

Univerzita Karlova v Praze

Přírodovědecká fakulta

Katedra zoologie



Bakalářská práce

Diverzita štírků (Arachnida: Pseudoscorpiones) Evropy

Diversity of Pseudoscorpions (Arachnida: Pseudoscorpiones) in Europe

Autor bakalářské práce: Jana Kotrbová

Vedoucí bakalářské práce: RNDr. František Šťáhlavský, PhD.

Praha 2012

Ráda bych poděkovala svému školiteli RNDr. Františku Šťáhlavskému PhD. za odbornou pomoc, cenné rady a trpělivost při vedení mé bakalářské práce. Poděkování dále patří i mé rodině, která mně studium umožňuje a plně v něm podporuje.

Prohlášení o původnosti práce

Prohlašuji, že jsem předkládanou bakalářskou práci na téma Diverzita štírků (Arachnida: Pseudoscorpiones) Evropy vypracovala samostatně s použitím citované literatury.

V Praze 27. 8. 2012

Podpis.....

Abstrakt

Cílem této práce je popsat diverzitu štírků (Pseudoscorpiones) v Evropě. Evropa je v rámci řádu štírů nejlépe prozkoumaným kontinentem na světě. To je dáno dlouhodobou tradicí ve výzkumu štírků. Zaznamenáno bylo do roku 2011 v Evropě 755 druhů, kteří se řadí do 14 čeledí. Druhově nejpočetnější je čeleď Neobisiidae (12 rodů, 401 druhů), následují čeledi Chthoniidae (5 rodů, 214 druhů), Chernetidae (8 rodů, 49 druhů), Cheliferidae (9 rodů, 37 druhů), Syarinidae (5 rodů, 13 druhů), Olpiidae (3 rody, 10 druhů), Larcidae (1 rod, 6 druhů), Garypinidae (3 rody, 5 druhů), Atemnidae (2 rody, 5 druhů), Withiidae (1 rod, 4 druhy), Geogarypidae (1 rod, 3 druhy), Cheiridiidae (2 rody, 3 druhy), Garypidae (1 rod, 3 druhy) a Bochicidae (2 rody, 2 druhy). Čeledi Neobisiidae, Chthoniidae, Cheliferidae, Cheiridiidae a Chernetidae se vyskytují téměř po celé Evropě, zbylé čeledi jsou zaznamenány převážně z jižních oblastí Evropy. Rozšíření štírků je ovlivněno mnoha faktory, ať už abiotickými (teplota, vlhkost, nadmořská výška a geologický podklad) nebo biotickými (forézie a vliv člověka). Detailně vliv jednotlivých faktorů bohužel není možné zhodnotit k omezenému počtu studií, které by tuto problematiku analyzovaly.

Štírek, diverzita, klasifikace, fosílie, abiotický faktor, biotický faktor.

Abstract

The aim of this thesis is description of diversity of Pseudoscorpions (Pseudoscorpiones) in Europe. Europe is the best explored continent of the world in the range of the order Pseudoscorpions. This is due to long-term tradition in the research of Pseudoscorpions. There was noted 755 species in Europe until 2011, which are sorted into 14 families. The most numerous family is Neobisiidae (12 genus, 401 species), following families Chthoniidae (5 genus, 214 species), Chernetidae (8 genus, 49 species), Cheliferidae (9 genus, 37 species), Syarinidae (5 genus, 13 species), Olpiidae (3 genus, 10 species), Larcidae (1 genus, 6 species), Garypinidae (3 genus, 5 species), Atemnidae (2 genus, 5 species), Withiidae (1 genus, 4 species), Geogarypidae (1 genus, 3 species), Cheiridiidae (2 genus, 3 species), Garypidae (1 genus, 3 species) and Bochicidae (2 genus, 2 species). The families Neobisiidae, Chthoniidae, Cheliferidae, Cheiridiidae a Chernetidae occur almost in whole Europe, the remaining families are noted mainly from southern areas of Europe. The extension of Pseudoscorpions is influenced by many factors, either abiotic (temperature,

humidity, altitude and geological factor) or biotic (forestry and human influence). In detail it is not possible to evaluate the influence of individual factors due to limited number of studies to analyze this issue.

Pseudoscorpion, diversity, classification, fossils, abiotic factor, biotic factor.

Obsah

1. ÚVOD.....	6
2. CÍLE BAKALÁŘSKÉ PRÁCE.....	7
3. CHARAKTERISTIKA ŠTÍRKŮ A JEJICH FYLOGENETICKÝ VZTAH K OSTATNÍM PAVOUKOVČŮM	8
3.1. Klasifikace a fylogeneze štírků	9
4. CELKOVÉ ROZŠÍŘENÍ A DIVERZITA ŠTÍRKŮ V EVROPĚ	11
5. FOSILNÍ ZÁZNAM ŠTÍRKŮ	18
6. FAKTORY OVLIVŇUJÍCÍ ROZŠÍŘENÍ ŠTÍRKŮ.....	22
6.1. Abiotické faktory	22
6.1.1. Kontinentální drift.....	22
6.1.2. Vliv klimatu.....	23
6.1.2.1. Teplota.....	23
6.1.2.2. Vlhkost	25
6.1.2.3. Nadmořská výška.....	27
6.1.3. Geologický podklad	28
6.2. Biotické faktory.....	30
6.2.1. Forézie.....	30
6.2.2. Vliv člověka.....	31
7. ZÁVĚR.....	33
8. LITERATURA	34
9. PŘÍLOHY	39

1. Úvod

Řád štírů (Pseudoscorpiones) patří mezi starobylé linie suchozemských členovců, z nichž nejstarší byli objeveni ze středního devonu (417-354 mil. let), a to dokonce již se všemi základními morfologickými charakteristikami recentních zástupců tohoto řádu (Schawaller et al. 1991). V současné době reprezentují s 3385 popsányými druhy čtvrtý nejpočetnější řád třídy pavoukoců (Arachnida) a jsou členěni do 439 rodů a 25 čeledí (Harvey 2007, 2008).

Štíři jsou volně žijící predátoři, kteří se vyskytují prakticky ve všech suchozemských biotopech. Nejčastěji žijí v půdě nebo pod kůrou a v dutinách stromů. Můžeme je ale také často nalézt v jeskyních, v hnízdech obratlovců a sociálního hmyzu. Druh *Neobisium maritimum* (Leach, 1817) se vyskytuje dokonce v litorálu mořského pobřeží. Jedná se o poměrně malé živočichy nejčastěji s délkou těla v rozmezí 0,5 mm až 5 mm u dospělých jedinců, přičemž největší druhy mohou dosahovat velikosti až 12 mm (např. *Garypus titanus* Beier, 1961) (Beier 1969). Jejich rozšíření ovlivňuje nejen schopnost úspěšně využívat většinu suchozemských biotopů, ale také tendence některých skupin štírků k foretickému chování. To spočívá v přichycení pomocí makadel k jiným organismům, jako je hmyz, savci či ptáci, díky čemuž se mohou štíři snadněji přemísťovat i na větší vzdálenosti (Zeh a Zeh 1992; Judson 2005). Přestože se jedná o druhově poměrně bohatou skupinu, která může dosahovat lokálně vysokých abundancí (až 900 ex. na m²) (Gabbutt 1967), jsou znalosti o jejich rozšíření a skutečné druhové diverzitě omezené spíše jen na některé lépe prozkoumané oblasti. Což dokazuje i porovnání známé druhové bohatosti jednotlivých kontinentů (Tab. 1). Z tohoto srovnání je patrné, že největší počet druhů je v současné době znám z Evropy, a to i přesto, že nepatří mezi největší kontinenty a do subtropického podnebného pásma zasahuje pouze velmi okrajově. Tento fakt je dán zejména tím, že Evropa je jedna z mála oblastí světa, která se pyšní bohatou a dlouhodobou tradicí ve výzkumu štírků, což se také plně projevuje právě v počtu známých druhů na tomto území. Štíři (Pseudoscorpiones) nicméně i na tomto kontinentu stále patří mezi skupinu živočichů, která není zatím příliš detailně prozkoumána. To je jeden z hlavních důvodů, proč jsem štírky zvolila jako téma své bakalářské práce a pokusila se shrnout znalosti o tomto řádu v Evropě a zjistit, které faktory druhovou diverzitu a rozšíření štírků v Evropě mohou ovlivňovat.

Oblast	Počet druhů	Rozloha (km ²)
Afrika	559	30 343 578
Asie	476	45 036 492
Evropa	755	9 908 599
Severní Amerika	583	24 680 331
Oceánie	367	8 504 256
Jižní Amerika	405	17 815 420

Tabulka 1: Počet druhů štírků v jednotlivých oblastech světa (podle Harveye 2007).

2. Cíle bakalářské práce

Díky faktu, že Evropa patří v současné době k nejlépe prozkoumaným kontinentům, je možné pokusit se na tomto území sledovat obecné trendy v rozšíření jednotlivých skupin štírků a odhalit hlavní faktory, které mohou ovlivňovat rozšíření a diverzitu tohoto řádu.

Cíle této bakalářské práce jsou:

- (i) nastínit obecnou charakteristiku štírků, jejich klasifikaci a vzájemné fylogenetické vztahy
- (ii) porovnat a shrnout diverzitu štírků v Evropě (včetně fosilního záznamu)
- (iii) pokusit se zjistit závislost jednotlivých abiotických a biotických faktorů na rozšíření a diverzitu štírků v Evropě

3. Charakteristika štírků a jejich fylogenetický vztah k ostatním pavoukocům

Štírky můžeme označit jako malé pavoukovce s vejčítým tvarem těla o velikosti 0,5-12 mm, kteří mají pár dvoučlankových klepítek (chelicer), pár klepetovitě modifikovaných makadel (pedipalp) a čtyři páry kráčivých nohou (Weygoldt 1969). Zejména díky klepetovitě modifikovaným makadlům, které slouží k lovu kořisti, jsou na první pohled zdánlivě podobní štírům a v některých starších pracích byly tyto dva řády na základě zjevné podobnosti řazeny do blízké příbuznosti (souhrnně viz Wheeler a Hayashi 1998). Štírci nicméně nikdy nemají zadeček (opisthosoma) členěný jako u štírů na širší (mesosoma) a tenčí (matasoma) část zakončenou telsonem s jedovou žlázou. Také štírci mají (mimo zástupců podřádu Epiocheirata) jedovou žlázu vyvinutou (Harvey 1992). Jejich jedová žláza se ale nachází v jednom nebo obou prstech makadel. Aktivní složky jedu zatím u štírků nejsou známy (Harvey 2011).

Štírci (Pseudoscorpiones) jsou většinou považováni za sesterskou skupinu řádu solifug (Solifugae), se kterými se společně zahrnují do skupiny Haplcnemata (=Apatellata) (van der Hammen 1986; Shultz 1990, 2007). Vzájemná příbuznost obou skupin je založená zejména na některých morfologických podobnostech. Shultz (1990, 2007), který kladl při rekonstrukci fylogenetických vztahů pavoukoců důležitou roli zejména znakům odvozeným z pohybového systému, například uvádí jako hlavní synapomorfní znaky spojující štírky a solifugy zejména dvoučlankové chelicery s dorzolaterálním připojením ke karapaxu, přítomnost rostrsomatu, kráčivé končetiny, jejichž kyčle se dotýkají, přičemž stehno 3. a 4. páru je kratší než patela, která je napojena hlavním pohyblivým kloubem na holeň a tracheální stigmata na ventrální straně 3. a 4. zadečkového článku. Odlišný pohled na vztah mezi těmito dvěma řády nicméně mají Alberti a Peretti (2002), kteří zjistili, že morfologie reprodukčních orgánů a ultrastruktura spermií jsou synapomorfní pro solifugy a roztoče z podřádu Acariformes. Naproti tomu morfologie spermií je mezi solifugami a štírky odlišná. Ultrastruktura spermií štírků je totiž více podobná spermiím štírů (Alberti a Peretti 2002). Možný blízký fylogenetický vztah solifug a některých roztočů navíc v poslední době potvrzují i molekulárně fylogenetické analýzy (Pepato et al. 2010; Arabi et al. 2012).

3.1. Klasifikace a fylogeneze štírků

Štírci jsou čtvrtým nejpočetnějším řádem třídy pavoukoců (Arachnida) s 3385 popsányými druhy, kteří jsou v současné době členěni do 439 rodů a 25 čeledí (Harvey 2007, 2008) (Obr. 1). Důležitým mezníkem v klasifikaci štírků byl systém navržený Chamberlinem (1929, 1930, 1931), jehož klasifikace se s drobnými změnami zachovala až do současné doby. Chamberlin (1929) rozdělil tehdy známé štírky do tří podřádů: Heterosphyronida, Diplosphyronida a Monosphyronida. Přičemž poslední dva navíc patří společně do skupiny Homosphyronida. V rámci skupiny Heterosphyronida Chamberlin (1930) rozeznával 2 čeledi (Dithidae, Chthoniidae), v rámci Diplosphyronida 7 čeledí (Neobisiidae, Syarinidae, Hyidae, Ideoroncidae, Menthidae, Olpiidae, Garypidae) a v rámci Monosphyronida 9 čeledí (Pseudogarypidae, Feaellidae, Pseudocheiridiidae, Cheiridiidae, Sternophoridae, Myrmochernetidae, Chernetidae, Atemnidae, Cheliferidae). Ve stejné době obdobnou klasifikaci navrhl také Beier (1932a, b). Ten rozdělil řád štírků rovněž na tři podřady: Chthoniinea, Neobisiinea a Cheliferinea, které v podstatě odpovídají skupinám rozlišených již dříve Chamberlinem.

Další důležitý předěl ve vyšší klasifikaci štírků a správném pochopení vzájemných fylogenetických vztahů jednotlivých čeledí znamenal zavedení kladistických metod a analýzy rozsáhlého materiálu do té doby známých taxonů na základě 125 morfologických znaků (Harvey 1992). Na základě Chamberlinova rozdělení na tři výše uvedené podřady identifikoval Harvey (1992) 20 morfologických znaků, které dokazují monofyletičnost Fealloidea v rámci Epiocheirata. Ti byli dříve zahrnuti do Monosphyronida Chamberlinem (1931), do Neobisiinea Beierem (1932a), popřípadě „blízko Heterosphyronida nebo někde mezi Heterosphyronida a Diplosphyronida“ podle Weygoldta (1969). Molekulární data nepodporují vztah s Monosphyronida nebo Diplosphyronida, ale naznačují, že Fealloidea ve skutečnosti představují nejbazálnější skupinu štírků (Muriene et al. 2008).

Na rozdíl od několika klasifikací založených čistě na morfologických znacích, máme dnes k dispozici zatím pouze jedinou fylogenetickou analýzu využívající molekulární znaky (Muriene et al. 2008). Výsledky této analýzy zahrnují 79 druhů štírků ze 74 rodů a 22 čeledí a ukazují, že štírci jsou monofyletická skupina, stejně jako mnoho jejich nadčeledí (Fealloidea, Chthonioidea, Cheliferoidea, Sternophorioidea), což ale neplatí pro Neobisioidea a Garypoidea.

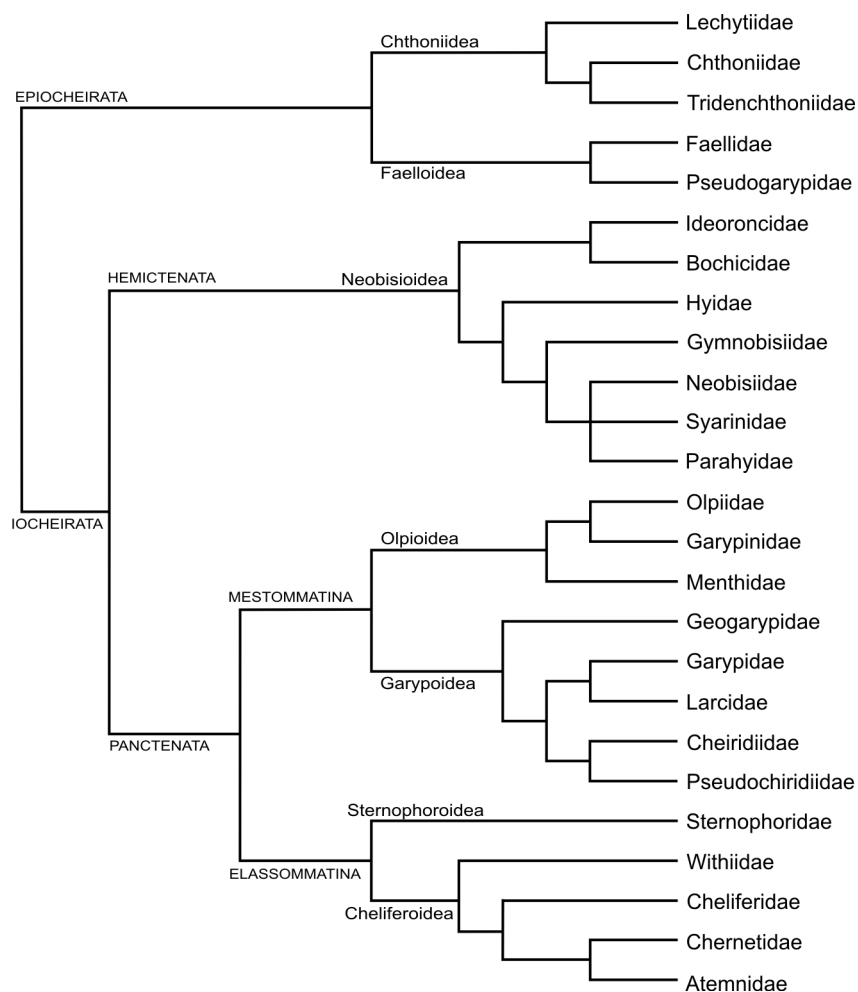
Nadčeleď Chthonioidea je většinou považována za monofyletickou, což potvrzují dosavadní analýzy (Harvey 1992; Muriene et al. 2008), které podporují původní klasifikaci

od Chamberlina (1929, 1931). Samotná čeleď Chthoniidae nicméně pravděpodobně monofyletická není a to nejen na základě morfologických znaků (Harvey 1992), ale i v rámci současných molekulárních analýz, kde to je vyjádřeno parafyleticky se zahrnutím rodů *Lechytia* (Lechytidae) a *Anaulacodithella* (Tridenchthoniidae). Aby se zachovala monofyletičnost čeledi Chthoniidae, je nutné buď synonymizovat čeleď Lechytidae a čeleď Tridenchthoniidae s čeledí Chthoniidae, nebo rozdělit Chthoniidae do několika menších čeledí. Druhá možnost se zdá být praktičtější a bude záviset na rozsáhlejší studii s dalšími druhy a morfologickými daty (Murienne et al. 2008).

Další nadčeleď Neobisioidea nebyla nalezena jako monofyletická v žádné analýze, vždy byla parafyletická (Murienne et al. 2008). Chamberlin (1930, 1931) zahrnul čeledi Garypidae, Olpiidae a Mentidae do parafyletické nadčeledi Garypoidea. Zmíněné tři čeledi byly přijaty později ve většině klasifikací. Později Harvey (1986) oddělil čeleď Garypidae od nadčeledi Garypoidea, neboť nejsou podporováni jako monofyletická skupina.

Nadčeleď Cheiridioidea byla první navržena Chamberlinem (1931). Morfologie jejich končetin se vyznačuje především stejnými femorálními a patelárními klouby na každé noze. Judson (2000) navrhl, aby Cheiridioidea (Cheiridiidae + Pseudocheiridiidae) byla sesterskou skupinou Cheliferoidea.

Nadčeleď Cheliferoidea je popisována v mnoha analýzách. Ve většině z nich představuje monofyletickou skupinu (např. Chamberlin 1931; Harvey 1992). Analýza předložená Harveyem (1992) ukazuje umístění čeledi Withiidae z této nadčeledi jako sesterské skupiny zbývajících čeledí (Atemnidae, Cheliferidae a Chernetidae). Proctor (1993) navrhl vztah mezi čeleděmi Chernetidae a Cheliferidae na základě podobné morfologie spermatoforu. Molekulární data naznačují, že Chernetidae jsou sesterskou skupinou dalších tří čeledí Cheliferidae, Atemnidae a Withiidae (Murienne et al. 2008).



Obrázek 1: Kladogram znázorňující předpokládané příbuzenské vztahy čeledí štírků (podle Harveye 1992).

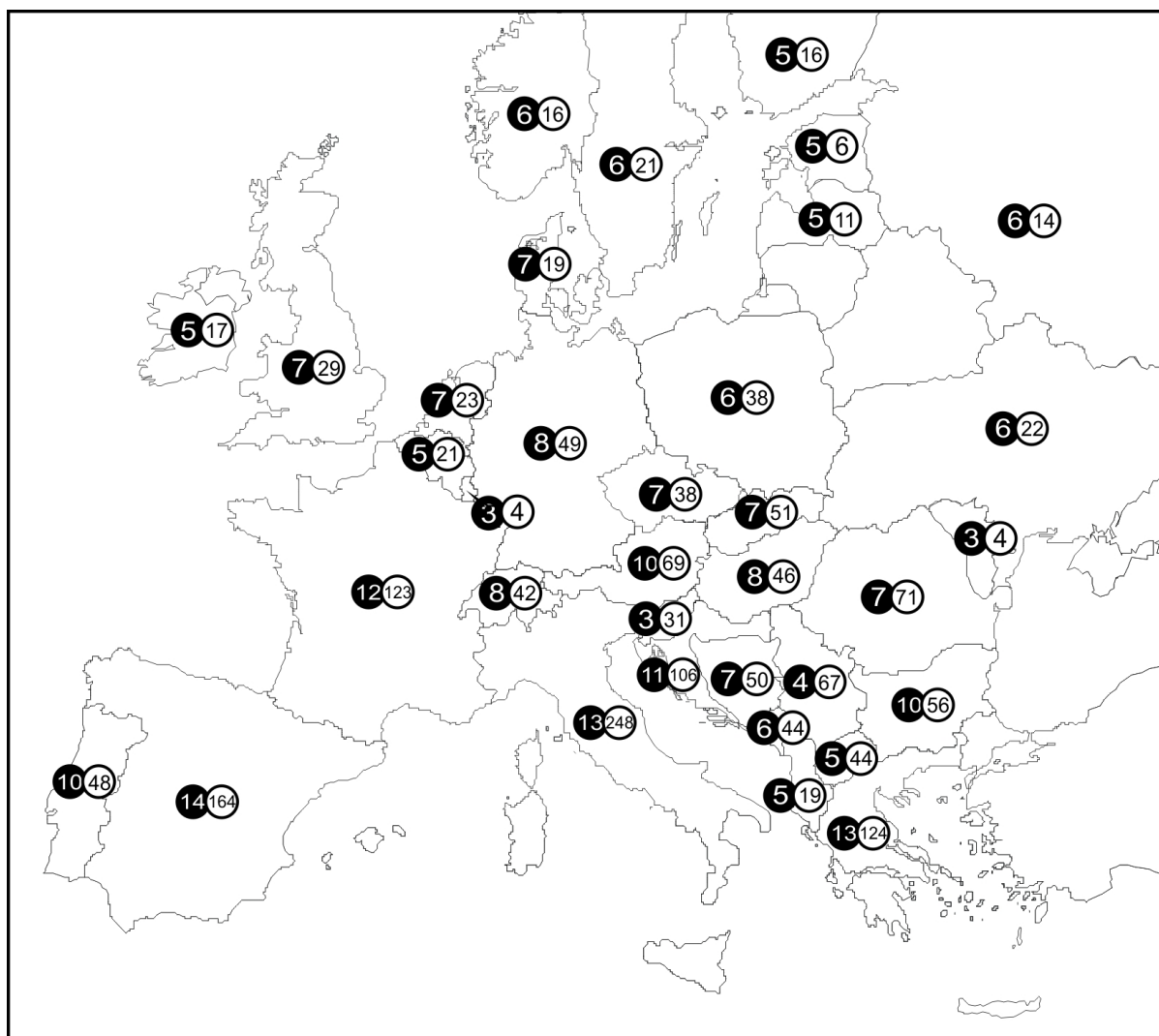
4. Celkové rozšíření a diverzita štírků v Evropě

Jak již bylo zmíněno, Evropa je nejlépe prozkoumaným územím a z tohoto kontinentu je v současné době znám výskyt 755 druhů štírků (Harvey 2011). Tento počet druhů je udáván z území Evropy, které nezahrnuje Turecko, Kypr, asijskou část Ruska a ostrovy, které patří pod evropské státy, ale nacházejí se mimo vlastní Evropu (např. Kanárské ostrovy). Vysoký počet známých druhů v Evropě je dán zejména dlouhodobým působením řady specialistů v jednotlivých státech. Mezi nejaktivnější patřili zejména M. Beier (Rakousko), G. Callaini (Itálie), B.P.M. Čurčić (Srbsko), R.N. Dimitrijevič (Srbsko), G. Gardini (Itálie), J. Hadži (Chorvatsko), J. Heurtault (Francie), L. Koch (Německo), V. Mahnert (Švýcarsko), E. Simon, M. Vachon (Francie), J. Zaragoza (Španělsko), kteří se navíc často věnovali studiu štírků i mimo vlastní Evropu (Harvey 2007).

V Evropě je do současné doby zaznamenáno 14 čeledí s 755 druhy štírků. Jejich početní zastoupení v jednotlivých státech Evropy dokládá Obr. 2.

Čeďed'	Počed rodů	Počed druhů
Neobisiidae	12	401
Chthoniidae	5	214
Chernetidae	8	49
Cheliferidae	9	37
Syarinidae	5	13
Olpidae	3	10
Larcidae	1	6
Garypinidae	3	5
Atemnidae	2	5
Withiidae	1	4
Geogarypidae	1	3
Cheiridiidae	2	3
Garypidae	1	3
Bochicidae	2	2

Tabulka 2: Celkový počet rodů a druhů jednotlivých čeledí v Evropě (podle Harveye 2011).



Obrázek 2: Rozšíření štírků v Evropě. Černý bod vyznačuje počet čeledí a bílý počet druhů vyskytující se v daném státě (podle Harveye 2011 a Christophoryové et al. 2012).

Druhová rozmanitost je vysoká v jižní části Evropy, jak ukazuje Obr. 2, což je způsobeno pravděpodobně příznivým klimatem, rozmanitou geomorfologií v této oblasti, ale především tím, že v těchto zemích nedošlo k zalednění v období Pleistocénu (před 1,8 mil.-10 000 let) a tyto oblasti fungovaly jako glaciální refugia, ve kterých se udržovala druhová a genetická diverzita (např. Hewitt 2004).

Jak bylo výše uvedeno, v Evropě se vyskytuje 14 čeledí štírků, které si jednotlivě v následujícím textu popíšeme. Pro vytvoření přesnější představy o rozšíření jednotlivých čeledí štírků slouží mapy Evropy, přiložené jako obrazové přílohy na konci bakalářské práce.

Druhově nejpočetnější čeledí v Evropě je čeleď Neobisiidae, která tvoří více než polovinu známých taxonů na tomto kontinentu. Jedná se o skupinu štírků s centrem výskytu v holoarktické oblasti, odkud je znám nejvyšší počet druhů (Harvey 2009). Jsou to typičtí obyvatelé půdy, zejména lesních biotopů, případně někdy přecházejí k troglobiontnímu

způsobu života (Beier 1963). Některé druhy z čeledi Neobisiidae, zejména ty v rámci rodů *Acanthocreagris*, *Neobisium*, *Roncocreagris* a *Roncus*, jsou často považovány za relikty, jejichž současné rozšíření je spojeno se starými geologickými událostmi (Zaragoza 2011b). Směrem k severu počet druhů výrazně ubývá (Příloha, Mapa 5), nicméně druh *Neobisium carcinoides* (Hermann, 1804) svým rozšířením může zasahovat až k 65° severní šířky (Kaisila 1949). Nejvyšší diverzita této čeledi je v předpokládaných jižních refugiích, kde je také udáván výskyt endemických druhů štírků, jako například *Neobisium nivale* (Beier, 1929) nebo *Neobisium paucedentatum* (Mahnert, 1982). Tyto druhy jsou vázány na jednu z nejteplejších oblastí Evropy, jihošpanělskou Andalusii (Zaragoza 2006).

Druhou nejpočetnější skupinou štírků v Evropě je čeleď Chthoniidae (Příloha, Mapa 6), která je obdobně jako předchozí čeleď vázána zejména na půdní prostředí především v lesích a řada druhů se opět často adaptuje na jeskynní prostředí. Někteří zástupci vykazují i synantropní způsob života (Legg a Jones 1988; Harvey 2011). Nejsevernější výskyt této čeledi je doložen u druhu *Chthonius tetrachelatus* (Preyssler, 1790), který byl nalezen na skalních stanovištích na jižním pobřeží Finska (Kaisila 1949). Směrem na jih diverzita opět roste a největší je ve státech jižní Evropy. Příkladem může být druh *Chthonius machadoi* (Vachon, 1940), jehož výskyt je vázán především na jižní oblasti Španělska a Portugalska (Zaragoza 2006). Zajímavý je výskyt dvou druhů z rodu *Chthonius* z oblasti střední Evropy. Jedná se o morfologicky velmi podobné druhy *Chthonius fuscimanus* (Simon, 1900) a *Chthonius boldorii* (Beier, 1934). *Ch. fuscimanus* je druhem štírka, jehož výskyt je spíše východní. Záznamy o tomto druhu pochází ze Saska, Moravy, Dolního Rakouska (včetně Vídně), Štýrska a v Itálii je znám z jižních svahů Dolomit. Naopak druh *Ch. boldorii* je spíše západní druh štírka, nalezený v Bavorsku, Švýcarsku, rakouských krajích, jako je Vorarlberg, Severní Tyrolsko, Salcbursko a Korutany. V Itálii rozšíření tohoto druhu obklopuje oblast výskytu štírka *Ch. fuscimanus* (Muster et al. 2004).

Následující skupinou štírků, co do počtu druhů štírků, je čeleď Chernetidae (Příloha, Mapa 2), jejíž zástupci se vyskytují především pod kůrou listnatých i jehličnatých stromů, v kompostech, v půdě, v mechu a někteří jedinci byli nalezeni i v mraveništích (Legg a Jones 1988). I tato čeleď zahrnuje řadu druhů vykazujících jeskynní způsob života, někteří jsou také pravidelnými obyvateli ptačích a savčích hnízd (Legg a Jones 1988; Zaragoza 2006). Mnoho druhů se také vyskytuje synantropně, například *Lamprochernes nodosus* (Schrank, 1803), který se zcela synantropně vyskytuje v severských zemích (Kaisila 1949). Nejseverněji se v rámci čeledi Chernetidae vyskytuje druh *Chernes cimicoides* (Fabricius, 1793) až k 66° severní šířky. Obdobně výrazně na sever zasahuje i *Dendrochernes*

cyrneus (C. L. Koch, 1873), jehož oblast výskytu sahá k 64° severní šířky (Kaisila 1949). Jihoevropské státy jsou touto čeledí obývány hojně, její výskyt v Evropě zasahuje až do oblasti Středozemního moře, kde například na Baleárských ostrovech žije druh *Allochernes pityusensis* (Beier, 1961). Tento druh byl objeven mimo jiné pod kůrou starých olivovníků (Zaragoza 2006).

Další poměrně početnou skupinou štírků v Evropě je čeleď Cheliferidae (Příloha, Mapa 4). Tato čeleď má také dosti široký areál svého výskytu. Zástupcům se daří zejména pod kameny, v mechu a pod kůrou stromů. Někteří štírci z této čeledi vykazují synantropní a foretické chování. Dokladem můžou být nálezy jedinců ve včelích úlech (Zaragoza 2006). Nejseverněji tato čeleď zasahuje svým výskytem až k Severnímu ledovému oceánu, kde byl nalezen druh *Chelifer cancroides* (Linnaeus, 1758) (Kaisila 1949). Příkladem jižně se vyskytujícího štírka je *Hysterochelifer tuberculatus* (Lucas, 1849), který v Evropě a v Africe obývá oblasti středozemní vegetace, kde bývá nejčastěji nalezen v dunách poblíž pláží (Zaragoza 2006).

Jedinci další čeledi Syarinidae (Příloha, Mapa 7) se nejčastěji vyskytují v půdě, spadaném listí, ale několik druhů zalézají také do jeskyní (Zaragoza 2006). Někteří zástupci využívají forézii, jako způsob rozšíření se (Judson 2005). Nejseverněji zasahuje jejich výskyt na území jižního Norska, kde byl nalezen druh *Syarinus strandi* (Ellingsen, 1901). Na jihu Evropy se vyskytuje více štírků této čeledi. Tato skupina už není tak početná jako předchozí, v Evropě čítá 18 druhů. Je tvořena šesti rody, z nichž čtyři jsou považovány za relikty, a to *Microcreagrella*, *Microcreagrina*, *Pseudoblothrus* a *Arcanobisium* (Zaragoza 2011b). Rod *Pseudoblothrus* se vyskytuje mimo jiné v jeskyních na Azorských ostrovech, ve Francii, Itálii, Švýcarsku a Ukrajině. Rod *Microcreagrina* zahrnuje jediný druh *Microcreagrina hispanica* (Ellingsen, 1910) = *maroccana* (Beier, 1930), jehož výskyt je doložen z Maroka, jižního Portugalska, jižního Španělska a z Balkánského poloostrova (Beier 1969). Rod *Arcanobisium* je nedávný objev z provincie Castellón ve Španělsku (Zaragoza et al. 2010; Zaragoza 2011b).

Štírky z následující čeledi Olpiidae (Příloha, Mapa 2) bychom nejčastěji našli ve spadaném listí či pod kameny, výjimečně pod kůrou stromů (Harvey 2011). Tato čeleď se nejseverněji vyskytuje na jihu Francie, kde žije druh *Calocheiridius olivieri* (Simon, 1879) (Harvey 2011). Dalším příkladem této čeledi může být druh *Olpium pallipes* (Lucas, 1849), jehož výskyt se váže na Španělsko, Itálii, Řecko a tropické oblasti v severní Africe.

Jedinci čeledi Garypinidae (Příloha, Mapa 6) se nejčastěji nachází v mediteránních oblastech Evropy. Příkladem může být *Garypinus dimidiatus* (L. Koch, 1837), který se vyskytuje v Itálii, Chorvatsku, Řecku a v některých oblastech Asie, nebo *Solinus hispanus*

(Beier, 1939), který je endemickým druhem pro Španělsko. Naopak nejsevernější výskyt představuje štírek *Amblyolpium dolfusi* (Simon, 1898) z jižní Francie, přesto je rod *Amblyolpium* známý hlavně z tropických oblastí (Harvey 2011).

Další čeleď Larcidae je vázána spíše na suché biotopy s nízkým úhrnem srážek. Většina zástupců z této čeledi dává přednost jižnějším oblastem v Evropě, přesto druh *Larca lata* (Hansen, 1884) je rozšířený téměř po celé Evropě (Příloha, Mapa 4). Z čeledi Larcidae je známo šest druhů rodu *Larca* z Evropy, kteří žijí hlavně v podzemních prostorách v důsledku změny klimatu (Zaragoza 2011). Nejseverněji zasahuje druh *Larca lata*, který se nachází v Lotyšsku a jižním Švédsku (Harvey 2011). Z jižních oblastí Evropy lze jmenovat druhy *Larca fortunata* (Zaragoza, 2005) ve Španělsku nebo *Larca italica* (Gardini, 1983) v Itálii (Harvey 2011). Některé druhy vykazují foretické chování (Judson 2005).

Následuje čeleď Atemnidae (Příloha, Mapa 1), která se nachází ve střední a jižní Evropě. Je zastoupena třemi rody (*Atemnus*, *Diploatemnus* a *Mesatemnus*) a pěti druhy. Někteří štírci z této čeledi také využívají forézii ke svému rozšíření (Judson 2005). Nejseverněji se vyskytuje štírek *Atemnus politus* (Simon, 1878), a to v Ukrajině. Tento druh se však nachází i v subtropických oblastech, jako jsou jih Španělska a Itálie (Harvey 2011).

Čeleď Geogarypidae nejčastěji obývá spadané listí, často se také nachází pod kůrou stromů či pod kameny. Někteří štírci z této čeledi se vyznačují foretickým chováním (Judson 2005). Výskyt Geogarypidae se váže na střední a jižní Evropu (Příloha, Mapa 7), kde je zastoupena jediným rodem *Geogarypus*. Nejseverněji se vyskytuje endemický druh štírka *Geogarypus hungaricus* (Tömösváry, 1882) v Maďarsku. Ze striktně jižních štírků můžeme jmenovat například *Geogarypus nigrimanus* (Simon, 1879), který se nachází hlavně v Řecku, Itálii, Španělsku a Portugalsku (Harvey 2011).

Následující čeledí je čeleď Withiidae. Zástupci se vyskytují převážně pod kameny, ve spadaném listí nebo pod kůrou stromů. V Evropě je tato čeleď zastoupena pouze jedním rodem *Withius*. Štírci se nacházejí jak v severních, tak v jižních částech Evropy (Příloha, Mapa 5). Nejvíce na sever zasahuje svým výskytem druh *Withius piger* (Simon, 1878), a to do Dánska. Přesto bychom mohli tohoto štírka nalézt i v jižních oblastech Evropy, jako je Portugalsko, Španělsko nebo Itálie (Harvey 2011).

Mnoho druhů z další čeledi Cheiridiidae (Příloha, Mapa 3) vykazuje synantropní a foretické chování (Kaisila 1949; Judson 2005), s čímž souvisí jejich nejčastější naleziště v blízkosti obytných domů, jako jsou stáje, stodoly nebo hnízda ptáků žijících poblíž lidí (Legg a Jones 1988). Výskyt čeledi Cheiridiidae v Evropě sahá od jihu až na sever. Zastoupena je dvěma rody *Cheiridum* a *Apocheiridium*. Nejseverněji se vyskytuje štírek

Apocheiridium rossicum (Redikorzev, 1935), jež byl nalezen v Estonsku, Finsku a Rusku. Ve střední a jižní Evropě se hojně vyskytují druhy *Apocheiridium ferum* (Simon, 1879) a *Cheiridium museorum* (Leach, 1817) (Harvey 2011).

Čeď Garypidae se váže na terestrické biotopy a některé druhy se nacházejí v přímořských oblastech. Vyskytuje se na jihu Evropy, kde je zastoupena svým jediným rodem *Garypus* (Příloha, Mapa 3). Představitelé této čeďi také vykazují foretické chování (Judson 2005). Nejsevernější zástupce *Garypus beauvoisii* (Audouin, 1826) se vyskytuje až ve Francii, ale především v subtropických a tropických oblastech, jako je Řecko, Chorvatsko či Itálie (Harvey 2011).

Poslední čeďí je Bochicidae (Příloha, Mapa 1), vyskytující se v Evropě pouze v Portugalsku a Španělsku. Mimo Evropu je čeď rozšířena v nearktickém regionu, zejména Antilách a Mexiku. Výskyt právě na těchto zmíněných místech dokládá původní rozšíření na bývalém kontinentu Laurásie (Zaragoza 2004, 2006; Zaragoza et al.2010). Jedná se zásadně o jeskynní štirky, kteří jsou zastoupeni rody *Troglobisium* (východ Španělska), objeveným téměř před 100 lety a *Titanobochica* (Algrave, Portugalsko), který byl popsán nedávno (Zaragoza 2011a). Zástupci v Evropě jsou pouze dva, a to *Titanobochica magna* (Zaragoza a Reboleira, 2010) a *Troglobisium recovitzai* (Ellingsen, 1912) (Zaragoza et al. 2010; Harvey 2011). První zmíněný byl nalezen v jeskyni Algrave, krasovém pohoří nacházejícím se v Portugalsku (Zaragoza 2004, 2006). Druhý jmenovaný je striktně jeskynní štírek s délkou těla 3,5-5 mm. Vyskytuje se ve Španělsku, hlavně v provinciích Barcelona, Castellón a Taragona, v krasových jeskyních a propastech (Zaragoza 2006). Tento druh zůstává v křehké rovnováze s povětrnostními podmínkami, chemickým a ekologickým systémem, stejně jako spoustu dalších paleo-endemických druhů, se kterými sdílí podzemní biocenózy. *Troglobisium recovitzai* je jediný přežívající z pre-endemických živočichů kolonizujících životní prostředí po tak dlouhou dobu (Zaragoza 2011a).

5. Fosilní záznam štírků

Faktory, které ovlivňují diverzitu a rozšíření štírků působily i v minulosti. Fosilní záznam ukazuje, že některé čeledi v době optimálnějších klimatických podmínek, zejména třetihor, měly v Evropě mnohem větší areály, které zasahovaly výrazně severněji oproti současnému stavu. Mezi nejzásadnější události, které postupně následovaly, patří jednotlivé doby ledové (v období 1,8 mil.-10 000 let) (Záruba 2012). Zejména při poslední době ledové (zhruba před 10 000 lety), kdy došlo k výraznému zalednění rozsáhlé části severní Evropy, bylo velmi ovlivněno tehdejší rozšíření štírků v Evropě. V horách střední Evropy, které byly pokryté ledovci, byly některé podzemní formy do značné míry zničeny (Beier 1969). Ale to, že kdysi existovaly, ukazuje například izolovaný výskyt pozemních štírků druhu *Pseudoblothrus strinatii* (Vachon, 1954) z vápencových Alp severního Švýcarska, kteří buď přežili doby ledové nebo u nich mohlo docházet k rychlé speciaci po ústupu ledovce (Beier 1969). Dalším příkladem změny evropské diverzity v prostoru a čase je objev rodů *Titanobochica* z jižního Portugalska a *Troglobisium* ze Španělska. Tento objev zdůrazňuje význam Pyrenejského poloostrova jako refugia pro starobylé linie členovců převážně laurasiánského původu. Toto útočiště funguje dodnes a omezuje se na krasové oblasti ve východním Španělsku (Zaragoza et al. 2010).

Kvalitní fosilní záznam by mohl pomoci ukázat, jaké bylo rozšíření štírků v minulosti a případně jaké důsledky mohly na změnu areálu působit. Nejbohatší fosilní záznam v současné chvíli máme v rámci třídy pavoukovců k dispozici u řádu pavouků (979 fosilních taxonů). Další dvě lépe zdokumentované skupiny jsou roztoči z podřádu Actinotrichida (283 fosilních taxonů) a štíři (111 fosilních taxonů) (Dunlop et al. 2008). Dnes je známo 40 fosilních taxonů štírků (Harvey 2011). Nejstarší doklad tohoto řádu patří mezi jedny z nejstarších suchozemských fosilií vůbec a pochází ze Středního devonu (417-354 mil. let). Přičemž tento popsaný fosilní druh *Dracochela deprehendor* (Schawaller, Sudar a Bonamo, 1991) (Dracochelidae), který byl nalezen pouze v USA má již veškeré typické znaky řádu štírků. Tento druh, pro který byla později vytvořena vlastní čeleď Dracochelidae, vykazuje zejména znaky nadčeledí Chthonioidea a Neobisioidea. Má stejně jako zástupci těchto nadčeledí hladkou kutikulu a poměrně velké chelicery (Schawaller et al. 1991; Judson 2012). Dospělci u tohoto druhu zatím nejsou známi a popis tohoto druhu byl založen na znacích tritonymf a protonymf. Zvláště významným znakem tohoto taxonu je existence galey. Její přítomnost i u tohoto nejstaršího druhu štírka totiž dokazuje, že štírci využívali hedvábí už v tomto časném období (Schawaller et al. 1991; Judson 2012). Další velmi staré doklady

štírků pocházejí z druhohor (mezozoika), kam jsou datovány nálezy tří druhů štírků *Amblyolpium burmiticum* (Cockerell, 1920) (Garypinidae), *Electrobisium acutum* (Cockerell, 1917) (Cheiridiidae) a *Heurtaulia rossiorum* (Judson, 2009) (Cheliferidae). Tyto druhy jsou již zařazeny do recentně rozlišovaných čeledí a první z nich dokonce do recentního rodu. V případě druhu *Heurtaulia rossiorum* jde o doložení výskytu zástupce čeledi Cheliferidae v oblasti západní Francie již z období svrchní křídý (Judson 2000, 2009). Nejrozsáhlejší dokladový materiál fosilních druhů pochází z období třetihor (65-1,7 mil. let) zejména z jantarů a to z oblastí kolem Baltského moře, Rumunska, Řecka, Mexika, Číny a Dominikánské republiky. Z období třetihor na území Evropy tak máme díky baltským jantarům doloženy tyto čeledi: Chthoniidae, Tridenchthoniidae, Pseudogarypidae, Neobisidae, Garypinidae, Geogarypidae, Cheiridiidae, Atemnidae, Cheliferidae, Chernetidae a Withiidae (Tab. 3) (Harvey 2011).

Čeledi Atemnidae, Garypinidae a Geogarypidae se v období eocénu (před 55-35 mil. let), v době poměrně vysokých teplot, vyskytovaly jak v jižní Evropě, tak v severních částech Evropy. Fosilní záznam zmíněných čeledí je z Litvy a Geogarypidae má fosilní záznam navíc i z Polska (Harvey 2011; Hewitt 2004). Během dob ledových se výskyt těchto čeledí omezil pouze na jižní oblast Evropy. Z toho můžeme usuzovat, že zástupci jsou vázáni opravdu jen na teplé podnebí.

Naopak čeledi Neobisiidae, Cheliferidae, Chernetidae, Chthoniidae, Cheiridiidae a Withiidae obývaly celou Evropu. Jak v období třetihor (eocénu), tak i v současné době jejich areál rozšíření zasahuje od jihu až na sever Evropy. Fosilní záznamy těchto čeledí pocházejí hlavně z Litvy a jeden fosilní štírek z čeledi Cheliferidae je znám také z Francie. Jedná se především o čeledi nenáročné na podmínky prostředí, zahrnující zástupce vyskytující se mnohdy kosmopolitně (Harvey 2011). Tudíž mnoho jedinců muselo nějakým způsobem přežít jednotlivé doby ledové, které se v minulosti udály. Spousta druhů štírků, stejně jako ostatní organismy, přežívala v oblastech jižních glaciálních refugií, jako byl Pyrenejský, Apeninský a Balkánský poloostrov. Po ústupu ledovce na konci poslední doby ledové (před 10 000 lety) se štírci šířili z těchto glaciálních refugií směrem na sever (Hewitt 2004).

K významným fosilním záznamům na území Evropy řadíme i čeledi, které se již v Evropě nevyskytují. Jedná se o čeledi Tridenchthoniidae a Pseudogarypidae. V současnosti bychom čeled' Pseudogarypidae našli pouze v Severní Americe a Austrálii. Čeled' Tridenchthoniidae se v dnešní době vyskytuje v Jižní i Severní Americe, Oceánii, Africe a Asii. Záznam o jejich výskytu v Evropě pochází z období třetihor (eocén) a jak bylo výše zmíněno, jedná se o období velmi teplého klimatu v rámci celého kontinentu. Zástupci těchto čeledí byli

nalezení v Litvě a další záznam z čeledi Pseudogarypidae pochází z Ruska (Tab. 3) (Harvey 2011).

Nejpočetnější zastoupení fosilních druhů štírků se nachází v Litvě, jak ukazuje níže uvedená tabulka (Tab. 3). Nejvíce nálezů v této zemi je zastoupeno čeleděmi Cheliferidae a Neobisiidae. Zcela výjimečně byly fosílie nalezeny na území jiných států. V Polsku byl objeven druh *Geogarypus gorskii* (Henderickx, 2005) (Geogarypidae), v Rusku to byl druh *Pseudogarypus pangaea* (Henderickx, 2006) (Pseudogarypidae) a ve Francii byl nalezen druh *Heurtaultia rossiorum* (Cheliferidae) (Tab. 3).

Fosilní záznam umožňuje nejen doložit výskyt některých skupin štírků v oblastech, kde již v současné době nežijí, ale umožňuje v některých případech doložit schopnost forézie (šíření pomocí jiných živočichů) již před více než 40 miliony let. Takovéto chování je v současné době poměrně hojně rozšířené u některých druhů štírků zejména z čeledí Ttridechthoniidae, Lechyiidae, Syarinidae, Geogarypidae, Larcidae, Sternophoridae, Cheiridiidae a celé nadčeledi Cheliferoidea (Beier 1948; Aguiar a Bührnheim 1998; Poinar et al. 1998). Forézie se nejspíš u štírků vyvinula, aby jim umožnila obsazení ojedinelých stanovišť a rozptýlení do jiných oblastí. Tato schopnost není u řady recentních skupin doložena, nicméně tento typ chování může být doložen alespoň v případě fosilních druhů, jako se to povedlo například u druhu *Garypinus electri* (Beier, 1937) (Garypinidae), který byl nalezen přichycený k noze velké mouchy z Baltského jantaru (Judson 2005). Fosilní štírci byli v třetihorních baltských a dominikánských jantarech nalezeni ve spojení s různými skupinami hmyzu, jako jsou brouci (Coeloptera), dvoukřídlí (Diptera), blanokřídlí (Hymenoptera), motýli (Lepidoptera) a chrostíci (Trichoptera) (Poinar et al. 1998; Judson 2005). Zřejmě se jednalo o forézii, a tato schopnost jistě umožnila alespoň některým skupinám efektivněji reagovat na změny prostředí.

Stát	Období		Čeleď	Druh
Litva	Kenozoikum	eocén	Atemnidae	<i>Progonatemnus succineus</i>
			Garypinidae	<i>Garypinus electri</i>
			Geogarypidae	<i>Geogarypus macrodactylus</i>
				<i>Geogarypus major</i>
			Cheiridiidae	<i>Cheiridium hartmanni</i>
			Cheliferidae	<i>Dichela berendtii</i>
				<i>Dichela gracilit</i>
				<i>Dichela granulatus</i>
				<i>Dichela serratidentatus</i>
				<i>Electrochelifer bachofeni</i>
				<i>Electrochelifer balticus</i>
				<i>Electrochelifer groehni</i>
				<i>Electrochelifer mengei</i>
				<i>Electrochelifer rapulitarsus</i>
				<i>Chelifer ehrenbergii</i>
				<i>Pycnochelifer kleemanni</i>
			Chernetidae	<i>Oligochernes bachofeni</i>
			Chthoniidae	<i>Oligochernes wigandi</i>
				<i>Chthonius mengei</i>
				<i>Chthonius pristinus</i>
			Neobisiidae	<i>Neobisium esxstinctum</i>
<i>Neobisium henderickxi</i>				
<i>Microcreagris koellnerorum</i>				
<i>Roncus succineus</i>				
Pseudogarypidae	<i>Pseudogarypus extensus</i>			
	<i>Pseudogarypus hemprichii</i>			
	<i>Pseudogarypus minor</i>			
Tridenchthoniidae	<i>Chelignathus kochii</i>			
Withiidae	<i>Beierowithius sieboldtii</i>			
Polsko	Kenozoikum	eocén	Geogarypidae	<i>Geogarypus gorskii</i>
Rusko	Kenozoikum	eocén	Pseudogarypidae	<i>Pseudogarypus Pangea</i>
Francie	Mezozoikum	spodní křída	Cheliferidae	<i>Heurtaulia rossiorum</i>

Tabulka 3: Fosilní nálezy štírů v Evropě z daného časového období.

6. Faktory ovlivňující rozšíření štírků

Faktory, které mají různý podíl na rozšíření štírků nejen v Evropě, ale i v celém světě, lze obecně rozdělit na abiotické a biotické.

6.1. Abiotické faktory

K abiotickým faktorům patří zejména kontinentální drift, vliv klimatu a geologický podklad. S vlivem klimatu však souvisí další faktory, které se řadí mezi abiotické, a to je teplota, vlhkost a nadmořská výška.

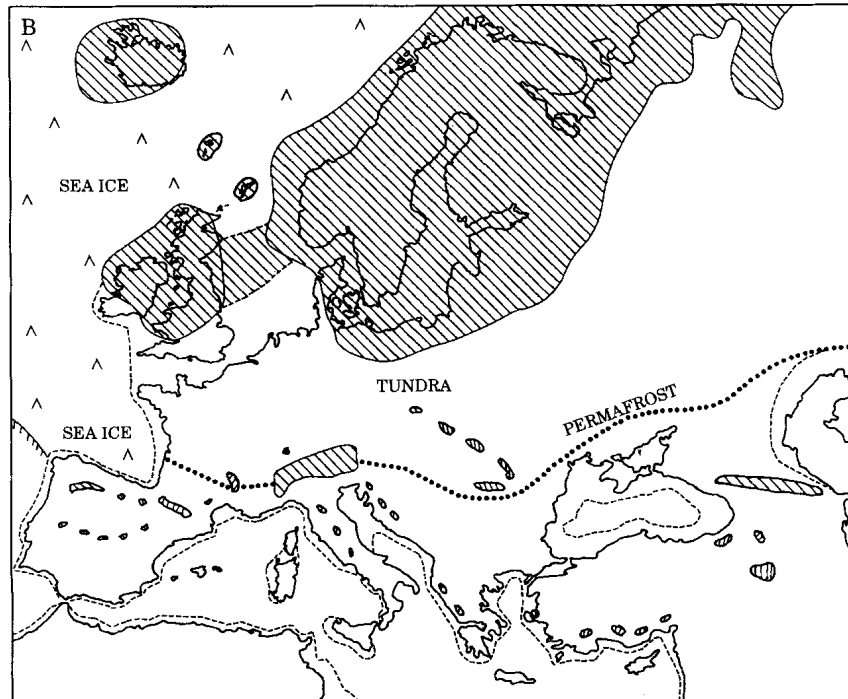
6.1.1. Kontinentální drift

Kontinentálním driftem nebo také pohybem kontinentů se jako první zabýval německý geofyzik Alfred Wegener, který vysvětlil vznik kontinentů rozpadem původního superkontinentu Pangea. Tento pradávňý kontinent se rozdělil v průběhu druhohor na severní Laurasii a jižní Gondwanu. Tyto dvě části se postupně dělily na jednotlivé kontinenty tak, jak je známe v dnešní době. Z Laurasie vznikla současná Severní Amerika, Evropa a Asie, z Gondwany potom Jižní Amerika, Afrika, Indie, Austrálie a Antarktida. Na rozšíření štírků se kontinentální drift pravděpodobně projevil stejně jako u řady jiných skupin živočichů především oddělením Ameriky od Evropy (před 58 mil. let) a částečným propojením Evropy s Afrikou (před asi 50 mil. let) (Hewitt 1999, 2004; Zaragoza 2010).

Dobrým příkladem vlivu kontinentálního driftu je diverzita čeledi Bochicidae s rody *Troglobisium* a *Titanobochica*, které jsou zastoupeny druhy *Troglobisium recovitzai* a *Titanobochica magna*. Tato čeleď se v Evropě vyskytuje pouze ve Španělsku (*Troglobisium recovitzai*) a Portugalsku (*Titanobochica magna*), jinde v Evropě ji nenajdeme. Ve světě rozsah čeledi Bochicidae sahá od Texasu přes Mexiko až po Jižní Ameriku, kde se především nachází od Antil k Venezuele, Guyaně a Brazílii (Zaragoza 2004, 2006; Zaragoza et al. 2010). Důvodem takového rozšíření je pravděpodobně výskyt těchto štírků na pradávňém kontinentu Laurasii, který se nacházel na severní polokouli. Po rozpadu tohoto kontinentu se štírci rozšířili pouze ze Severní Ameriky do Střední Ameriky, v Evropě zůstali vázání na původní stanoviště. Důkazem tohoto faktoru může být také čeleď Larcidae, jejíž rod *Larca* byl nalezen v Severní Americe a Evropě. Evropu zastupuje šest druhů tohoto rodu, *Larca hispanica* (Beier, 1939), *Larca spelaea* (Beier, 1939) ze Španělska a *Larca lata* z Dánska, jižního Švédska, Lotyšska, Polska, České republiky, Slovenska, Německa, Nizozemska, Rakouska, Velké Británie, Bulharska a Rumunska (Beier, 1969), dále *Larca bosselaersi*

(Henderickx a Vets, 2002) z Řecka, *Larca fortunata* ze Španělska a *Larca italica* z Itálie (Harvey 2011).

6.1.2. Vliv klimatu



Obrázek 3: Evropa v období poslední doby ledové, před 10 000 lety. Kontinentální ledovec - šrafované oblasti, pokles hladiny moře - čárkovaná linie, hranice Permafrostu - tečkovaná linie (převzato z Hewitt 1999).

V minulosti hrála změna klimatu významnou roli v rozšíření veškerých živočichů na Zemi, tudíž samozřejmě ovlivnila i rozšíření štírků. Největší změny v rozšíření štírků v Evropě nastaly po ústupu ledovce na konci poslední doby ledové (Obr. 3). Štírci se rozšířili z teplého jihu Evropy směrem na sever do původně zaledněných oblastí, pravděpodobně z oblastí jednotlivých refugií. Hlavní tři refugia v rozšíření štírků vedla z Pyrenejského poloostrova, z Apeninského poloostrova a z Balkánského poloostrova směrem na sever (Hewitt 2004).

Jak bylo výše uvedeno, s tímto abiotickým faktorem souvisí teplota, vlhkost a nadmořská výška.

6.1.2.1. Teplota

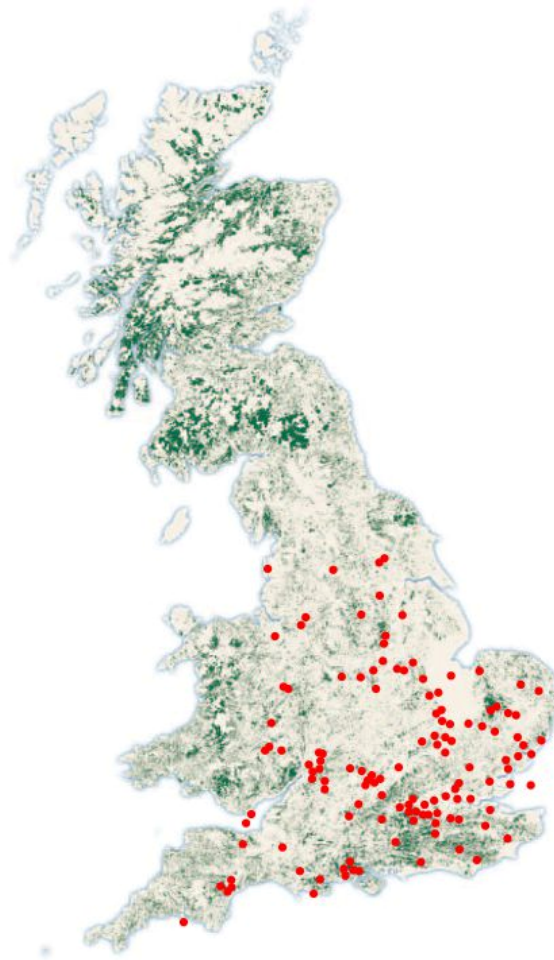
Teplota je základním faktorem, který ovlivňuje rozšíření štírků na celém světě. Úzce souvisí se zeměpisnou šířkou, s níž se rozšíření také výrazně mění. Štírci zpravidla inklinují

k vyšším teplotám. Díky tomu počet druhů štírků roste od severu k jihu (Obr. 2), neboť obecně se teplota směrem na jih zvyšuje.

Druhově méně početné čeledi v Evropě (Atemnidae, Bochicidae, Garypidae, Garypinidae, Geogarypidae, Olpiidae) jsou vázány na teplé jižní státy. Přímý vliv teploty na rozšíření je dobře patrný mimo jiné například u čeledi Atemnidae (Příloha, Mapa 1), kde je patrný recentní výskyt pouze v jižní části Evropy. V minulosti, zejména v období eocénu, nicméně žili zástupci Atemnidae i dále na severu. Důvodem bylo teplé klima téměř po celém kontinentu až do dob ledových, kdy zalednění především severních oblastí znemožnilo výskyt jednotlivých druhů na těchto místech (Harvey 2011).

Jedním z nejteplejších míst Evropy je jihošpanělská oblast Andalusie. Vysoká druhová diverzita je patrná zejména v jižních oblastech, což se projevuje vysokým počtem endemických druhů v rámci těchto míst. Tato vysoká diverzita je dokládána zejména během intenzivnějších studií, kdy například Marquéz et al. (2011) v rámci Andalusie našli celkem 5 druhů rodu *Neobisium* a 8 druhů rodu *Chthonius*. Přičemž řada těchto druhů je pro Andalusii endemická nebo jsou jejich areály rozšířeny, jako v případě *Chthonius machadoi* a *Microcreagrina hispanica*, vázány na teplé oblasti jižního Španělska (Zaragoza 2006; Harvey 2011) a severní Afriku (Harvey 2011). Naopak nejsevernější výskyt představuje druh *Chelifer cancroides* (Cheliferidae), jehož výskyt zasahuje díky jeho synantropnímu způsobu života až k pobřeží Severního ledového oceánu (Kaisila 1949). Další pouze severní rozšíření, konkrétně v centrální až jižní části Skandinávie, je patrné u rodu *Microbisium*, konkrétně u druhu *Anthrenochernes stellae* (Lohmander, 1939).

U druhově početných čeledí štírků je dobře patrný výskyt v rámci celé Evropy. Jako příklad můžeme uvést čeleď Chernetidae. Řada druhů této čeledi má velké areály rozšíření po celém území Evropy (Harvey 2011). Přesto bychom našli největší diverzitu opět v teplejších oblastech (Příloha, Mapa 2). U široce rozšířených druhů, jako například u *Chernes cimicoides* můžeme navíc sledovat zvyšující se počet lokalit směrem k jihu i na poměrně malém území, což může být dobře dokumentováno v rámci Velké Británie. Tento druh žije pod kůrou stromů, především v rámci zapojených lesních porostů (Beier 1969). Ve Velké Británii se nicméně vyskytuje pouze v teplejší jižní polovině souostroví (Legg a Jones 1988) a nedosahuje severněji položených lesů (Obr. 4).



Obrázek 4: Znamé rozšíření štírka *Chernes cimicoides* (Chernetidae) ve Velké Británii (upraveno podle Legg a Jones 1988).

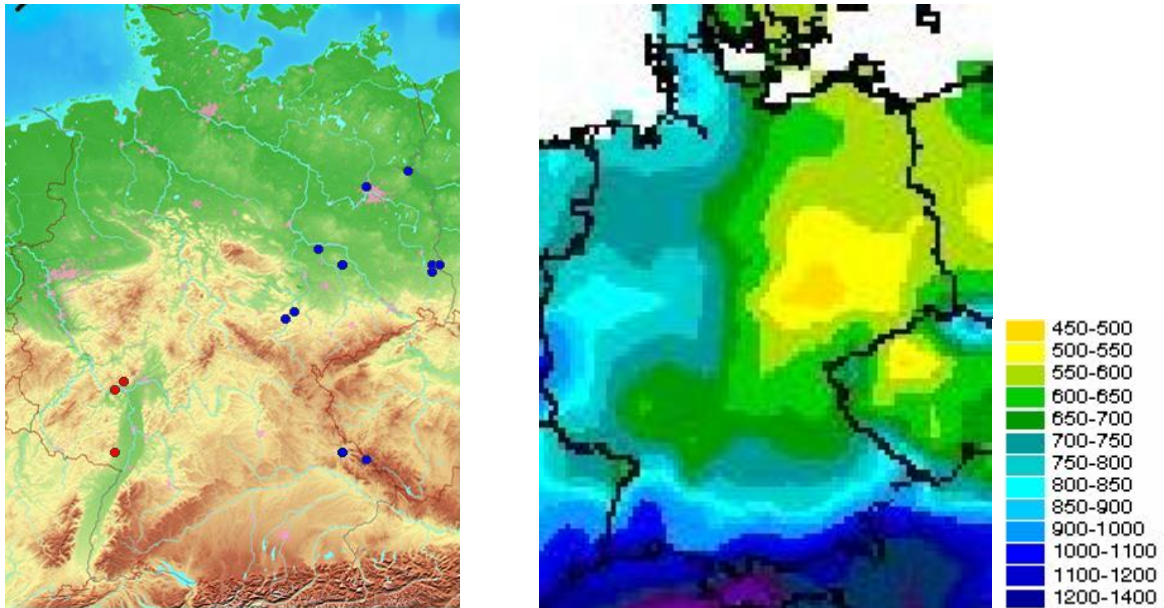
6.1.2.2. Vlhkost

Vlhkost vzduchu je vyjádřena množstvím vodní páry v daném množství vzduchu. Je to jeden z faktorů, který výrazně ovlivňuje podnebí a počasí v dané oblasti. V této bakalářské práci je na tento abiotický faktor nahlíženo dvěma pohledy. První je zaměřen na druh a vlhkost substrátu, ve kterém se štírky vyskytují. Druhý pohled se týká množství srážek na daném území.

Mezi místa, ve kterých bychom mohli štírky najít, patří například hrabanka, dutiny stromů, pod kameny, louky, vřesoviště, bažiny, mech, pod kůrou stromů, jeskyně. Důležitá však je vlhkost substrátu na daném stanovišti, na kterém se daný druh štírka vyskytuje. Některé druhy vyhledávají místa s velmi vlhkým substrátem, některé naopak místa sušší, avšak tuto problematiku nelze zatím vzhledem k omezenému množství konkrétních údajů příliš zobecnit. Jedny z mála prací, které uvádí konkrétní hodnoty vlhkosti substrátu se týkají výskytu štírků v dutinách stromů (Šťáhlavský 2001; Christophoryová 2010). Z těchto údajů je

zřejmě, že některé druhy štírků dávají v dutinách stromů přednost vlhčímu substrátu, který zpravidla obsahuje více než 50% vody. Mezi takové druhy patří zejména *Mundochthonius carpaticus* (Beier, 1971), *Neobisium carcinoides*, *Dinocheirus panzeri* (C.L. Koch, 1837), *Chthonius fuscimanus*, *Neobisium fuscimanum* (C.L. Koch, 1843) nebo *Pselaphochernes scorpioides* (Hermann, 1804). Naopak mezi druhy preferující substrát v dutinách stromů suchý, který se vyznačuje menším než 50% podílem vody, lze zařadit druhy *Chthonius tetrachelatus*, *Allochernes wideri* (C.L. Koch, 1843), *Neobisium sylvaticum* (C.L. Koch, 1835) nebo *Cheiridium museorum* (Šťáhlavský 2001; Christophoryová 2010).

Co se týče množství srážek, je tento faktor místo od místa proměnlivý a závislý na místním podnebí a počasí. Obecně vzato, čím větší nadmořská výška, tím více srážek. Přestože se v rámci rozšíření jednotlivých druhů štírků v Evropě vlivu tohoto faktoru zatím nevěnovala pozornost, zdá se, že alespoň v některých případech může mít množství srážek na rozšíření štírků vliv. Mezi čeleděmi vyskytujícími se především v oblastech s vysokým množstvím srážek patří zejména čeledi Neobisiidae a Chthoniidae, které se vyskytují hlavně v lesní půdní hrabance. Přesto bychom mezi jednotlivými zástupci našli štírky vyhledávající spíše místa s menším množstvím srážek. Z celkového známého rozšíření by se patrně mohlo jednat například o štírka *Neobisium erythroductylum* (L. Koch, 1873), který je z oblasti Německa znám z oblastí s menším množstvím srážek (Obr. 5). Naproti tomu druh *Chthonius tuberculatus* (Hadži, 1937) se pravděpodobně vyskytuje spíše v oblastech s větším množstvím srážek (Obr. 5) (www.spiderling.de/arages/index2.htm).



Obrázek 5: Porovnání známého rozšíření štírků a průměrných srážek za rok (v mm) v Německu. Modře vyznačené rozšíření představuje štírka *Neobisium erythroductylum*, červeně vyznačené rozšíření představuje druh *Chthonius tuberculatus*.

Díky dobře prozkoumaným oblastem ve Španělsku můžeme jako další z čeledí vázajících se na malé množství srážek jmenovat Larcidae, a to především zástupce *Larca fortunata* a *Larca lucentina* (Zaragoza, 2005), kteří se vyskytují pouze poblíž východního pobřeží Španělska v oblastech Valencia a Murcia, patřících mezi místa s nejmenšími srážkami v celé Evropě (Zaragoza 2006). Jediný druh rodu *Larca*, jež zasahuje výrazně na sever je *Larca lata*. Ten je zejména v severnějších částech svého rozšíření vázaný na dutiny stromů a vždy se také jedná o typ dutin s velmi suchým substrátem (Ducháč 1993; Šťáhlavský 2011).

6.1.2.3. Nadmořská výška

Nadmořská výška je abiotickým faktorem, který udává výškový rozdíl určitého místa a hladiny moře. Je udávána v metrech nad mořem (m. n. m.). Velmi ovlivňuje rozšíření organismů na zemi, a to tak, že s rostoucí nadmořskou výškou obecně počet druhů klesá. Na druhou stranu však počet endemických druhů stoupá. Štírci se podle tohoto faktoru mohou vyskytovat, v závislosti na rozdělení zemského povrchu v rámci morfometrických typů reliéfu, ve vysokých horách, vrchovinách, pahorkatinách nebo rovinách.

Někteří štírci se vyskytují od rovin až po vysoké hory, jako příklad můžeme uvést velmi rozšířené čeledi Neobisiidae, Chthoniidae a Chernetidae, které jsou nenáročné na podmínky a najdeme je téměř všude. Přesto ale většinu štírků najdeme spíše v níže položených oblastech, jako jsou roviny a pahorkatiny. Výjimkou jsou však štírci žijící pouze v horách, jako jsou některé endemické druhy z rodů *Chthonius*, *Neobisium* a *Roncus*.

Diverzita a rozšíření těchto skupin štírků je patrná zejména v Alpách. Z oblasti Alp je známo 16 druhů štírků z rodu *Chthonius*, 8 druhů z rodu *Neobisium* a 5 druhů z rodu *Roncus* (Gardini 2000; Mahnert 2009). Zajímavým příkladem jsou někteří zástupci z čeledi Chthoniidae, Chernetidae a Neobisiidae, kteří svým výskytem od nižších poloh překonávají i nadmořskou výšku 2 200m. Takovým příkladem může být *Chthonius hispanus*, *Ch. tetrachelatus* a *Ch. dacnodes* (Chthoniidae), z čeledi Chernetidae pak *Allochernes wideri*, z čeledi Neobisiidae lze jmenovat *Neobisium jugorum*, *N. nivale* a *Roncus microphthalmus* (Daday, 1889) (Beron 2002).

V přímořských oblastech, kde je nízká nadmořská výška, je diverzita štírků vázána hlavně na pobřeží. Dobrým příkladem jsou například druhy vyskytující se ve Velké Británii, jako je *Neobisium carpenteri* (Kew, 1910), *Chthonius kewi* (Gabbutt, 1966), *Dactylochelifer latreillei* (Leach, 1817) a *Neobisium maritimum* (Legg a Jones 1988). Další pobřežní druhy štírků můžeme nalézt ve Španělsku. *Troglobisum recovitzai* a *Cheirochelifer bigoti* (Heurtault, 1981) byli v prozkoumaném východním Španělsku nalezeni pouze na pobřeží oblastí Catalonia a Valencia (Harvey 2011).

6.1.3. Geologický podklad

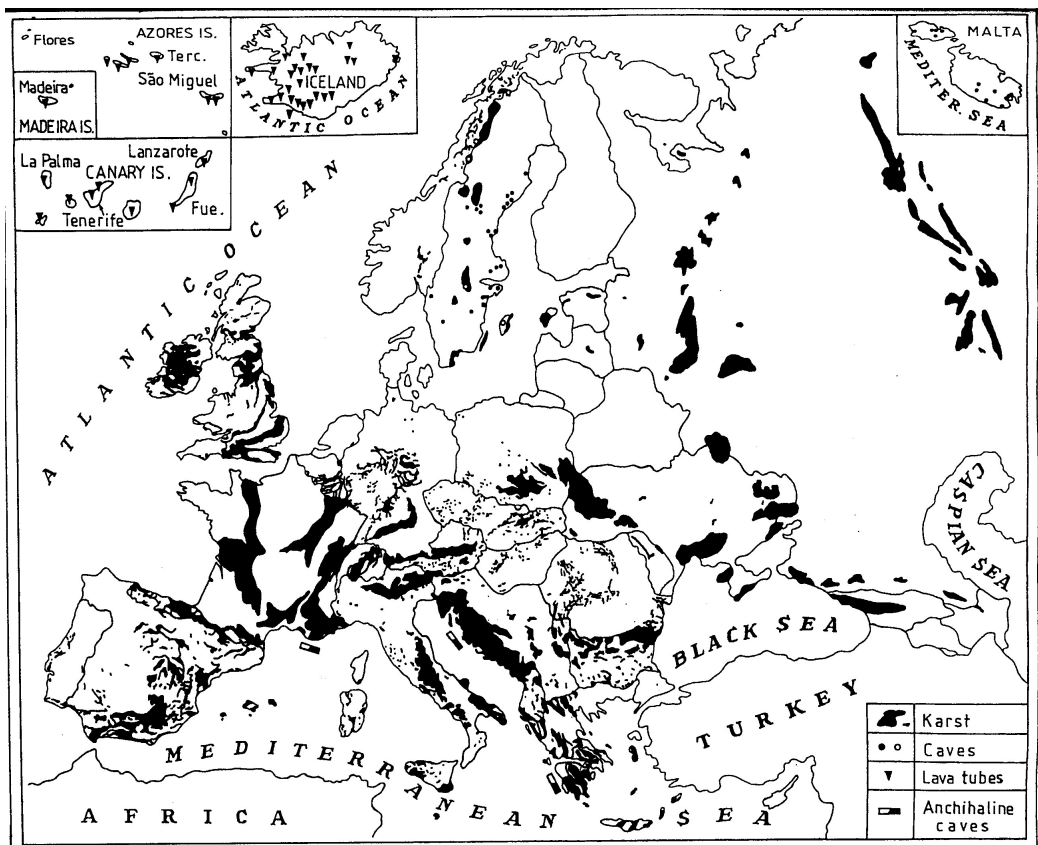
Řada půdních živočichů je přímo závislá na geologickém podkladu a obsahu specifických látek v půdě. Nejvýznamnějším takovým vlivem je obsah vápenatých látek v půdě či potravě na druhové spektrum měkkýšů (např. Juříčková et al. 2008). Štírci nicméně jakožto predátoři bez vápenaté schránky takovýmito potřebám zdánlivě nepodléhají. Ukazuje se však, že na diverzitu a rozšíření štírků mají velký vliv zejména krasové oblasti, v rámci kterých dochází k přechodu k troglobiontnímu způsobu života a k diferenciaci nových druhů a jeskynní systémy tak často výrazně obohacují lokální faunu štírků. Nejvíce prozkoumanými a druhově nejbohatšími státy Evropy v rámci výskytu druhů štírků v jeskyních jsou Itálie, Španělsko a státy bývalé Jugoslávie. Velká druhová diverzita v krasových oblastech těchto států je dána zejména jejich velikostí a pozicí v jižní části Evropy, kde mohl být vliv zalednění během dob ledových výrazně nižší než v severních oblastech (Obr. 6). Nejmarkantnější vliv krasových oblastí na druhovou diverzitu štírků je patrný zejména u druhů žijících v půdě, v Evropě především u tří nejrozšířenějších rodů *Chthonius*, *Neobisium* a *Roncus*. Jak je všeobecně známo, druhů jeskyní je vícero. V problematice štírků však hrají nejdůležitější roli jeskyně krasové, neboť právě na ně je velké množství jeskynních druhů vázáno. Krasové systémy jsou dynamické struktury a jsou velmi citlivé na vnější změny. V krasových jeskyních Evropy byli nalezeni zástupci minimálně dvaceti různých rodů

štírků, nejvíce z nich patří k čeledi Neobisiidae, Chthoniidae, Chernetidae a Syarinidae (Gardini 2000; Ćurčić 2004; Zaragoza 2006).

Konkrétní vliv na zvýšení lokální diverzity štírků může být doložen velmi dobře v rámci Itálie a Španělska (Tab. 4). V Itálii jeskynní fauna představuje v rámci rodu *Chthonius* zhruba 28% ze všech udávaných druhů štírků z tohoto rodu. Z rodu *Neobisium* je to 29,8% jeskynních druhů štírků a 52,7% druhů štírků z rodu *Roncus*. Španělská jeskynní fauna štírků je hodně početná. Více než polovina všech ve Španělsku objevených druhů štírků z rodu *Chthonius* je jeskynních, konkrétně 53,6%. Z rodu *Neobisium* jeskynní fauna představuje 53,2% druhů a v rámci rodu *Roncus* je jeskynních druhů štírků 66,7%. Důležité je, zda se jedná o troglobionta (obligátní, trvalý pobyt v podzemních stanovištích) nebo o troglofila (obligátní nebo fakultativní pobyt v podzemních stanovištích, ale spojený s povrchovými stanovišti pro některé části svého životního cyklu) (Culver 2009). Opakem striktně jeskynních štírků jsou druhy epigeické, nebo-li povrchové druhy, které byly občas v jeskyních pouze nalezeny. Zastoupení jednotlivých rodů štírků v dané oblasti znázorňuje níže uvedená tabulka, z níž je patrné, že ve Španělsku je výskyt jeskynních druhů větší než v Itálii. Co se týče jednotlivých rodů štírků, tak procentuálně nejvíce jeskynních druhů je zastoupeno v rámci rodu *Roncus* (Gardini 2000; Ćurčić 2004).

		Chthonius	Neobisium	Roncus
Itálie	Troglobiont	18,7%	23,4%	39,4%
	Troglofil	9,3%	6,4%	13,2%
	Epigeický druh	72%	70,2%	47,3%
Španělsko	Troglobiont	28,6%	47,6%	41,7%
	Troglofil	25%	5,6%	25%
	Epigeický druh	46,4%	46,8%	33,3%

Tabulka 4: Procentuální zastoupení jednotlivých typů jeskynních štírků (troglobiont, troglofil, epigeický) ze tří rodů (*Chthonius*, *Neobisium*, *Roncus*) v Itálii a Španělsku.



Obrázek 6: Krasové oblasti v Evropě (převzato z Juberthie a Decu 1994).

6.2. Biotické faktory

Také biotické faktory určitým způsobem ovlivňují rozšíření štírků. Mezi tyto faktory můžeme zařadit zejména forézii a vliv člověka. Forézie je pasivní transport štírků na nejrůznějších druzích hmyzu, ale také obratlovců. Vliv člověka může být negativní vlivem poškozování prostředí, na které mohou být některé druhy štírků úzce vázány. Vliv člověka nicméně může být i pozitivní a to zejména u druhů, které inklinují k synantropnímu způsobu života.

6.2.1. Forézie

Forézie je dočasné sdružení, ve kterém je jedno zvíře přepravováno jiným, aniž by se na něm živilo. Toto chování je poměrně rozšířené právě u štírků. Do současné doby byl tento způsob šíření doložen bezpečně u některých druhů z devíti čeledí: Lechtyiidae, Syarinidae, Geogarypidae, Larcidae, Sternophoridae, Cheiridiidae, Cheliferidae, Tridenchthoniidae a Atemnidae (Vachon 1940a,b; Beier 1948; Verner 1959; Muchmore 1971; Harvey 1985; Judson 2005). Obecně se předpokládají dva možné způsoby vzniku forézie u štírků. S největší pravděpodobností se forézie vyvinula, aby štírkům umožnila obsazení

ojedinělého stanoviště. Na druhou stranu někteří autoři považují tento faktor jako způsob neúspěšné predace štírků, kteří byli obvykle přichyceni k různým druhům členovců příliš velkých na to, aby je byli štírci schopni lovit (Zeh a Zeh 1992). Foretické vztahy mezi štírky a dalšími členovci jsou nepochybně staré. Mnoho fosilních štírků bylo nalezeno spojených s dvoukřídly (Diptera), brouky (Coleoptera), blanokřídly (Hymenoptera), motýly (Lepidoptera) a sekáči (Opiliones) v třetihorních oblastech Baltského moře (Poinar et al. 1998; Judson 2005). V dnešní době bývají nalézáni i ve spojení s obratlovci, jako jsou netopýři (Verner 1959). Co se týče ptáků, tak zatím nebylo pozorováno, že by štírci využívali forézii ve spojení s ptáky, ač bývají často nalézáni v ptačích hnízdech. Štírci patřící do čeledi Chthoniidae a Neobisiidae se vyskytují v hnízdech ptáků náhodně, naopak zástupci čeledí Cheiridiidae, Cheliferidae a Chernetidae jsou pravidelnějšími uživateli ptačích hnízd (Verner 1959; Christophoryová et al. 2007, 2008).

Zajímavým příkladem schopnosti využívat forézii k šíření na velké vzdálenosti je předpokládaný u druhu *Diplotemnus piger* (Simon, 1878) (Atemnidae), který má centrum svého areálu rozšíření v severní Africe, Malé a Střední Asii (Verner 1959; Harvey 2011). Avšak v 50. letech 20. století byl objeven na území bývalého Československa. Důvodem takového rozšíření byla pravděpodobně právě předpokládaná forézie a šíření tohoto druhu prostřednictvím netopýra *Myotis oxygnathus* (*Netopýr ostrouchý*), který je vázán právě na území Malé Asie a Evropy (Verner 1959).

6.2.2. Vliv člověka

Tato kapitola v rámci práce zahrnuje soužití různých druhů živočichů, ale i rostlin v blízkosti člověka. Některé vzácnější druhy jsou navrženy do červených knih ohrožených živočichů jednotlivých států a většinou se jedná o druhy s omezeným výskytem, u nichž by devastace jejich přirozeného prostředí mohla vést minimálně k zániku lokálních populací. To se může týkat i některých druhů štírků, například druhu *Anthrenochernes stellae* (Chernetidae) či *Syarinus strandi* (Syarinidae) (Ducháč a Štáhlavský 2005). Na druhou stranu třeba otevřená krajina a vysazování vhodných stromů může kladně působit na rozšíření druhu *Chernes hahnii* (C.L. Koch, 1839), který žije pod kůrou stromů v otevřené parkovité krajině. Ne vždy jde o výskyt v bezprostředním kontaktu s člověkem, ale většinou se jedná o místa, která obývají zvířata na člověku závislá, například ptačí hnízda či stáje domácích zvířat. Mezi štírky bychom našli také několik synantropních zástupců, převážně z čeledi Chthoniidae, Cheiridiidae, Chernetidae a Cheliferidae. Příkladem mohou být *Chelifer cancroides* (Cheliferidae) nebo *Cheiridium museorum* (Cheiridiidae), kteří se vyskytují v hnízdech ptáků

v bezprostřední blízkosti lidských sídel a často byli také nalezeni přímo v lidských obydlích. *Ch. museorum* se díky člověku dostal mimo Evropu do Severní a Jižní Ameriky a Indie (Kaisila 1949). V kompostu, který může člověk svojí činností vytvářet, bychom našli například druhy *Lamprochernes nodosus*, *Lamprochernes savignyi* (Simon, 1881) (oba z čeledi Chernetidae) nebo *Withius piger* (Withiidae) (Legg a Jones 1988). Dalšími místy, kde se štírci v blízkosti člověka mohou nacházet, jsou zahrady a skleníky (např. *Chthonius tetrachelatus*), skladiště, stodoly a byty (např. *Cheiridium museorum*), stáje a kůlny (např. *Chelifer cancroides*, *Allochernes wideri*), holubníky a kurníky (např. *Dinocheirus panzeri*), aj. (Šťáhlavský 2001; Christophoryová 2010). Zajímavostí je nález štírka *Chelifer cancroides*, jež byl objeven ve starém herbáři, v němž údajně likvidoval štěnice (Kaisila 1949).

7. Závěr

V Evropě je zaznamenáno 755 druhů štírků, kteří se řadí do 14 čeledí. Stále jsou však nalézány nové druhy a tudíž toto číslo není konečné. Je zřejmé, že jsou v Evropě oblasti, jež jsou prozkoumané více. To je dáno zejména tím, že mnoho autorů se podílelo na hledání štírků převážně ve své zemi (např. Itálie, Španělsko, Chorvatsko či Švédsko), proto jsou do dnešní doby v Evropě státy, které nejsou dostatečně či vůbec prozkoumané. Štírci jsou rozšířeni po celé Evropě, jejich výskyt sahá od jihu až na sever Evropy. Jak je ale obecně známo, počet druhů živočichů roste od severu k jihu, právě toto pravidlo platí i pro štírky. Jejich diverzita je ovlivněna mnoha faktory abiotickými i biotickými, podrobně představenými v této práci. Přesto některé z nich mají na rozšíření druhů štírků výraznější vliv než ostatní faktory. Mezi takovéto faktory lze uvést vliv klimatu, který v této práci zastupuje teplotu, vlhkost a nadmořskou výšku. Jedná se o abiotické faktory zapříčiňující výskyt největšího počtu druhů štírků právě v jižních oblastech Evropy. Z biotických faktorů je významná forézie, kdy se štírci dostávají prostřednictvím nejrůznějších druhů hmyzu a obratlovců na území, kam by se sami nedostali. Forézie tak významně ovlivňuje diverzitu štírků nejen v Evropě, ale na celém světě.

V současné době však není k dispozici žádná práce blíže popisující rozšíření štírků v závislosti na konkrétních faktorech, především abiotických. Dále nebyla doposud zpracována žádná práce zobecňující výskyt jednotlivých druhů a čeledí štírků v rámci celé Evropy. Doposud je literatura zaměřena spíše na jednotlivé faunistické údaje a popisy nových druhů, zejména v rámci některých států, kde byl prováděn výzkum štírků podrobněji. Také při získávání informací z dostupné literatury je zřejmé, že výzkumy v oblasti štírků nedosahují takové úrovně jako u jiných skupin živočichů, což je u tak zajímavých organismů škoda. Tato práce se o to pokusila, přesto stále chybí konkrétní informace, které by zobecňovaly vliv daných faktorů na jednotlivé čeledi štírků v Evropě.

8. Literatura

Aguiar N.O., Bühnheim P.F. (1998): Phoretic pseudoscorpions associated with flying insects in Brazilian Amazônia. *The Journal of Arachnology* 26: 452-459

Alberti G., Perleti A.V. (2002): Fine structure of male genital system and sperm in Solifugae does not support a sister-group relationship with Pseudoscorpiones (Arachnida). *The Journal of Arachnology* 30: 268-274

Arabi J., Judein M.L.I., Deharveng L., Lourenço W.R., Cruaund C., Hussain A. (2012): Nukleotide composition of CO1 sequences in Chelicerata (Arthropoda): Detecting new mitogenomic rearrangements. *Journal of Molecular Evolution* 74: 81-95

Beier M. (1932a): Pseudoscorpionidea I. Subord. Chthoniinea et Neobisiinea. *Das Tierreich*, 1-258

Beier M. (1932b): Pseudoscorpionidea II. Subord. C. Cheliferinea. *Das Tierreich*, 1-289

Beier M. (1948): Phoresie und Phagophilie bei Pseudoscorpionen. *Österreichische Zoologische Zeitschrift*, 441-497

Beier M. (1963): Ordnung Pseudoscorpionidea. *Bestimmungbücher zur Bodenfauna Europas*, 1-313

Beier M. (1969): Reliktformen in der Pseudoscorpioniden – Fauna Europas. *Estratto dalle memorie della Società Entomologica Italiana* 48: 317-323

Beron P. (2002): On the high altitude Pseudoscorpions (Arachnida: Pseudoscorpionida) in the Old World. *Historia Naturalis Bulgarica* 14: 29-44

Culver D.C., Pipan T. (2009): *The biology of caves and other subterranean habitats*. Oxford University press, 1-254

Ćurčić B.P.M., Dimitrijević R.N., Legakis A. (2004): The Pseudoscorpions of Serbia, Montenegro, and the Republic of Macedonia. *Monographs, Institute of Zoology* 7: 1-400

Dunlop J.A., Penny D., Tetlie O.E., Anderson L.I. (2008): How many species of fossil arachnids are there? *The Journal of Arachnology* 36: 267-272

Ducháč V. (1993): Štírci (Pseudoscorpionidea) ze stromových dutin na Třeboňsku. *Sborník Jihočeského muzea v Českých Budějovicích, Přírodní vědy* 33: 65-69

Ducháč V., Šťáhlavský F. (2005): Červený seznam ohrožených druhů České republiky, bezobratlí. *Agentura ochrany přírody a krajiny ČR* 1: 3-758

Gabbut P.D. (1967): Quantitative sampling of the pseudoscorpion *Chthonius ischnocheles* from beech liter. *Journal of Zoology, London* 151: 469-478

- Gardini G. (2000): Catalogo degli Pseudoscorpioni d'Italia. *Fragmenta Entomologica*, Roma 32: 1-181
- Harvey M.S. (1985): Zoological catalogue of Australia. Bureau of flora and fauna, Canberra 3: 125-155
- Harvey M.S. (1986): The Australian Geogarypidae, New Status, with a Review of the Generic Classification (Arachnida : Pseudoscorpionida). *Australian Journal of Zoology* 34: 753-78
- Harvey M.S. (1992): The Phylogeny and Classification of the Pseudoscorpionida (Chelicerata : Arachnida). *Invertebrate Taxonomy* 6: 1373-435
- Harvey M.S. (2007): The smaller arachnid orders: diversity, descriptions and distributions from Linnaeus to the present (1758 to 2007), *Zootaxa* 1668: 363-380
- Harvey M.S. (2009): The first Australasian species of the halophilic pseudoscorpion genus *Paraliochthonius* (Pseudoscorpiones: Chthoniidae). *Records of the Western Australian Museum* 25: 329-344
- Harvey M.S. (2011): Pseudoscorpions of the World, version 2.0. Western Australian Museum, Perth, <http://www.museum.wa.gov.au/catalogues/pseudoscorpions/>, navštěvováno XI/2011-VIII/2012
- Hewitt G.M. (1999): Post-glacial re-colonization of European biota. *Biological Journal of the Linnean Society* 68: 87-112.
- Hewitt G.M. (2004): Genetic consequences of the climatic oscillations in the Quaternary. *Philosophical Transactions of the Royal Society London* 359: 183-195
- Chamberlin J.C. (1929): Synoptic classification, part 1. *The annals and magazine of natural history* 10: 51-80
- Chamberlin J.C. (1930): Synoptic classification, part 2. *The annals and magazine of natural history* 10: 1-620
- Chamberlin J.C. (1931): The Arachnid order Chelonethida. *Biological Science* 7: 5-284
- Christophoryová J. (2010): Štúriky (Pseudoscorpiones) pod kôrou stromov, v dutinách a hniezdach na Slovensku. *Folia faunistica Slovaca* 15(1): 1-12
- Christophoryová J., Krumpál M., Jánošková V. (2007): Štúriky (Pseudoscorpiones) z vtáčích hniezd Slovenska. *Zborník abstraktov z konferencie 13. Feriencove dni - zborník abstraktov*, 16
- Christophoryová J., Krištofik J. (2008): Druhové zloženie, morfológická a morfometrická analýza druhov štúrikov (Pseudoscorpiones) z vtáčích hniezd a dutín stromov Slovenska. *Kongres slovenských zoológov a konferencia 14. Feriencove dni - zborník abstraktov*, 20
- Juberthier C., Decu V. (1994): *Encyclopædia Biospeologica I*. Société de Biospéologie, 1-834

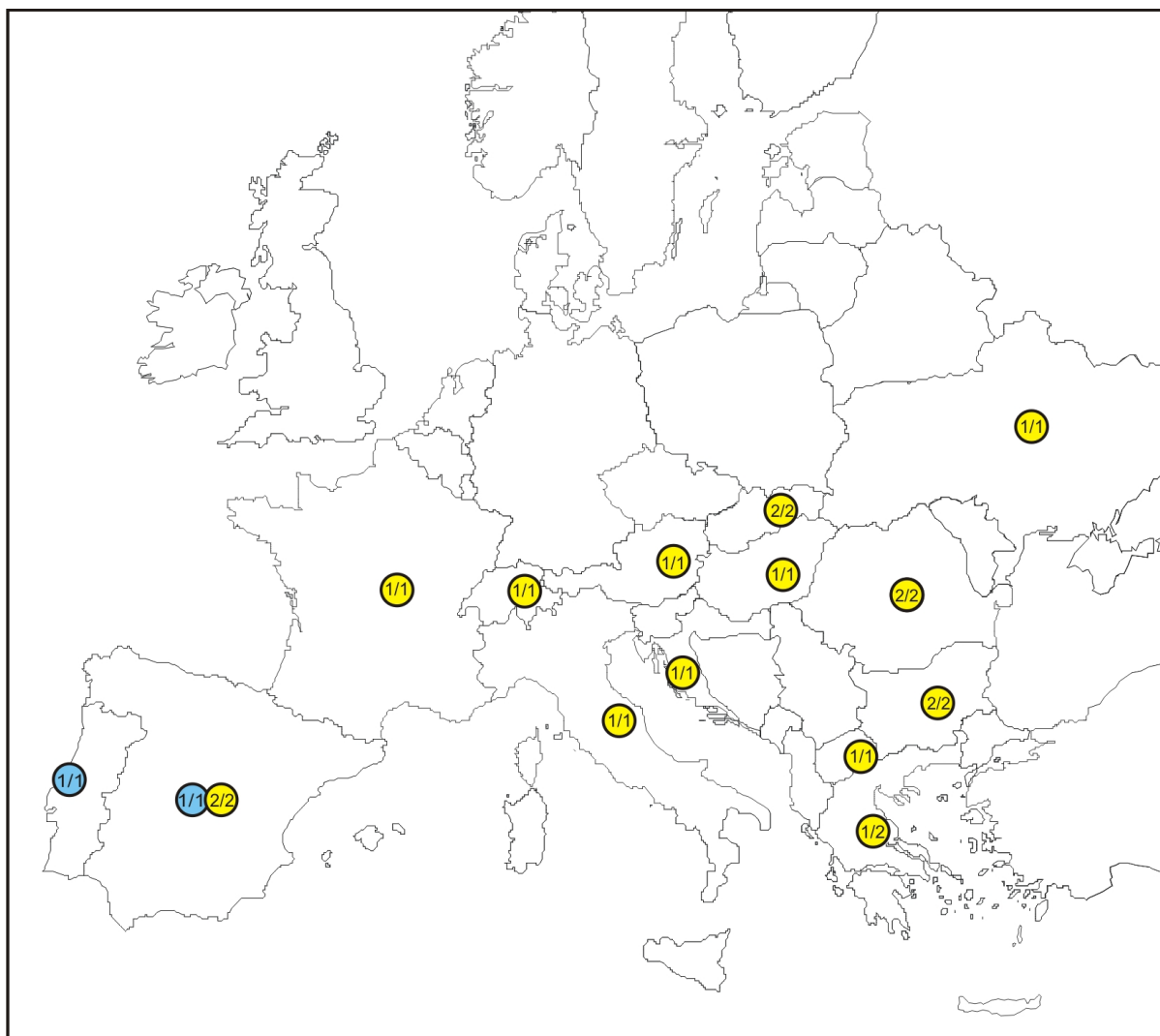
- Judson M.L.I. (2000): *Electrobisium acutum* Cockerell, a cheiridiid pseudoscorpion from Burmese amber, with remarks on the validity of the Cheiridioidea (Arachnida, Chelonethi). *Bulletin of the Natural History Museum London (Geology)* 56(1): 79-83
- Judson M.L.I. (2005): Baltic amber fossil of *Garypinus electri* Beier provides first evidence of phoresy in the pseudoscorpion family Garypinidae (Arachnida: Chelonethi). In Logunov D.V. & Penny D. (eds): *Proceedings of the 21st European Colloquium of Arachnology*, St.-Petersburg, 4-9 August 2003, 127-131
- Judson M.L.I. (2009): Cheliferoid pseudoscorpions (Arachnida, Chelonethi) from the Lower Cretaceous of France. *Geodiversitas* 31(1): 61-71
- Judson M.L.I. (2012): Reinterpretation of *Dracochela deprehendor* (Arachnida: Pseudoscorpiones) as a system-group Pseudoscorpion. *Paleontology* 55(2): 261-283
- Juříčková L., Horsák M., Cameron R., Hylander K., Makovcová A., Hlaváč J.Č., Rohovec J. (2008): Land snail distribution patterns within a site: The role of different calcium sources. *European Journal of Soil Biology* 44: 172-179
- Kaisila J. (1949): A revision of the Pseudoscorpion fauna of eastern Fennoscandia. *Suomen Hyönteistieteellinen Aikakauskirja* 15(2): 72-92
- Legg G., Jones R.E. (1988): Pseudoscorpions (Arthropoda: Arachnida). *Synopses of the British Fauna (New series)* 40: 1-159
- Mahnert V. (2009): Pseudoscorpiones. 501-508 In: Rabitsch W., Essl F. (Eds) *Endemiten. Kostbarkeiten in Österreichs Pflanzen und Tierwelt. Naturwissenschaftlicher Verein für Kärnten & Umweltbundesamt GmbH. Klagenfurt & Wien.*
- Marquéz E.C., Carrillo J.G., Fernández F.R. (2011): Aportaciones al catálogo de los Pseudoscorpiones de Andalucía (España) (I) (Arachnida, Pseudoscorpiones). *Boletín de la Sociedad Entomológica Aragonesa (S.E.A.)* 48: 115-128
- Muchmore W.B. (1971): On Phoresy in Pseudoscorpions. *Bulletin of the British Arachnology Society* 2(3): 38
- Murienne J., Harvey M.S., Giribet G. (2008): First molecular phylogeny of the major clades of Pseudoscorpiones (Arthropoda: Chelicerata). *Molecular Phylogenetics and Evolution* 49: 170-184
- Muster Ch., Schmarda T., Blick T. (2004): Vicariance in a cryptic species pair of European Pseudoscorpions (Arachnida, Pseudoscorpiones, Chthoniidae). *Zoologischer Anzeiger* 242: 299-311
- Pepato A.R., da Rocha C.E.F., Dunlop J.A. (2010): Phylogenetic position of the acariform mites: sensitivity to homology assessment under total evidence. *BMC Evolutionary Biology* 10: 2-23
- Poinar G.O., Čurčić B.P.M., Cokendolpher J.C. (1998): Arthropod phoresy involving Pseudoscorpions in the past and present. *Acta Arachnologica* 47(2): 79-96

- Proctor H.C. (1993): Mating biology resolves trichotomy for Cheliferoid Pseudoscorpions (Pseudoscorpionida, Cheliferoida). *The Journal of Arachnology* 21: 156-158
- Shultz J.W. (1990): Evolutionary morphology and phylogeny of Arachnida. *Cladistics* 6: 1-38
- Shultz J.W. (2007): A phylogenetic analysis of the arachnid orders based on morphological characters. *Zoological Journal of the Linnean Society* 150: 221-265
- Schawaller W., Shear W.A., Bonamo P. M. (1991): The First Paleozoic Pseudoscorpions (Arachnida, Pseudoscorpionida). *3009*: 1-17
- Šťáhlavský F. (2001): Štírci (Arachnida: Pseudoscorpiones) Prahy. *Klapalekiana* 37: 73-121
- Šťáhlavský F. (2011): Štírci (Arachnida: Pseudoscorpiones) CHKO Třeboňsko a okolí. *Klapalekiana* 47: 247-258
- Vachon P.M. (1940a): Sur la presence au Mozambique de *Cheiridium museorum* leach (Pseudoscorpions) dans les galerie de Colépteres Bostrichides. *Bulletin du Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris* 12(2): 53-54
- Vachon P.M. (1940b): Remarques sur quelques Pseudoscorpions du Sahara central a propos des Récoltes du Professeur L.G.Seurat, au Hoggar. *Bulletin du Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris* 12(2): 157-160
- van der Hammen L. (1986): Comparative studies in Chelicerata IV. Apatellata, Arachnida, Scorpionida, Xiphosura. *Zoologische Verhsndelingen Lieden* 226: 3-52
- Verner P.H. (1959): Ein interessanter fund eines Pseudoscorpions in der Tschechoslowakei. *Acta Faunistica Entomologica Musei Nationalis Pragae* 5: 61-63
- Weygoldt P. (1969): *The Biology of Pseudoscorpions*. Harvard University Press. Cambridge, Massachusetts, 1-156
- Wheeler W.C., Hayashi Ch.Y. (1998): The Phylogeny of the Extant Chelicerate Orders. *Cladistics* 14: 173-192
- Zaragoza J.A. (2004): Pseudoscorpiones. *Curso práctico de entomología*, 177-187
- Zaragoza J.A. (2006): Catálogo de los Pseudoscorpiones de la Península Ibérica e Islas Baleares (Arachnida: Pseudoscorpiones). *Revista Ibérica de Arachnología* 13: 22-23
- Zaragoza J.A. (2011a): *Troglobisium racovitzai* (Elingsen, 1912). *Atlas y libro rojo de los invertebrados amenazados de España* 1: 105-110
- Zaragoza J.A. (2011b): Pseudoscorpiones relictos de la península Ibérica y Macaronesia. *XII Jordanas/Jardunaldiak del grupo Ibérico de Arachnología*, 24-27
- Zaragoza J.A., Reboleira A.S.P.S., Gonçalves F., Oromí P. (2010): *Titanobochica*, surprising discovery of a new cave-dwelling genus from southern Portugal (Arachnida: Pseudoscorpiones: Bochocodae). *Zootaxa* 2681: 1-19

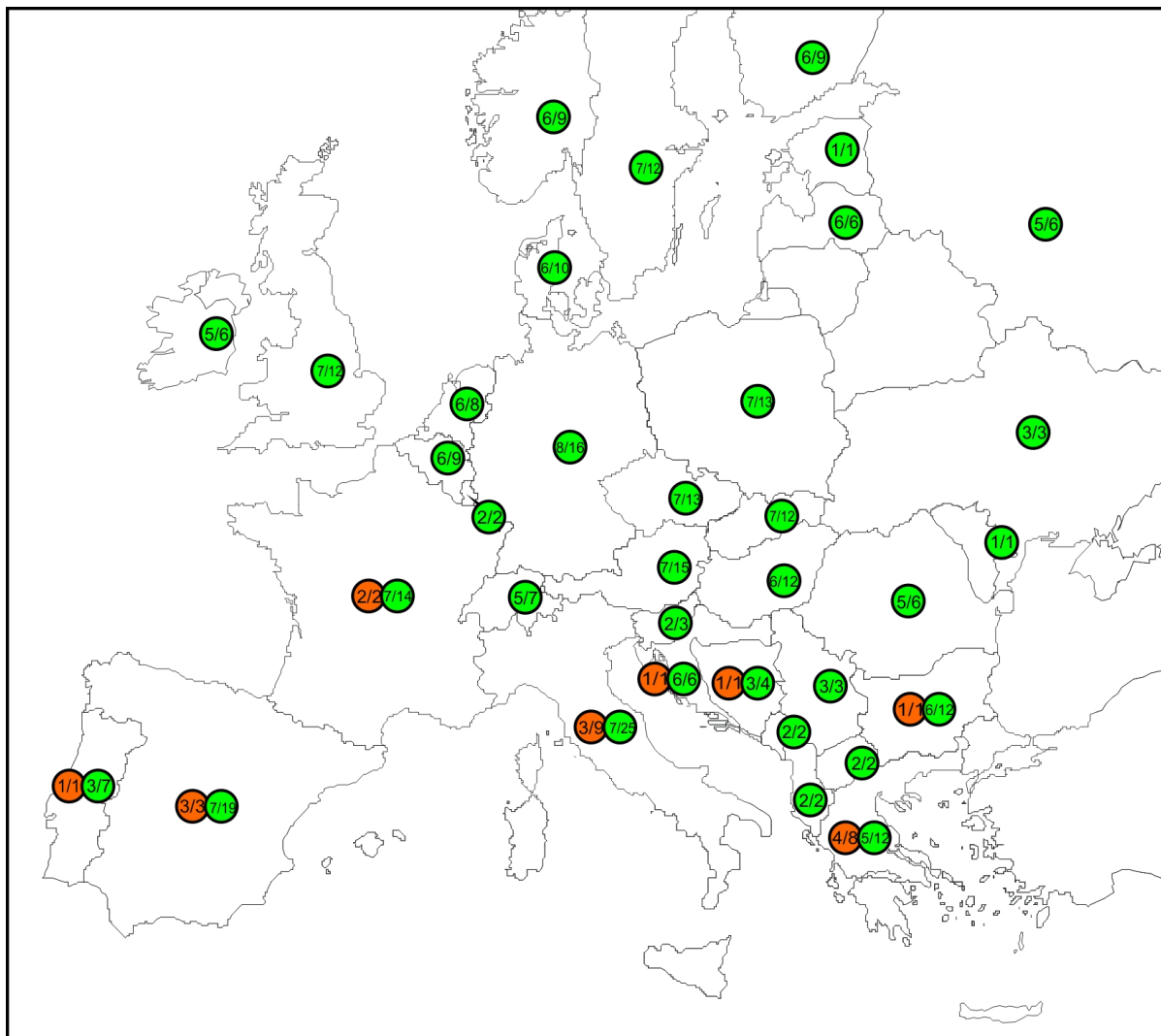
Záruba B. (2012): Záhady pravěku. Albatros Media, 7-214

Zeh D.W., Zeh J.A. (1992): Failed predation or transportation? Causes and consequences of phoretic behavior in the Pseudoscorpion *Dinocheirus arizonensis* (Pseudoscorpionida: Chernetidae). Journal of Insect Behavior 5(1): 37-49

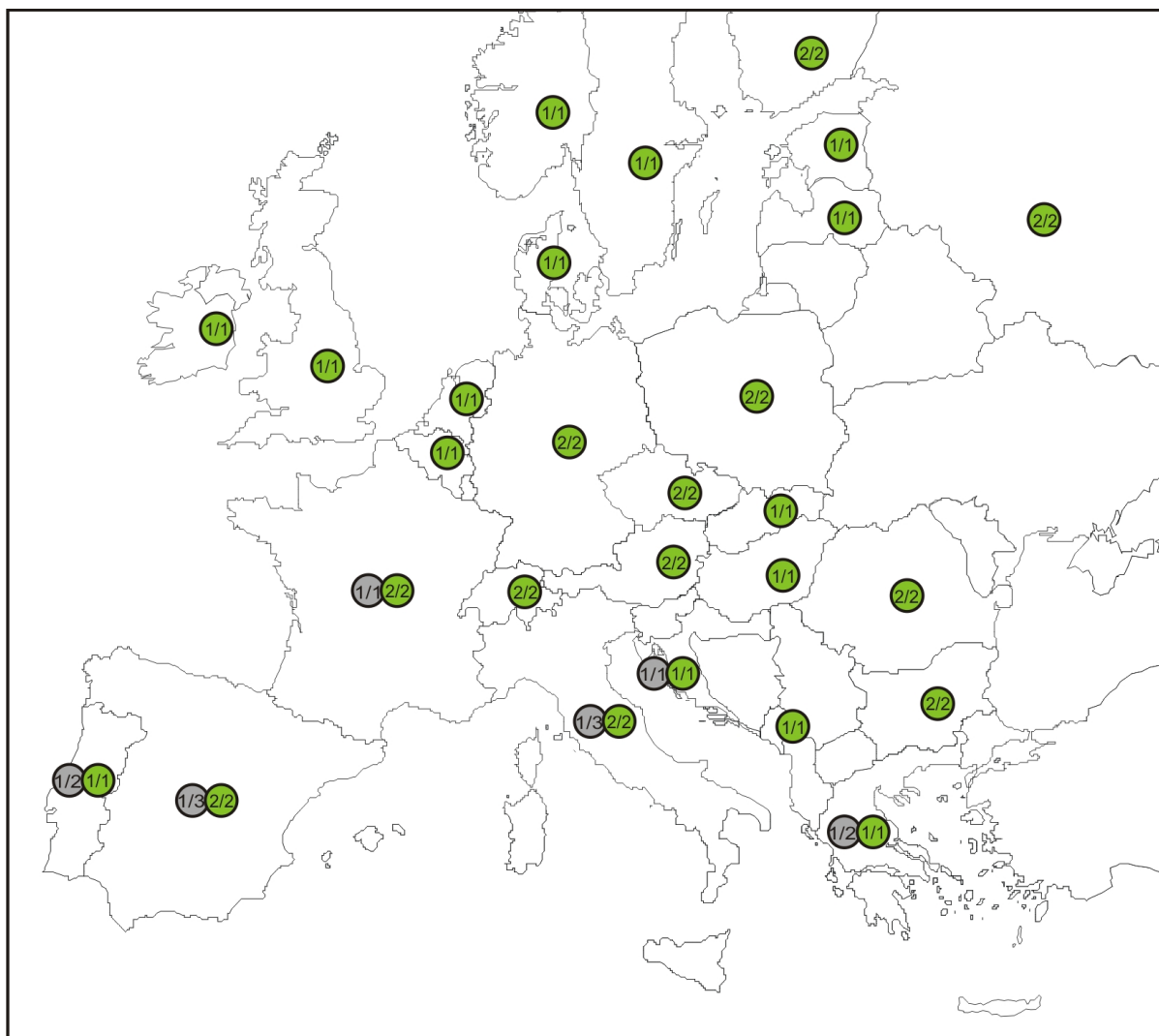
9. Přílohy



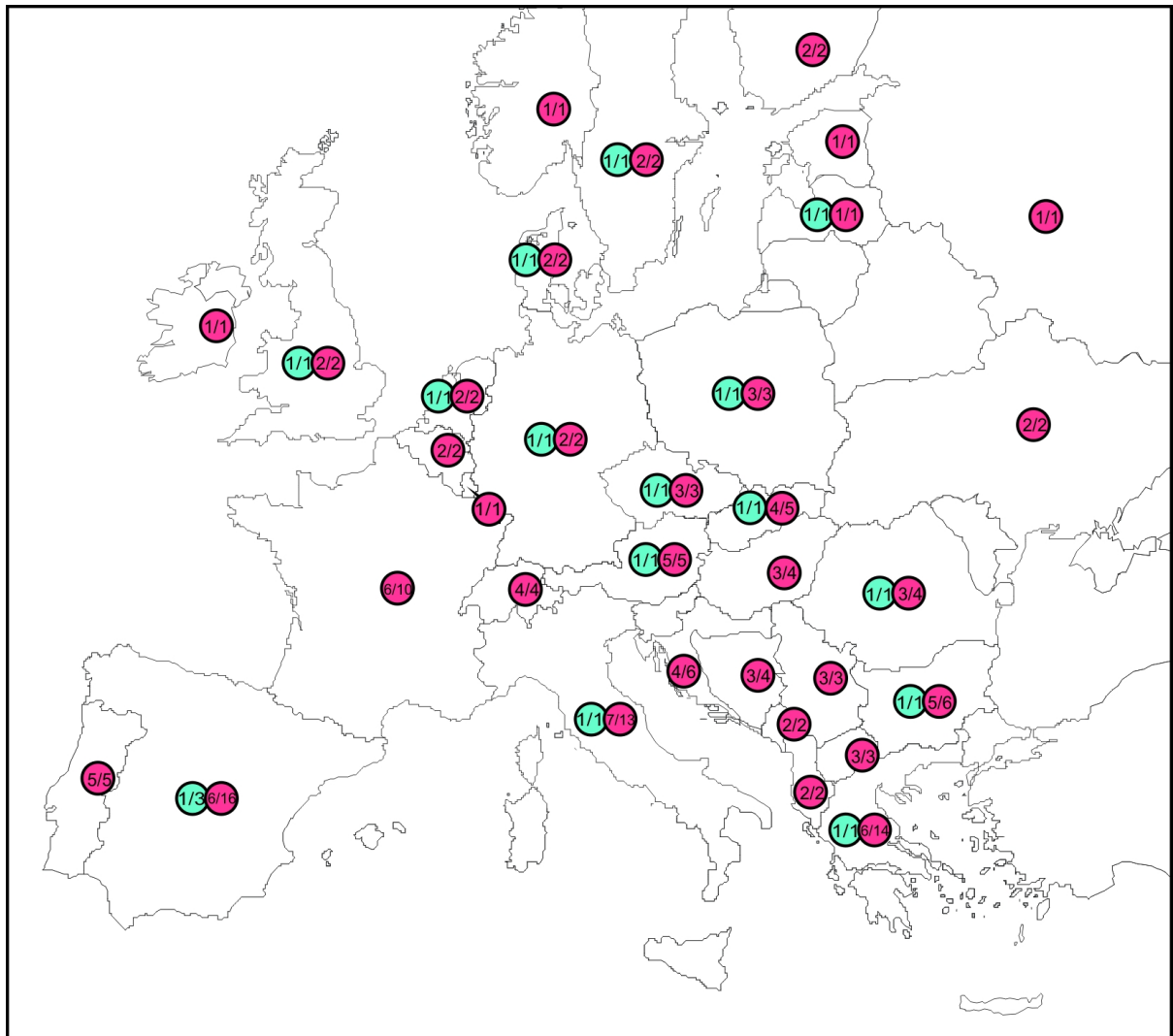
Mapa 1: Rozšírení čeledi Bochicidae (modře) a čeledi Atemnidae (žlutě) v Evropě. V jednotlivých bodech je vyznačen počet rodů / počet druhů v daném státě.



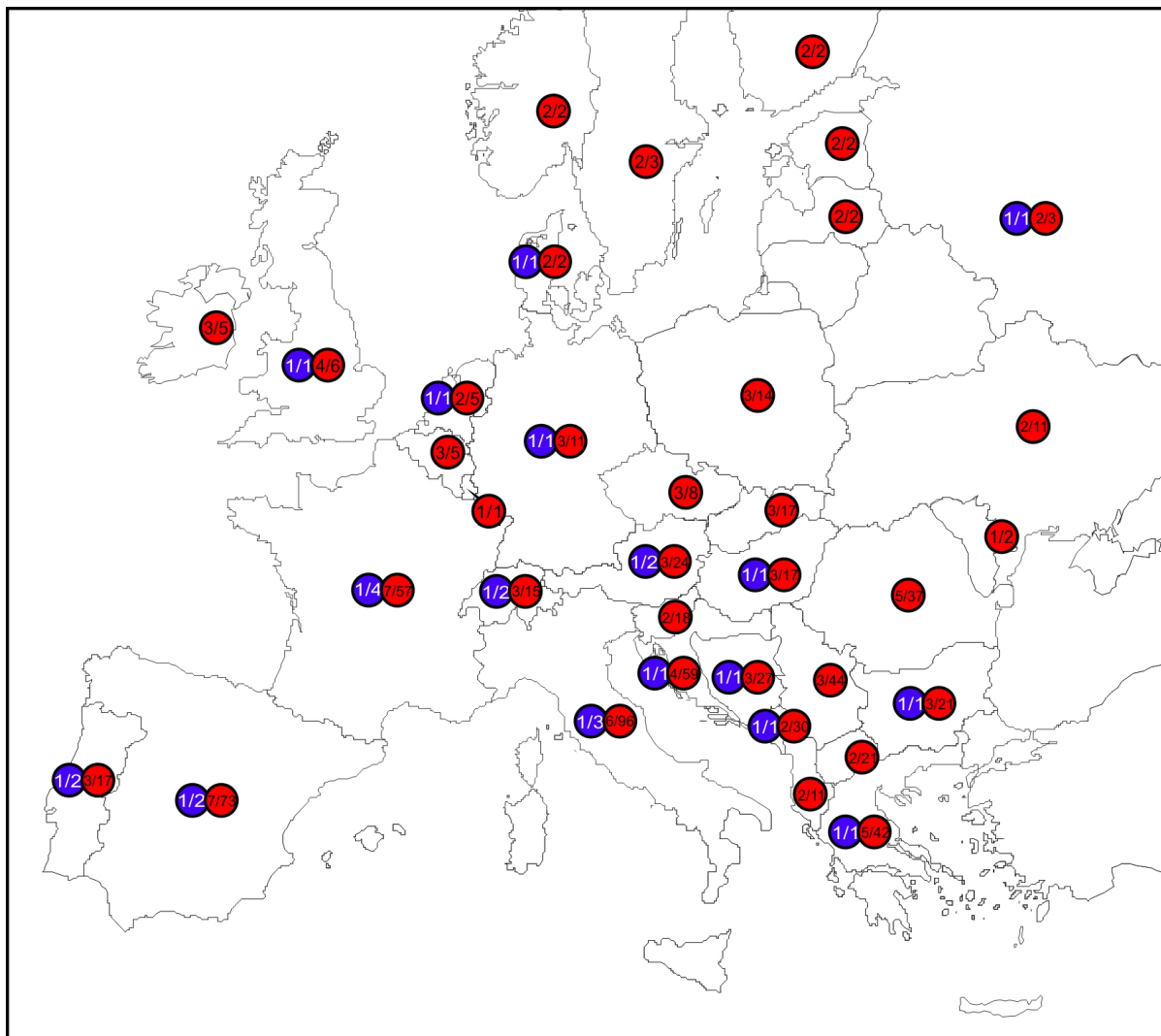
Mapa 2: Rozšíření čeledi Olpiidae (oranžově) a čeledi Chernetidae (zeleně) v Evropě. V jednotlivých bodech je vyznačen počet rodů / počet druhů v daném státě.



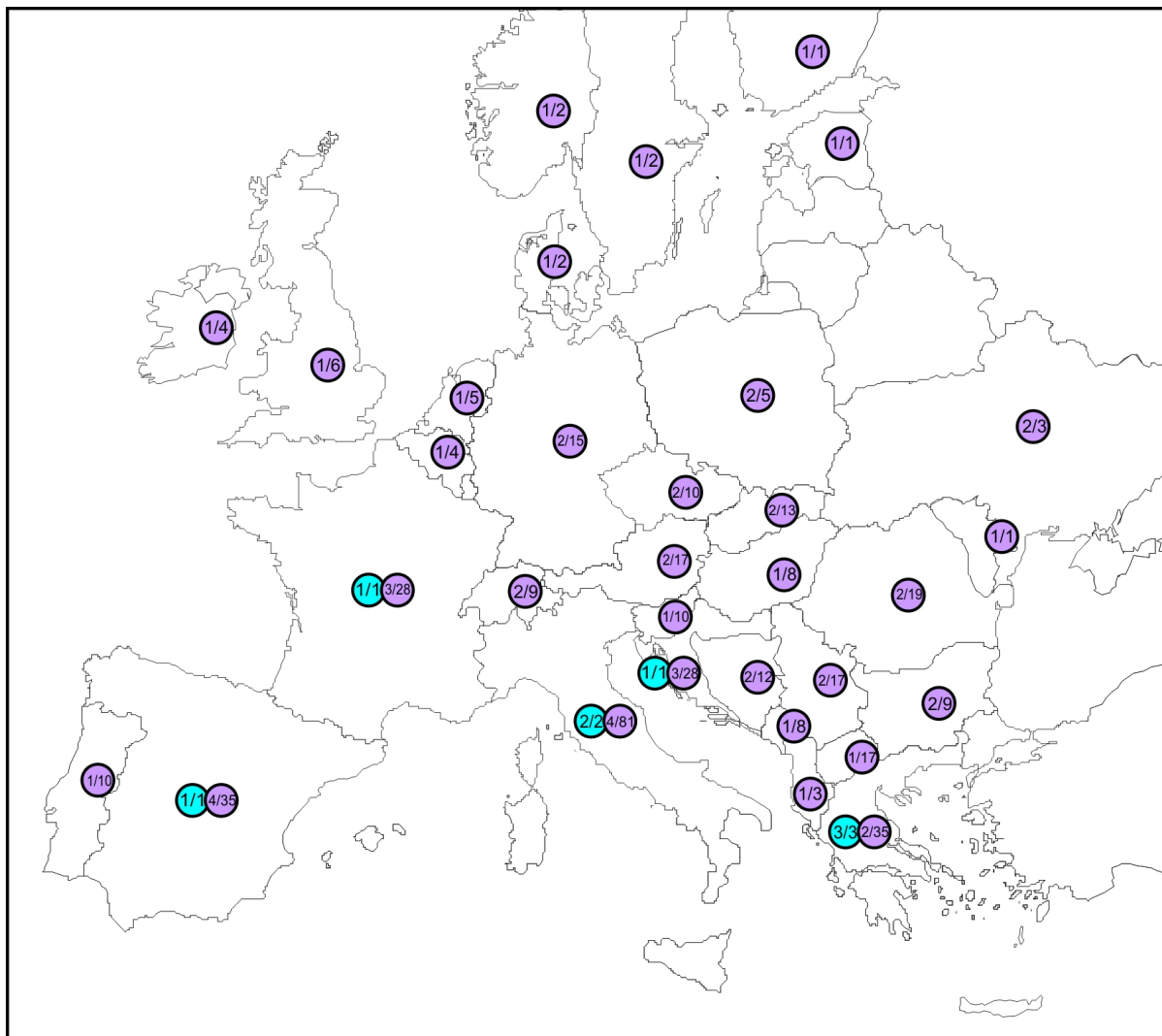
Mapa 3: Rozšíření čeledi Garypidae (fialově) a čeledi Cheiridiidae (zeleně) v Evropě. V jednotlivých bodech je vyznačen počet rodů / počet druhů v daném státě.



Mapa 4: Rozšíření čeledi Larcidae (zeleně) a čeledi Cheliferidae (růžově) v Evropě. V jednotlivých bodech je vyznačen počet rodů / počet druhů v daném státě.



Mapa 5: Rozšíření čeledi Withiidae (fialově) a čeledi Neobisiidae (červeně) v Evropě. V jednotlivých bodech je vyznačen počet rodů / počet druhů v daném státě.



Mapa 6: Rozšíření čeledi Garypinidae (modře) a čeledi Chthoniidae (fialově) v Evropě. V jednotlivých bodech je vyznačen počet rodů / počet druhů v daném státě.



Mapa 7: Rozšíření čeledi Geogarypidae (oranžově) a čeledi Syarinidae (fialově) v Evropě. V jednotlivých bodech je vyznačen počet rodů / počet druhů v daném státě.