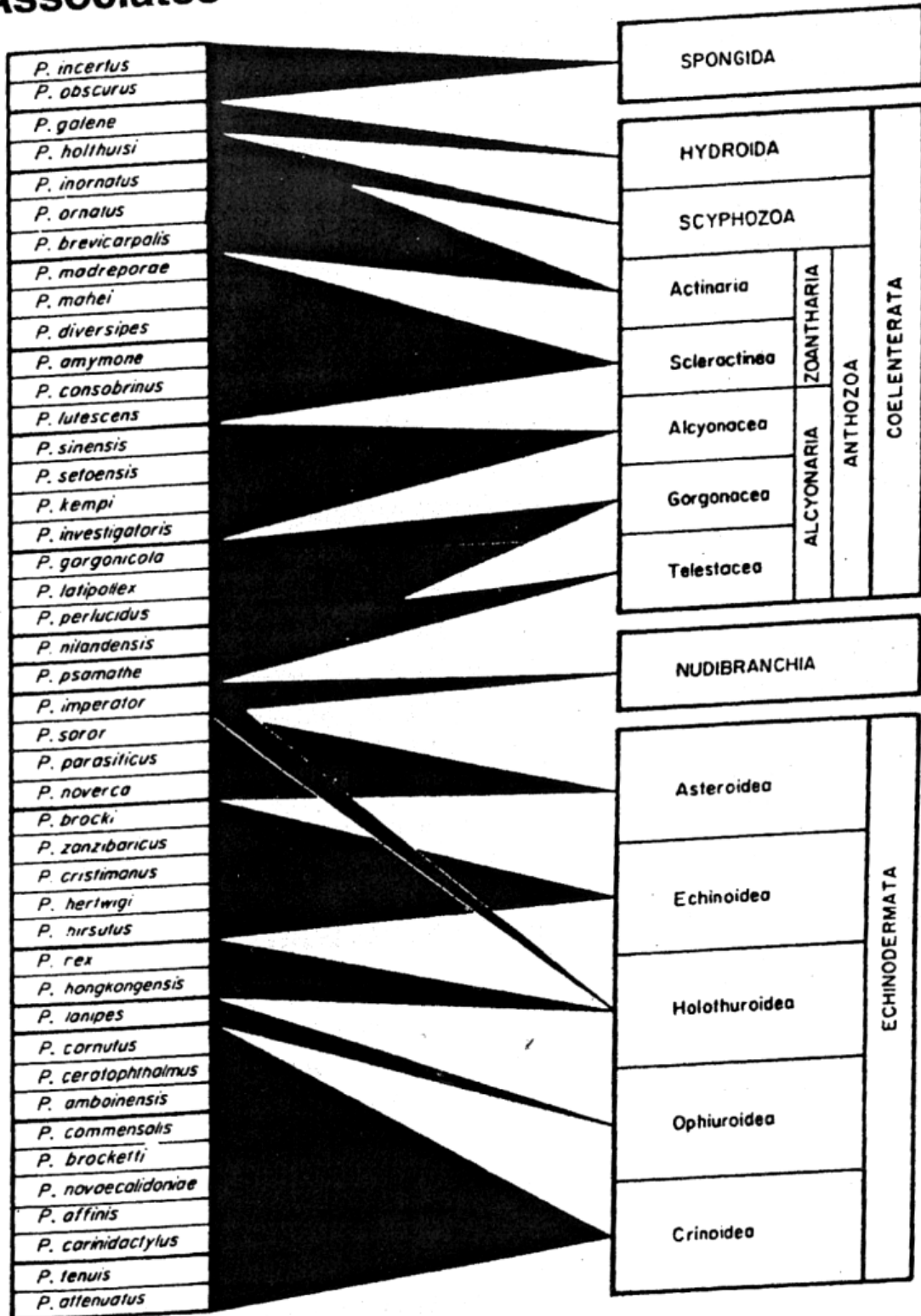
Host Animals



Obr.1 Interakce rodů krevet podčeledi Pontoniine s hostitelskými organismy v Indopacifiku (IWP) mimo rodu *Periclimenes* (převzato z Bruce 1976b).

Periclimenes Associates

Host Animals



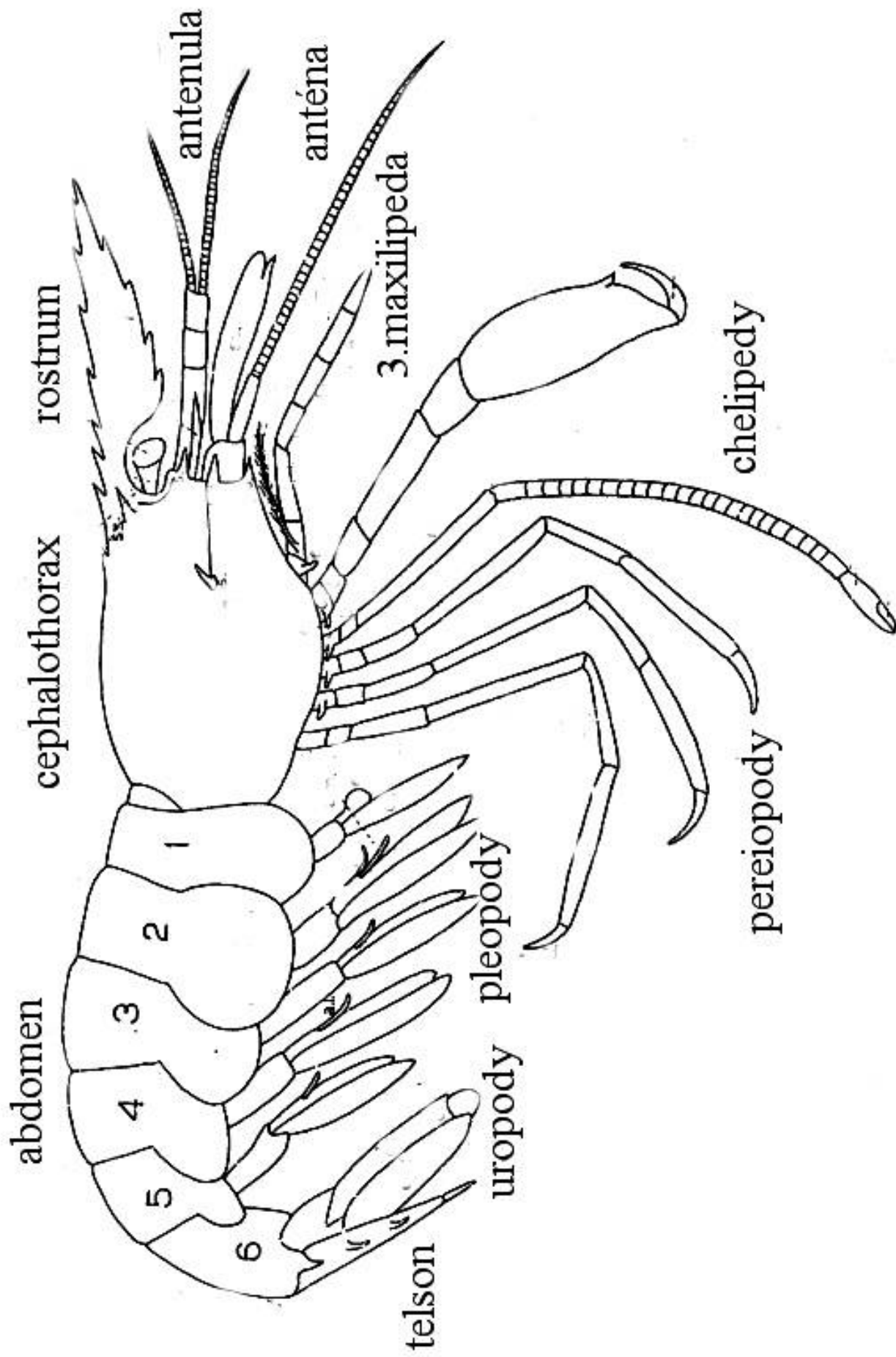
Obr.2 Interakce druhů rodu *Periclimenes* s hostitelskými organismy v Indopacifiku (IWP) (převzato z Bruce 1976b).

Základní biologie a morfologie krevet

Biologie tropických krevet je trochu odlišná od biologie krevet v temperátních vodách. Krevety jsou velmi vzácně pozorovány během dne dokonce i v mělkých vodách. Většina krevet má noční aktivitu. Přes den se ukrývají v různých dírách, puklinách a pod převisy. Kromě volně žijících krevet existuje velká skupina tzv. „komezálních krevet“ žijících v asociacích s ostatními organismy (viz. kapitola 3.2). Krevety dosahují většinou malých rozměrů, a proto jsou těžko pozorovatelné. Komezální krevety i volně žijící mají často kryptické zbarvení. Krevety mají nepřímý vývoj pomocí planktonní larvy zoei, která je nepodobná dospělci. V tomto planktoním stádiu zůstávají různě dlouhou dobu např. *P.sagittifer* prochází stádiem 8 zoeí a megalopaly (dos Santos et al. 2004), zatímco *P. brevicarpalis* 9 zoeí a 1 megalopaly (Nagai & Shokita 2003). Během vývoje tato larva roste a několikrát se svléká dokud se nepřemění v miniaturu dospělého a usadí se na mořském dně, kde pokračuje ve vývoji. Komezální krevety musí navíc nalézt svého konkrétního hostitele. Detekce je většinou pomocí chemoreceptorů (Bruce 1985b; Bauer 2004).

Tělo krevety se skládá ze dvou částí - hlavohruď (**cephalothorax**) a **abdomen** (Obr.3). Na hlavohruďi má kreveta čelní trn (**rostrum**) a pár stopkatých složených očí, mimoto 13 párů přívesků (končetin) a dalších 6 párů na abdomenu. První pár přívesků na hlavě jsou **antenuly** nesoucí funkci hmatových mechanoreceptorů; každá antenula se skládá ze stopky tvořené třemi bazálními články a dvěma větvemi na konci třetího článku stopky. První bazální článek stopky obsahuje statocystu. Vnitřní (horní) větve nesou shluky trubicovitých kutikulárních výrůstků sloužících jako chemoreceptory (estetasky). Druhý pár přívesků jsou tzv. **anteny**, které bývají mnohdy delší než tělo krevety a také slouží jako mechanoreceptory. Některé druhy krevet-čističů mají hmatové větve tykadel bíle zbarvené a často jimi mávají a upoutávají tak na sebe pozornost. Další přívesky jsou součástí složitěho komplexu v okolí ústní dutiny. První jsou **mandibuly** jejíž funkcí je ukusování a ukrajování potravy a mohou být velmi variabilní. Po stranách jsou dva páry **maxil**, které jsou menší velikosti než mandibuly. Maxily slouží převážně k přidržování potravy před ústy. Postranní výběžek druhé maxily **scaphognathit** se vzadu rozšiřuje do žaberní komůrky. Po maxilách následují první tři páry hrudních přívesků - **maxilipedy**. Na bázi exopodu první maxilipedy nalezneme lalok, který je charakteristickým znakem pro krevetí skupinu Caridea. První dva páry se podílejí na zpracovávání potravy a jejím přidržování. Třetí maxilipeda má

již víceméně tvar nohy a slouží k nabírání potravy k ústům, jejímu přidržování zatímco ostatní části ústního ústrojí ji zpracovávají, a nebo se dokonce podílí na agresivním chování vůči ostatním jedincům druhu a dalším organismům. Primární funkcí hrudních končetin bylo veslovité plavání, většina druhů krevet má nyní vyvinuty mnohem specializovanější maxilipedy. 5 párů dalších končetin na hrudi se nazývá **pereiopody**. Tyto končetiny mají typické článkování - ischium, merus, carpus, propodus a daktylus. Vnější větev (**exopod**) může, ale nemusí být na končetinách přítomna. Primitivní druhy mají velké exopody sloužící k plavání. První dva páry pereiopodů jsou u většiny čeledí na koncích opatřeny klepítky (chely) a nazývají se pak **chelipedy**. Slouží k hledání a držení potravy, útoku, obraně a k čištění tělního povrchu. U mnoho krevet je jeden pár cheliped větší a robustnější než druhý. Tato zvětšená a robustní klepeta slouží převážně jako zbraně k boji a lovení potravy. Zbylé tři páry pereiopodů slouží krevetě jako kráčivé končetiny a umožňují jí chůzi do všech směrů. Po hrudi následuje 6 článků abdomenu, na konci abdomenu je **telson**, kde se nachází anální otvor. Prvních 5 segmentů nese tzv. **pleopody**, které slouží k plavání. Pleopody se liší u samce a samice, samec má první dva přeměněny ve specializované gonopody sloužící k přenosu spermatoforu při kopulaci. Samice používá některé pleopody k inkubaci a nošení vajíček. Na konci telsonu se nacházejí **uropody** tvořící ocasní vějíř, který je důležitý pro plavání vpřed i vzad. Co se týče dýchacího systému krevety, tak žábry jsou umístěny v žaberních komůrkách. Počet a typ žaber je důležitým systematickým znakem k určování krevet. **Pleurobranchie** vycházejí přímo z tělní stěny (pleuron), **arthrobranchie** se nacházejí mezi pleuronem a bází nohy, **podobranchie** vycházejí z epipodu a u krevet jsou pouze na 2. maxilipedách a pouze u několika rodů. Počet žaber je u krevet redukovaný na jeden epipod, dvě arthrobranchie a jednu pleurobranchii (Debelius 2001; Bauer 2004; Lieske & Myers 2004).



Obr.3 Základní morfolgie krevety (Caridea) podle Holthuis (1993)

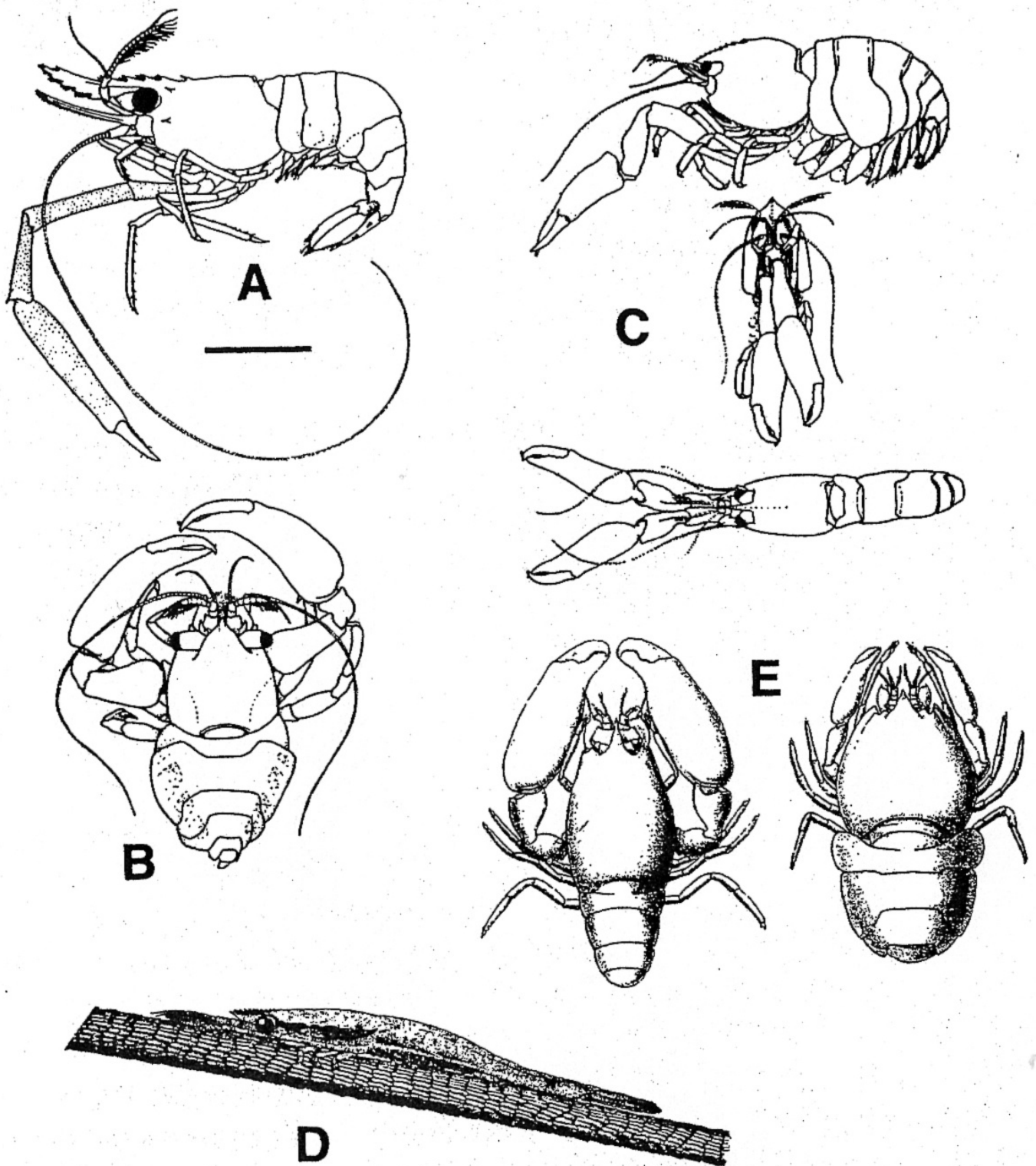
Morfologické adaptace k symbiotickému způsobu života

Samozřejmě, že soužití s jinými organismy sebou nutně nese, jak bylo již poukázáno výše, i určité morfologické adaptace. Použijeme příklad převzatý z práce Bruce (1976b) o komenzálních krevetách. Jako modelový typ krevety nám poslouží aktivně volně žijící *Kemponia elegans* s typickým tvarem těla - lehčí konstrukce, silně otrněné rostrum a prodloužené pereiopody. U krevet žijících v dutinách hostitelského organismu dochází k robustnosti těla a zkrácení kráčivých končetin, které pak lépe slouží k uchycení krevety a jejímu snadnějšímu pohybu na hostiteli. Při životě mezi sloupkovitými koralitami diskovitých korálů rodu *Galaxea* Oken, 1815 dochází u krevet naopak ke zplošťování těla (např. *Platycaris latirostris* Holthuis, 1952, či *Ischnopontonia lophos* Barnard, 1962). Tělo může být i prodlouženo jako je tomu u krevet *Tuleariocaris* či *Stegopontonia* žijících na ostnech ježovek (Berggren & Svane 1989). Může být také kulovitěho tvaru jako adaptace na život v dutinách mlžů (krevety *Conchodytes* Peters, 1852) nebo v uzavřených dutinách korálu (*Paratypton siebenrocki* Balss, 1914). Krevety rodu *Onycocaris* a *Typhon* Costa, 1844 mají zkrácenou hlavohruď, ale prodloužený abdomen, což je zřejmě adaptace pro pohyb v tubulárních kanálcích mořských hub (Fujino & Miyake 1969; Bruce 1971a; 1971b; 1972a; 1972b; 1977).

Příklady morfologických adaptací symbiotických krevet ze skupiny Pontoniinae na různých hostitelích (Obr.4) ukazují způsoby diverzifikace druhů na základě morfologie krevet. Velmi častá je redukce velikosti těla a trnových výběžků. U nespecializovaných volně žijících druhů krevet nese karapax supraorbitální, antenální a hepatické trny. Variabilita v přítomnosti a absenci těchto výběžků se objevuje u rozdílných rodů a je důležitým taxonomickým znakem. Absence výběžků vykazuje vzrůstající tendenci u krevet, které se pohybují ve stísněných prostorech. Tělo krevety má hladší povrchovou strukturu, je méně otrněné a slouží k snadnějšímu pohybu v prostorách hostitele jako jsou kanálky mořských hub, větve korálů nebo ramena sasanek. U krevet rodu *Jocaste* a *Coralliocaris* Stimpson, 1860 žijících v asociaci s korály (Scleractinia) se redukují supraorbitální výběžky. Hepatický trn může být úplně redukován (rody *Vir* Holthuis, 1952, *Anchistus* Borradaile, 1898, *Pontonia* Latreille, 1829), nebo se dokonce ve vzácných případech může stát pohyblivým (rod *Paranchistus* Holthuis, 1952). Relativní velikost trnu se zvětšuje s růstem krevety.

Ke ztrátě antenálního trnu dochází v omezených případech, je známo u rodů *Platycaris* Holthuis, 1952 a *Waldola* Holthuis, 1951. U komenzálních krevet dochází také často k redukci zoubků na rostru. Počet může být redukován jako je tomu u *Periclimenes zanzibaricus* Bruce, 1967, nebo mohou být zuby zmenšené jako u *Anchistus miersi* De Man, 1888. V některých případech dochází k úplné redukci a rostrum je zcela bez výběžků (*Stegopontonia*, *Parapontonia* Bruce, 1968). Tvar a velikost rostra je velmi variabilní a je také podstatným rozlišovacím znakem. U rodu *Periclimaneus* nalezneme všechny typy velikostí rostra od velmi prodlouženého po velmi zkrácené. Rod *Onycocaris* má pouze rudiment rostra a u *Paratypton* Balss, 1914 rostrum dokonce úplně chybí.

Výběžky na abdominálních člancích jsou u komenzálních krevet, žijících v asociacích s houbami, koráli, měkkýši, ostnokožci nebo pláštěnci, zaoblené, zakulacené nebo nejsou vůbec přítomny. Na dorzální straně telsonu jsou dva páry trnů a další tři vybíhají z distálního okraje. Tyto trny málokdy chybí, spíše dochází k redukci ve velikosti (*Periclimenes brevicarpalis* Shenkel, 1902). Na druhou stranu může docházet také ke vzniku specializovaných výběžků na těle krevety nebo zvětšování ocasního vějíře. Tyto morfologické adaptace zase mohou sloužit jako obrana před predátory nebo jinými nepříznivými vlivy (mořský proud), které by mohly způsobit odloučení krevety od hostitele. Tyto výběžky by měly vyhnání krevety z hostitele zabránit. U krevet žijících na měkkém povrchu (např. sasanka) jsou na nohách vytvořeny speciální drápky, aby se kreveta udržela na ramenech sasanky. Další obranné mechanismy symbiotických krevet jsou modifikace druhých pereiood. Zvětšené jsou převážně u druhů žijících mezi větvemi korálů (krevety rodu *Coralliocaris*, *Harpiliopsis* Bruce, 1989) nebo v kanálcích mořských hub (krevety rodu *Periclimaneus*, *Onycocaris*) (Bruce 1985a). V případě krevet *Onycocaris* jsou klepeta stejně velká a při zaklesnutí do sebe tvoří bariéru jako ochranný štít krevety. Na končetinách vznikají také mechanismy produkující zvukové efekty. U krevet rodů *Alpheus* a *Synalpheus* Bate, 1888 jsou velmi dobře známy. Jedno klepato je modifikováno a produkuje krátký výrazný zvuk po sklapnutí. U *Coralliocaris graminea* Dana, 1852 jsou dokonce modifikovány obě klepeta. Také některé druhy rodu *Periclimaneus* jsou schopné podobné zvuky vydávat. Podobnost způsobů a modifikace zvuku produkujících mechanismů jsou příkladem konvergentní evoluce, u alpheidů se jedná o první pereioody, u Pontoniinae o druhé.



Obr.4 Morfologické adaptace symbiotických krevet na hostiteli. **A**, *Kemponia elegans*, volně žijící kreveta s nemodifikovaným tělem; **B**, dorzoventrálně zploštělý *Platycaris latirostris* žijících na sloupkovitých koralítech korálu *Galaxea* spp.; **C**, laterálně zploštělá *Ischnopontonia lophos* z laterálního, frontálního a dorzálního pohledu, adaptace k pohybu v úzkých prostorech mezi koralíty *Galaxea*; **D**, *Tuleariocaris neglecta* s prodlouženým těle uchyceným na ostnu ježovky; **E**, *Conchodytes monodactylus* se zakulaceným typem těla, z plášťové dutiny mlžů (převzato z Bauer 2004).

Alternativy zbarvení komenzálních krevet

Překrásné zbarvení tropických krevet poutá pozornost nejen fotografů (Debelius 2001), ale i vědců (Bruce 1975a; Spotte et al. 1991; Okuno 2003). Zbarvení symbiotických krevet je často velmi výrazné, kdy ve většině případů napodobuje barvu hostitele a slouží tedy jako kamufláž. Alternativní možností je zvolení naprosté nebarevnosti, průhlednosti či průsvitnosti těla. Takovéto druhy nalezneme hlavně v asociacích se sasankami, korály nebo medúzami. Průhlednost je často doprovázena výraznými různobarevnými skvrnami a proužky v barvě hostitele. Na occasion vějíří mají některé krevety tzv. oční skvrny (např. *Periclimenes brevicarpalis*, *Periclimenes pedersoni* Chace, 1958, *Periclimenes yucatanicus*). Jejich funkce zatím není dosud plně známá, nicméně se předpokládá, že kreveta se snaží upoutat pozornost, čili se zdají mít signální funkci (Bruce 1976b). Kreveta *Periclimenes imperator* Bruce, 1967 je červená se žlutými skvrnkami což způsobuje dokonalé maskování na plži *Hexabranhus sanguineus* Ruppell a Leuckart, 1828, který je také červeně zbarvený (Bruce 1967; Schuhmacher 1973). Kreveta je symbiontem někdy také na sumýších, kdy při přesídlení z plže na sumýše je videlná aktivní změna barvy krevety (Debelius 2001). Fransen & Goud (2000) si také povšimli, že zbarvení je tím intenzivnější čímž větší byla velikost krevety. Nicméně toto zbarvení ztrácí svůj efekt coby kamufláž v případech, kdy kreveta asociuje na hnědých až černých sumýších, zejména v mělkých prosvětlených vodách kde je kreveta vůči zbarvení hostitele kontrastní. Avšak v hlubších vodách (hloubka >10m) to nevadí, protože zde se již červená barva ztrácí z barevného spektra a jeví se jako černá. Některé druhy krevet dokáží své zbarvení aktivně měnit z denního na noční. Např. průhledná kreveta *Eupontonia noctalbata* Bruce, 1971 je v noci bílá, krevety asociované s ježovkami jsou v noci také světlejší než ve dne (*P. soror* Nobili, 1904, *P. zanzibaricus*) (Bruce 1978; 1979). Zbarvení se dokonce může v průběhu života jedince měnit, lišit se mohou juvenilní jedinci od dospělců, ale i samice od samců. Proto někdy může dojít k nesprávné identifikaci druhu, pokud je založena pouze na zbarvení jedinců. Např. nedávno popsáný druh krevety *Periclimenes aqabai* (Bruce 2008) byl z počátku považován za známý druh *Periclimenes holthuisi* (Bruce & Svoboda 1983). Kombinace morfologických adaptací a kryptického zbarvení krevety dosahují jejich téměř naprosté nerozpoznatelnosti od povrchu těla hostitele, příkladem jsou krevety rodů *Allopontonia* Bruce, 1972, *Arete*

Stimpson, 1860, *Stegopontonia* či specializované formy rodu *Periclimenes* žijící na ježovkách a hvězdicích. Krevety přichycené na ostnech mají nejen protáhlé tělo, ale jsou i stejně zbarvené jako ostn (Bruce 1975b). Většinou jsou přichycené hlavou dolů podél ostnu, naprosto nehybné nebo s minimálním pohybem. Někdy symbiotické krevety naopak mívají výrazné zbarvení. *Thor amboinensis* De Man, 1888 žijící v blízkosti sasank je naprosto nepřehlédnutelná díky žlutému zbarvení s výraznými bílými skvrnami. Je možné, že krevety svým zbarvením, ale i chováním (kývání zadečkem) (Mercado & Capriles 1982; Guo et al. 1996; Khan et al. 2004) upoutávají pozornost ostatních organismů, které pak při dostatečném přiblížení mohou být hostitelskou sasankou polapeny. Tato domněnka však zatím nebyla potvrzena.

3.3.1 Krevety a sasanky

Pravděpodobně nejznámější asociací je soužití krevet se žahavci (Cnidaria), především se sasankami (Actiniaria). Sasanky jsou přisedlé organismy, přichycené k podkladu bazálním adhezivním diskem. Nemají exoskelet, ale jejich mezoglea je velmi tuhá a pevná. Ústní otvor je uprostřed orálního disku obklopený rameny obsahující specializované žahavé buňky knidocyty. Knidocyt je naplněn organelami schopnými vymrštění a obsahující palčivý toxin (Ardelean 2003; Lieske & Myers 2004; Boero et al. 2005). Knidocyty slouží nejen na obranu sasanky, ale také k omráčení její kořisti. Drobné organismy jsou žahavými buňkami usmrceny okamžitě (krevety, drobné rybky), jiné jsou pouze omráčeny nebo jen požahány. Ryby se proto velmi rychle naučí sasance vyhýbat. Některé organismy jsou vůči žahavým buňkám sasank imunní. Jsou to ryby klauni (Pomacentridae) a některé krevety (Caridea).

Podle vědců (Herrnkind et al. 1976; Levine & Blanchard 1980; Jonsson et al. 2001; Opala 2003; Holbrook & Schmitt 2005) existují tři možné způsoby jak mohou tyto organismy získat imunitu. 1) sami vyprodukovat ochranný sliz podle vzoru sasanky, nebo 2) mohou sliz získat otíráním o ramena sasanky a nebo 3) mohou části jejího těla pojídat a poté extrahovat sliz do své pokožky. Není jasné jaký způsob je nejvíce pravděpodobný, ale není vyloučena ani jejich možná kombinace. U krevet je často viděno právě pojídání slizu z ramen sasank i otírání se o ně (Mihalik & Brooks 1997; Marin 2007). Imunitu musí každý jedinec získávat sám, protože není vrozená. Musí proběhnout tzv. aklimatizace. To znamená, že si na sebe kreveta a sasanka, nebo klaun a sasanka musí zvyknout. Sasanka útočí na všechny klauny i krevety,

kteře mají sliz cizí sasanky (Opala 2003). Aklimatizace trvá různě dlouhou dobu a není po celý život jedince trvalá. V případě, že je jedinec od sasanky odloučený delší dobu, imunitu ztrácí a aklimatizace musí proběhnout znovu. Také pokud sliz z těla krevety odstraníme, přestane být vůči žahnutí sasanky imunní. Ochranný sekret krevety musí být nejspíše z tohoto důvodu neustále produkován. Po svlečení je totiž kreveta stále aklimatizovaná na sasanku, i když teoreticky její nový krunýř nebyl se sasankou ve styku (Nizinski 1989; Levine & Blanchard 1980).

Jak taková aklimatizace u krevet probíhá? V pokusu Levine & Blanchard (1980) s krevetami *Periclimenes rathbunae* žijícími na sasance *Stoichactis helianthus* Ellis, 1767 a *Periclimenes anthophilus* (nyní *P. pedersoni*) (Holthuis a Eibl Eibesfeldt, 1964) Spotte, 1999 žijící na sasance *Condylactis gigantea* Weinland, 1860 bylo prokázáno, že neaklimatizované krevety jsou sasankou okamžitě požahány. Při neopatrném prvním kontaktu se sasankou krevety odskakovaly pryč a nebo se okamžitě snažily dostat z dosahu jejich ramen. Při kontaktu neaklimatizovaných krevet s orálním diskem sasanky docházelo k výrazné reakci hostitele - prodlužování ramen a snaha pohltit krevety. Během aklimatizace se *P. anthophilus* držel ramen sasanky, požíral sliz a očišťoval si tělo, zároveň se na sasance nijak nepohyboval. Naproti tomu *P. rathbunae* se neustále po orálním disku sasanky pohyboval a v případě zastavení jej *S. helianthus* obtáčela rameny a kreveta se musela vyhýbat uchycení. *P. anthophilus* byl zase napadán při pokusu pohybovat se po sasance. Po aklimatizaci, která trvala u *P. rathbunae* 1-2h a u *P. anthophilus* 1-5h, se mohly krevety pohybovat volně po sasance bez jakékoliv reakce hostitele. Dos Santos et al. (2004) prováděli pokus aklimatizace u *Periclimenes sagittifer* Norman, 1861, jehož larvy začaly metamorfovat v juvenilní jedince pouze za chemické přítomnosti hostitele (sasanky), a po přímém kontaktu se sasankou docházelo v larválním stádiu k úhynu krevety. Aklimatizace tedy musí proběhnout až v juvenilním stádiu jedince, nikoliv v larválním na čemž se shoduje již několik předchozích publikací (Knowlton & Keller 1986; Nizinski 1989; Goy 1990; 1991). Zjistilo se také, že sasanka produkuje více slizu, v případech kdy je mechanicky stimulována, což nejspíše usnadňuje a urychluje aklimatizaci krevet a ryb. Také Giese et al. (1996) potvrdil hypotézu chemické kamufláže u krevet, kdy neaklimatizovaní jedinci byli sasankou okamžitě sežráni. Navíc zjistil, že sliz neslouží jako ochrana před cytolytickými proteiny vylučovanými některými druhy sasanek. Tento toxin je vylučován z nematocystů a je smrtelný pro ryby,

avšak např. některé druhy rodu *Amphiprion* Schultz a Welander, 1953 jsou imunní. Sliz na povrchu těla krevety či ryby je tedy spíše na ochranu proti nematocytům (žahavým buňkám) a nemá vliv na rezistenci vůči těmto proteinům. Krevety jsou díky krunýři a chitinozní vrstvě na žábrách velmi dobře chráněny, avšak pokud se toxiny vpraví přímo do těla krevety pod tělní pokryv, tak okamžitě rychle hynou.

Zkoumání výhod a nevýhod svazku sasanky s ostatními organismy se věnuje řada prací. Nejvíce se jich zabývá asociacemi sasanky a klaunů *Amphiprion* spp. (Holbrook & Schmitt 2005; Porat & Chadwick-Furman 2004; 2005). Sasanka poskytuje klaunovi obydlí a ochranu před predátory. Zároveň klaun svým pohybem v sasance neustále přivádí čerstvou vodu bohatou na kyslík a živiny k jejím ramenům. Zbytky potravy klauna se stávají kořistí sasanky, klaun zase požívá a očišťuje sasanku od nečistot. Sasanky s klauny vykazují rychlejší a větší růst než sasanky bez klaunů. Také množství zooxanthel v sasance je větší u sasank s klauny. Klauni produkují pro sasanku a její zooxanthely amoniak, což zapřičiňuje jejich zvýšený růst, nepohlavní rozmnožování a regeneraci. Dokonce přítomnost klaunů zvyšuje schopnost sasanky přežít. To, že dusík ovlivňuje pozitivně vývoj sasanky, bylo známo již dříve (Wilkerson & Muscatine 1984). Nicméně, že jeho zdrojem mohou být symbiotické organismy, se nevědělo. Krevety velmi často vstupují do interakcí se sasankami. Spotte (1995) zkoumal vliv *Periclimenes yucatanicus* na sasanku *Condylactis gigantea*. Výhody pro krevetku jsou - menší riziko predace, konzumace slizu a tkání sasanky či získávání potravy při jejím očišťování. Výhody pro sasanku již na první pohled zřejmé nejsou. V pokusu byl měřen rozdíl mezi kondicí sasank s krevetami a bez krevet. Zjistilo se, že sasanky žijící s krevetami mají větší počet zooxantel (podobně jako sasanky s klauny). Je tedy možné, že krevety slouží pro sasanku jako další zdroj dusíku. V tomto případě se jedná o jasný a prokázaný případ mutualismu. Pokud se podíváme na jiné druhy krevet, zjistíme, že sasanka nemusí vždy ze svazku profitovat. *Periclimenes brevicarpalis* je v zajetí schopen v případě nedostatku potravy parazitovat na své hostitelské sasance a zcela ji zdecimovat (Fautin et al. 1995). V přírodě zatím nikdy nebyly takto velmi poškozené sasanky s párem *P. brevicarpalis* nalezeny. Ovšem není vyloučeno, že při bližším zkoumání se u sasank s některými druhy krevet v přírodě prokáže pomalejší růst nebo reprodukce. Životní cyklus krevety je na hostiteli také závislý. Životní aktivity sasankových krevet, jako růst, svlékání, kladení vajíček i další, nenabývaly v experimentech vysokých hodnot v případech,

kdy nebyla přítomna sasanka (zároveň nepřítomnost predátorů) než u krevet s přístupem k sasance (Fautin et al. 1995). Krevety rodu *Alpheus* ze skupiny *armatus* žijící v norkách pod sasankami ji velmi aktivně brání před predátory a dalšími narušiteli. V případě, že je narušitel větší než kreveta, stimuluje sasanku k tomu, aby se sama zatáhla (Knowlton & Keller 1983; 1985). Agresivita krevet a formování určité sociální struktury bylo potvrzeno v Karibiku v práci Mahnkem (1972). U jedinců *Periclimenes pedersoni* na sasance *Bartholomea annulata* byly pozorovány znaky jisté teritoriality na povrchu sasanky, kdy jedinci soupeřili o výhodnější místa, odkud mohly nabízet rybám čistící služby. Nizinski (1989) studoval ekologii téhož druhu (nesprávně i pod jménem *P. anthophilus* – viz Spotte, 1999) na sasance *Condylactis gigantea* na Bermudách, žádnou sociální strukturu však u seskupení těchto krevet nepozoroval. Složení skupin je podle Nizinského náhodné a není řízeno vnitřní hierarchií.

3.3.2 Sasankové krevety v Rudém moři

Rudé moře má jako součást tzv. světového oceánu i svá specifika. Je nejseverněji položené tropické moře a přestože má jen úzké vodní spojení s Indickým oceánem, je jeho součástí. Vyskytují se zde organismy stejné jako v ostatní části Indo-Západotichooceánské biogeografické oblasti (dále „Indopacifiku“), ale je zde i vysoké zastoupení endemických druhů. Z hlediska biogeografie je Rudé moře velmi zajímavým regionem. Ze Středozevního moře skrz Suezský průplav vnikají do Rudého moře nové invazní druhy, a naopak mnohé rudomořské druhy se rozšiřují do Středomoří (např. žabohlavec *Thalassothia cirrhosa* Klunzinger, 1871, korýš *Ixa monodi* Holthuis a Gottlieb, 1956, kreveta *Urocaridella pulchella* Yokes a Galil, 2006, *Metapenaeopsis aegyptia* Galil, 1990) (Galil 1993; 2008; Yokes & Galil 2006; Artúz 2007). Rudé moře a Kalifornský záliv jsou geologicky nejmladšími moři na světě, vznikly teprve před několika miliony let. Oddalování litosférických desek neustále pokračuje a Rudé moře se tak rok od roku rozšiřuje (Kukal 1977; Thurman & Thrujillo 2005). Rudé moře zaujímá plochu 438 tisíc km², průměrná hloubka je 490m s četnými šelfovými oblastmi. Salinita je mezi 3,6-3,8 ‰, průměrná roční teplota povrchové vrstvy vody je 22°C. V severní části Rudého moře dochází často ke kosílení povrchových teplot v průběhu roku, naměřené teploty překračují parametry pro tropická moře (28°C v zimě až 34°C v létě). Korálové útesy jsou staré 3000-5000let, tvořené převážně korály rodu *Acropora*.

Díky těmto rozsáhlým korálovým útesům je v Rudém moři ohromná druhová diverzita. Na tuto velkou diverzitu korálů a korálových ryb je navázané i velké množství druhů bezobratlých (Debelius 2002; Lieske & Myers 2004). Rudé moře bylo v historii zkoumáno hlavně pro zjištění rozdílů mezi faunou a flórou v kontrastu s Indickým oceánem. Díky svým specifickým vlastnostem je v Rudém moři velké množství endemitů. Až 10% veškerých druhů ryb nalezených v Rudém moři je endemická. Korýši (Crustacea) byli hojně studováni v Rudém moři již od konce 19.století (Paul'son 1875), a stále patří ke skupině organismů, jimž je věnována zvýšená pozornost (Nobili 1904; 1906; Holthuis 1956; 1958; Bruce & Svoboda 1983; Chadwick et al. 2008). Významnou skupinou jsou mezi nimi i tzv. „sasankové krevety“.

V Rudém moři se vyskytují tzv. „obří sasanky“ - *Stichodactyla haddoni* Seville-Kent, 1893, *Megalactis hemprichii* Ehrenberg, 1834, *Heteractis aurora* Quoy a Gaimard, 1833, *Heteractis magnifica* Quoy a Gaimard, 1833, *Heteractis crista* Ehrenberg, 1834, *Entacmaea quadricolor* Rüppell a Leuckart, 1828, *Cryptodendrum adhaesivum* Klunzinger, 1877, jež dosahují v průměru orálního terče s chapadly od 20-30 cm až téměř jednoho metru. Naproti tomu v Karibském moři jsou sasanky menších rozměrů, pozornost je v souvislosti s krevetami věnována takovým druhům, jako *Bartholomea annulata*, *Condylactis gigantea*, či *Lebrunia danae*.

Entacmaea quadricolor (Actinodendridae) dorůstá až 40cm, její ramena jsou mírně průhledné barvy, na koncích jsou často zduřelé a nafialovělé. Někteří jedinci mohou být dokonce červeně nebo zeleně zbarvení (Obr.1 v příloze I). Asociuje se „sasankovými“ krevetami, klauny i komorníky třískrnými. *Megalactis hemprichii* (Actinodendridae) dosahuje naproti tomu velikosti pouze kolem 20cm, má velmi žahavá ramena se shluky rozvětvenin (Obr.2 v příloze I). Nachází se převážně na písčném nebo travnatém dně, asociovanými krevetami jsou *Periclimenes* spp. a *Thor amboinensis*. *Stichodactyla haddoni* (Stichodactylidae) má rozsáhlý orální disk a velmi krátká lepivá ramena. Dosahuje až 75cm a vyskytuje se na písčném nebo jiném podobném povrchu v hloubkách od 3 do 40m. Asociuje s klauny a komorníky třískvrnnými, někdy s krevetami *Thor amboinensis* (Obr.3 v příloze I). *Heteractis aurora* má ramena s bradavičnatými konci, dorůstá až 25cm (Obr.4 v příloze I). Vyskytuje se na písčném dně do 30m hloubky a asociuje především s klauny a krevetami *Periclimenes longicarpus*. *Heteractis magnifica* (Stichodactylidae) dosahuje největší velikosti až 1m, má červený až fialově zbarvený plášť, ramena

chapadel mají zakulacené konce (Obr.5A, B v příloze I). Žije přichycená na pevném povrchu od 1 do 30m hloubky, kromě klaunů a komorníků třískvrnných asociuje s krabovčičky rodu *Pethrolisthes*. *Heteractis crispa* (Stichodactylidae) má dlouhá řídká ramena, dosahuje až 30cm. Žije na písčném dně v hloubkách od 1 do 5m, často asociuje s klauny, krevetami rodu *Periclimenes* a *Thor amboinensis* (Obr.6 v příloze I). *Cryptodendrum adhaesivum* (Thalassianthidae) na skalnatém dně v hloubkách od 0,3 do 10m dosahuje velikosti až 35cm. Má krátká ramena, lem pláště je často zvednutý a má velmi variabilní zbarvení (Obr.7 v příloze I). Často na ní nalezneme *P. brevicarpalis* a *Thor amboinensis* (Debelius 2002; Lieske & Myers 2004; Chadwick et al. 2008).

V Indopacifiku vstupují do interakcí se sasankami hlavně klauni (Pomacentridae), kteří se v karibských oblastech nevyskytují. Vztahy mezi sasankami a klauny jsou dobře prozkoumané (Fricke 1987; Spotte 1996; Porat&Chadwick-Furman 2004; 2005; Arvendlund & Takemura 2005; Chadwick & Arvendlund 2005; Holbrook & Schmitt 2005; Scott & Francisco 2006; Chadwick et al. 2008; Roopin et al. 2008). Kromě klaunů najdeme často na sasankách juvenilní jedince komorníka třískvrnného *Dascyllus trimaculatus* Rüppell, 1829 (Chadwick et al. 2008) (Obr.14 v příloze III). Randall & Fautin (2002) pozorovali několik dalších druhů ryb využívajících sasanku k občasnému úkrytu v Indickém oceánu (např. *Thalassoma amblycephalum* Bleeker, 1856, *Pterapogon kauderni* Koumans, 1933). V Rudém moři se vyskytuje endemický druh klauna *Amphiprion bicinctus* Rüppell, 1830, který občas vytváří melanické formy (Obr.13 v příloze III). Žije na sasankách *Entacmaea quadricolor*, *Heteractis aurora*, *Heteractis magnifica* a *Stichodactyla gigantea* (Debelius 2002; Chadwick et al. 2008).

Mnohem méně prozkoumaným fenoménem jsou vztahy mezi sasankami a asociovanými krevetami. Přestože nejvíce druhů krevet se nachází v Indopacifiku o jejich biologii a ekologii je jen velmi málo studií (Chadwick et al. 2008). Z tropické části západního Atlantiku je o biologii, ekologii i etologii krevet na sasankách mnohem více vědeckých prací, včetně zdokumentování čištění a čistících signálů (Herrnkind et al. 1976; Stanton 1977; Knowlton & Keller 1983; 1985; Johnson & Ruben 1988; Nizinski 1989; Wicksten 1995; Mihalik & Brooks 1997; Williams & Bunkley-Williams 2000). V karibiku nalezneme se sasankami asociované krevety rodu *Periclimenes* (*P. pedersoni*, *P. yucatanicus*, *P. rathbunae*) a z rodu *Periclimenes* nově oddělenou (Bruce 2004) *Kemponia americanus* (Kingsley, 1878) Bruce, 2004. Ve Středomoří

a východním Atlantiku se na sasankách vyskytují další krevety rodu *Periclimenes* - *P. amethysteus* Risso, 1827, *P. scriptus* Risso, 1822, *P. aegylios* Grippa a d'Udekem d'Acoz, 1996 a *P. sagittifer* Norman, 1861 (Grippa & Udekem d'Acoz 1996; Jonsson et al. 2001) (Tab.2).

Tab.2 Druhy „sasankových“ krevet čeledi Palaemonidae vyskytující se ve Východním a Západním Atlantiku

Východní Atlantik	Západní Atlantik
<i>Periclimenes aegylios</i>	<i>Kemponia americanus</i>
<i>Periclimenes amethysteus</i>	<i>Periclimenes pedersoni</i>
<i>Periclimenes sagittifer</i>	<i>Periclimenes rathbunae</i>
<i>Periclimenes scriptus</i>	<i>Periclimenes yucatanicus</i>

Existují dvě velké ekologické skupiny krevet rodu *Periclimenes* asociované se sasankami (Tab.3). Tzv. skupina „*aesopius*“ momentálně obsahuje asi 18 druhů. Žijí převážně na sasankách, ale volně se pohybují (vznášejí) i ve volném prostoru nad nimi. Z rudomořských druhů „sasankových“ krevet sem patří *P. longicarpus* Bruce a Svoboda, 1983 a *P. aqabai* (viz. níže). Druhou ekologickou skupinou je tzv. skupina „*brevicarpalis*“ o 8 druzích jejíž představitelé se vyskytují zejména na těle či orálním disku sasanky a nevznášejí se volně v prostoru kolem hostitele. Rudomořské druhy zde zastupuje *P. brevicarpalis* a *P. ornatus* Bruce, 1969. Zvláštní krevetou je *Kemponia tenuipes* (Borradaile, 1898) Bruce, 2004, dříve také řazená do rodu *Periclimenes*, která žije na substrátu pod sasankou a jejím okolí. Jedná se tedy defakto o třetí ekologickou skupinu krevet žijící v symbióze se sasankami. U některých druhů rodu *Periclimenes* je podezření na parazitismus. Pravidelné ukusování ramen sasanky a požívání jejího slizu bylo zdokumentováno u *P. brevicarpalis* (Fautin et al. 1995; Khan et al. 2004), *P. ornatus* (Suzuki & Hayashi 1977; Omori et al. 1994), *P. holthuisi*, *P. amethysteus* (Svoboda & Svoboda 1975) a *P. sagittifer* (Svoboda & Svoboda 1975; Grippa & Udekem d'Acoz 1994). V roce 2008 popsal Bruce nový druh v Rudém moři - *P. aqabai* také ze skupiny „*aesopius*“, žijící na bentické medúze *Cassiopea*

andromeda Bacescu, 1973. Ta obvykle leží hřbetní stranou na dně a svými příústními laloky tvarově velmi připomíná sasanku.

Tab.3 Druhy „sasankových“ krevet rodu *Periclimenes* rozdělené do ekologických skupin „*aesopius*“ a „*brevicarpalis*“, v tabulce chybí nově popsané avšak dosud nepublikované druhy *P. kuboii* a *P. okunoi* Bruce řazené do skupiny „*aesopius*“, rudomořské druhy jsou vyznačeny tučně.

„ <i>aesopius</i> “		„ <i>brevicarpalis</i> “
<i>P. adularans</i>	<i>P. longicarpus</i>	<i>P. albolineatus</i>
<i>P. aegylios</i>	<i>P. magnificus</i>	<i>P. brevicarpalis</i>
<i>P. aesopius</i>	<i>P. sagittifer</i>	<i>P. inornatus</i>
<i>P. amethysteus</i>	<i>P. sarasvati</i>	<i>P. ornatellus</i>
<i>P. amirantei</i>	<i>P. speciosus</i>	<i>P. ornatus</i>
<i>P. aqabai</i>	<i>P. tenuirostris</i>	<i>P. pedersoni</i>
<i>P. grandidens</i>	<i>P. tosanensis</i>	<i>P. rathbunae</i>
<i>P. holthuisi</i>	<i>P. venustus</i>	<i>P. yucatanicus</i>

V Rudém moři je celkově 5 druhů krevet asociovaných se sasankami. Kromě již dříve jmenovaných *P. longicarpus* (Obr.8 v příloze II), *P. brevicarpalis* (Obr.9 v příloze II), *P. ornatus* (Obr.10 v příloze II) a *Kemponia tenuipes* (Obr.11 v příloze II) z čeledi Palaemonidae nalezneme v blízkosti sasank také krevetu *Thor amboinensis* (Obr.12 v příloze II) z čeledi Hippolytidae. Tato kreveta se zdržuje převážně v okolí hostitelské sasanky, ale někdy se pohybuje i po jejím orálním disku a ramenech. *Thor amboinensis* dokonce někdy způsobuje částečné zatažení sasanky, když se při vyrušení ukrývají na jejím orálním disku (Stanton 1977; Mercado & Capriles 1982; Khan et al. 2004). Kývavé pohyby zadečkem mohou poutat pozornost ryb, nicméně tyto pohyby nejsou ekvivalentem signálních pohybů čistících krevet (Chadwick et al. 2008). *Thor amboinensis* nikdy nebyla viděna při provádění čistící funkce. Avšak nalezneme

ji dokonce na korýších strašcích (Stomatopoda), kterým evidentně její přítomnost neškodí. Tento vztah a také povaha kývavých pohybů dosud nebyl plně prozkoumán (Debelius 2001). *Thor amboinensis* žije ve skupinách čítajících až několik desítek jedinců, samice jsou dvakrát větší než samci. I přes velký počet jedinců můžeme na stejné sasance nalézt i jiné druhy krevet což značí, že tento druh je velmi tolerantní vůči ostatním krevetám přestože samotní jedinci skupiny *Thor* jsou již sami sobě značnou potravní konkurencí.

Občas se v blízkosti sasanky naleznou i jiné druhy krevet, které za normálních okolností žijí volně bez hostitele. Jsou to *Stenopus hispidus* Olivier, 1811 a *Urocaridella* sp. (Chadwick et al. 2008). Tyto krevety nepřicházejí do kontaktu s hostitelskou sasankou, pohybují se pouze v jejím okolí. Kreveta *Kemponia tenuipes* žijící na substrátu pod sasankou se také vyhýbá delšímu kontaktu se sasankou a pohybuje se pouze v dostatečné vzdálenosti od žahavých ramen. Žije většinou v párech či malých skupinkách maximálně kolem sedmi jedinců, často se spolu s ní na hostitelské sasance nacházejí další druhy krevet, klauni a komorníci třískrvnní. Nejběžněji asociuje se sasankami *Megalactis hemprichii*, *Entacmaea quadricolor* a *Cryptodendrom adhaesivum*, pozorována byla i s korály *Pavona* sp., *Montipora* sp. a *Monastrea* sp. (Bruce & Svoboda 1983). *P. ornatus* žije přímo na sasance mezi jejími rameny, pohybuje se po orálním disku sasanky i se přidržuje a leze po jejích ramenech. Také tento druh není vůči dalším druhům krevet agresivní a spolu s ním nalezneme na sasankách i asociované ryby. Nejčastěji asociuje s *Entacmaea quadricolor* (Bruce 1969; Suzuki & Hayashi 1977; Bruce & Svoboda 1983). Na sasankách obsazenými párem krevet *P. brevicarpalis* nenalezneme žádné další druhy krevet ani asociované ryby, tento druh se tedy zdá být velmi agresivním a teritoriálním (Chadwick et al. 2008). Nicméně mladí jedinci jsou určitou dobu na sasance tolerováni. Krevety se zdržují převážně v orálním disku hostitelské sasanky druhu *Cryptodendrom adhaesivum*, *Entacmaea quadricolor*, *Heteractis magnifica* a *Stichodactyla gigantea* (Bruce & Svoboda 1983; Fautin et al. 1995). Byly však pozorovány i mimo hostitele na substrátu, avšak stále v jeho bezprostřední blízkosti (Khan et al. 2004). Poslední asociovanou krevetou se sasankami v Rudém moři je již zmiňovaný *P. longicarpus* z odlišné ekologické skupiny sasankových krevet. Tento druh se pohybuje jak v nejbližším okolí hostitele, tak ho může i opouštět. *P. longicarpus* žijící na sasankách se nad ní vznáší, občas leze nebo se přidržuje jejích ramen,

či je na substrátu v jejím okolí. Asociuje se sasankou *Entacmea quadricolor*, *Heteractis aurora* a *Megalactis hemprichii* (Bruce & Svoboda 1983). Jedinci tohoto druhu byli viděni v asociaci i na tzv. „bubble korálu“ *Plerogyra sinuosa* Dana, 1846 nebo úplně bez hostitele. Mimo hostitelskou sasanku byly krevety pozorovány hlavně v noci, kdy je sasanka zatažená. Druh se vyskytuje ve větších skupinách až deseti jedinců.

3.4 Interakce čistič – zákazník

Čisticí symbiózy mezi mořskými organismy jsou unikátním vztahem, ve kterém konkrétní organismus odstraňuje ektoparazity, bakterie, nemocnou nebo poraněnou kůži a zbytky potravy z ryb a dalších živočichů (Paracer & Ahmadjian 2000; Grutter 2002; Veselovský 2005). Ryba je očištěna od nežádoucích zbytků a parazitů a čistič má díky tomu snadno získanou potravu. Navíc je díky svým službám v relativním bezpečí před predátory (Arnal et al. 2001; Becker & Grutter 2005). Čističi jsou velmi důležitou součástí ekosystému a pozitivně ovlivňují zdravotní stav rybí populace což svým pokusem *in situ* předvedli Limbaugh et al. (1961) po odstranění čističů z vybraného útesu na Bahamách. Po několika týdnech bylo v oblasti mnohem menší množství ryb a ty, jež zůstaly byly velmi těžce parazitovány. Role čističů je velmi podstatná a distribuce čisticích stanic ovlivňuje dokonce i distribuci korálových ryb na útesu (Foster 1985; Whiteman et al. 2002; Bshary et al. 2007).

Čisticí stanice a čističe nalezneme ve všech světových mořích, jak v temperátních tak tropických vodách. Čističi jsou buď ryby nebo krevety (Wicksten 1995; Grutter 1999; Feitosa et al. 2003; Becker & Grutter 2004; Sazima et al. 2004b; Becker et al. 2005). Je známo kolem 45 druhů ryb, které jsou považovány za čističe. Většina vykonává čisticí servis v juvenilním stádiu, pouze několik málo druhů čistí i v dospělosti. Studie Whitea et al. (2006) přišla s překvapivým zjištěním, že čisticí způsob života nemusí být naprosto výhodnou životní strategií. Při zkoumání hlaváčů (*Elacatinus evelynae* Böhlke a Robins, 1968), kteří jsou občasnými (fakultativní) čističi se zjistilo, že jedinci, kteří se věnovali více čištění než lovu volně žijících klanonožců (Copepoda) vykazovali větší úmrtnost.

Zákazníky čističů jsou především paryby, ryby, hlavonožci a želvy. Čisticí interakce jsou zaznamenány ve všech mořích světa. Ryby žijící ve velkých hloubkách nebo na volném moři mají často velké množství parazitů. To je způsobeno tím, že čisticí servis je dostupný v dostatečné míře pouze při pobřeží. Ryba měsíčník svítivý (*Mola*

mola Linnaeus, 1758) jednou za několik měsíců navštěvuje pobřežní vody, aby se nechala zbavit ektoparazitů (Konow et al. 2006). Jako čistič může dokonce sloužit i žralok. Ryby využívají drsného povrchu žralokovi kůže a otírají se o ni (Papastamatiou et al. 2007).

Signalizace čističů

Čističi používají rozličné signály jak přivábit zákazníka. Pyskoun rozpůlený (*Labroides dimidiatus* Valenciennes, 1839) má poutavé modrobílé zbarvení s černým proužkem, které ihned upoutá pozornost. Provádí vlnivé pohyby, aby byl ještě více viditelný. Podobný efekt nacházíme i u krevet, jež také své služby zákazníkům nabízejí různými způsoby. U krevet rodu *Periclimenes* najdeme celou škálu signálů. *Periclimenes venustus* Bruce, 1990 mává klepítky (Z. Ďuriš, os. sděl.). Tento typ chování byl zaznamenán i u *P. kobayashi* (Okuno & Nomura 2002) a *P. longicarpus* (Chadwick et al. 2008), u kterých je navíc pozorováno i tzv. kývání těla ze strany na stranu („swaying“ nebo také „swinging“) (Suzuki & Hayashi 1977; Chadwick et al. 2008). *Periclimenes pedersoni* v Karibiku kromě kývání (Holthuis & Eibesfeldt 1964) dokonce jakoby tančí na pereipodách a současně mává tykadly (Sargent & Wagenbach 1975). *Urocaridella* sp. také tančí či provádí úkroky ze strany na stranu, a tím upozorňuje na své čisticí služby. Hladovější krevety trávily vábením klientů mnohem více času než krevety s nedávným přísunem potravy (Becker et al. 2005). Ryby na signál velmi pozitivně reagovaly a pokud měly na výběr, vybíraly si více aktivní neboli hladovější krevety k čištění. Náznaky kývání, avšak žádné jiné vábící signály, jsou zaznamenány i u *P. brevicarpalis* (Bruce 1976b; Bruce & Svoboda 1983), což by bylo zajímavé srovnat s fylogenetickou příbuzností jednotlivých druhů *Periclimenes* takovéto prvky chování vykazující. Dosud bylo známo, že kývání je vlastní pouze skupině „*aesopius*“. Kdyby se potvrdilo kývání u *P. brevicarpalis* znamenalo by to rozšíření daného chování i do skupiny „*brevicarpalis*“. U Středomořských druhů rodu *Periclimenes* čisticí funkce nebyla dosud zaznamenána. V práci Ösflund-Nillsson et al. (2005) byli v severním Atlantiku identifikováni dva nové čističi ryb - *Palaemon adpersus* Rathke, 1837 a *Palaemon elegans* Rathke, 1837. Možné je i čisticí chování u dalšího karibského druhu *Periclimenes yucatanicus*, které ale dosud nebylo přímo pozorováno. Takovýto předpoklad je ovšem možné odvodit od pozorování kývavého pohybu těla u této krevety při přiblížení potencionálního zákazníka (Stanton 1977).

Postup a průběh čištění

Čištění ryb krevetami probíhá od úsvitu do soumraku s největší aktivitou v dobách kolem poledne, žádné čištění nebylo ve většině případů zaznamenáno v noci, ani u ryb ani u krevet (Johnson & Ruben 1988). Zajímavostí je, že kreveta *Brachycarpus biunguiculatus* Lucas, 1846 (Palaemonidae) vykazuje naopak čistící aktivitu zásadně v noci (Bauer 2004).

Čištění u krevet i ryb-čističů má přesný postup a hierarchii. Ryba zákazník připlave k čistící stanici a svým neobvyklým vertikálním držením těla (většinou hlavou dolů) dá najevo, že má o čištění zájem a že je čistič v bezpečí během této činnosti. Ryba roztáhne ploutve, otevře ústa a žábry (Wicksten 1995). Je očišťována od hlavy po ocas, není vynechána ani tlama - krevety odstraní i zbytky potravy ze zubů a očistí i zanesené žábry (Fricke 1987). Čistící aktivita zákazníka a čističe se dá podle Sargenta & Wagenbacha (1975) shrnout do několika základních úkonů. Klient, pokud má úmysl se nechat vyčistit, nejdříve vyhledá čistící stanici a přiblíží se k čističi. Poté zaujme požadovaný postoj, většinou vertikálně s hlavou dolů, roztáhne ploutve a otevře tlamu a žábry (Obr. 15 v příloze IV). V této póze nebo mírně pozměněné setrvá po celou dobu čištění. Po očištění se vrátí do normální horizontální polohy a vzdálí se od stanice, kde je poté obsloužena další ryba (Obr. 16 v příloze IV). V případě žraloků útesových (*Triaenodon obesus* Rüppell, 1837) je jejich čistící pozice v leže na mořském dně s široce rozevřenou tlamou (Whitney & Motta 2007). Murény také při čištění setrvávají v podobné pozici (Obr. 17 v příloze IV). Čistič se ze své strany nejdříve snaží upoutat pozornost potenciálního klienta, poté se opatrně přiblíží k rybě. U krevet byl často pozorován nejprve dotek těla ryby tykadlem a poté první bližší kontakt. Čistící kreveta, případně ryba, začne s očištěním hostitele. Odstraní zbytky odumřelé kůže, poraněnou tkáň a případné parazity. Ryby většinou navštěvují krevetí čističe v případech, kdy je potřeba jemnější a přesnější očista na hůře dostupných místech. Mnoho ryb tak kombinuje návštěvu nejprve rybího čističe a poté krevety. Kreveta odstraňuje nečistoty dvěma způsoby. Většími i menšími klepítky jednoduše odebírá kousky tkáně nebo parazita a konzumuje je. A v případech, kdy nelze jednoduše ránu či tkáň očistit, uchopí velkými klepety kus tkáně a poté trhavými pohyby a odplaváváním od ryby tyto kousky odstraní. Po provedení čištění se kreveta opět vzdálí zpět do bezpečí (Jonasson 1987).

Různé druhy čističů jsou rozdílně závislé na hostitelích, někteří vyloženě přežívají díky tomuto svazku a neživí se žádnou jinou potravou. Ryby-čističi jsou

výrazně zbarvení (proužky, skvrny), aby byli kontrastní se svým prostředím. Obecně jsou formy v chladnějších vodách méně výrazné než ty v tropických a subtropických. Mají tendenci být vysoce společenští a tvořit hejna, zatímco čističi teplejších vod bývají soliterní nebo v páru. Zdá se, že co do počtu individuí převyšují čističi z chladných moří ty z tropických, přestože počet druhů je mnohem menší. Tropické druhy jsou mnohem více závislé na potravě z čištění než z jiných zdrojů. Znamená to tedy i jejich větší specializaci (Henry 1966a).

Čisticí krevety

Čisticí krevety patří do tří čeledí – Stenopodidae, Palaemonidae a Hippolytidae (Wicksten 1995). Různé druhy ryb navštěvují různé druhy čističů podle potřeby. Čisticí stanice jsou většinou poblíž nějakého zajímavého útvaru nebo převisu pro snadné zapamatování její polohy zákazníky. V tropickém západním Atlantiku je před rybími čističi preferována kreveta *P. pedersoni* (Palaemonidae), a to před rybími čističi i před čisticí krevetou *Lysmata grabhami* Gordon, 1935 (Hippolytidae). Klientela je rozsáhlá a zahrnuje jak velké kanice a ploskozubce, tak i menší parmice a další ryby. Přesto, že je často označována jako čistič (Criales 1979; Williams & Williams 1982), nebyla v přírodě řádně zdokumentována při čištění (Nizinsky 1989). *P. pedersoni* umí dokonce odstranit juvenilní parazitické stejnonožce (Isopoda) z čeledi Cymothoidae (Bunkley-Williams & Williams 1998), které žijí v žaberní a ústní dutině ryb. Primitivní počáteční stádia čištění představuje kreveta *Lysmata californica* Stimpson, 1866 (Hippolytidae), kdy vztah čistič-zákazník není jednoznačně vyhraněný. Kreveta je totiž často při provádění čištění sežrána klientem. Navíc není plně závislá na této interakci a ani na sebe zvlášť neupozorňuje (Limbaugh et al. 1961).

Sasanky v čisticích interakcích se zdají mít určitou roli. I když jsou čisticí krevety v relativním bezpečí před predátory, představuje sasanka další prvek ochrany. Druhy, které žijí ve svazku se sasankou jsou více chráněny a navíc je sasanka výrazným orientačním bodem pro případné zákazníky. V práci Mihalika & Brookse (1997) je uvedeno několik případů pozření krevety *P. pedersoni* rybou během čištění anebo bezprostředně po něm, a to v případech, kdy sasanka nebyla v dostatečné blízkosti. Pokusy byly prováděny i na krevetě *Thor amboinensis* (Hippolytidae), která při přiblížení potencionálního zákazníka zvedá a kývá zadečkem, ale zřejmě neprovádí čisticí služby (Stanton 1977). V případech, kdy sasanka nebyla k dispozici, při predaci

nehralo roli, zda je kreveta čistič či nikoliv. Krevety si velmi dobře uvědomují jaký risk podstupují při opuštění sasanky. *P. pedersoni* sasanku při čištění opouští pouze na vzdálenost 5-10cm. Zákazník tak musí připlout do úplné blízkosti, většinou čeká na dně u sasanky. Kreveta poté ze sasanky přestoupí na jejich tělo a začne se po nich pohybovat a odebírat nečistoty. Celé čištění trvá přibližně mezi 30-180 sekundami. Poté se rychle vrací zpět do bezpečí ramen sasanky (Johnson & Ruben 1988). *Periclimenes pedersoni* žijící na sasance *Condylactis gigantea* nebyl Nizinskym (1989) také potvrzený jako čistič. Kreveta *Stenopus hispidus* (Stenopodidae) je v Rudém moři nejběžněji pozorovanou krevetou, vystavuje svá bílá tykadla takže je velmi lehce k nalezení potencionálními zákazníky (Obr. 18 v příloze IV). Dokonce je navštěvována i karetami (*Eretmochelys imbricata* Linnaeus, 1766) (Sazima et al. 2004a). Krevety *Urocaridella* spp. jsou často v Indopacifiku nalezené ve společné puklině s murénami, kde je krevety očišťují (Obr.19, 20 v příloze IV). Další Indopacifickou čisticí krevetou je např. *Lysmata amboinensis* De Man, 1888 (Hippolytidae). Ve východním Atlantiku v příbojové zóně a v mělkých tůních po odlivu je hojný výskyt boreálním krevetou *Palaemon elegans* (Palaemonidae). Kreveta vykazuje tendenci k čištění, neboť při nabídnutí ruky krevetě začne okamžitě po ruce chodit a klepátkama odebírat nečistoty (Bergbauer & Humberg 2001).

Zbarvení čisticích krevet, výrazné znaky a upozorňování na sebe u různých druhů krevet z různých skupin (čeledí) ukazuje na konvergentní vznik čisticího způsobu života (Mahnken 1972).

4 Diskuze a závěr

Symbiotické krevety narozdíl od volně žijících neasociovaných krevet mají odlišnou specializovanou morfologii i ekologii a etologii. Symbiotické krevety vykazují obrovskou variabilitu ve stavbě těla a speciálně vyvinutých orgánů přizpůsobených symbiotickému způsobu života. Variabilita krevet je spřažena s variabilitou různorodých hostitelů, kteří tak přímo ovlivňují ekologii a morfologii těchto komenzálních krevet (kapitola 3.2). Speciálně některé „sasankové“ krevety mají vyvinuty dráčky na končetinách zajišťující jejich pevné uchycení na měkkém těle hostitele. Potravní strategie „sasankových“ krevet je kromě filtrování planktonních částeczek z mořské vody a konzumace jiných živočichů či jejich částí i požívání tkání sasanky a slizu vylučovaným hostitelskou sasankou. Vůči žahnutí sasankou jsou chráněny metodou tzv. chemického utajení jež byla zmíněna v kapitole 3.2.1.

V Rudém moři nalezneme 5 druhů krevet asociovanými se sasankami, jejich etologie i ekologie je navzájem odlišná, stejně tak se liší i jejich vazba na hostitele. Na základě literatury lze tyto krevety v závislosti na síly vazby na hostitelskou sasanku rozdělit do několika kategorií. Jako obligátní mutualisty můžeme považovat krevety *P. brevicarpalis* a *P. ornatus*, jelikož se nikdy nevyskytují mimo svou hostitelskou sasanku, a ani na jiných typech hostitelů. Přestože bylo u *P. brevicarpalis* pravidelně viděno okusování sasanky, čili občasný parazitismus (Fautin et al. 1995; Khan et al. 2004), lze i tak jeho přítomnost na sasance považovat za spíše prospěšnou jelikož poškozené sasanky touto krevetou nebyly nikdy v přírodě pozorovány (Fautin et al. 1995). Za pravidelné fakultativní komenzalisty lze považovat *Kemponia tenuipes*, *P. longicarpus* i *Thor amboinensis*, kteří se zdržují na sasance nebo v jejím blízkém okolí, ovšem mohou asociovat i s jinými typy hostitelů, nebo se vyskytovat dokonce volně. Občasný fakultativní komenzalismus vykazují nesasankové volně žijící krevety *Stenopus hispidus* a *Urocaridella* sp. Významným prvkem chování krevet je i poskytování čistícího servisu. V Rudém moři fungují jako čistíči krevety *Urocaridella* sp., *Stenopus hispidus* a „sasanková“ kreveta *Periclimenes longicarpus*.

Ze všech zmíněných druhů je nejméně prozkoumaným druhem druh *Periclimenes longicarpus*, o jeho ekologii a etologii se ví velmi málo. V navazující diplomové práci se proto budu zabývat právě prvky chování a biologií tohoto rudomořského endemita. Tento druh vykazuje také tendenci k čištění, avšak tento

aspekt jeho biologie zatím nebyl dosud prozkoumán. Důležitým aspektem pro charakterizování vazby krevet na hostitele je také znát jejich diurní aktivitu. Vzhledem k tomu, že většina prací zkoumala život krevet ve dne či za soumraku nemáme žádné informace o tom co dělají krevety v noci když je sasanka zatažená. Je možné, že některé druhy mohou na noc sasanku opouštět jako je tomu nejspíše u *P. longicarpus*. Tato noční pozorování by mohla přehodnotit a překlasifikovat dosud známé symbiotické svazky. Také tento fenomén se pokusím v následující diplomové práci prozkoumat a zjistit zda se chování krevet během dne a noci odlišuje.

Jak již bylo zmíněno v kapitole o signalizaci čisticích krevet vyvstává zajímavá otázka o fylogenezi „sasankových“ krevet vykazujících kývavý pohyb těla. Tento prvek chování je zatím známý pro ekologickou skupinu krevet „*aesopius*“ žijící ve volném prostoru kolem sasanky, jisté náznaky se objevily u krevety *P. brevicarpalis* náležící do ekologické skupiny „*brevicarpalis*“. V případě, že dojde k potvrzení této skutečnosti rozšíří se signální pohyby ze skupiny „*aesopius*“ i na skupinu „*brevicarpalis*“ což by mohlo znamenat, že toto chování bylo společné pro obě skupiny a zdědily ho od společného předka a nebo se může jednat o konvergentní evoluci. Bližší zkoumání etologie krevet tak může přinést nové dosud neobjevené skutečnosti o jejich fylogenezi.

Fenomén „sasankových“ krevet rozšířený převážně v tropických mořích je prozkoumaný velmi dobře v oblastech tropického Západního Atlantiku. Avšak nejvíce druhů asociovaných krevet se vyskytuje v Indopacifiku. Z této oblasti bylo provedeno mnohem méně studií a víceméně se zabývají morfologií a systematikou krevet. Pro pochopení interakcí mezi krevetami a sasankami, případně i asociovanými rybami, je potřeba provádět výzkum etologie a ekologie těchto druhů krevet. Z tohoto ohledu se v navazující diplomové práci zaměřím právě na oblasti Indického oceánu, Rudého i Karibského moře, abych se zaměřila na etologické a ekologické prvky „sasankových“ krevet. Porovnáním jejich života v různých areálech můžeme získat obrázek o jejich evoluci a vzájemné příbuznosti.

5 Metodika a témata terénní diplomové práce

1. Monitoring sasanek, asociovaných ryb a krevet na potápěčských lokalitách v Egyptě (Rudé moře), na ostrově Sulawesi (Indický oceán), na Kubě (Karibské moře). Pomocí přístrojového potápění zaznamenání druhů sasanek, jejich velikosti, zbarvení, expozice ke slunci, typ substrátu, hloubku, asociované druhy, počty a velikosti krevet a ryb. Cílem je zjištění preferencí „sasankových“ krevet ve výběru hostitele a jejich tolerance k dalším obyvatelům sasanky.
2. Terénní pozorování, měření a experimenty v Rudém moři zaměřené na ekologii a etologii krevety *Periclimenes longicarpus*.

- **Navrhované neinvazní metody:**

- 1) Prahová vzdálenost pro vyvolání signalizace krevetou v různou denní dobu - přibližování k sasance a zaznamenání vzdálenosti od krevety když začíná signalizovat (vyplavání ze sasanky, kývání těla, mávání klepítky)
- 2) Monitoring vybrané série sasanek v různou denní dobu - zjištění migrace krevet mezi sasankami nebo mimo hostitele, určení síly vazby na sasanku.
- 3) Sledování noční aktivity vybraných druhů „sasankových“ krevet – zda se liší aktivita krevet během dne a noci, případné opouštění hostitelské sasanky na noc za účelem hledání potravy, možné překlasifikování síly vazby na hostitele.
- 4) Zdokumentování čištění ryb krevetou (prvky chování ryby, krevety a asociovaných ryb se sasankou, denní doba, trvání čištění, počet krevet a počet návštěv jedné krevety při jednom čistícím aktu)
- 5) Chování při nabídce ruky a makety ryby krevetě (signalizace? čištění? druhová specifita?)

- **Navrhované „invazivní“ metody (tj. vyžadující dočasné odlovení a příp. i značení krevet):**

- 1) Návrhová vzdálenost krevety k sasance (tj. dokumentujícím z jaké vzdálenosti je 50% odlovených krevet schopno se vrátit během krátkého pozorování

k původní sasance za podmínek: A – stálý vizuální kontakt se sasankou, B – bez vizuálního kontaktu ve volném prostoru, C - vizuální kontakt přerušen překážkou)

- 2) Přenos krevety na cizího hostitele (stejný druh, jiný druh, jiný typ hostitele) a sledování reakce nového hostitele a krevety (aklimatizace), případně reakce dalších přítomných krevet. Přenos A- na volnou sasanku, B- na obsazenou sasanku, C- na jiný druh sasanky. Předpokladem je, že neaklimatizovaná kreveta bude sasankou požahána. Cílem pokusu je také zjištění jak dlouho bude aklimatizace u *P. longicarpus* probíhat a zda případné krevety na pokusné sasance budou cizí krevetě v aklimatizaci a usazení na sasance bránit.

6 Literatura

- Ardelean A. (2003). Reinterpretation of some tentacular structures in actinodendronid and thalassianthid sea anemones (Cnidaria: Actiniaria). *Zoologische Verhandelingen Leiden* 345: 31-40
- Arnal C., Cote I. M., Morand S. (2001). Why clean and be cleaned? The importance of client ectoparasites and mucus in a marine cleaning symbiosis. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 51: 1-7
- Artúz M. L. (2007). A new lessepsian decapod in northern Aegean sea *Ixa mondoni* (Holthuis and Gottlieb, 1956). *IJDR, Z-N Applied Biological Sciences* 73: 12-14
- Arvedlund M., Takemura A. (2005). Long term observation in situ of the anemonefish *Amphiprion clarkii* (Bennett) in association with a soft coral. *Coral Reefs* 24: 698
- Bauer R. T. (2004). Remarkable shrimps, adaptations and natural history of the carideans. University of Oklahoma Press, Norman, USA
- Becker J. H. A, Grutter A. S. (2004). Cleaner shrimp do clean. *Coral Reefs* 23: 515-520
- Becker J. H. A, Grutter A. S. (2005). Client fish ectoparasite loads and cleaner shrimp *Urocaridella* sp. hunger levels affect cleaning behaviour. *Animal Behaviour* 70: 991-996
- Becker J. H. A., Curtis L. M., Grutter A. S. (2005). Cleaner shrimp use rocking dance to advertise cleaning service to clients. *Current Biology* 15: 1-5
- Bengston S. (2002). Origins and early evolution of predation. *Paleontological Society Papers* 8: 289-318
- Bergbauer M., Humberg B. (2001). *Co žije ve Středozemním moři*, Svojtka, Praha
- Berggren M., Svane I. (1989). *Periclimenes ingressicolumbi*, new species, a pontoniinae shrimp associated with deep-water echinoids off San Salvador Island in the Bahamas, and a comparison with *Periclimenes milleri*. *Journal of Crustacean Biology* 9(3): 432-444

- Bernstein B. B., Jung N. (1979). Selective pressures and coevolution in a kelp canopy community in Southern California. *Ecological Monography* 49(3): 335-355
- Birkhead T. R. (1998). Sperm competition in birds. *Reviews of Reproduction* 3: 123–129
- Boero F., Bouillon J., Pimno S. (2005). The role of Cnidaria in evolution and ecology. *Italian Journal of Zoology* 72: 65-71
- Borradaile L. A. (1898). A revision of the Pontoniinae. *American Magazine of Natural History* 1(2): 376-391
- Borradaile L. A. (1915). Notes on Caridea. *Annals and Magazine of Natural History* 8(15): 205-213
- Borradaile L. A. (1917). On the Pontoniinae. *Transactions of the Linnean Society of London (series 2-Zoology)* 17(3): 323-396
- Bruce A. J. (1967). Notes on some Indo-Pacific Pontoniinae, III-IX. Description of some new genera and species from the Western Indian Ocean and The South China Sea. *Zoologische Verhandlungen* 87: 1-73
- Bruce A. J. (1969). Preliminary descriptions of sixteen new species of the genus *Periclimenes* Costa, 1844 (Crustacea, Decapoda, Nantantia, Pontoniinae). *Zoologische Mededelingen* 20: 253-278
- Bruce A. J. (1971a). *Onycocaris zanzibarica* sp. nov., new pontoniid shrimp from East Africa. *Journal of Natural History* 5: 293-298
- Bruce A. J. (1971b). Notes on some Indo-Pacific Pontoniinae , XVI. *Onycocaris seychellensis* sp. nov., a new species of shrimp from Mahé. *Crustaceana* 20(2): 208-218
- Bruce A. J. (1972a). Shrimps that lives with molluscs. *Sea Frontiers* 18 (4): 218-227
- Bruce A. J. (1972b). A review of information upon the coral hosts of commensal shrimps of the sub-family Pontoninae, Kingsley, 1878 (Crustacea, Decapoda, Palaemonidae). *Proceedings from Symphodium Coral and Coral reefs 1969, Marine Biology Association of India* 1972: 399-418

- Bruce A. J. (1975a). Coral reef shrimps and their color pattern. *Endeavour* 34: 23-27
- Bruce A. J. (1975b). Shrimps that live with echinoderms. *Sea Frontiers* 21(1): 44-53
- Bruce A. J. (1976a). Coral reef Caridea and „Commensalism". *Micronesica* 12(1): 83-98
- Bruce A. J. (1976b). Shrimps and prawns of coral reefs, with special reference to commensalism. *Biology and Geology of Coral Reefs III*: 37-94
- Bruce A. J. (1977). The hosts of the coral-associated Indo-West-Pacific pontoniine shrimps. *Atoll Research Bulletin* 205: 1-19
- Bruce A. J. (1978). *Periclimenes soror* Nobili, a pontoniin shrimp new to the american fauna, with observations of its Indo-West Pacific distribution. *Tethys* 8(4):299-306
- Bruce A. J. (1979). Notes on some Indo-Pacific Pontoniinae, XVII. *Eupontonia noctalbata* gen. nov., sp. nov., a new pontoniid shrimp from Mahé, The Seychelle Islands. *Crustaceana* 20(3): 225-236
- Bruce A. J. (1982). The shrimps associated with Indo-West Pacific echinoderms, with the description of a new species in the genus *Periclimenes* Costa, 1844 (Crustacea: Pontoniinae). *Australian Museum Memoir* 16: 191-216
- Bruce A. J. (1985a). Some caridean associates of scleractinian corals in the Ryukyu Islands. *Galaxea* 4: 1-21
- Bruce A. J. (1985b). The shrimps of tropical seas. *Northern Territory Naturalist* 8: 18-27
- Bruce A. J. (1988). Shrimps that live on tropical echinoderms. *Underwater* 1988: 92-94
- Bruce A. J. (2004). A partial revision of the genus *Periclimenes* Costa, 1844 (Crustacea: Decapoda: Palaemonidae). *Zootaxa* 582: 1-26
- Bruce A. J. (2007a). A re-definition of the genus *Periclimenes* Costa, 1844 and the designation of a new genus *Margitonia* (Crustacea: Decapoda: Pontoniinae). *Les Cahiers de Biologie Marine* 48: 403-406
- Bruce A. J. (2007b). The resurrection of the pontoniine genus *Urocaris* Stimpson, 1860 (Crustacea: Decapoda: Palaemonidae). *Zootaxa* 1632: 61-67

- Bruce A. J. (2008). *Periclimenes aqabai* sp.nov, a further species of the aesopius species group (Caridea:Pontoniinae) from the Red Sea. *Zootaxa* 1682: 27- 32
- Bruce A. J., Okuno J. (2006). *Periclimenes dardanicola* n. sp., a new species hermit crab associated shrimp (Crustacea, Decapoda, Palaemonidae) from the western Pacific. *Zoosystema* 28(2): 367-377
- Bruce A. J., Svoboda, A. (1983). Observations upon some pontoniine shrimps from Aqaba, Jordan. *Zoologische Verhandelingen* 205: 1-44
- Bshary R., Oliveira R.F., Oliveira T. S.F., Canário A. V. M. (2007). Do cleaning organisms reduce the stress response of client reef fish? *Frontiers in Zoology* 4:21 doi:10.1186/1742-9994-4-21
- Bunkley-Williams L., Williams E. H. (1998). Ability of Pederson cleaner shrimp to remove juveniles of the parasitic cymothoid isopod, *Anilocra haemuli*, from the host. *Crustaceana* 71(8): 862-869
- Burt J., Bartholomew A., Usseglio P. (2008). Recovery of corals a decade after a bleaching event in Dubai, United Arab Emirates. *Marine Biology* 154: 27-36
- Buzun V. A. (1989). Necrophagy, predation, cleptoparasitism: Development and relationship of trophic strategies in herring gull (*Larus argentatus*). *Zoologicheskij Zhurnal* 58(1): 89-99.
- Calado R., Dionisio G., Dinis M. T. (2007). Decapod crustaceans associated with the snakelock anemone *Anemonia sulcata*. Living there or just passing by? *Scientia Marina* 71: 287-292
- Civetta A. (1999). Direct visualization of sperm competition and sperm storage in *Drosophila*. *Current Biology* 9(1515): 841-844
- Criales M. M. (1979). Etología y ecología de los camarones limpiadores de peces *Periclimenes pedersoni* Chace y *Lysmata grabhami* (Gordon) en la bahía de Santa María (Colombia). *Acta Científica Venezolana* 30: 570-576

- Criales M. M. (1984). Shrimps associated with coelenterates, echinoderms and molluscs in the Santa Marta Region, Colombia. *Journal of Crustacean Biology* 4: 307-317
- Debelius H. (2001). *Crustacea - Guide of the world*. IKAN, Frankfurt
- Debelius H. (2002). *Red Sea guide*. IKAN, Frankfurt
- Dos Santos A., Calado R., Bartilotti C., Narciso L. (2004). The larval development of the partner shrimp *Periclimenes sagittifer* (Norman, 1861) (Decapoda: Caridea: Palaemonidae: Pontoniinae) described from laboratory-reared material, with a note on chemical settlement cues. *Helgoland Marine Research* 58: 129–139
- Đuriš Z., Sanford F., Horká I., Juračka P. J. (in prep.). Obscure flat-dwellers disclosed: the evidence of parasitism in sponge inhabiting shrimps. *Zoological Journal of the Linnean Society*.
- Fautin D. G., Guo Ch: Ch., Hwang J: S. (1995). Costs and benefits of the symbiosis between the anemoneshrimp *Periclimenes brevicarpalis* and its host *Entacmaea quadricolor*. *Marine Ecology Progress* 129: 77- 84
- Feitosa C.V., Correa L. B., de Araujo M. E. (2003). Cleaning activity of *Bodianus rufus* on *Clepticus brasiliensis* (Actinopterygii: Perciformes). *Coral Reefs* 22: 10
- Foster S. A. (1985). Wound healing: A possible role of cleaning stations. *Copeia* 4: 875-880
- Fransen C. H. J. M. (1994). Shrimps and Molluscs. *Vita Marina* 42(4): 105-114
- Fransen C. H. J. M., Biscoito M. J. (2006). On two rare species of caridean shrimp from the hydrothermal fields Lucky Strike and Menez Gwen on the Mid-Atlantic Ridge. *Zoology Mediterranean Leiden* 80: 45-53
- Fransen C.H.J.M., Goud J. (2000). *Chromodoris magnifica* (Quoy & Gaimard, 1832), a new nudibranch host for the shrimp *Periclimenes imperator* Bruce, 1967 (Pontoniinae). *Zoology Mediterranean Leiden* 73: 273-283
- Fricke H. W. (1987). *Svědectví korálových útesů*. Panorama, Praha

- Fujino T., Miyake S. (1967). Two species of pontoniid prawns commensal with bivalves (Crustacea, Decapoda, Palaemonidae). *Publications of the Seto Marine Biological Laboratory* 15(4): 291-296
- Fujino T., Miyake S. (1969). Studies on the genus *Onycocharis* with description of five new species (Crustacea, Decapoda, Palaemonidae). *Journal of The Faculty of Agriculture, Kyushu University* 15(4): 403-448
- Galil B. S. (1993). Lessepsian migration: New findings on the foremost anthropogenic change in the Levant Basin fauna. In: N.F.R. DellaCroce, ed. *Mediterranean Seas 2000*. Instituto Scienze Ambientali Marine-Santa Margherita Ligure: 307-323
- Galil B. S. (2008). Alien species in the Mediterranean Sea—which, when, where, why? *Journal Hydrobiologia* 606(1): 105-116
- Giese C., Mebs D., Werdning B. (1996). Resistance and vulnerability of crustaceans to cytolytic sea anemone toxins. *Toxicon* 34(8): 955-958
- Goy J. W. (1990) Extended larval development in Lysmata and induction of metamorphosis in *Periclimenes* after exposure to host exudates. *American Zoologist* 30, A128
- Goy J. W. (1991) Components of reproductive effort and delay of larval metamorphosis in tropical marine shrimp (Crustacea:Decapoda: Caridea and Stenopodidea). PhD Thesis, Texas A&M University, College Station
- Grippa G.B., d'Udekem d'Acoz C. (1996). The genus *Periclimenes* Costa, 1844 in the Mediterranean Sea and the Northeastern Atlantic Ocean: review of the species and description of *Periclimens sagittifer aegylios* subs., Nov. (Crustacea, Decapoda, Caridea, Pontoniinae). *Atti. Societa Italiana Di Scienze Naturale E Museo Civico di Storia Naturale Milano* 135(II): 401- 412
- Grutter A. S. (1999). Fish cleaning behaviour in Noumea, New Caledonia. *Marine and Freshwater Research* 50: 209- 212
- Grutter A. S. (2002). Cleaning symbiosis from the parasites perspective. *Parasitology* 124: 65-81

- Guo Ch-Ch., Hwang J. S., Fautin D.G. (1996). Host selection by shrimps symbiotic with sea anemones: a field survey and experimental laboratory analysis. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 202: 165-176
- Hayashi K.-I., Ohtomi J. (2001). A new species of the genus *Periclimenes* (Decapoda: Caridea: Palaemonidae) collected from hydrothermal vent fields in Kagoshima Bay, Japanese Crustacean Research 30: 160-171
- Henry M. S. (1966a). *Symbiosis, Volume 1 – Associations of microorganism, plants and marine Organism*. Academic Press N.Y., London
- Henry M. S. (1966b). *Symbiosis, Volume 2 – Associations of invertebrates, ruminants and other biota*. Academic Press N.Y., London
- Herre E. A. (1993a). Population structure and the evolution of virulence in nematode parasites of fig wasps. *Science* 259: 1442-1445
- Herre E. A. (1993b). Sex ratio adjustment in fig wasps. *Science* 228 (4701): 896 - 898
- Herrnkind W., Stanton G., Conklin E. (1976). Initial characterization of the commensal complex associated with the anemone, *Lebrunia danae*, at Grand Bahama. *Bulletin of Marine Science* 26(1): 65-71
- Holbrook S. J., Schmitt R. J. (2005). Growth, reproduction and survival of tropical sea anemone (Actinaria), benefits of hosting anemonefish. *Coral Reefs* 24: 67-73
- Holthuis L. B. (1956). Notes on a collection of crustacea decapoda from The Great Bitter Lake, Egypt, with a list of the species of decapoda known from The Suez Canal. *Zoologische Mededelingen* 34(2): 301-330
- Holthuis L. B. (1958). Contribution to the knowledge of The Red Sea, Crustacea: Decapoda from the northern Red Sea (Gulf of Aqaba and Sinai Peninsula), I. Macrura, II. Hippidea and Brachyura (Dromiacea, Oxystomata, and Grapsoidea). State of Israel, Ministry of Agriculture Division of Fisheries, The Sea Fisheries Research Station Bulletin 17: 1-40

- Holthuis L. B. (1993). The Recent genera of the caridean and stenopodidean shrimps (Crustacea, Decapoda): With an appendix on the order Amphionidacea. Nationaal Natuurhistorisch Museum Leiden.
- Holthuis L. B., Eibesfeldt I. (1964). A new species of the genus *Periclimenes* from Bermuda (Crustacea, Decapoda, Palaemonidae). Senck Biologie 45 (2): 185-192
- Chace F.A., Bruce A. J. (1993). The Caridean Shrimps (Crustacea: Decapoda) of the Albatross Philippine Expedition 1907-1910, pt. 6: Superfamily Palaemonoidea. Smithsonian Contributions to Zoology 543: 1-152
- Chadwick N. E., Arvedlund M. (2005). Abundance of giant sea anemones and patterns of association with anemonefish in the northern Red Sea. Journal of the Marine Biological Association of the U.K. 85: 1287-1292
- Chadwick N. E., Ďuriš Z., Horká I. (2008). Biodiversity and behavior of shrimps and fishes symbiotic with sea anemones in the Gulf of Aqaba, northern Red Sea. F. D. Por ed. Aqaba: Eilat, the Improbable Gulf. Environment, Biodiversity and Preservation, Magnes Press Jerusalem 2008: 209-239
- Cheng T. C. (1973). General Parasitology. Academic press, Inc., New York, New York
- Johnson D. S., Liang M. (1966). On the biology of the Watchman prawn, *Anchistus custos* (Crustacea; Decapoda; Palaemonidae), an Indo-West Pacific commensal of the bivalve *Pinna*. Journal of Zoology 150: 433-455
- Johnson W. S., Ruben P. (1988). Cleanin behavior of *Bodianus rufus*, *Thalassoma bifasciatum*, *Gobiosoma evelynae* and *Periclimenes pedersoni* along a depth gradient at Salt river Submarine canyon. St. Croix, Enviromental Biology of Fishes 23(3): 225-232
- Jonasson M. (1987). Fish cleaning behaviour of shrimp. Journal of Zoology 213: 117-131
- Jonsson L. G., Lundalv T., Johannesson K. (2001). Symbiotic associations between anthozoans and crustaceans in a temperate coastal area. Marine Ecology Progress 209: 189-195

- Khan R. N., Becker J. H. A., Crowther A. L., Lawn I. D. (2003). Sea anemone host selection by the symbiotic saddled cleaner shrimp *Periclimenes holthuisi*. *Marine and Freshwater Research* 54: 653-656
- Khan R. N., Becker J. H. A., Crowther A. L., Lawn I. D. (2004). Spatial distribution of symbiotic shrimps (*Periclimenes holthuisi*, *P. brevicarpalis*, *Thor amboinensis*) on the sea anemone *Stichodactyla haddoni*. *Journal of the Marine Biological Association of the U.K.* 84: 201-203
- Knowlton N. (1980). Sexual selection and dimorphism in two demes of a symbiotic, pair bonding snapping shrimp. *Evolution* 34: 161-173
- Knowlton N., Keller B. D. (1983). A new, sibling species of snapping shrimp associated with the Caribbean sea anemone *Bartholomea annulata*. *Bulletin of Marine Science* 33: 353-362
- Knowlton N., Keller B. D. (1985). Two more sibling species of alpheid shrimps associated with Caribbean sea anemones *Bartholomea annulata* and *Heteractis lucida*. *Bulletin of Marine Science* 37(3): 893-904
- Knowlton N., Keller B. D. (1986). Larvae which fall far short of their potential: Highly localized recruitment in an alpheid shrimp with extended larval development. *Bulletin of Marine Science* 39(2): 213-223
- Konow N., Fitzpatrick R., Barnett A. (2006). Adult emperor angelfish (*Pomacanthus imperator*) clean giant sunfishes (*Mola mola*) at Nusa Lembongan Indonesia. *Coral Reefs* 25: 208
- Kukal Z. (1977). *Základy oceánografie*. Academia, Praha
- Levine D. M., Blanchard O. J., jr. (1980). Acclimation of two shrimps of the genus *Periclimenes* to sea anemones. *Bulletin of Marine Science* 30(2): 460-466
- Li X., Liu R. (1997). A preliminary study on the phylogeny of pontoniinae (Decapoda: Palaemonidae). *Oceanologia et Limnologia Sinica* 28(4): 383-391

- Li X., Mitshuashi M., Chan T-Y. (2008). Deep sea Pontoniines (Decapoda: Palaemonidae) from the Phillipine „Panglao 2005" expedition, with description of four new species. *Journal of Crustacean Biology* 28(2): 385-411
- Lieske E., Myers R. F. (2004). *Coral reef guide Red Sea*. HarperCollinsPublishers, Osiris office, Egypt
- Limbaugh C., Pederson H., Chace F. A. (1961). Shrimps that clean fishes. *Bulletin of Marine Science of the Gulf of Caribbean* 11(2): 237-257
- Mahnken C. (1972). Observations on cleaner shrimps of the genus *Periclimenes*. *Bulletin of the Los Angeles County Museum of Natural History, Science* 14: 71-83
- Margulis L. (2004). *Symbiotická planeta, Nový pohled na evoluci*. Academia, Praha
- Marin I. N. (2007). Notes on taxonomy and biology of the symbiotic shrimp *Vir euphyllius* Marin et Anker, 2005 (Decapoda: Palaemonidae: Pontoniinae), associated with scleractinian corals *Euphyllia* spp. (Cnidaria: Caryiophyllidae). *Invertebrate Zoology* 4(1): 15-23
- Martin J. W., Haney T. A. (2005). Decapod crustaceans from hydrothermal vents and cold seeps: a review through 2005. *Zoological Journal of the Linnean Society* 145: 445–522.
- Mercado L. M., Capriles V. A. (1982). Description of two commensal complexes associated with the anemones, *Stoichactis helianthus* and *Homostichanthus duerdeni* in Puerto rico. *Caribbean Journal of Science* 17: 69-72
- Mihalik M. B., Brooks W. R. (1997). Protection of the symbiotic shrimps *Periclimenes pedersoni*, *P. yucatanicus* and *Thor* spec. From fish predators by their host sea anemone. *Proceedings of the 6th Conference on Coelenterate Biology* 1995
- Mitshuashi M., Chan T-Y. (2006). A new genus and species of deep-water pontoniine shrimp (Decapoda, Caridea, Palaemonidae) from Taiwan. *Zoosystema* 28 (2) : 389-398
- Miyake S., Fujino T. (1967). On four species of Pontoniinae (Crustacea, Decapoda, Palaemonidae) found in Porifera inhabiting the coastal regions of Kyushu, Japan. *Journal of the Faculty of Agriculture, Kyushu University* 14(2): 275-291

- Miyake S., Fujino T. (1968). Pontoniid shrimps from the Palau Islands (Crustacea, Decapoda, Palaemonidae). *Journal of the Faculty of Agriculture, Kyushu University* 14(3): 399-431
- Moran N. A. (2006). Symbiosis. *Current Biology* 16(20): 866-871
- Nagai T., Shokita S. (2003). Larval Development of a Pontoniine Shrimp, *Periclimenes brevicarpalis* (Crustacea: Decapoda: Palaemonidae) Reared in the Laboratory. *Species Diversity* 8: 237-265
- Nizinski M. S. (1989). Ecological distribution, demography and behavioral observations on *Periclimenes anthophilus*, an atypical symbiotic cleaner shrimp. *Bulletin of Marine Science* 45(1): 174-188
- Nobili D. G. (1904). Diagnoses preliminaires de vingt-huit especes nouvelles de stomatopodes et decapodes magnoures de la Mer Rouge. *Bulletin d'Histoire Naturelle* 5: 228-238
- Nobili D. G. (1906). Faune carcilogique de la Mer Rouge, Decapodes et Stomatopods. *Annales de Science Naturelles, Zoologie IV*: 1-347
- Okuno J. (2003). New host record, coloration in life, and range extension of *Periclimenes adularans* Bruce, 2003 (Decapoda, Palaemonidae) based on additional specimens from Japan and Taiwan. *Crustaceana* 78(5): 591-598
- Okuno J., Nomura K. (2002). A new species of the *Periclimenes aesopius* species group (Decapoda: Palaemonidae: Pontoniinae) associated with sea anemone from Pacific coast of Honshu, Japan. *Natural History Research* 7 (1): 83-94
- Omori K., Yanagisawa Y., Hori N. (1994). Life history of the caridean shrimp *Periclimenes ornatus* Bruce associated with a sea anemone in Southwest Japan. *Journal of Crustacean Biology* 14: 132-145
- Opala A. (2003). Sea anemones and anemonefishes: a symbiotic relationship. *Biology* 515 at Sant Diego State University: 1-9
- Ostlund- Nilsson S., Becker J. H. A., Nilsson G. E. (2005). Shrimps remove ectoparasites from fishes in temperate waters. *Biology Letters* 1: 454-456

- Papastamatiou Y. P., Meyer C. G., Maragos J. E. (2007). Sharks as cleaners for reef fish. *Coral Reefs* 26: 277
- Paracer S., Ahmadjian V. (2000). *Symbiosis, An introduction to biological associations*. Second edition, Oxford University Press, London
- Paul'son O. (1875). *Studies on crustacea of The Red Sea, Part 1: Podophthalmata and Edriophthalmata (Cumacea)*. Printed by S.V. Kul'zhenko, Kiev
- Porat D., Chadwick-Furman N. E. (2004). Effects of anemonefish on giant sea anemones: expansion behavior, growth and survival. *Hydrobiologia* 530-531(1-3): 513-520
- Porat D., Chadwick-Furman N. E. (2005). Effects of anemonefish on giant anemones: Ammonium uptake, zooxathella content and tissue regeneration. *Marine and Freshwater Behaviour and Physiology* 38: 43-51
- Randall J. E., Fautin D. G. (2002). Fishes other than anemonefishes that associate with sea anemones. *Coral Reefs* 21: 188-190
- Ridley M. (1999). *Červená královna, sexualita a vývoj lidské přirozenosti*. Mladá fronta, Praha
- Richardson D. M., Allsopp N., D'antonio C. M., Milton S. J., Réymanek M. (2000). Plant invasions - the role of mutualisms. *Biological Reviews* 75: 65-93
- Ritson-Williams R., Paul J.V. (2007). *Periclimenes yucatanicus* and *Periclimenes rathbunae* on unusual corallimorph host. *Coral Reefs* 26: 147
- Roopin M., Henry R. P., Chadwick N. E. (2008). Nutrien transfer in a marine mutualism : patterns of ammonia excretion by anemonefish and uptake by giant sea anemones. *Marine Biology* 154: 547-556
- Saffo M. B. (1993). Coming to terms with a field: Words and concepts in symbiosis. *Symbiosis* 14: 1-3
- Sagan D., Margulis L. (1990). *Origins of sex: three billion years of genetic recombination*. New Haven, Conn, Yale University Press

- Sargent R. C., Wagenbach G. E. (1975). Cleaning behavior of the shrimp, *Periclimenes anthophilus* Holthuis and Eibl: Eibesfeldt (Crustacea: Decapoda: Natantia). *Bulletin of Marine Science*, 25(4): 466-472
- Sarver D. (1979). Larval culture of the shrimp *Thor amboinensis* (De Man, 1888) with reference to its symbiosis with the anemone *Antheopsis papillosa* (Kwietniewski, 1898). *Crustaceana* 3: 176-178
- Sazima I., Grossman A., Sazima C. (2004a). Hawksbill turtles visit moustached barbers: cleaning symbiosis between *Eretmochelys imbricata* and the shrimp *Stenopus hispidus*. *Biota Neotropica* 4: 1-6
- Sazima I., Krajewski J. P. Bonaldo R. M., Sazima C. (2004b). Octopus cleaned by two fish species at Fernando de Noronha Archipelago, SW Atlantic. *Coral Reefs* 23: 484
- Scott A., Francisco B. (2006). Observation on the feeding behaviour of resident anemonefish during host sea anemone spawning. *Coral Reefs* 25: 451
- Schuhmacher H. (1973). Das kommensalische Verh hnis zwischen *Periclimenes imperator* (Decapoda: Palaemonidae) und *Hexabranchnus sanguineus* (Nudibranchia: Doridacea). *Marine Biology* 22: 355--360
- Spotte S. (1995). "Cleaner" shrimps? *Helgoland Marine Research* 52(1): 59-64
- Spotte S. (1996). Supply of regenerated nitrogen to sea anemones by their symbiotic shrimp. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 198: 27-36
- Spotte S., Heard R. W., Bubucis P. M., Manstan R. R., McLelland J.A. (1991). Pattern and coloration of *Periclimenes rathbuane* from the Turks and Caicos Islands, with comments on host associations in other anemone shrimps of the West Indies and Bermuda. *Gulf Research Reports* 8: 301-311
- Stanton G. (1977). Habitat partitioning among associated decapods with *Lebrunia danae* at Grand Bahama. *Proceedings Third International Coral Reef Symposium*, Rosentstiel School of Marine and Atmospheric science, University of Miami, Florida: 169-175

- Suziki K., Hayashi K-I. (1977). Five caridean shrimps associates with sea anemones in central Japan. *Publications of Seto Marine Biological Laboratory* 24(1/3): 193-208
- Svoboda A., Svoboda B. (1975). The Mediterranean anemone shrimps of the genus *Periclimenes*, Costa, (Decapoda: Palaemonidae). *Marine Botany and Ecology at Stazione Zoologica Napoli* 39: 345-346
- Thiel M., Baeza A. J. (2001). Factors affecting the social behaviour of crustaceans living symbiotically with other marine invertebrates: a modelling approach. *Symbiosis* 30:163-190
- Thurman H. V., Trujillo A. P. (2005). *Oceánografie*. Computer Press, Praha
- Veselovský Z. (2005). *Etologie, Biologie chování zvířat*. Academia, Praha
- White J. W., Grigsby C. J. and Warner R. R. (2006). Cleaning behavior is riskier and less profitable than an alternative strategy for a facultative cleaner fish. *Coral Reefs* 26(1): 87-94
- Whiteman E. A, Cote I. M., Reynolds J. D. (2002). Do cleaning stations affect the distribution of territorial reef fishes? *Coral Reefs* 21: 245-251
- Whitney M. N., Motta P. J. (2007). Cleaner host posing behavior of white tip reef sharks (*Triaenodon obesus*) in a swarm of hyperiid amphipods. *Coral Reefs* 27: 363
- Wicksten M. J. (1995). Associations of fishes and their cleaners on coral reefs of Bonaire, Netherlands Antilles. *Copeia* 2: 477-481
- Wilkerson F., Muscatine L. (1984). Uptake and assimilation of dissolved inorganic nitrogen by symbiotic sea anemone. *Proceedings of the Royal Society of London* 221: 71-86
- Wilkinson D. M. (2001). At cross purposes. *Nature* 412(6846): 485
- Williams E. H., Bunkley-Williams L. (2000). Experimental refutation of the ease of associate change by the spotted cleaner shrimp, *Periclimenes yucatanicus* (Decapoda, Palaemonidae), new false: coral associates for the pederson cleaner shrimp: *Periclimenes pedersoni*, and general abundance of associations for both shrimps. *Crustaceana* 73(4):503-511

- Williams E. H., Williams L. B. (1982). First report of *Periclimenes yucatanicus* (Ives) (Decapoda, Palaemonidae) in association with a coralliomorpharian anemone. *Crustaceana* 42(3): 318-319
- Yokes B., Galil B. S. (2006). New records of alien decapods (Crustacea) from the Mediterranean coast of Turkey, with a description of a new palaemonid species. *Zoosystema* 28(3): 747-755
- Zrzavý J., Storch D., Mihulka S. (2004). Jak se dělá evoluce, Od sobeckého genu k rozmanitosti života. Paseka, Praha

7 Příloha

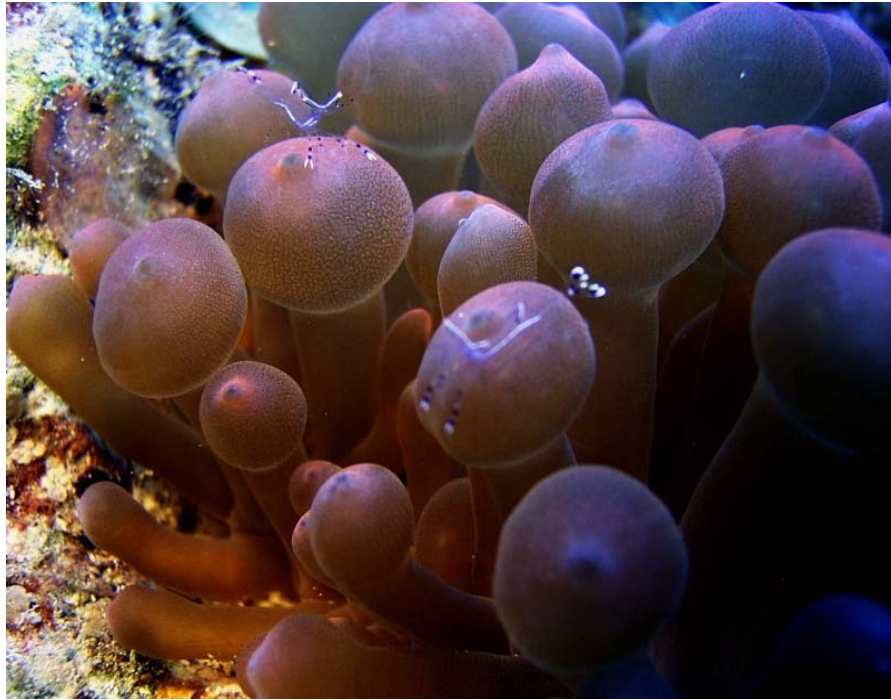
I. Přehled druhů obřích sasanek vyskytujících se v Rudém moři

II. Přehled krevet asociujících se sasankami v Rudém moři

III. Přehled ryb asociujících se sasankami v Rudém moři

IV. Čištění a čistící stanice v Rudém moři

I. Přehled obřích sasenek vyskytujících se v Rudém moři (foto autorka):



Obr. 1 Sasanka *Entacmaea quadricolor* (35cm) a krevety *Periclimenes longicarpus* (1,5cm), Egypt, Dahab, hloubka 10m, korálový útes.



Obr. 2 Sasanka *Megalactis hemprichii* (30cm), Indonésie, Bali, hloubka 15m, písčné dno



Obr. 3 Sasanka *Stichodactyla haddoni* (20cm) a kreveta *Thor amboinensis* (2,5cm), Egypt, Dahab, hloubka 5m, korálový útes.



Obr. 4 Sasanka *Heteractis aurora* (15cm) s klauny *Amphiprion bicinctus* (4cm), Egypt, Dahab, hloubka 25m, písčné dno.



A



B

Obr. 5 Sasanka *Heteractis magnifica* (85cm), A, s klauny *Amphiprion bicinctus* (2-15cm) Egypt, Ras Mohamed, hloubka 10m, korálový útes; B, Indonésie, Bali, hloubka 15m, korálový útes.



Obr.6 Sasanka *Heteractis crispa* (36cm) s klauny *Amphiprion bicinctus* (12cm), Egypt, Dahab, hloubka 32m, písčité dno s korálovou drtí.



Obr.7 Sasanka *Cryptodendrum adhaesivum* (20cm) s krevetami *Periclimenes brevicarpalis* (2cm) a *Thor amboinensis* (1,5cm), Egypt, Dahab, hloubka 7m, korálový útes.

II. Přehled krevet asociujících se sasankami v Rudém moři (foto autorka):



Obr.8 Kreveta *Periclimenes longicarpus* (2cm) na sasance *Entacmaea quadricolor* (36cm), Egypt, Dahab, hloubka 15m, korálový útes.



Obr.9 Kreveta *Periclimenes brevicarpalis* (2,5cm) na sasance *Cryptodendrum adhaesivum* (30cm), Egypt, Dahab, hloubka 12m, písčité dno.



Obr.10 Kreveta *Periclimenes ornatus* (1cm) na sasance *Entacmaea quadricolor* (25cm), Egypt, Dahab, hloubka 18m, korálový útes.



Obr.11 Kreveta *Kemponia tenuipes* (1,5cm) na substrátu pod sasankou *Entacmaea quadricolor* (42cm), Egypt, Dahab, hloubka 15m, písčné dno.



Obr.12 Kreveta *Thor amboinensis* (2,5cm) na sasance *Stichodactyla haddoni* (20cm), Egypt, Dahab, hloubka 5m, korálový útes.

III. Přehled asociovaných ryb se sasankami v Rudém moři (foto autorka):



Obr. 13 Klaun klínopruhý *Amphiprion bicinctus* (15cm) na sasance *Entacmaea quadricolor* (35cm), Egypt, Dahab, hloubka 15m, korálový útes.



Obr. 14 Juvenilní jedinci komorníka třískvrnného *Dascyllus trimaculatus* (1-6cm) na sasance *Heteractis magnifica* (70cm), Egypt, Ras Mohammed, hloubka 10m, korálový útes.

IV. Čištění a čisticí stanice v Rudém moři (foto autorka):



Obr.15 Pyskoun *Labroides dimidiatus* (4cm) očišťuje parmicí *Parapuenus forsskali* (10cm) Fourmanoir a Guézé, 1976 (počáteční fáze čištění- parmicice zaujímá typickou vertikální polohu), Egypt, Dahab, hloubka 14m, korálový blok.



Obr.16 Parmice se vzdaluje od čisticí stanice a od čističe (návrat do normální horizontální polohy), Egypt, Dahab, hloubka 14m, korálový blok.



Obr.17 Muréna *Gymnothorax javanicus* (1,7m) Bleeker, 1859 v čistící stanici v puklině v korálovém útesu, rozevřením čelistí dává najevo čističi, že může bezpečně očistit vnitřek tlamy, Egypt, Dahab, hloubka 16m, převis.



Obr.18 Čistící stanice krevety *Stenopus hispidus* (4cm), v pozadí havýš *Ostracion cyanurus* (6cm) Rüppell, 1828, Egypt, Dahab, hloubka 12m, zarostlá pneumatika.



Obr.19 Čistící stanice *Urocaridella* sp. (1cm), Egypt, Dahab, hloubka 16m, převis.



Obr.20 Muréna *Gymnothorax undulatus* (1m) Lacepède, 1803 v čistící stanici krevet *Urocaridella* sp. (1-3cm), Egypt, Dahab, houbka 22m, porostlá pneumatika.