

**Univerzita Karlova
Přírodovědecká fakulta**

Studijní program: Biologie

Studijní obor: Biologie



Markéta Byronová

Přizpůsobení terestrických členovců a zejména pavoukoců na aridní podmínky prostředí
Adaptations of terrestrial arthropods and especially arachnids to arid environmental conditions

Bakalářská práce

Vedoucí závěrečné práce/Školitel: Mgr. Zuzana Starostová, Ph.D.

Praha, 2020

Prohlášení:

Prohlašuji, že jsem závěrečnou práci zpracovala samostatně a že jsem uvedla všechny použité informační zdroje a literaturu. Tato práce ani její podstatná část nebyla předložena k získání jiného nebo stejného akademického titulu.

V Praze, 5. 6. 2020

Podpis

Poděkování:

Tímto bych chtěla velmi poděkovat své školitelce Mgr. Zuzaně Starostové, Ph.D. za podporu, cenné rady a připomínky a trpělivost při zpracovávání této práce.

Abstrakt

Největším problémem, se kterým se musí vypořádat terestriční živočichové, je riziko dehydratace. Ztráty vody se uskutečňují výparem při dýchání a přes povrch těla, vylučováním a různými sekrecemi. Terestriční živočichové si proti ztrátám vody vytvořili různé fyziologické, morfologické a behaviorální adaptace. Tato práce shrnuje poznatky o adaptacích proti ztrátám vody u členovců v aridních podmínkách. Zaměřena je na pavoukovce a zejména pak na štíry, kteří jsou v aridních oblastech hojně rozšířeni a vykazují vysokou odolnost vůči extrémním podmínkám pouští. Práce zkoumá vliv okolních podmínek na fyziologické procesy v těle, morfologická přizpůsobení a na změny chování. Definuje specifické adaptace štírů a blíže popisuje roli hepatopankreatu v udržování rovnovážného stavu tekutin v těle a následné změny osmolarity hemolymfy.

Klíčová slova: výpar, aridita, vodní bilance, členovci, pavoukovci, štíři

Abstract

The biggest problem that terrestrial animals have to deal with is the risk of dehydration. Water is lost by evaporation during respiration and through the body surface, during excretion and various secretions. Terrestrial animals developed various physiological, morphological and behavioral adaptations against water loss. This work summarizes the knowledge about adaptations against water loss in arthropods in arid environmental conditions. It focuses on arachnids and especially on scorpions, which are widespread in arid areas and show high resistance to extreme desert conditions. The work examines the influence of environmental conditions on physiological processes in the body, morphological adaptations and behavioral changes. It defines specific adaptations of scorpions and describes in more detail the role of the hepatopancreas in maintaining the balance of fluids in the body and the subsequent changes in the osmolarity of hemolymph.

Key words: evaporation, aridity, water balance, arthropods, arachnids, scorpion

OBSAH

1. Úvod	1
1.1 Ztráty vody u terestrických členovců	1
1.2 Metody měření výparu	3
2. Vliv prostředí na výpar vody – aridní oblasti	3
3. Přizpůsobení terestrických členovců a ztráty vody	5
4. Pavoukovci	7
4.1 Solifugy	9
4.2 Pavouci	10
4.3 Štíři – řád přežívající extrémní podmínky prostředí s minimálními náklady na vodu	11
4.3.1 Odolnost vůči ztrátám vody	11
4.3.2 Behaviorální adaptace	12
4.3.3 Vliv teploty na výpar vody	13
4.3.4 Role lipidů při ztrátách vody	16
4.3.5 Hospodaření s vodou uvnitř těla – role hepatopankreatu	18
4.3.6 Osmolarita hemolymfy	20
5. Závěr	22
6. Seznam literatury	24

1. ÚVOD

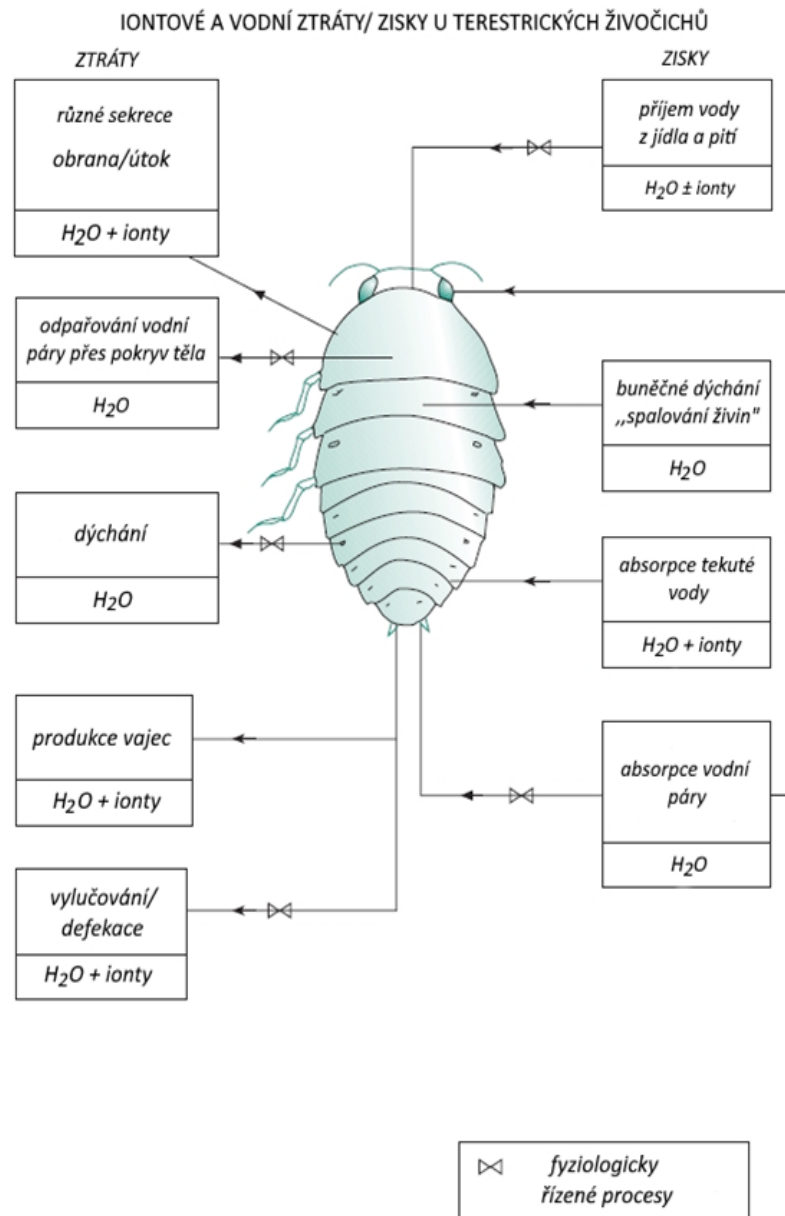
Zásadním milníkem v evoluci života na Zemi je přechod organismů z vody na souš. Živočichové tak najednou získali výhodu ve formě téměř neomezeného přístupu ke kyslíku, na rozdíl od živočichů, kteří zůstali ve vodním prostředí. Nevýhodou života na souši se pak ale stává riziko dehydratace a přehřátí (Schmidt-Nielsen, 2007). Pro všechny suchozemské živočichy je hlavní fyziologickou výzvou, vyplývající z přechodu na souš, umět regulovat a udržovat rovnovážný stav tekutin v těle. Voda je v těle živočichů velmi důležitá, jak pro správný průběh fyziologických procesů, k udržení rovnovážného stavu tekutin, termoregulaci či jako rozpouštědlo. Jeden z hlavních mechanismů termoregulace je evaporace, tedy výpar vody z těla, kterým se živočichové ochlazují (Schmidt-Nielsen, 2007). To ale může vést k nadměrným ztrátám vody, a to k už zmíněné dehydrataci. Živočichové proto musí rychle a efektivně reagovat na podmínky okolního prostředí. Ztrátám vody lze zabránit různými adaptacemi, a to fyziologickými, behaviorálními, morfologickými či ekologickými nebo změnou prostředí a potravy (Cloudsey-Thompson, 1975). Největšího rozmachu v osidlování souše, co se biomasy i diverzity týče, se vydařilo členovcům, jejichž zástupce nalezneme i v těch nejsušších a nejteplejších oblastech (Schmidt-Nielsen, 2007). U takových živočichů je regulace ztrát vody obzvláště důležitá. Schopnost adaptace na extrémní prostředí se jeví jako selekční prvek při rozšíření druhů do těchto oblastí.

1.1 ZTRÁTY VODY U TERESTRICKÝCH ŽIVOČICHŮ

Terestričtí živočichové přijímají vodu přímo nebo obsaženou v potravě. Nemalým zdrojem je dále i tzv. metabolická voda, tedy voda, která vzniká jakožto vedlejší produkt při oxidaci živin (Willmer et al. 2009). Její důležitost se zvyšuje při nedostatku jiného zdroje vody. Někteří zástupci hmyzu, jako například larvy tenebrionidních brouků či rybenky, umí dokonce přijímat vodu přes povrch těla z vodní páry (např. Machin et al, 1982). U obratlovců se setkáváme i s příjmem tekuté vody přes povrch těla (Toledo a Jared, 1993). Vodu tělo ztrácí při vylučování, při reprodukci, při různých sekrecích při obraně či útoku, při dýchání a výparem přes povrch těla (Willmer et al., 2009, obr.1).

Majoritní složku tzv. vodní bilance (poměrem mezi příjmem a výdejem tekutin) často tvoří ztráty vody výparem. Obecně lze říci, že všichni suchozemští živočichové ztrácejí vodu z těla právě jejím vypařováním. V jak velké míře už ale záleží na způsobu života jednotlivých skupin živočichů. Na celkových ztrátách vody výparem se podílí ztráty vody dýcháním a ztráty

vody přes povrch těla (Willmer et al., 2009). Výpar je vyšší při vyšších okolních teplotách, nižší relativní vlhkosti vzduchu (Wang et al., 2019) a vyšší rychlosti větru. Charakter prostředí, ve kterém živočich žije, má hlavní vliv na míru ztrát vody výparem (Chown et al., 2011). Byly zjištěny souvislosti intenzity klidového metabolismu a charakteru okolního prostředí. V metabolických reakcích štirů se v důsledku přizpůsobení pravděpodobně odráží místní klimatické podmínky (Wang et al., 2019).



Obr. 1: Cesty ztrát a příjmů vody u terestrických živočichů (upraveno podle Willmer et al., 2009).

1.2 METODY MĚŘENÍ VÝPARU

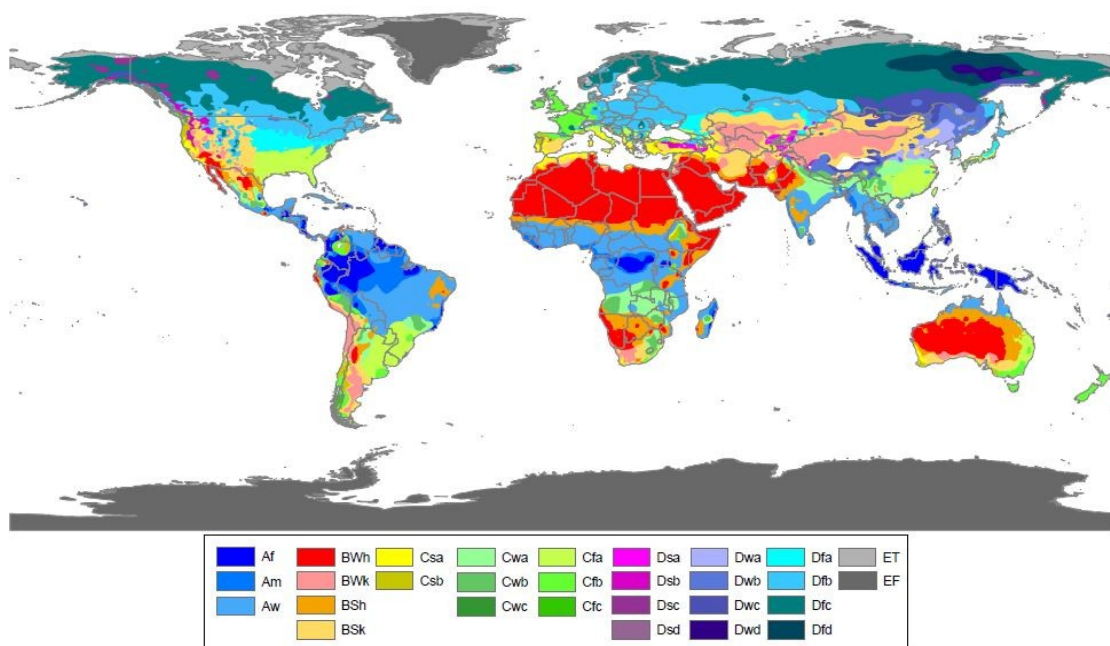
Většina ztrát vody se uskutečňuje dýcháním a přes povrch těla, tudíž se ostatní ztráty, jako je vylučování a sekrece, v měření často neuvažují. Jedná se o nízké hodnoty. Při měření výparu se používají především dvě metody, a to respiometrická (např. Gefen et al., 2009; van Aardt, 2016; Wang, 2019) a gravimetrická (např. Robertson, 1982). Respiometrickým stanovením se zjišťuje složení vydechovaného vzduchu, respektive obsah vodní páry v něm. Po uzavření jedince do vzduchotěsné komory se začne dovnitř vhnět vzduch (předtím se stanoví určitá bazální vlhkost tohoto vzduchu), který je následně opět zase veden z komory ven do hygrometru, který změří obsah vodní páry obsažené v tomto vzduchu. Je komplikované oddělit od sebe kutikulární výpar a výpar způsobený dýcháním. U obratlovců se používají speciální masky (Minnaar et al., 2014) či oddělení komory pro hlavu a tělo (např. Mautz, 1982). U tak malých živočichů, jako jsou bezobratlí, je toto vcelku překážkou a nedá se tak oddělit spolehlivě výpar dýcháním a výpar přes povrch těla, a proto se často měří celkový výpar. Do komory se vhná buď vysušený vzduch, nebo s vlhkostí odpovídající přirozenému prostředí živočicha. Druhá metoda se věnuje rozdílu hmotnosti při dehydrataci. Měří se úbytek hmotnosti přímo daného živočicha, nebo je do komory vložen desikant (látka způsobující vysoušení okolí a pohlcující vlhkost) a následně je měřena jeho nabytá hmotnost. Do měření musíme samozřejmě zahrnout i podmínky prostředí (teplota, vlhkost vzduchu) a uvážit i stav měřeného jedince, protože s vyšší aktivitou živočicha se i zvyšuje rychlost metabolismu, což se následně odrazí na zvýšení ztrát vody výparem (Clarke a Fraser, 2004).

2. VLIV PROSTŘEDÍ NA VÝPAR VODY - ARIDNÍ OBLASTI

V každém živočichovi se odráží charakter prostředí, ve kterém žije a kterému se přizpůsobil. Na ztráty vody výparem mají podmínky prostředí největší vliv (Chown et al., 2011). Nejvíce se museli přizpůsobit živočichové, kteří obývají prostředí s extrémními podmínkami. Vedle klasických přizpůsobení na život mimo vodní prostředí totiž byla spousta z nich nucena vytvořit si specifické adaptace, díky kterým jsou schopni v takových podmínkách žít. Takovými prostředími jsou například pouště a polopouště. Ty jsou definované svou ariditou, čili vyprahlostí a jsou charakteristické nízkou četností srážek a vysokým výparem vody z povrchu (Ward, 2009). Nejčastěji taková místa nalezneme v oblasti tropů a subtropů. Co ale dělá suché oblasti suchými, nejsou zdaleka tak vysoké teploty, jako by se dalo očekávat, ale právě spíše nedostatek srážek (Ward, 2009). Pouště a polopouště, biotopy jdoucí ruku v ruce

se suchými oblastmi, nalezneme například i v Himálajích či Andách (obr. 2). Vznik pouští totiž neovlivňuje jen vysoká teplota a intenzivní sluneční záření, ale také například suché studené mořské proudy nebo vysoká pohoří zadržující oblačnost a tvořící tzv. srážkové stíny (Houston a Hartley, 2003). Pouště jsou obecně definované úhrnem srážek za rok. Do 200 mm se jedná o pravé pouště, od 200-400 mm potom o polopouště (Farquharson et al., 1992). Můžeme se zde setkat s velkými výkyvy teplot. Přes den teploty v různých pouštích šplhají klidně až k 58 °C a v noci i k - 40 °C (Ward, 2009).

Živočich obývající takováto extrémní prostředí se musí opravdu specificky adaptovat. Nejlépe přizpůsobit aridnímu prostředí orgány, které jsou nejhlavnějšími cestami odchodu vody ven z těla, a to orgány vylučovací, trávicí a dýchací soustavy. Přizpůsobení se takto jedinečným podmínkám často vede ke vzniku endemismu (Fensham et al., 2011). Podle mého názoru je to tím, že je méně pravděpodobné, že se objeví stejná úspěšná adaptace na specifické prostředí u více druhů. Strategie umožňující adaptaci jsou různé. Živočich může buď jednoduše utéct a vyhnout se tak nepříznivým podmínkám, může tolerovat vyšší ztráty vody, nebo si vytvoří jiný mechanismus, kterým nadměrným ztrátám vody zabrání. Bezobratlí živočichové většinou patří k těm, kteří se snaží primárně nepříznivým podmínkám, ve formě vysokých teplot a nadměrného výparu, vyhnout a díky své velikosti využívají hojně mikroprostředí nor, stínů či štěrbin (Ward, 2009). Ztráty vody výparem u živočichů klesají se zvyšující se ariditou prostředí, tento trend je pozorovatelný jak u obratlovců, tak bezobratlých (např. Tieleman et al., 2003; Klüg-Baerwald a Birgham, 2017). Práce je zaměřena na adaptace terestrických členovců, blíže pak na méně probádané pavoukovce a zejména štíry.



Obr. 2: Mapa Köppenovy klasifikace podnebí. B- aridní a semiaridní, S- stepní (suchá léta), W-pouštní (suché zimy), h-horké, k-studené (Převzato z Peel et al., 2007).

3. PŘÍZPŮSOBENÍ TERESTRICKÝCH ČLENOVCŮ NA ZTRÁTY VODY

Hlavní překážky, na které se musela Arthropoda v suchých oblastech naučit reagovat, jsou extrémní teploty a nízká vlhkost, nedostupnost pitné vody, nepravidelné a nízké srážky, období sucha, vysoké ozáření, ale i charakter půdy (Cloudsey-Thompson, 1975). Rychlost výparu závisí na rozdílu tlaku vodních par mezi tělními tekutinami a vzduchem a také na propustnosti kutikuly. Terestriční členovci musí mít relativně nízkou míru ztrát vody přes povrch těla a dýcháním, účinně vylučovat soli z těla, udržovat efektivně metabolickou vodu uvnitř těla a být odolní vůči vysychání, případně i umět absorbovat atmosférickou vodu. Nikdy živočich nesplňuje všechny tyto podmínky najednou, ale čím více jich má, tím úspěšnějším se v nehostinných podmínkách stane (Cloudsey-Thompson, 1975). Absorpce atmosférické vody jsou schopni např. pouštní švábi *Arenivaga investigata*, kteří si nechávají kondenzovat vodu v hydrofilních měchýřcích v ústní dutině (O'Donnell, 1977). Dále pak například vodu z atmosféry získávají larvy tenebrionidních brouků, které využívají vysoké osmotické koncentrace v konečniku k absorpci vody o koncentraci nižší (Machin et al., 1982). Přes konečník z atmosféry získávají vodu i některé stonožky (Wright a Westh, 2006). Rybenka *Thermobia domestica* je schopná absorbovat vodu z atmosféry už i při 48% vzdušné vlhkosti specializovanými rektálními váčky, ve kterých byl zaznamenán absorpční epitel s vyšším

obsahem mitochondrií (Noble-Nesbitt, 1970). Platí, že ztráty vody živočicha klesají se zvyšující se ariditou prostředí, ve kterém žije, to podporuje existenci adaptací a fyziologického řízení ztrát vody výparem. Terestričtí členovci ztrácí tělesnou vodu hlavně přes integument, respirační a vylučování (Gefen, 2011). Mechanismy pro snížení ztrát vody by měly snižovat rychlosti ztrát právě v jedné z těchto cest (Gefen et al., 2009). Ztráty vody vylučováním jsou při studiích považovány za minoritní nebo se výpar u jedince měří až po vyprázdnění. Hmyz vylučuje kyselinu močovou, která má hustou konzistenci, mají tak menší nároky na vodu při vylučování. Ve většině publikací se setkáváme hlavně s měřením výparu přes povrch těla a dýcháním. Odolnost vůči vysychání a intenzita metabolismu terestrických členovců by mohly být značně ovlivněny lepšími schopnostmi ukládat vodu v těle, tolerancí ke snížení obsahu vody v těle či snížením rychlosti ztrát vody do prostředí (Gefen et al., 2009).

Podle geometrických zákonitostí se povrch koule zvětšuje s druhou mocninou poloměru a objem s třetí mocninou poloměru. Toto pravidlo můžeme vztáhnout i na tělo živočichů. Malá velikost těla členovců, tudíž jejich relativně velký poměr povrchu ku objemu těla vyplývajícího z tohoto geometrického pravidla, problém nadměrných ztrát vody ještě prohlubuje (Gefen a Ar, 2005). Mají totiž pak relativně velkou plochu, ze které voda může z těla unikat. Přesto jsou ale neúspěšnějšími terestrickými živočichy. To vede k zamyšlení, proč tomu tak tedy je i přesto, že mají v cestě za úspěšným životem na souši spoustu překážek, které musí překonat. Arthropoda se přizpůsobila terestrickým stanovištím prostřednictvím řady adaptací. Jejich malá velikost jim umožňuje obsadit místa s mikroklimatem s příznivějšími podmínkami, která jsou ale pro velká zvířata nepřístupná (Cloudsey-Thompson, 1975). Jedním z důvodů úspěchu může být jejich vysoce nepropustná kutikula, která jim umožňuje obsadit extrémně suchá stanoviště. Potřebují totiž na povrchu těla nějakou účinnou bariéru, která bude zamezovat ztrátám vody vypařováním. Kutikula slouží členovcům nejen jako exoskelet, ale právě i jako bariéra mezi vnějším a vnitřním prostředím. Kutikula členovců má dvě základní vrstvy, a to epikutikulu a prokutikulu. Epikutikula se skládá z dalších 4 vrstev a jednou z nich je i vrstva voskovitá, která je zodpovědná za omezení výparu. U některých druhů hmyzu je na povrchu ještě vrstva tvořená sekrecí dermálních žláz, která také přispívá k nepropustnosti kutikuly. Vosky v kutikule jsou velmi komplexní směsi uhlovodíků, esterů, alkoholů, karboxylových kyselin či karbonylů s dlouhými řetězci a mohou být nasycené i nenasycené. Složení se jeví jako

druhově specifické a závisí do jisté míry na stravě (Fraenkel a Rudall, 1947). Například brouci z čeledi Tenebrionidae, vyskytující se v poušti Namib, se přizpůsobili vysokým teplotám silně voskovitou kutikulou, ale také vysokými nohami, díky kterým se vyhnou teplu sálajícím z povrchu a preferencí určitých teplot pro svou aktivitu. Vosk v kutikule se nachází více u vnitrozemských druhů, než těch pobřežních (McClain et al. 1985).

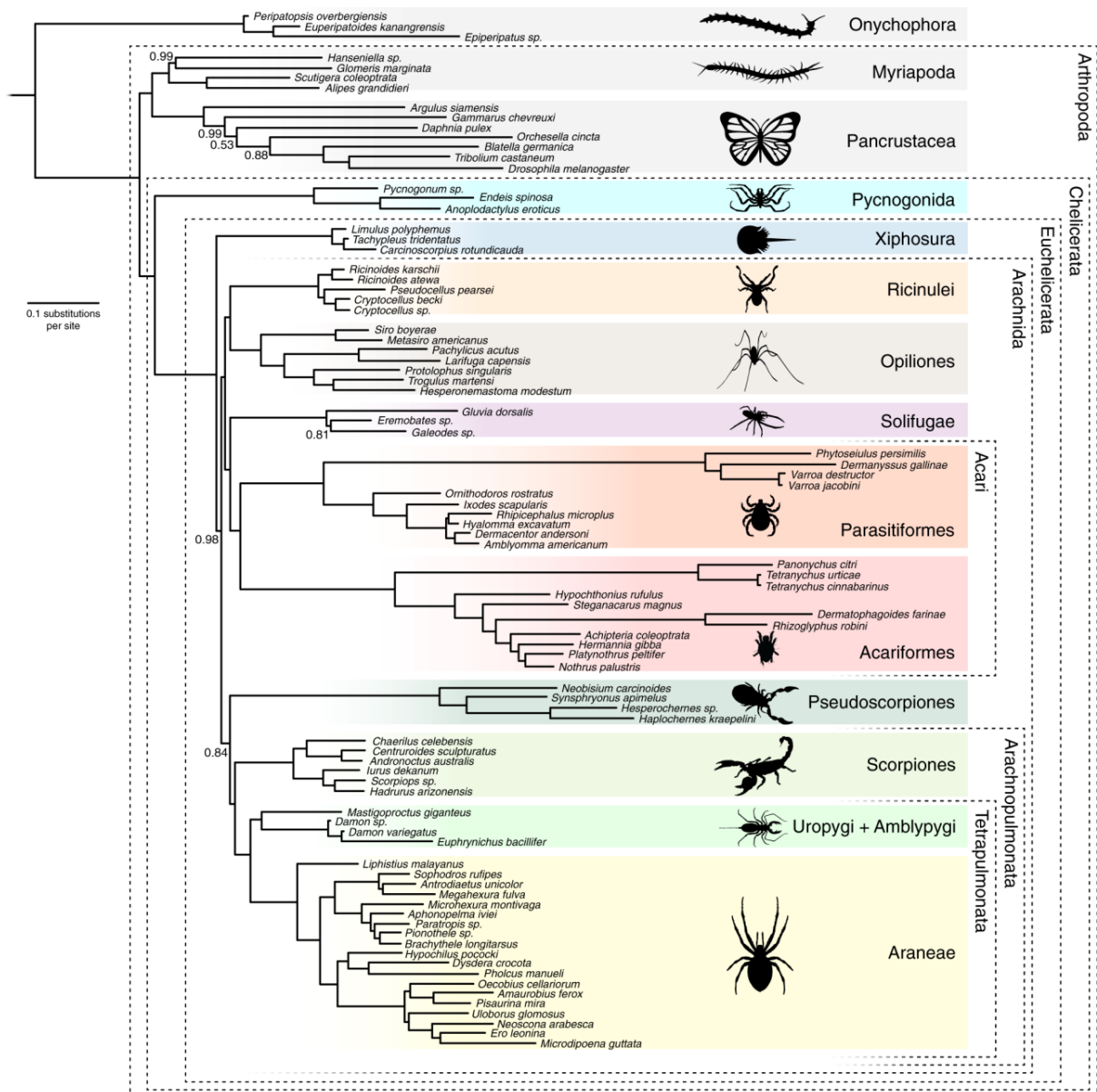
Terestriční členovci si vyvinuli různé druhy dýchacích soustav založených na plicních vacích či trachejích. Tracheje jsou velmi efektivní struktura pro rozvod kyslíku. Někteří členovci umí také regulovat přísun vzduchu otevíráním a zavíráním spirakul trachejí. Někteří členovci mají tzv. discontinuous gas exchange, čili nesouvislou výměnu plynů. Nedýchají souvisle tak, jak jsme zvyklí u obratlovců, ale nesouvisle ve třech fázích. V první fázi jsou spirakuly uzavřené a spotřebovává se kyslík. Parciální tlak kyslíku postupně klesá a nastává další fáze, kdy se kyslík dostává otevřenými spirakuly dovnitř a doplňuje se do požadované hladiny. Třetí fáze je rychlé uvolnění oxidu uhličitého z těla ven. Jednou z hypotéz je, že se jedná o mechanismus zabraňující ztrátám vody. Nejvíce popsán je tento mechanismus u hmyzu (Quinlan a Hadley, 1993). Hmyz žijící v suchém prostředí má spirakuly často zanořené nebo nějak skryté, aby došlo co k nejmenším ztrátám vody touto cestou.

Ztrátám vody lze zabránit i behaviorálními adaptacemi. Potemníci *Onymacris unguicularis* a *Onymacris bicolor* vylézají na písčité duny u pobřeží a se zdviženým zadečkem si nechávají kondenzovat vodu na břišní straně těla a ta stéká dolů k ústům. *Onymacris plana* vydrží v teplotě dokonce až 51 °C (Edney, 1971). Tenebrionidae jsou velmi odolní vysokým teplotám, *Adesmia antiqua* má letální teploty atakující 46 °C (Rayah, 1970), *Ocnerna hispida* 45 °C a *Pimelia grandis* 43 °C (Cloudsey-Thompson, 1962b). Podle Hamiltona (1975) jsou pouštní brouci také povětšinou černí, a to z důvodu maximalizace tepelného zisku, a tudíž zvýšení účinnosti příjmu potravy v co nejkratším časovém úseku. O hmyzu a jeho přizpůsobení pro co nejefektivnější hospodaření s vodou byla publikována celá řada studií a přehledových článků (např. Willmer et al., 1982; Chown, 2011; Harrison, 2012). Proto se v této práci zaměřím na pavoukovce, u kterých tolik poznatků shrnutých není, ačkoli jsou mnohdy více odolní vůči výparu, než hmyz.

4. PAVOUKOVCI

V rámci členovců patří pavoukovci (Arachnida) spolu s nohatkami (Pycnogonida) a hrotnatci (Merostomata), kam patří z recentních živočichů pouze ostrorepi (Xiphosura) do podkmene

klepítkatci (Chelicerata) (Fernandez et al. 2009, obr. 3). Fylogenetické vztahy v rámci klepýtkatců a monofyletičnost pavoukoců byly donedávna předmětem diskuzí (Sharma et al. 2014; Ballesteros a Sharma, 2019), ale na základě nedávných fylogenomických analýz se zdá, že monofylie pavoukoců je dobře podpořena (Fernandez et al., 2019). Na rozdíl od nohatek a hrotnatců jsou pavoukovci primárně terestriční živočichové a podařilo se jim osídlit nejrůznější typy prostředí včetně polopouštních a pouštních oblastí. Pavoukovci mají charakteristické dýchací orgány pro život na souši, jako tracheje či plicní vaky. Pavoukovci mají účinné vylučovací struktury, které zabraňují ztrátám vody a voskovitou vrstvou kutikuly. Ti, kteří mají tracheální systém, nepotřebují transportovat kyslík krví, ale štíři a někteří pavouci mají hemolymfu obsahující hemocyanin (respirační protein obsažený v hemolymfě měkkýšů a některých členoců), který má obdobnou funkci jako hemoglobin u obratlovců (Redmond, 1995). Už to naznačuje, že pro xerické druhy bude udržení stálého objemu hemolymfy důležité. Sdílejí také podobné behaviorální adaptace. Většina pavoukoců v suchých oblastech se před vysokou teplotou a suchem schovává do úkrytů nebo si hloubí nory, ve kterých přečkává horké části dne. Aktivní jsou většinou v noci, kdy loví (např. Cloudsey–Thompson, 1977). Pouště jsou často domovem bodavých, kousavých či jedovatých zvířat. Lov a pohyb na povrchu je riskantní, pokud živočich není vhodně vyzbrojen. Jed pouštních členoců můžeme považovat za fyziologickou adaptaci na prostředí. Umožňuje jim rychlé zabití kořisti a menší energetické nároky vynaložené na lov. Pavoukovci vykazují obecně nižší hodnoty rychlosti metabolismu než ostatní členovci (Anderson, 1970). V aridních oblastech se setkáváme nejvíce s řády solifugy (Solifugae), pavouci (Araneae) a štíři (Scorpiones). Behaviorální adaptace těchto tří rodů jsou si velice podobné (Cloudsey-Thompson, 1983).



Obr. 3: Phylogenetický strom klepýtkatců (Chelicerata) (Lozano-Fernandez et al., 2019).

4.1 SOLIFUGY

Solifugy jsou velmi pozoruhodná zvířata. Jedná se o velmi rychlé agresivní lovce s velkými chelicery. O jejich biologii se toho ví velmi málo. Většina z nich žije v suchých a teplých oblastech a málokdy se vyskytují ve vysokých nadmořských výškách. Některé publikace uvádějí, že se jedná o endemické indikátory suchých a teplých oblastí (Schmoller, 1970; podle Cloudsey-Thompson 1977). Bylo zaznamenáno, že i když mají solifugy ve svém okolí příznivé podmínky (např. oázu), preferují i tak suché a zdánlivě nehostinné prostředí. Většina z nich si, stejně jako ostatní pouštní pavoukovci, hloubí nory či obývají opuštěné úkryty.

Solifugám jejich nory neslouží pouze jako úkryt před suchem, ale kladou zde i vajíčka, svlékají se tu a hibernují (Muma, 1967). Solifugy jsou převážně nočními tvory (Cushing et al., 2005). Větší druhy jsou většinou noční, ale menší jsou aktivní občas i ve dne (Cloudsey-Thompson, 1977). Vysoké letální teploty a nízké míry ztrát vody (Cloudsey-Thompson, 1962b) naznačují, že jsou neobvykle tolerantní k vysokým teplotám a suchému vzduchu. Jejich letální teploty stoupají až k 50 °C, což je více jak u většiny sympatrických tenebrionidních brouků či štírů (Cloudsey-Thompson, 1977).

4.2 PAVOUCI

V pouštích se více vyskytují pavouci, kteří jsou lovci a kořist loví přímo, než těch, kteří si staví síť. Zde jich je také ze všech biomů, které pavouci obývají, nejvíce (Cloudsey-Thompson, 1983). Pouštní pavouci vykazují nižší rychlosti metabolismu, než většina pavouků a ostatních členovců, jsou také tzv. sit and wait predátory (Canals et al., 2015). Pavouci žijící v aridních oblastech obecně ztrácí vodu výparem pomaleji, než ostatní druhy (Hadley et al., 1981). Díky stejným okolním podmínkám sdílejí také stejná morfologická uzpůsobení. Většina z nich je velká s masivními končetinami. Mají menší plochu pro ztrátu vody, což hraje klíčovou roli ve vypořádávání se s extrémními podmínkami prostředí. Na chodidlech má mnoho z nich chlupy, díky kterým se lépe pohybují na písku. Sklípkani mají vysoce optimalizovanou dýchací soustavu na efektivní transport kyslíku. Ně kterým sklípkanům stačí rozdíl 0,12 – 0,16 kPa v parciální tlaku kyslíku, aby uspokojili svou potřebu kyslíku v těle (Canals et al., 2015). Poměrně nízká intenzita metabolismu u pavouků a výrazné snížení metabolismu při hladovění jsou interpretovány jako prostředek k řešení efektivního využití vnitřních zásob (Anderson, 1974; Greenstone and Bennett, 1980; Canals et al., 2015). Většina z nich si hloubí nory, často i s bariérou u vstupu (Cloudsey-Thompson, 1983). Uvnitř nory se udržuje mikroklima, které je příznivější než klima na povrchu a mohou v ní přežít dokonce i měsíc. Kromě vnímání světelných a tepelných podmínek, mají i cirkadiánní rytmy, kterými řídí svou aktivitu (Cloudsey-Thompson, 1983). Sklípkan *Paraphysa parvula* ztrácí vodu výparem z těla při teplotě 40 °C desetkrát rychleji, přičemž se na něm z 60 % podílí plicní vaky, tedy respirace. Jedná se o teplotu, kdy už nedokáže regulovat ztráty vody (viz níže). Vykazují sezónní změny ztrát vody související se změnami propustnosti kutikuly, v době nižších teplot byl výpar vody vyšší (Canals et al., 2015). Hadley a Quilan (1989) uvádí, že právě díky nízké

míře výparu se povedlo *Latrodectus heperus* (černé vdově) rozšířit se do pouští Severní Ameriky.

4.3 ŠTÍŘI – ŘÁD PŘEŽÍVAJÍCÍ EXTRÉMNÍ PODMÍNKY PROSTŘEDÍ S MINIMÁLNÍMI NÁKLADY NA VODU

Štíři, kteří jsou jedni z neúspěšnějších pouštních obyvatel, spoléhají na kombinaci behaviorálních, morfologických a fyziologických adaptací, aby omezili ztráty vody za stresových podmínek. Nevyskytují se sice jen na pouštích, ale často tvoří v těchto oblastech důležitý prvek fauny (Hadley, 1974; Lington et al., 2001; Kalra a Gefen, 2012). Jsou jedni z mála živočichů, kteří jsou schopni úspěšně přetrvávat v suchých a horkých oblastech. O štírech *Parabuthus villosus* je známo, že v laboratorních podmínkách vydržel naživu celý rok bez příjmu potravy (Newlands, 1978). V některých nejvyprahljších oblastech biomasa štírů značně převyšuje biomasu všech ostatních taxonů členovců, nepočítaje termity a mravence (Polis a Yamashita, 1991). V pouštích jejich biomasa může přesáhnout i biomasu obratlovců (Lighton et al., 2001). Jsou dlouhověcí, efektivně využívají zdroje, většinu času tráví v norách (Adams et al., 2016), jejich populace jsou proto relativně necitlivé na výkyvy dostupnosti vody a energie (Lighton et al., 2001). Štíři ztrácí vodu kromě dýchání, přes kutikulu a defekací i uvolněním jedu. Vypouštění jedu se ale ve studiích neuvažuje a zřejmě jde o zanedbatelné složky. I přesto, že v zajetí normálně pijí, ve volné přírodě jsou štíři téměř zcela závislí na zdroji vody v potravě. Takže dostupnost vody přesně koreluje s dostupností potravy (Hadley, 1990).

4.3.1 ODOLNOST VŮČI ZTRÁTÁM VODY

Štíři mají mnohem nižší rychlost ztrát vody a vysokou nepropustnost integumentu (Toolson a Hadley, 1977). Fyzická aktivita ektotermů stoupá se zvyšující se teplotou a je spojena se zvýšením respirační a metabolické aktivity (indikátorem metabolické aktivity je dýchání), jinak tomu není ani u štírů. Vykazují ale nižší rychlost celkového metabolismu ve srovnání s hmyzem stejné velikosti (Gefen, 2008). Štíři mají podobné oběhové a dýchací soustavy jako pavouci a stejně jako oni nejsou tolik aktivními predátory. Pavouci spoléhají během intenzivní činnosti na anaerobní metabolismus a vzhledem k jejich podobnostem lze očekávat, že štíři ho budou využívat také (Prestwich, 2006). Hlavním a možná jediným vedlejším anaerobním produktem štírů je pravděpodobně D-laktát, na rozdíl od ostatních

členovců, kteří mají L-laktát (Prestwich, 2006). Konzervace metabolických rezerv v reakci na změny teploty a nepředvídatelnost dostupnosti kořisti u všech pavoukoců naznačují, že existují fyziologické předpoklady k minimalizaci ztrát vody (Riddle, 1978). Při studování štírů a porovnávání s podobně velkými členovci při stejných podmínkách se ukázalo, že štíři mají oproti nim jen $\frac{1}{4}$ intenzity metabolismu (Woodman, 2008). Respektive Arachnida celkově vykazují $\frac{1}{4}$ spotřebu O_2 ve srovnání s ostatními bezobratlými srovnatelné velikosti (Hadley a Hill, 1969; van Aardt, 1991). Rychlost metabolismu štírů je o řád menší, než u xérického hmyzu a o něco málo menší, než u pavouků (Polis a Yamashita 1991). Snížení metabolické aktivity, jakožto strategii k přežití nepříznivých podmínek, využívá mnoho živočichů, např. hibernaci, aestivaci, diapauzu apod. U řady skupin platí obecný trend, že pouštní druhy mají pomalejší metabolismus než druhy z vlhčích oblastí, to souvisí i s rychlostí výparu zmiňované v kapitole 2 (např. Tielman et al., 2003; Careau et al., 2007). Štíři jsou dravci a živí se malými členovci. Loví zřídka. Nízké rychlosti metabolismu v kombinaci se „sit-and-wait“ strategií vedou k celkovým nízkým výdejům energie (Prestwich, 2006). Je možné, že zvýšení biomasy těchto pavoukoců je důsledek nízké rychlosti metabolismu (Lighton et al., 2001). U štíra druhu *Hadrurus arizonensis* byly naměřeny hodnoty rychlosti ztráty vody desetkrát menší jak u potměníka *Eleodes armata*, který žije ve stejném prostředí (Hadley, 1970). Štíři také vylučují dusíkaté látky, jako nerozpustný guanin či kyselinu močovou, čímž minimalizují ztráty vody vylučováním (Hadley, 1990).

Štíři obecně vykazují menší rychlosti celkových ztrát vody odpařováním, než většina ostatních členovců srovnatelné velikosti. Míra ztráty vody klesá se zvyšující se velikostí těla (Hadley, 1970). Opět jde o pravidlo zvyšujícího se poměru mezi povrchem a objemem těla. Rychlost výparu je u štírů jedna z nejnižších zaznamenaných pro jakoukoli skupinu členovců (Hadley, 1994), což by se dalo považovat za přizpůsobení nebo preadaptaci přispívající k jejich úspěšnému obydlení některých sušších oblastí Země. Takovéto naměřené hodnoty naznačují, že za neobvyklou odolností štírů vůči kutikulárnímu výparu a horku můžou stát jedinečné schopnosti. Fyziologie metabolismu je hlavní problematikou, kterou studie u štírů řeší, i tak je ale k dispozici velmi málo přesných údajů.

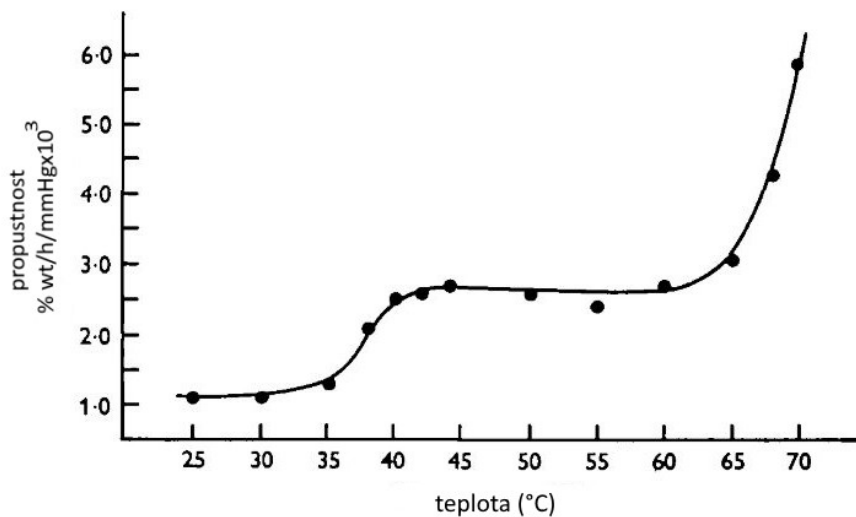
4.3.2 BEHAVIORÁLNÍ ADAPTACE

Behaviorální adaptace jsou ty nejjednodušší, jakými se organismus může přizpůsobovat nepříznivým podmínkám okolí. Pouštní druhy štírů bývají striktně noční. Několik druhů štírů

vykazuje během noci, tudíž své aktivní fáze dne, vyšší spotřebu kyslíku (Hadley a Hill, 1969). Ve dne bývají aktivní druhy z pralesů, kde světlo nedopadá skrz porost až na zem a vzniká tam relativní šero (Hadley, 1974). Noční aktivita by tedy mohla být vlastností, kterou štíři měli už v dávných dobách a je fylogeneticky zakotvena. Většina druhů pouštních štírů se vyhýbá vystavení se vysokým teplotám a nízké vlhkosti tím, že horké části dne tráví v noře, ve které udržují určité mikroklima s teplotou nižší a vlhkostí vyšší, než je na povrchu. Začátek aktivity štírů na povrchu během horkých dnů nastává až v brzkém večeru po západu slunce (Polis, 1980). Některé druhy, jako např. *Leiurus quinquestriatus*, *Scorpio maurus* a *Parabuthus hunteri*, si nory hloubí samy (Cloudsey-Thompson, 1961,1965), a to i 60 - 90 cm hluboké (Cloudsey-Thompson, 1945), některé zas využívají nory po ještěrech nebo hlodavcích (zástupci čeledí Scorpionidae, Vaejovidae, Chactidae). Většina štírů z čeledi Buthidae nory nehlobí, ale využívají škvír pod drny a pod kameny (Hadley, 1974). Stavění nor souvisí s velikostí pedipalp (makadel), čili specifickými předními končetinami klepýtkatců. Buthidae mají hubené a dlouhé pedipalpy, kterými nelze hrbat, naopak např. Scorpionidae mají pedipalpy tlusté a silné. Velikost pedipalp se často odráží i v síle jedu, který štíři mají. Čím menší mají pedipalpy, tím hůře se s nimi loví a tím spíše mají účinnější jed. Kombinace noční aktivity a přečkávání nejteplejších částí dne v norách je důležitým adaptačním mechanismem štírů (Hadley, 1974). Nehostinné podmínky často dávají vzniknout potravním specializacím. Například *Isometroides vescus* se specializuje na pavouky čeledi Ctenidae (Main, 1956). Potravu štíra *Scorpio maurus* tvoří ze 77 % výhradně stejnonožec *Hemilepistus reaumuri*, u jehož úkrytů si staví své nory (Shachak, 1980). Ekologické faktory se zdají být stejně důležité jako ty fyziologické.

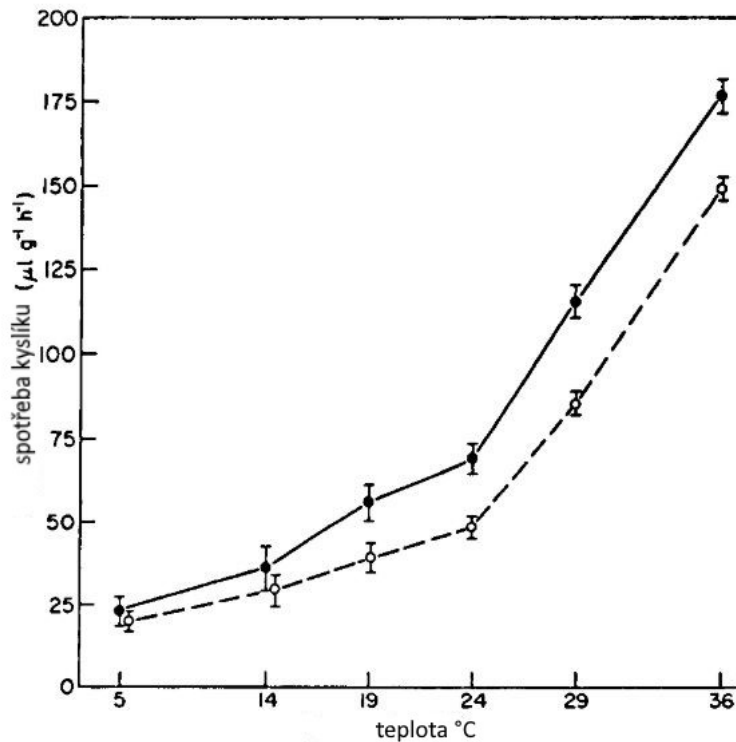
4.3.3 VLIV TEPLoty NA VÝPAR VODY

Parametry prostředí jsou velmi důležité při řízení rozšíření živočichů a udávají fyziologická přizpůsobení, která v takových prostředí živočich potřebuje (Willmer, 1982). Podle Cloudsey-Thompsona (1962a) nejsou v distribuci až tak určující průměrné teploty, jako spíše teploty extrémní. Při postupném zvyšování teplot, kterým byli štíři vystaveni, udržovali přibližně stejné hodnoty výparu. Jedná se o teploty 25 – 38 °C. Zlom nastal při zvýšení teploty nad 38 °C, zejména pak při 42 – 44 °C (obr.4) (Hadley, 1970).



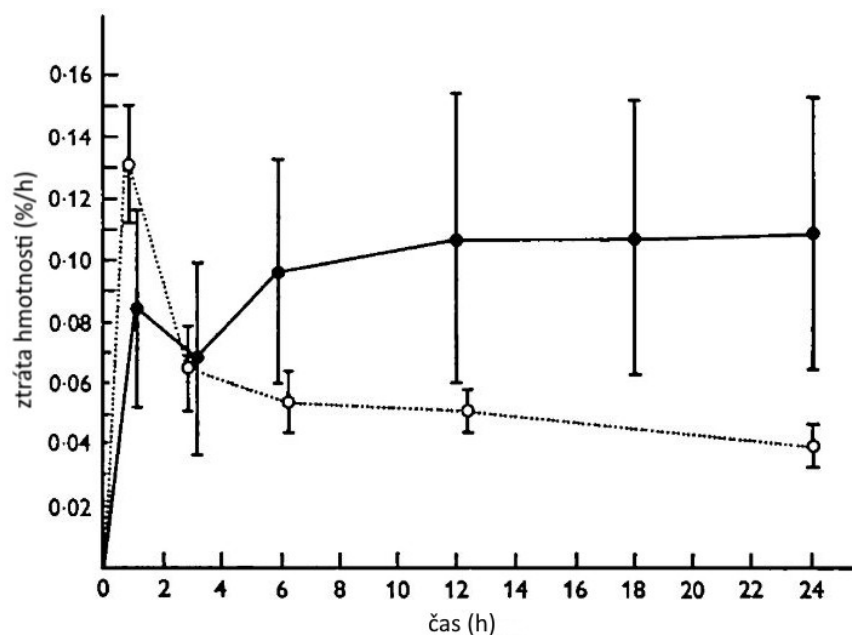
Obr. 4: Vliv teploty vzduchu na propustnost kutikuly u *Hadrurus arizonensis*. Propustnost vyjádřená jednotkami saturačního deficitu (Hadley, 1970).

Při teplotách 40 – 44 °C se začíná měnit kutikulární propustnost. Tato teplota, kdy se začínají měnit strukturní vlastnosti kutikuly a začíná prudce stoupat výpar, se nazývá teplota přechodu/přeměny. Dokud teplota nevystoupá na tuto hodnotu, propustnost pro vodu se zvyšuje jen nepatrně. Náhlá výrazná propustnost je zřejmě důsledkem tání lipidů v kutikule. Teplota přechodu je povětšinou tak vysoká, že ji většina živočichů v přírodě nezažije, existují však výjimky, jako právě štíři, kteří jsou podobně vysokým teplotám vzhledem ke svému habitatu vystaveni vcelku běžně (Hill et al., 2018). A proto lze předpokládat, že jistou adaptací je zvýšená tolerance k vyšším teplotám či složitější struktury lipidů v kutikule. Při teplotě 44 °C byla naměřena 6% úmrtnost štírů, což naznačuje, že tato teplota začíná být pro štíry riziková, dále při 40 °C rapidně stoupá spotřeba kyslíku. Se zvyšující se teplotou se více různí jednotlivé hodnoty výparu (Hadley, 1970). Při blížení se k teplotě přechodu se voda více vypařuje dýcháním než přes povrch těla. Při vyšších teplotách se zvyšuje míra respirace (obr.5) (Riddle, 1978).



Obr. 5: Rychlost metabolismu (spotřeba kyslíku) juvenilních samců *Paruroctonus utahensis* aklimatizovaných na 10 °C (plná čára) a 24 °C (přerušovaná čára) v závislosti na teplotě (Riddle, 1978).

Na suchém vzduchu ztrácí mrtvé vzorky 3x více vody přes kutikulu, než ztratí živí jedinci za stejný čas celkově (obr. 6) (Hadley, 1970). Z toho vyplývá, že musí opravdu existovat jakýsi aktivní mechanismus, který zabraňuje ztrátám vody. Obecně pak platí, že při nízkých teplotách převládá u štírů kutikulární výpar a při extrémně vysokých teplotách se začíná uplatňovat výpar dýcháním. Nebyla u nich dokázána schopnost absorpce vody přes kutikulu z atmosféry či vlhkého substrátu bez ohledu na jejich stav dehydratace. A pokud ji mají, hraje opravdu malou roli ve vodní bilanci (Hadley, 1970). U některých jedinců byla zjištěna lineární závislost srdeční frekvence na teplotě. Frekvence v noci u nerušených jedinců dosáhla například jen 4 tepů za minutu, ve dne potom při aktivitě až 180 tepů za minutu (Bridges, 1997).

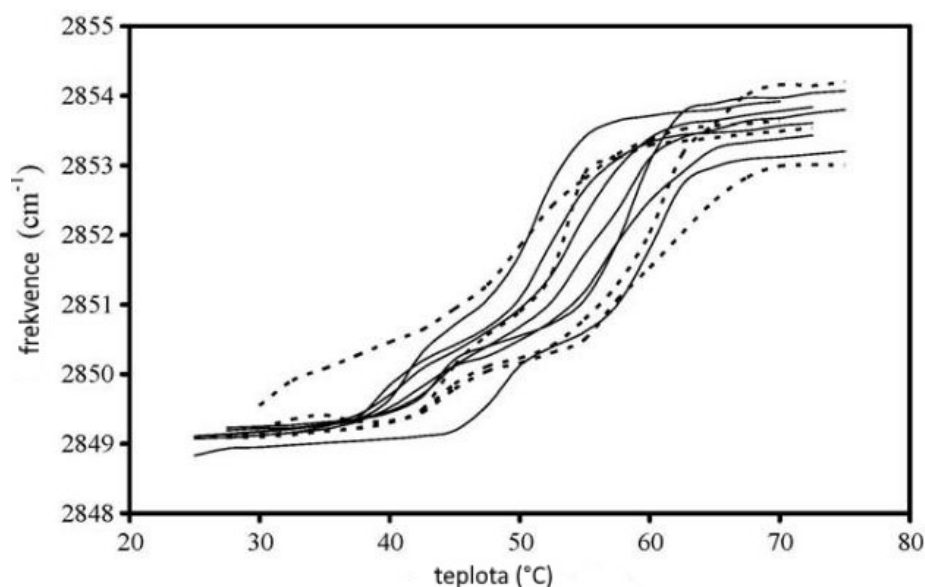


Obr. 6: Změny míry ztrát vody *Hadrurus arizonensis* v čase u živých (prázdná kolečka) a mrtvých (plná kolečka) vzorků v 38 °C v suchém vzduchu (Hadley, 1970).

4.3.4 ROLE LIPIDŮ PŘI ZTRÁTÁCH VODY

Obecně se uznává, že hlavní překážkou pro nadměrné ztráty vody výparem skrz integument štírů jsou epikutikulární lipidy (Hadley, 1990). Vodu štíři ztrácí z největší části přes integument, a proto je potřeba, aby byla jejich kutikula co nejvíce odolná proti výparu vody (Withers a Smith, 1993; Gefen et al., 2011, Gefen et al. 2015). Zajištění nízké propustnosti pro vodu je klíčem ke snížení ztrát vody přes kutikulu. A dává tak také možnost existence xerických druhů. U všech takových druhů můžeme nalézt mikroskopické vrstvičky lipidů, které jsou za nepropustnost jejich kutikuly zodpovědné (Hill et al., 2018). Vysoce nepropustný integument značně přispívá k udržení vodní bilance (Gefen a Ar, 2003). Uhlovodíky štírů jsou syntetizovány v hepatopankreatu a následně distribuovány do kutikuly (Hall a Hadley, 1982). Kutikulární vosková vrstva štírů obvykle obsahuje velká množství uhlovodíků a sterolů, volných mastných kyselin, alifatických alkoholů a triacylglyceroly (Toolson a Hadley, 1977, 1999). Povrchová hustota uhlovodíků u štíra *Hadrurus arizonensis* byla naměřena o dva řády nižší, jak u pouštního potemníka *Eleodes armata*, který vykazuje mnohem vyšší celkové ztráty vody (Toolson a Hadley, 1977). Minimální změny ztrát vody přes kutikulu i přes saturační deficit, který je hnací silou kutikulárního výparu, naznačují, že existuje určitý aktivní mechanismus pro odolnost proti ztrátám vody přes kutikulu (Gefen et al., 2009). Míry ztráty vody negativně korelují s množstvím kutikulárních lipidů (Toolson a

Hadley, 1979). To potvrzuje jejich význam při zabraňování výparu. Teploty tání kutikulárních lipidů naměřené u *H. arizonensis* jsou výrazně vyšší než okolní teploty, se kterými se štíři přirozeně stýkají (obr. 7) (Gefen et al., 2009). Což je další vysvětlení jedinečně vysoké odolnosti proti vodním ztrátám.



Obr. 7: Vliv teploty na tání epikutikulárních lipidů u štírů adaptovaných na 25 °C (přerušované čáry) a 35 °C (plné čáry) udaný jako frekvence vibrací -CH₂- vazeb v těchto lipidech. Upraveno podle (Gefen et al., 2009).

Měření u *H. arizonensis* ukázalo, že lipidy začínají tát při 40 °C a další výkyv měření se ukázal v 65 – 70 °C, to by mohlo znamenat, že se úplně narušila organizace molekul v kutikule. I tak je ale v takovéto teplotě kutikulární výpar nižší než výpar celkový v teplotě 44 °C. To zdůrazňuje roli respirace v téměř letálních teplotách a tím i důvod zvýšeného výparu respirací (Hadley, 1970). Je známa mezidruhová a sezónní variabilita ve struktuře lipidů v kutikule. Nižší ztráty vody výparem naměřené xérického u *H. arizonensis* ve srovnání se štírem druhu *Uroctonus apacheanus* (č. Vaejovidae) byly spojeny s vyšším podílem uhlovodíků s dlouhými řetězci (Toolson a Hadley, 1977). Epikutikulární lipidy druhu *Centrunoides sculpturatus* nasbíraných v létě obsahují také dlouhé uhlovodíkové řetězce (Toolson a Hadley, 1979). Takže druhy, které jsou vystaveny vyšším teplotám, mají pravděpodobně v kutikule lipidy převážně s dlouhými řetězci, které zajišťují větší nepropustnost.

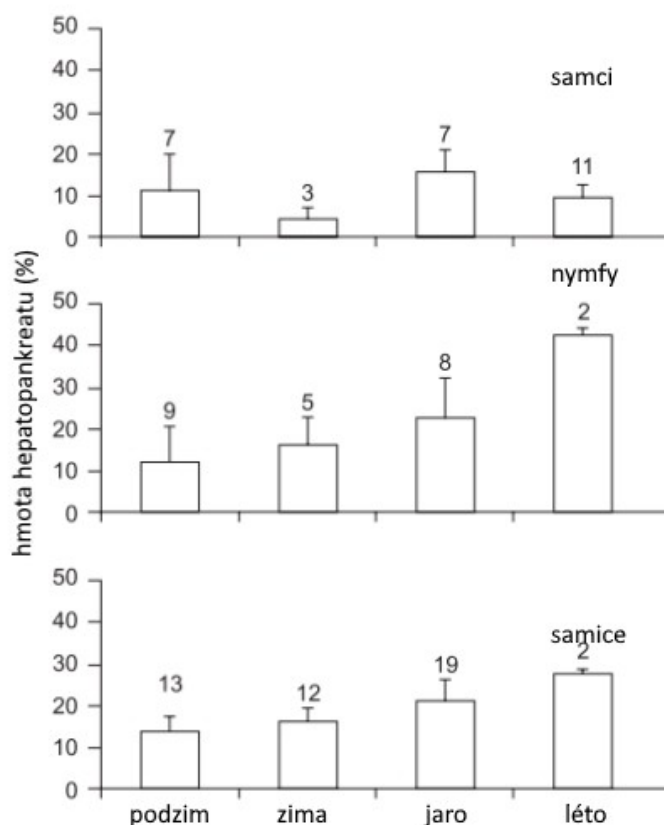
4.3.5 HOSPODAŘENÍ S VODOU UVNITŘ TĚLA – ROLE HEPATOPANKREATU

Jakmile už štír zamezí ztrátám vody z těla, musí nějak efektivně hospodařit s vodou, která mu v těle zůstane. K udržení hydratace a osmotické stability doplňují štíři vodu do hemolymfy z hepatopankreatu (Kalra a Gefen, 2012). Při vysušování ztrácí štíři vodu převážně odtud a objem hemolymfy je pevně regulován a doplňován, klesá až s vyčerpáním zásob v hepatopankreatu (Gefen a Ar, 2005). Po delším vystavení jedinců vysychání se totiž mění osmotická koncentrace hemolymfy, což naznačuje, že se voda přesouvá z jiného místa v těle (Gefen a Ar, 2005). Schopnost štírů udržovat si vodní bilanci v těle a osmotickou stabilitu během dehydratace závisí na míře ztráty a produkce metabolické vody a hospodaření s již stávajícími vnitřními zásobami (Gefen a Ar, 2004, 2005). Dynamické změny v hepatopankreatu provází vysoká rychlost štěpení glykogenu v těle. Jakmile v těle totiž klesá obsah glykogenu, stoupá koncentrace glukózy v hemolymfě (Ramamurthi et al. 1975). To potvrzuje, že se látky i s vodou do hemolymfy přečerpávají právě z hepatopankreatu. Voda z něj má zásadní význam pro udržování osmotické stability a regulaci objemu hemolymfy při vysychání (Gefen a Ar, 2005). Na rozdíl od hmyzu, který může tolerovat vyšší ztráty objemu hemolymfy během dehydratace díky rozvinutému tracheálnímu systému, pavoukovi udržují objem hemolymfy nejspíše z důvodu její respirační funkce.

U štírů může hepatopankreas zabrat až $\frac{1}{4}$ celkové hmotnosti (např. u korýšů řádu Decapoda 2-4 %). Zabírá celý mesosom a první dva metasomální segmenty. Hepatopankreas má velký význam při ukládání a metabolismu živin. Je to analogický orgán tukovému tělísku hmyzu a stonožek. Jedná se o hlavní orgán, který se podílí na metabolických procesech u klepítkáčů. V hepatopankreatu štírů bylo naměřeno vysokých koncentrací lipidů, a to 60-118mg/g (Laino et al., 2015) nebo dokonce až 278,6 mg na jeden gram sušiny (Raghavaiah & Ramamurthi, 1977). Zjevně jde o velmi důležitý úložný orgán těchto pavoukoců.

Ve štírím hepatopankreatu se nachází jako většinový energetický lipid triacylglycerol (Laino et al., 2015), který bývá hlavní složkou rostlinných a živočišných tuků. Velká lipidová část v hepatopankreatu během vysychání naznačuje, že čerpání vody vede k zvýšenému katabolismu sacharidů, a to přispívá k regulaci objemu z počátku vázanou vodou na glykogen (Gefen a Ar, 2005). Pro vysokou produkci metabolické vody a uvolňování vody vázané na glykogen se jeví katabolismus sacharidů jako výhodnější než katabolismus lipidů. Kapacita závisí na rychlosti oxidace a katabolizovaných metabolických paliv a rozsahu, v jakém výtěžek

oxidační vody odpovídá ztrátě vody do okolí (Kalra a Gefen, 2012). Ve srovnání s lipidy je katabolismus sacharidů rychlejší a efektivnější, co se týče produkce metabolické vody na jednotku ATP (Loveridge a Brusell, 1975). Proto je vcelku jasné, proč bude upřednostňován. Hladiny glykogenu se během hladovění snižují (Sinha a Kanugo, 1967). Dostupnost vody z hepatopankreatu se snižuje úměrně s vyčerpáváním zásob glykogenu (Gefen a Ar, 2004). Glykogen váže vodu o 3-5 násobku své hmotnosti.



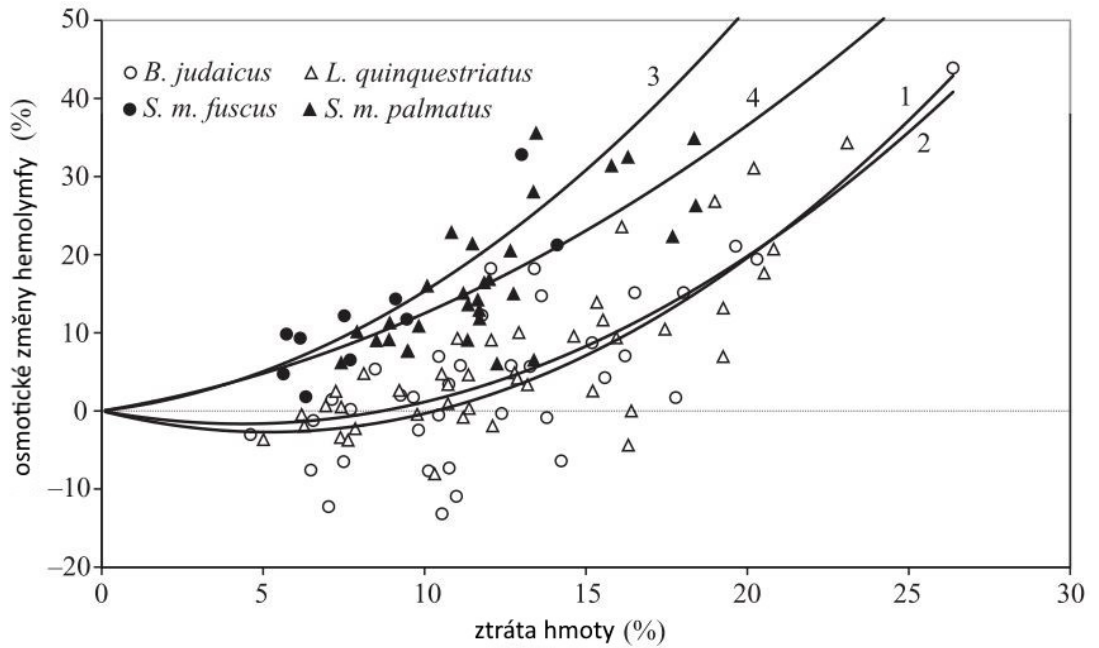
Obr. 8: Sezónní změny hepatopankreatu udané v procentech suché hmotnosti u samců a nymf *Scorpio maurus fuscus*. U samic v procentech hmoty nevysušené (Warburg et al., 2002).

Hmotnost hepatopankreatu pozitivně koreluje s tělesnou hmotností a podle sezóny se mění. Jeho hmotnost se liší i mezi pohlavími. U samců má hepatopankreas největší hmotnost na jaře, kdy se také vyskytuje nejvíce půdních bezobratlých, kterými se štíři živí. Hmotnost ztrácí už na přelomu jara a léta, což je zapříčiněno ztrátami vody při rozmnožování při produkci spermií, aktivitou při námluvách. U samic dosahuje hmotnost hepatopankreatu nejvyšších hodnot v létě a postupně klesá až na podzim, stejně tak u nymf. Rapidně klesá

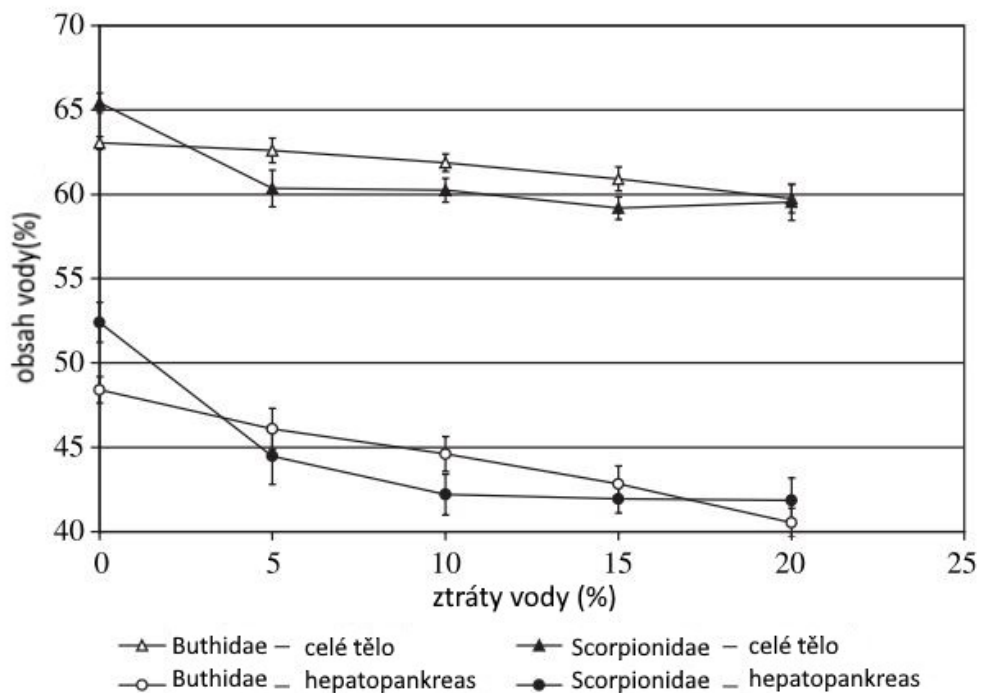
hmotnost hepatopankreatu samic ke konci gravidity a těsně před porodem (obr. 8) (Warburg et al., 2002). Rychlost metabolismu obecně stoupá během gravidity přibližně o 30 %. Na podzim se čerpá z hepatopankreatu obsah lipidů při méně příznivých podmínkách, což se odráží na velkých ztrátách jeho hmotnosti (Warburg et al., 2002). Druhy se mezi sebou liší mírou mobilizace vody z hepatopankreatu, která kompenzuje ztráty objemu hemolymfy (Gefen a Ar, 2005). Zřejmě se liší podle aridity prostředí, ve kterém druh žije a jeho velikostí těla. Druhy žijící v méně aridním prostředí využívají mobilizace mnohem dříve a ve větší míře (viz kap. 4.3.6).

4.3.6 OSMOLARITA HEMOLYMFY

Štíři jsou více tolerantní k vyšší osmotické koncentraci v hemolymfě v důsledku dehydratace (Hadley, 1974). Jejich osmolarita hemolymfy je obecně relativně vysoká ve srovnání s ostatními terestrickými členovci (Hadley, 1994). Vzhledem k malé dostupnosti vody v jejich prostředí je toto velmi výhodná adaptace. Setkáváme se s pomaleji se zvyšující osmolaritou u xerických druhů, ti také ztrácí vodu z těla mnohem pomaleji (Warburg et al., 1980). Zřetelné jsou i mezidruhové rozdíly v koncentraci hemolymfy po vystavení vysokým teplotám (obr.9). Zástupci z čeledi Buthidae mají menší míru ztrát vody a vyšší osmotickou kapacitu ve srovnání s ostatními druhy štírů (Gefen a Ar, 2004). Zástupci čeledi Scorpionidae ztrácí vodu 2x rychleji, než č. Buthidae, také jí mají v hepatopankreatu hodně. Jejich osmotické rozdíly jsou variabilnější (Gefen a Ar, 2004). Využívají ji už při ztrátě 5 % své celkové hmotnosti, na rozdíl od druhů č. Buthidae, kteří zásoby začínají využívat až při ztrátě 20 %. Osmolarita je u nich přibližně dvakrát vyšší po stejném čase vysoušení (pobyt na suchém vzduchu, ve vyšších teplotách, bez přístupu vody). Zástupci č. Buthidae si evidentně své zásoby tělesné vody udržují lépe (Gefen a Ar, 2005) a ty jsou také více konzistentní (obr. 10) (Gefen a Ar, 2004). Při takto nízkých ztrátách vody výparem mají Buthidae lepší příležitost a čas doplňovat ztráty vody produkcí metabolické vody a tím ztráty ještě minimalizovat (Gefen a Ar, 2005).



Obr. 9: Změny osmolarity hemolymfy (v % počáteční hodnoty) při ztrátě hmotnosti při vysoušení (pobyt na suchém vzduchu, nedostupnost vody) u Buthidae (prázdné tvary) a č. Scorpionidae (plné tvary) (Gefen a Ar, 2004).



Obr. 10: Rozdíly celkového obsahu vody v těle a v hepatopankreatu při ztrátách vody 5, 10, 15 a 20 % původní hmotnosti (Gefen a Ar, 2005).

Zástupci čeledi Buthidae se pohybují na povrchu více a museli se pravděpodobně lépe adaptovat na horko a sucho, než čeleď Scorpionidae, kde si většina zástupců hrabe nory. Existuje však teorie, že tyto vlastnosti jsou primárně fylogeneticky odvozené, měření totiž odrážejí mezidruhové rozdíly (Gefen a Ar, 2003). Tu podporuje myšlenka, že se určité vlastnosti týkají vždy celé skupiny i přesto, že se někteří jedinci mohou vymykat ze standardu např. jiným způsobem chování. Podle mého názoru je ale logičtější vysvětlení, že se primárně jedná o adaptaci celé této skupiny na podmínky prostředí, kde žila, později se ukotvila ve fylogenezi a až poté nastal vznik případných výjimek např. z důvodu disperze z původního areálu.

Zvýšená osmotická koncentrace hemolymfy by mohla být výhodná při vyrovnávání se s koncentrací požitě kořisti (Burton, 1984). U *H. arizonensis* osmotický gradient v kyčelníku zvyšuje tok vody do hemolymfy (Ahearn a Hadley, 1977). Buthidae tak mohou těžit z vysoké osmolarity tím, že by se mohlo maximalizovat udržení vody získané z kořisti. Na rozdíl od hmyzu nemají štíři tracheální systém, a tak spoléhají na funkci hemolymfy při výměnu plynů mezi tkáněmi (Gefen a Ar, 2005). Tato respirační role hemolymfy vysvětluje strategii preference regulace objemu hemolymfy na úkor zásob tkáňové vody (Hadley, 1994). Významnou roli, větší, než se původně myslelo, bude hrát ve vodním rozpočtu metabolická voda. Dá se očekávat, že se to odrazí v osmoregulačních schopnostech (Gefen a Ar, 2004).

5. ZÁVĚR

Nadměrné ztráty vody výparem a nerovnováha mezi příjmem a výdejem vody jsou velkým rizikem při životě na souši. Vodu terestrických živočichové ztrácí při vylučování, při sekrecích, při reprodukci, při výparem dýcháním a výparem přes povrch těla. Dominantní ztráty vody se uskutečňují výparem. Největšího úspěchu v rozšíření a variabilitě dosáhli členovci. Velké množství terestrických zástupců mají pavoukovci. Úspěšnými zástupci této třídy, kteří k pouštnímu prostředí neodmyslitelně patří, jsou štíři. Jsou vysoce odolní vůči ztrátám vody výparem a vykazují další specifické adaptace na pouštní prostředí. Výpar vody je ovlivňován chováním jedince, charakterem prostředí, rychlostí metabolismu a fyziologickými procesy uvnitř těla. Tito pavoukovci se vyhýbají teplu a suchu skryti v norách, kde udržují mikroprostředí, mají nízké rychlosti metabolismu, nepropustnou kutikulu a velmi efektivní způsob hospodaření s vodou uvnitř těla. Míra výparu koreluje s podmínkami prostředí, klesá totiž se zvyšující se ariditou. Pro ztráty vody výparem je kritická teplota mezi 35 – 40 °C, kdy

výpar prudce stoupá, stejně tak respirační frekvence a nastává tání lipidů v kutikule. Míra ztrát vody při vyšších teplotách je úměrná intenzitě metabolismu. Rychlejší metabolismus totiž znamená rychlejší frekvence dýchání, a to způsobuje větší ztráty vody dýchacími cestami, kvůli které se také zvyšuje osmolarita. Zásadní roli v těle štírů hraje hepatopankreas. Slouží jako zásobárna lipidů a vody pro doplnění objemu hemolymfy při její ztrátě při dehydrataci organismu. Efektivní hospodaření s vodou uvnitř těla je klíčovým krokem k přežití v aridním prostředí. Z důvodu nedostatku vody, se kterým se štíři potýkají, se naučili tolerovat vyšší osmotické koncentrace hemolymfy. Rychlost ztráty vody výparem, osmolarita hemolymfy a podíl vody z hepatopankreatu se mezidruhově liší podle prostředí, ve kterém druh žije. Při vysokých teplotách se zvyšují ztráty vody dýcháním oproti ztrátám přes povrch těla a vzhledem k respirační roli hemolymfy štíři upřednostňují přečerpávání tkáňové vody do hemolymfy na úkor většímu snížení objemu vody mimo hemolymfu. Ztráty vody definují schopnost přežití v pouštních oblastech a selektivně ovlivňují rozšíření živočichů na Zemi.

6. SEZNAM LITERATURY

Adams, A. M., Marais, E., Turner, J. S., Prendini, L., & Pinshow, B. (2016). Similar burrow architecture of three arid-zone scorpion species implies similar ecological function. *The Science of Nature*, 103, 56.

Anderson, J. F. (1970). Metabolic rates of spiders. *Comparative Biochemistry and Physiology*, 33, 51-72.

Anderson, J. F. (1974). Responses to starvation in the spiders *Lycosa lenta* Hentz and *Filistata hibernalis* (Hentz). *Ecology*, 55, 576-585.

van Aardt, W. J. (1991). Oxygen consumption and haemocyanin oxygen affinity in the scorpion *Opisthophthalmus latimanus* Koch. *Journal of the Entomological Society of Southern Africa*, 54, 129-139.

van Aardt, W. J., le Roux, J. M., Lindeque, J. Z., Mason, S., & Louw, R. (2016). The Effect of Temperature on the Respiration and Metabolism of the African Burrowing Scorpion (*Opisthophthalmus Latimanus*). *Comparative Biochemistry and Physiology* 20: 50–56.

Burton, R. F. (1984). Haemolymph composition in spiders and scorpions. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Physiology*, 78, 613-616.

Canals, M., Veloso, C., & Solís, R. (2015). Adaptation of the spiders to the environment: the case of some Chilean species. *Frontiers in physiology*, 6, 220.

Careau, V., Morand-Ferron, J., & Thomas, D. (2007). Basal metabolic rate of canidae from hot deserts to cold arctic climates. *Journal of mammalogy*, 88, 394-400.

Clarke, A., & Fraser, K. P. P. (2004). Why does metabolism scale with temperature?. *Functional ecology*, 18, 243-251.

Cloudsey-Thompson, J. L. (1962a). Bioclimatic observations in the Red Sea hills and coastal plain, a major habitat of the desert locust. Proceedings of the Royal Entomological Society of London. Series A, General Entomology, 37: 27-34.

Cloudsley-Thompson, J. L. (1962b). Lethal temperatures of some desert arthropods and the mechanism of heat death. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 5, 270-280.

- Cloudsley-Thompson, J. L. (1975). Adaptations of Arthropoda to arid environments. *Annual Review of Entomology*, 20, 261-283.
- Cloudsley-Thompson, J. L. (1977). Adaptational biology of solifugae (Solpugida). *Bulletin of the British Arachnological Society*, 4, 61-71.
- Cushing, P. E., Brookhart, J. O., Kleebe, H. J., Zito, G., & Payne, P. (2005). The suctorial organ of the Solifugae (Arachnida, Solifugae). *Arthropod Structure & Development*, 34, 397-406.
- Edney, E. B. (1971). The body temperature of tenebrionid beetles in the Namib Desert of southern Africa. *Journal of Experimental Biology*, 55, 253-272.
- Farquharson, F. A. K., Meigh, J. R., & Sutcliffe, J. V. (1992). Regional flood frequency analysis in arid and semi-arid areas. *Journal of Hydrology*, 138, 487-501.
- Fensham, R. J., Silcock, J. L., Kerezszy, A., & Ponder, W. (2011). Four desert waters: setting arid zone wetland conservation priorities through understanding patterns of endemism. *Biological Conservation*, 144, 2459-2467.
- Fraenkel, G., & Rudall, K. M. (1947). The structure of insect cuticles. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B-Biological Sciences*, 134, 111-143.
- Gefen, E., & Ar, A. (2004). Comparative water relations of four species of scorpions in Israel: evidence for phylogenetic differences. *Journal of Experimental Biology*, 207, 1017-1025.
- Gefen, E., & Ar, A. (2005). The effect of desiccation on water management and compartmentalisation in scorpions: the hepatopancreas as a water reservoir. *Journal of Experimental Biology*, 208, 1887-1894.
- Gefen, E., Ung, C., & Gibbs, A. G. (2009). Partitioning of transpiratory water loss of the desert scorpion, *Hadrurus arizonensis* (Iuridae). *Journal of Insect Physiology*, 55, 544-548.
- Gefen, E. (2011). The relative importance of respiratory water loss in scorpions is correlated with species habitat type and activity pattern. *Physiological and Biochemical Zoology*, 84, 68-76.
- Gefen, E., Talal, S., Brendzel, O., Dror, A., & Fishman, A. (2015). Variation in quantity and composition of cuticular hydrocarbons in the scorpion *Buthus occitanus* (Buthidae) in

response to acute exposure to desiccation stress. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology*, 182, 58-63.

Greenstone, M. H., & Bennett, A. F. (1980). Foraging strategy and metabolic rate in spiders. *Ecology*, 61, 1255-1259.

Hadley, N. F., & Hill, R. D. (1969). Oxygen consumption of the scorpion *Centruroides sculpturatus*. *Comparative Biochemistry and Physiology*, 29, 217-226.

Hadley, N. F. (1970). Water relations of the desert scorpion, *Hadrurus arizonensis*. *Journal of Experimental Biology*, 53, 547-558.

Hadley, N. F. (1974). Adaptational biology of desert scorpions. *Journal of Arachnology*, 11-23.

Hadley, N. F., & Quinlan, M. C. (1989). Cuticular permeability of the black widow spider *Latrodectus hesperus*. *Journal of Comparative Physiology B*, 159, 243-248.

Hadley, N. F., Ahearn, G. A., & Howarth, F. G. (1981). Water and metabolic relations of cave-adapted and epigeal lycosid spiders in Hawaii. *Journal of Arachnology*, 215-222.

Hall, R. L., & Hadley, N. F. (1982). Incorporation of synthesized and dietary hydrocarbons into the cuticle and hepatopancreas of the scorpion *Paruroctonus mesaensis*. *Journal of Experimental Zoology*, 224, 195-203.

Hamilton, W. J. (1975). Coloration and its thermal consequences for diurnal desert insects. In: *Environmental physiology of desert organisms* (N. F. Hadley, ed.), 67-89. Dowden, Hutchinson and Ross, London, Stroudsburg, Penn.

Hamilton, W. J. (1975). Coloration and its thermal consequences for diurnal desert insects. *Environmental physiology of desert organisms*, 67-89.

Harrison, J. F., Woods, H. A., & Roberts, S. P. (2012). *Ecological and environmental physiology of insects* (Vol. 3). Oxford University Press.

Hill, R. W., Wyse, G. A., Anderson, M., & Anderson, M. (2018). *Animal physiology* (Vol. 4). New York: Sinauer Associates.

- Houston, J., & Hartley, A. J. (2003). The central Andean west-slope rainshadow and its potential contribution to the origin of hyper-aridity in the Atacama Desert. *International Journal of Climatology: A Journal of the Royal Meteorological Society*, 23, 1453-1464.
- Chown, S. L., Sørensen, J. G., & Terblanche, J. S. (2011). Water loss in insects: an environmental change perspective. *Journal of insect physiology*, 57, 1070-1084.
- Kalra, B., & Gefen, E. (2012). Scorpions regulate their energy metabolism towards increased carbohydrate oxidation in response to dehydration. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology*, 162, 372-377.
- Klüg-Baerwald, B. J., & Brigham, R. M. (2017). Hung out to dry? Intraspecific variation in water loss in a hibernating bat. *Oecologia*, 183, 977-985.a
- Laino, A., Mattoni, C., Ojanguren-Affilastro, A., Cunningham, M., & Garcia, C. F. (2015). Analysis of lipid and fatty acid composition of three species of scorpions with relation to different organs. *Comparative Biochemistry and Physiology Part B: Biochemistry and Molecular Biology*, 190, 27-36.
- Lighton, J., Brownell, P., Joos, B., & Turner, R. (2001). Low metabolic rate in scorpions: implications for population biomass and cannibalism. *Journal of Experimental Biology*, 204, 607-613.
- Lozano-Fernandez, J., Tanner, A. R., Giacomelli, M., Carton, R., Vinther, J., Edgecombe, G. D., & Pisani, D. (2019). Increasing species sampling in chelicerate genomic-scale datasets provides support for monophyly of Acari and Arachnida. *Nature communications*, 10, 1-8.
- Machin, J., O'Donnell, M. J., & Coutchié, P. A. (1982). Mechanisms of water vapor absorption in insects. *Journal of Experimental Zoology*, 222, 309-320.
- Mautz, W. J. (1982). Correlation of both respiratory and cutaneous water losses of lizards with habitat aridity. *Journal of comparative physiology*, 149, 25-30.
- McClain, E., Seely, M. K., Hadley, N. F., & Gray, V. (1985). Wax blooms in tenebrionid beetles of the Namib Desert: correlations with environment. *Ecology*, 66, 112-118.

- Newlands, G. (1978). Arachnida (except Acari). In *Biogeography and ecology of Southern Africa* (pp. 685-702). Springer, Dordrecht.
- Noble-Nesbitt, J. (1970). Water uptake from subsaturated atmospheres: its site in insects. *Nature*, 225, 753-754.
- O'Donnell, M. J. (1977). Site of water vapor absorption in the desert cockroach, *Arenivaga investigata*. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 74, 1757-1760.
- Peel, M. C., Finlayson, B. L., & McMahon, T. A. (2007). Updated world map of the Köppen-Geiger climate classification. *Hydrology and Earth System Sciences* 11: 1633-44.
- Polis, G. A. (Ed.). (1991). *The ecology of desert communities* (Vol. 1). Tucson: University of Arizona Press.
- Prestwich, K. N. (2006). Anaerobic metabolism and maximal running in the scorpion *Centruroides hentzi* (Banks)(Scorpiones, Buthidae). *The Journal of Arachnology*, 34, 351-356.
- Quinlan, M. C., & Hadley, N. F. (1993). Gas exchange, ventilatory patterns, and water loss in two lubber grasshoppers: quantifying cuticular and respiratory transpiration. *Physiological Zoology*, 66, 628-642.
- Rayah, E. A. E. (1970). Humidity responses of two desert beetles, *Adesmia antiqua* and *Pimelia grandis* (Coleoptera: Tenebrionidae). *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 13, 438-447.
- Redmond, J. R. (1955). The respiratory function of hemocyanin in Crustacea. *Journal of cellular and comparative physiology*, 46, 209-247.
- Riddle, W. A. (1978). Respiratory physiology of the desert grassland scorpion *Paruroctonus utahensis*. *Journal of Arid Environments*, 1, 243-251.
- Robertson, H G. (1982). Osmoregulation and temperature effect on water loss and oxygen consumption in two species of african scorpion, *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Physiology*, 71, 605-609.

- Sharma, P. P. et al. (2004). Phylogenomic interrogation of Arachnida reveals systemic conflicts in phylogenetic signal. *Mol. Biol. Evol.* 31, 2963–2984.
- Smidt-Nielsen, K. (2007). Water and osmotic regulation. *Animal Physiology*. 5. New York, USA: Cambridge University Press, s. 328-338.
- Tieleman, B. I., Williams, J. B., Buschur, M. E., & Brown, C. R. (2003). Phenotypic variation of larks along an aridity gradient: are desert birds more flexible?. *Ecology*, 84, 1800-1815.
- Toledo, R. C., & Jared, C. (1993). Cutaneous adaptations to water balance in amphibians. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Physiology*, 105, 593-608.
- Toolson, E. C., & Hadley, N. F. (1977). Cuticular permeability and epicuticular lipid composition in two Arizona vejovid scorpions. *Physiological Zoology*, 50, 323-330.
- Toolson, E. C., & Hadley, N. F. (1979). Seasonal effects on cuticular permeability and epicuticular lipid composition in *Centruroides sculpturatus* ewing 1928 (Scorpiones: Buthidae). *Journal of comparative physiology*, 129, 319-325.
- Wang, W., Liu, G. M., & Zhang, D. X. (2019). Intraspecific variation in metabolic rate and its correlation with local environment in the Chinese scorpion *Mesobuthus martensii*. *Biology Open*, 8, bio041533.
- Warburg, M.R, Shoshana Goldenberg, Ben-Horin (1980). Thermal Effect on Evaporative Water Loss and Haemolymph Osmolarity in Scorpions at Low and High Humidities. *Comparative Biochemistry and Physiology -- Part A: Physiology* 67: 47–57.
- Warburg, M. R., Elias, R., & Rosenberg, M. (2002). The hepatopancreas of *Scorpio maurus fuscus*; seasonal changes in mass and water content as related to gender and oogenesis. *Journal of Zoology*, 256, 479-488.
- Ward, D. (2009). *The biology of deserts*. USA, Oxford University Press Inc., New York
- Willmer, P. G. (1982). Microclimate and the environmental physiology of insects. In *Advances in insect physiology* (Vol. 16, pp. 1-57). Academic Press.

Willmer, P., Stone, G., & Johnston, I. (2009). *Environmental physiology of animals*. John Wiley & Sons.

Withers, P. C., & Smith, G. T. (1993). Effect of temperature on the metabolic rate and evaporative water loss of the scorpion *Urodacus armatus*. *Journal of thermal biology*, 18, 13-18.

Woodman, J. D. (2008). Living in a shallow burrow under a rock: gas exchange and water loss in an Australian scorpion. *Journal of Thermal Biology*, 33, 280-286.

Wright, J. C., & Westh, P. (2006). Water vapour absorption in the penicillate millipede *Polyxenus lagurus* (Diplopoda: Penicillata: Polyxenida): microcalorimetric analysis of uptake kinetics. *Journal of Experimental Biology*, 209, 2486-2494.