

Univerzita Karlova v Praze

Přírodovědecká fakulta

Katedra zoologie

Studijní program Biologie

Studijní obor BBI



Alena Šilhavá

Biogeografie arachnofauny Alp

Biogeography of arachnofauna of the Alps

Bakalářská práce

Vedoucí: RNDr. František Šťáhlavský, Ph.D.

Praha 2016

Ráda bych poděkovala svému školiteli RNDr. Františku Šťáhlavskému, Ph.D. za odbornou pomoc, ochotu a trpělivost při psaní bakalářské práce. Velké poděkování také patří mému příteli a celé rodině za podporu a trpělivost po dobu mého studia.

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 dne 12. 5. 2016

Podpis:

Abstrakt

Tato bakalářská práce přináší souhrnný přehled o biogeografii arachnofauny Alp. Věnuje se pěti řádům pavoukoců, které se v Alpách vyskytují, konkrétně štírům (Scorpiones), štírkům (Pseudoscorpiones), štírenkám (Palpigradi), sekáčům (Opiliones) a pavoukům (Araneae). Tato práce se soustředí na rozšíření endemických a subendemických druhů těchto řádů pavoukoců a faktory, které mohou ovlivňovat jejich rozšíření a celkovou diverzitu v oblasti Alp. Ukazuje se, že významnými faktory jsou teplota a vlhkost. Štírci se vyskytují spíše v teplých a nižších polohách, zatímco zejména štíři *Euscorpius* (*Alpiscorpius*) a sekáči jsou tolerantnější i k místům s nižší teplotou, přičemž sekáči vyžadují zejména dostatečnou vlhkost. U pavouků se v horském prostředí Alp celková druhová bohatost a hustota snižuje zejména od otevřených habitatů k lesním stanovištím. Celkovou diverzitu v Alpách navíc výrazně ovlivnily teplotní oscilace během čtvrtohorních klimatických změn a různé pozice a typy refugií, což je dobře patrné u druhů úzce spjatých s půdním prostředím jako např. u štírenek nebo jeskyních štírků čeledi Syarinidae.

Klíčová slova: biogeografie, Alpy, endemit, štíři, štírci, štírenky, sekáči, pavouci

Abstract

This bachelor thesis gives a summarizing overview of the biogeography of arachnofauna of the Alps. It covers five orders of arachnids residing in the Alps, namely scorpions (Scorpiones), pseudoscorpions (Pseudoscorpiones), palpigrades (Palpigradi), harvestmen (Opiliones) and spiders (Araneae). The work is focused on the distribution of endemic and subendemic species of these orders of arachnids and on factors that can influence their distribution and total diversity in the Alps. It turns out that temperature and humidity are important factors. Pseudoscorpions occur more frequently in warmer areas at lower altitudes, while especially scorpions of the genus *Euscorpius* (*Alpiscorpius*) and harvestmen are more tolerant to areas with a lower temperature, while harvestmen especially require sufficient humidity. For spiders in the mountains of the Alps total species richness and density decreases mainly from open land to the forest. Total diversity in the Alps has also been influenced by temperature oscillations during the Quaternary climatic changes and different positions and types of refugia. This is apparent at the species closely related to soil environment, such as palpigrades or cave pseudoscorpions of the family Syarinidae.

Key words: biogeography, the Alps, endemic, Scorpiones, Pseudoscorpiones, Palpigradi, Opiliones, Araneae

Obsah

1	Úvod	4
2	Charakteristika Alp	5
2.1	Alpy	5
2.2	Výšková zonace.....	5
2.3	Čtvrtohorní klimatické změny	7
2.4	Endemismus v Alpách	8
3	Faktory ovlivňující rozšíření pavoukoců v Alpách.....	9
4	Biogeografie štírů v Alpách	10
4.1	Podrod <i>Euscorpius</i> (<i>Alpiscorpius</i>).....	11
4.2	Podrod <i>Euscorpius</i> (<i>Euscorpius</i>).....	12
4.3	Podrod <i>Euscorpius</i> (<i>Polytrichobothrius</i>).....	13
5	Biogeografie štírků v Alpách	13
5.1	Štírci čeledi Chthoniidae	14
5.2	Štírci čeledi Neobisiidae.....	15
5.3	Štírci čeledi Syarinidae.....	16
5.4	Štírci čeledi Chernetidae	17
6	Biogeografie štírenek v Alpách	17
7	Biogeografie sekáčů v Alpách	19
7.1	Sekáči čeledi Travuniidae.....	20
7.2	Sekáči čeledi Phalangiidae	20
7.3	Sekáči čeledi Sclerosomatidae	22
7.4	Sekáči čeledi Nemastomatidae	22
7.5	Sekáči čeledi Troglidae	23
7.6	Sekáči čeledi Ischyropsalididae.....	23
8	Biogeografie pavouků v Alpách	24
8.1	Pavouci Západních Alp	25
8.2	Pavouci Východních Alp.....	26
8.2.1	Pavouci Švýcarských Alp	27
8.2.2	Pavouci Rakouských Alp.....	27
8.2.3	Pavouci Italských Alp.....	29
9	Závěr.....	30
10	Seznam použité literatury	32

1 Úvod

Pavoukovci (Arachnida) představují třídu bezobratlých živočichů z podkmene klepítkačů (Chelicerata). Jejich tělo je charakteristicky děleno na dvě části – hlavohruď (prosoma) a zadeček (opistosoma), přičemž na hlavohruď se upíná šest párů končetin (klepítka, makadla a čtyři páry kráčivých nohou). První pár končetin (chelicery) slouží k přijímání potravy, čímž se liší od ostatních členovců.

Pavoukovci zahrnují přes 100 tisíc pojmenovaných druhů a představují tak nejpočetnější skupinu podkmene klepítkačů a velmi úspěšnou linii celého kmene členovců (Arthropoda). Zástupci této třídy jsou převážně terestriční a různé skupiny se adaptovaly prakticky na všechny typy biotopů, včetně těch umístěných ve vysokých nadmořských výškách. Pavoukovci dokonce mohou tvořit podstatnou složku alpské bioty (Schmölzer 1962), například pavouci představují 9-51% z epigeické makrofauny (Bellmann 2010).

Členité vysokohorské systémy velmi ovlivňují vývoj a diverzifikaci místní bioty. Alpy tvoří, jakožto zdaleka nejrozsáhlejší a nejvyšší horský systém Evropy, důležitou oblast v utváření současného rozšíření pavoukovců. Tento vysokohorský systém nabízí velké množství typů habitatů a díky altitudinální zonaci ekosystémů se vyznačuje bohatou druhovou diverzitou a velkou mírou endemismu typicky horských druhů. Někteří z těchto alpských endemitů jsou rozšířeni po celé této horské oblasti, zatímco jiní jsou více či méně lokální endemité v některých částech Alp (Schmitt 2009).

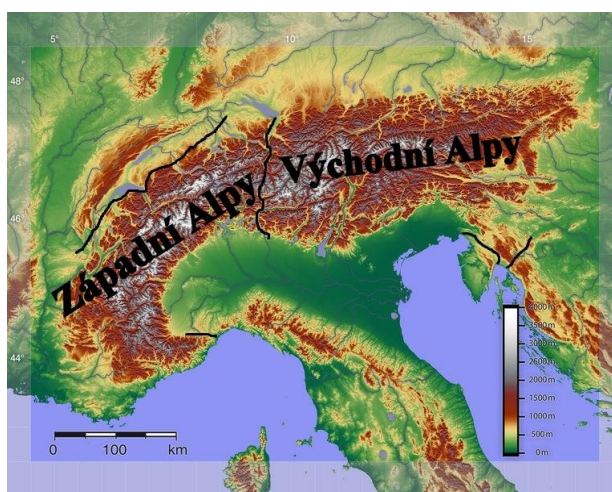
Tato bakalářská práce se věnuje pěti řádům pavoukovců, které se v Alpách vyskytují, a to štírům (Scorpiones), štírkům (Pseudoscorpiones), štírenkám (Palpigradi), sekáčům (Opiliones) a pavoukům (Araneae). Hlavním cílem této práce je získání souhrnného přehledu o rozšíření fauny pavoukovců v Alpách s hlavním zřetelem na endemické a subendemické druhy jednotlivých řádů v této oblasti.

2 Charakteristika Alp

2.1 Alpy

Alpy jsou největším a nejvyšším pohořím Evropy a tvoří rozhraní mezi střední a jižní Evropou. Celková délka masívu Alp je asi 1 200 km, šířka alpského oblouku je největší (250 km) na zeměpisné délce města Verony a nejmenší v masívu Mont Blancu (150 km). Zaujímají plochu asi 190 000 km² a rozprostírají se na území sedmi států (Francie, Itálie, Švýcarsko, Německo, Lichtenštejnsko, Rakousko a Slovinsko). Nejvyšším vrcholem je Mont Blanc s výškou 4 810 m (Král 1999).

Nejběžněji se Alpy dělí na dva velké celky – Západní a Východní Alpy (obr. 1). Obecně lze říci, že hory Západních Alp jsou vyšší, o něco užší a mají strmější svahy s velkými výškovými rozdíly. Nalézají se zde nejdelší a nejrozsáhlejší alpské ledovce. Dělí se na dvě základní pásma – vápencové a krystalické (vnější a vnitřní). Do tohoto celku patří takřka celé Švýcarské Alpy, některé části Italských Alp a Francouzské Alpy. Východní Alpy jsou nižší než Západní, ovšem jsou značně symetričtější. Vymezuje se pásmo centrální krystalické, severní a jižní vápencové. Východní Alpy se skládají z následujících celků: Rakouské Alpy, Italské Alpy, Slovinské Alpy a malou částí i Švýcarské Alpy (Votýpka 1994).



Obrázek 1 - Rozdělení Alpského pohoří na Západní a Východní Alpy

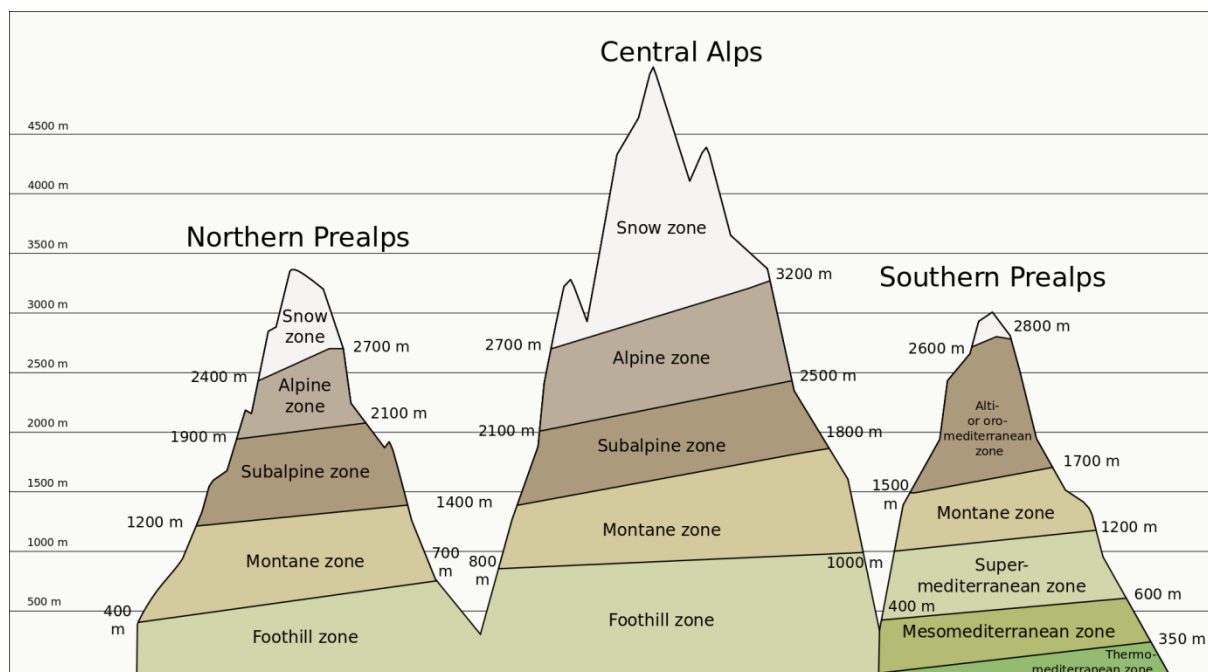
Alpy jsou vrásově-příkrovové pásmo, které vzniklo v důsledku horotvorného procesu, nazývaném alpínská orogeneze. Počátek vzniku se datuje do doby kolem spodní křídy, kdy se na dno mořské rozsedliny v oceánu Tethys usazovaly sedimenty. V třetihorách, asi před 40 až 60 miliony let, se začaly vlivem natlačování africké desky na eurasijskou vrásnit vrstvy usazenin. Výrazné vyzdvihování probíhalo na přelomu třetihor a čtvrtohor (Brown a Lomolino 1998). Na severovýchodě jsou Alpy oddělené od geologicky podobných Karpat Vídeňskou kotlinou, na jihovýchodě přecházejí do krasovitého Dinárského pohoří. Na severu klesají do rakouského a německého Předalpska (Král 1999).

2.2 Výšková zonace

Výšková zonace ekosystému je vertikální rozlišení rostlinstva v horských oblastech. Důležitým faktorem, který ovlivňuje rozšíření druhů ve výškovém gradientu, je zejména množství

srážek a teplota. S rostoucí nadmořskou výškou se zvyšuje množství srážek a klesá průměrná teplota (přibližně o 0,55 °C na 100 m). Teplota má přímý dopad na fyziologii a biologii organismů. Tento teplotní gradient se liší v závislosti na ročním období, expozici (orientaci ekosystému vůči světové straně) a kontinentalitě. Expozice se projevuje rozdílnou distribucí slunečního světla. Rozdílnost klimatických prostředí se projevuje změnou ve složení vegetace, ale také ve složení fauny. Vegetační stupně rozdělují ekosystém od nížinných oblastí až po vrchol hor (Daubenmire 1943).

Výškový model stupňovitosti je ovlivňován komplexem různých faktorů, začátek a konec každé zóny není tudíž vázán na přesně danou nadmořskou výšku. Výškový gradient lze nicméně rozdělit do pěti hlavních zón používaných ekology pod různými názvy (Troll 1973). Nejčastěji se setkáváme s rozdělením na podhorskou (Foothill), horskou (Montane), subalpínskou (Subalpine), alpínskou (Alpine) a sněhovou (Nival) zónu (viz obr. 2) (např. Nagy a Grabherr 2009). Nejnížší část hor je zóna, která je označována jako podhorská. Horská zóna, se táhne od poloviny výšky lesa po hranici lesa. Přesná úroveň hranice lesa se mění s místním klimatem, ale většinou se nachází tam, kde průměrné měsíční teploty půdy nikdy nepřesáhnou 10 °C a průměrné roční teploty půdy jsou kolem 6,7 °C. Subalpínská zóna se nachází ve vysokohorských polohách kolem horní hranice lesa. Další zóna se nazývá alpínská, je to pásmo, které se táhne mezi hranicí lesa a sněhu. Tento stupeň se dále dělí na subnivalní a nižší alpínskou zónu. Subnivalní zóna je nejvyšší zóna, kde obvykle ještě existuje vegetace. Tyto oblasti jsou charakteristické častými mrazy, které omezují rozsáhlou kolonizaci rostlin. Vegetace je nejednotná a je omezena pouze na nejvýhodnější místa, která jsou chráněna před silnými větry. Sníh se v této oblasti nenachází po celý rok. V nižší alpínské zóně má mráz menší vliv, ale vzhledem k teplotám pod bodem mrazu je růst stromů silně omezen (Nagy a Grabherr 2009). Poslední zónou je nivalní (sněhová), která je po většinu roku pokrytá sněhem (Pauli et al. 1999).



Obrázek 2 – Detailní výšková zonace Alp (podle Couplan 2005)

Výšková stupňovitost v horských oblastech popisuje přirozené vrstvení ekosystémů, ke kterému dochází v odlišných nadmořských výškách kvůli měnícím se podmínkám prostředí. Teplota, vlhkost, složení půdy a sluneční záření jsou důležitými faktory při určování vegetačních stupňů, které následně podporují různé vegetace a živočišné druhy. Živočichové také vykazují výškovou stupňovitost, která se shoduje s vegetačními zónami. Bezobratlí jsou jasněji definováni do zón, protože jsou obvykle méně mobilní než obratlovci (Nagy a Grabherr 2009).

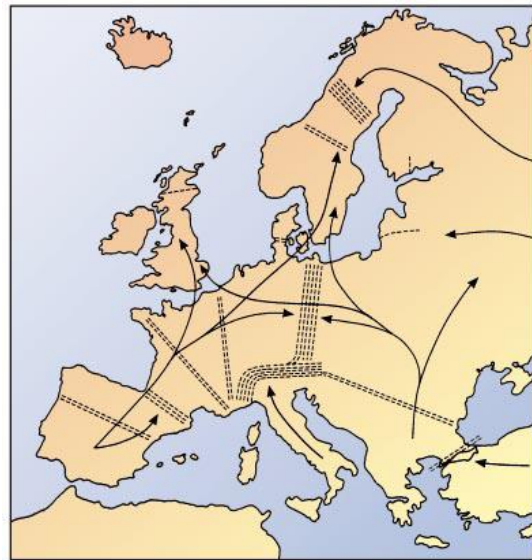
2.3 Čtvrtohorní klimatické změny

Klimatické výkyvy během čtvrtohorního zalednění měly významný vliv na rozložení taxonů a jejich vnitrodruhové genetické struktury. Dramatické klimatické změny během pleistocénu způsobily značnou migraci, rozpadání a vymírání populací (Hewitt 1996). Pleistocénní refugia jsou tudíž považována za důležitý prvek, který pomáhal utvářet vzory genetické rozmanitosti (Hewitt 1996; Tribsch et al. 2002). V mnoha případech bylo doloženo, že horské oblasti jsou důležité refugiální oblasti (Hewitt 1996).

Díky studiím horských druhů pomocí molekulárních technik v poslední době se ukazuje, že tyto druhy často nepřežily doby ledové v jednom hlavním glaciálním refugiu (tj. makrorefugiu), ale v několika izolovaných a prostorově omezených refugiích (odpovídající mikrorefugiím) (Holderegger a Thiel-Egenter 2009). Topografická rozmanitost alpského pohoří umožňovala během čtvrtohorních klimatických oscilací vznik různých typů glaciálních refugií, která sloužila jako centra pro následnou kolonizaci po ústupu ledovce (Schmitt 2009). Holderegger a Thiel-Egenter (2009) navrhli tři typy glaciálních refugií horských druhů nacházejících se v Alpách, a to tzv. Nunataky, periferní a nížinná glaciální refugia. (1) Nunataky jsou glaciální refugia na vrcholcích hor, které vyčnívají nad ledovci v jádru horského masivu. Nunataky byly potenciálně prostorově omezená vhodná stanoviště (tj. mikrorefugia), které byly bez sněhu alespoň v letních měsících během zalednění. Všechny vysoké vrcholky hor nad ledovcovým štítem evropských Alp se chovaly jako nunataky (Holderegger a Thiel-Egenter 2009). V tomto typu refugií se předpokládá přežití sekáče *Megabunus rhinoceros* či pavouků *Cryphoeca lichenum nigerrima* a *Lepthyphantes severus* (Muster 2000). (2) Periferní glaciální refugia horských druhů jsou ty, které se nachází na okraji horského systému, ale ještě uvnitř horského systému. Tento typ refugií byl umístěn například podél hranice dříve zaledněných horských systémů Alp (Schönswetter et al. 2005). (3) Nížinná glaciální refugia jsou oblasti v nížinách, mimo horské systémy a za hranicemi ledových štítů. Poskytla vhodná stanoviště pro organismy, které se objevily v přilehlých horských systémech před nástupem zalednění (Holderegger a Thiel-Egenter 2009). Schmitt a Hewitt (2004) poskytují příklad nížinného refugia pro arcticko-alpínský druh motýla *Zygaena exulans*.

Střídání glaciálů a interglaciálů přinášelo výrazné změny klimatických podmínek, mnohé druhy tedy musely přežít tato nepříznivá období v refugiích na jihu Evropy, kde pro ně byly lepší podmínky. Po příchodu optimálních podmínek se organismy šířily z refugií severně na svá původní stanoviště. Glaciální refugia byla především na Pyrenejském, Apeninském a Balkánském poloostrově v oblasti Mediteránu. Odtud byla po ústupu pevninského ledovce rekolonizována střední a severní Evropa (Hewitt 1999). Šíření druhů po Evropě ale nebylo tak jednoduché, protože pohoří (např. Alpy) jsou zde orientována západo-východně a působí tak jako bariéra (Hewitt 1996).

Na styku jednotlivých kolonizačních proudů z různých refugií pak docházelo k jejich promíchání, popř. k hybridizaci. Hybridní zóny byly zaznamenány v Pyrenejích, Alpách, ve střední Evropě na sever od Alp a ve Skandinávii (obr. 3), a podle všeho přispěly ke zvýšení intenzity speciálních procesů (např. hybridizace). Pokud se zde potkaly dvě dlouhodobě izolované linie, mohlo při jejich sekundárním kontaktu dojít k promíchání genetické informace (hybridizaci) a někdy i ke vzniku nového druhu (Hewitt 1999).



Obrázek 3 - Obecné umístění některých dobře známých hybridních zón v Evropě (převzato z Hewitt 2000)

2.4 Endemismus v Alpách

Evropa je charakterizována několika vysokohorskými systémy, které silně ovlivnily vývoj fauny i flory. Pro druhy, které jsou nyní omezeny na tyto vysokohorské systémy, existují charakteristické biogeografické diferenační vzory. (1) Lokální endemické druhy (nebo alespoň poddruhy) se vyskytují ve většině větších evropských vysokohorských systémů. Alpy jsou zdaleka nejrozlehlejší a nejvyšším horským systémem Evropy a tudíž se v tomto pásmu nalézá nejvyšší počet a množství endemitů typicky vysokohorských. Někteří z těchto alpských endemitů jsou rozšíření po celé této horské oblasti, táhnoucí se téměř přes celé pásmo (z Nice na jihovýchodě do Vídně na severovýchodě), zatímco jiní jsou více či méně lokální endemité v některých částech Alp (Schmitt 2009). Také rozlišujeme tzv. subendemity, což jsou druhy, které jsou úzce vázané na určité území, ale mají stenoendemitní výskyt na jiném území. Vysoký počet (sub)endemitů se nachází v oblastech na jižní a východní hranici Východních Alp, které zůstaly nezaledněné během pleistocénu. Rozložení lokálních endemických taxonů obecně ukazuje jasný vztah s hypotetickými glaciálními refugii v jižních, jihovýchodních, nejvýchodnějších, a severovýchodních Alpách (Schönswetter et al. 2005). (2) Populace taxonů s širokým rozšířením v Alpách často mají dvě nebo více genetických linií, které mají v některých případech dokonce status kryptických druhů. V mnoha případech jsou tyto linie

výsledkem existence několika center glaciálního přežití v perialpínských oblastech. (3) Populace ze sousedních vysokohorských systémů často vykazují podobné genetické linie, což je jev, který lze nejlépe vysvětlit postglaciálním ústupem do těchto hor z jednoho diferenciativního centra mezi nimi. (4) Populace celé řady živočišných druhů vykazují gradienty genetické diverzity z geneticky bohatšího východu do chudšího západu (Schmitt 2009).

Obecně můžeme rozlišit dva typy hotspotů pro lokální endemity Alp. (1) Druhy, jejichž rozšíření je omezeno na periferní oblasti Alp a většinou jsou omezeny na nižší a střední nadmořské výšky (např. pozorováno u některých druhů čeledi Lycaenidea a rodu *Erebia* (Nymphalidae)). Největší koncentrace těchto lokálních endemitů je v regionech jihozápadních a jihovýchodních Alp, dvou oblastech s většími oblastmi v nižších polohách, které nebyly pokryty ledem během zalednění. Tyto oblasti bez ledu sloužily s největší pravděpodobností jako centra přežívání během glaciace, odkud tyto druhy prováděly pouze výškové posuny, ale žádné výrazné expanze. Jelikož tyto taxony mohly provádět tyto výškové posuny opakovaně skrze klimatické pleistocénní fluktuace, tyto refugia mohla být místem evolučních speciálních procesů. (2) Druhy žijící v některých částech vnitřních Alp jsou obecně omezeny na vysoké alpské habitaty a mohly přežít glaciaci v tzv. Nunatacích (tj. malé oblasti bez ledu oblasti ledovcových štítů vnitřních Alp) (Schmitt 2009).

V rámci celých Alp jsou centra arachnologické a zoologické diverzity a endemismu Jižní Vápencové Alpy s jejich vrcholem v jihozápadní části (Národní park Mercantour a Přímořské Alpy) (Maurer a Thaler 1988). Východní Alpy jsou známým arachnologickým hotspotem endemismu v Rakousku. Počet endemických a subendemických druhů Rakouska se značně liší v jeho spolkových zemích. Bohaté na endemické sekáče je Štýrsko, Korutany, Tyrolsko a Salzburg. Arachnologické hotspoty v Rakousku jsou centrální Vysoké Taury a Gurktalské Alpy, ale také Ötztalské a Stubaiské Alpy (vše Centrální Alpy), Národní park Gesäuse (Ennstalské Alpy, Severní Vápencové Alpy) a zejména Karavanky (Jižní Vápencové Alpy) (Komposch 2011).

3 Faktory ovlivňující rozšíření pavoukoců v Alpách

Alpské pohoří má významný vliv v utváření současné distribuce a populační struktury většiny organismů, tedy i pavoukoců. Například pro živočichy jako jsou štíři, kteří nemají možnost pasivní disperze (Sissom a Hendrixson 2005), mohou mít geografické bariéry v podobě řek nebo vysokých pohoří vliv na rozšíření v Alpách.

Nejen topografická členitost tohoto pohoří ale ovlivnila evoluci pavoukoců. Nejzásadnějším faktorem, který ovlivnil biogeografii pavoukoců, byly čtvrtohorní klimatické změny, tedy střídání dob ledových a meziledových. Dopady glaciálních a interglaciálních fluktuací se u různých skupin odlišovaly v závislosti na jejich ekologické specifitě (Holdhaus 1954). Tyto fluktuace souvisí zejména se změnami teploty a vlhkosti prostředí, což jsou další faktory ovlivňující rozšíření pavoukoců v Alpách. Například štíři se často vyskytují v biotopech s extrémními teplotami a vyznačují se

pozoruhodnými adaptacemi na daná prostředí. Mají schopnost podchlazení, což znamená, že jejich oběh tělních tekutin může fungovat bez poškození tkání i pod bodem mrazu (Polis 1990). Změny klimatu, které nastaly na konci posledního glaciálu, silně ovlivnily také rozšíření štírků. V této době se štírci rozšířili z refugií na jihu Evropy na původně zaledněná místa. Klima také souvisí se změnami teploty a vlhkosti, což jsou základní faktory, které ovlivňují rozšíření štírků (Weygoldt 1969). Rozšíření některých skupin štírků (zejména nadč. Cheliferoidea) významně ovlivňuje forézie, která spočívá v jejich přemísťování na větší vzdálenosti prostřednictvím různých druhů hmyzu, ptáků či savců (Judson 2003). I u sekáčů se ukazuje, že největší vliv na diverzitu má teplota a vlhkost. Evropské druhy sekáčů preferují stanoviště s nižší teplotou a vyšší vlhkostí, mnoho druhů je odolných vůči mrazu, mohou tedy obývat horské systémy vyšších nadmořských výšek (Hillyard a Sankey 1989). Výrazný vliv na diverzitu sekáčů má také faktor vegetace, kdy každá skupina preferuje jiný typ vegetace (Mítov a Stoyanov 2005). Vegetace je také důležitým faktorem ovlivňujícím diverzitu pavouků. Ukázalo se, že většina pavouků je velmi citlivá na přítomnost (nepřítomnost) určitých druhů rostlin a na pH půdy. Celkový počet druhů pavouků také pozitivně koreluje s celkovým počtem druhů rostlin. To by mohlo být vysvětleno tím, že pokud existuje více druhů rostlin, je zde více mikrohabitátů a tudíž i více druhů pavouků (Štokmane et al. 2013). Pro výskyt a rozmanitost pavouků je důležitá i řada dalších faktorů, např. světlo, vlhkost, teplota nebo dostupnost vody. Zdá se, že světlo, spíše než vlhkost je důležitým limitujícím faktorem pro výskyt pavouků (Buchholz 2010). Pavouky závislé na teplotě můžeme rozlišit na druhy, které preferují buď chladné, nebo teplé ovzduší, a druhy, které dávají přednost přechodným stanovištím (Komposch et al. 2013).

Teplota prostředí také souvisí s nadmořskou výškou a zeměpisnou šířkou. Počet druhů roste od severu k jihu, což odpovídá severo-jížnímu gradientu, který platí pro většinu organismů. Nadmořská výška má také velký vliv na rozšíření pavoukoců v Alpách. Obecně platí, že s rostoucí nadmořskou výškou klesá počet druhů, avšak počet endemitů stoupá (Stevens 1989).

4 Biogeografie štírů v Alpách

Evoluční historie štírů sahá až do období Siluru (před 430 miliony lety) (Dunlop et al. 2008). Štíři jsou tudíž evolučně starobylá a poměrně úspěšná skupina pavoukoců, v současné době je známé jejich rozšíření ze všech kontinentů kromě Antarktidy. V současnosti jsou zástupci toho řádu nejvíce rozšířeni v tropických a subtropických oblastech, nejsou ale svým výskytem omezeni pouze na tyto biotopy. Některé druhy pronikly do prostředí mírného pásma (včetně velehor) a zasahují tak svým rozšířením do Evropy (Kovařík 2009). Mohou se vyskytovat i v poměrně chladných oblastech a vysokých nadmořských výškách (např. v Evropě i přes 2 000 m. n. m.) (Komposch et al. 2001). Štíři tedy obývají rozmanité habitaty, od přímořských biotopů po vysokohorské oblasti (Fet 2010). Některé druhy podrodu *Euscorpius* (*Alpiscorpius*) tvoří důležitý prvek alpské bioty.

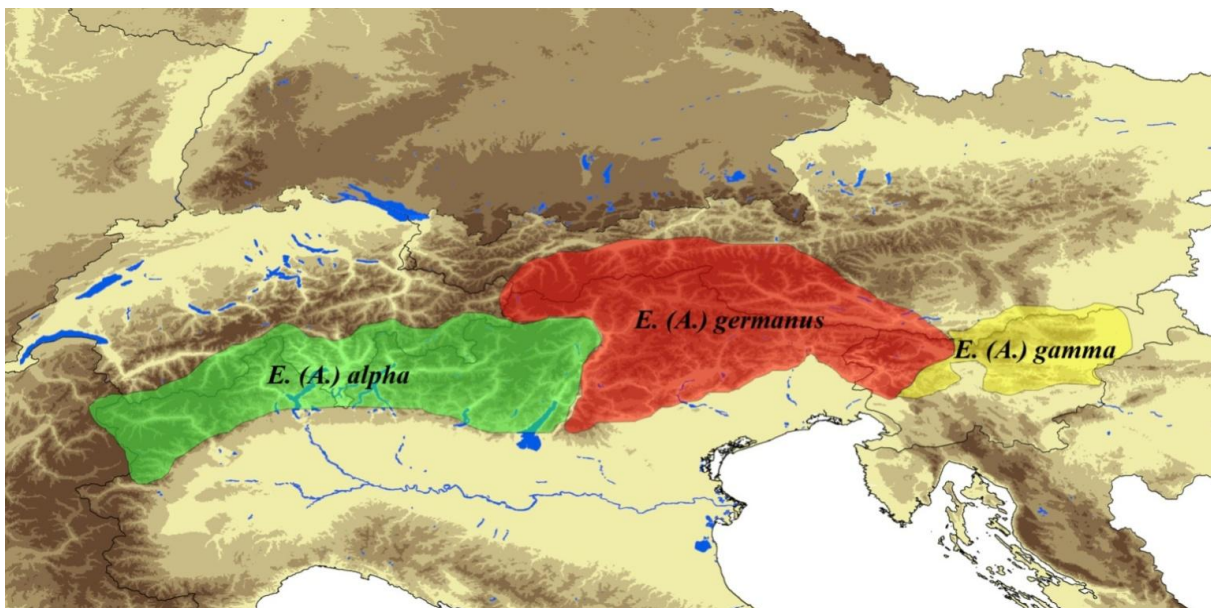
V řádu Scorpiones je sice rozeznáváno 2 258 druhů, avšak jen 6 z nich zasahuje do oblasti

Alp. Pro štíry jakožto živočichy bez možnosti pasivního šíření mohou pohoří, řeky nebo ledovcová jezera v Alpách působit jako významné geografické bariéry (Sissom a Hendrixson 2005).

V Alpách se vyskytují pouze zástupci čeledi Euscorpiidae, která je v Evropě zastoupená pouze jedním druhově diverzifikovaným rodem *Euscorpius* (Fet 2010). V současnosti je celkově v rámci rodu *Euscorpius* rozeznáváno 51 druhů (Rein 2016) řazených do čtyř podrodů (*Euscorpius*, *Alpiscorpius*, *Tetratrachobothrius* a *Polytrichobothrius*).

4.1 Podrod *Euscorpius* (*Alpiscorpius*)

Rod *Euscorpius* je v Alpách zastoupen podrodem *Alpiscorpius*, který byl oddělen od podrodu *Euscorpius* až v roce 2000 na základě výsledků molekulární fylogenetické studie (Gantenbein et al. 2000). Ukazuje se, že zástupci podrodu *Alpiscorpius* se nápadně liší v ekologických preferencích od dalších skupin štírů žijících v Evropě, neboť obývají zalesněné vlhké biotopy od středních poloh až po vysokohorské oblasti (do 2 500 m n. m.) (Fet 2010). V současnosti jsou z oblasti Alp rozeznávány tři druhy: *Euscorpius (Alpiscorpius) alpha*, *E. (A.) germanus* a *E. (A.) gamma* (obr. 4). Mezi druhy *E. (A.) alpha* a *E. (A.) germanus* působí řeka Adige v severní Itálii jako přirozená geografická hranice. *E. (A.) alpha* se nachází západně od této řeky, *E. (A.) germanus* východně a vzájemně se nepřekrývají (Gantenbein et al. 2000).



Obrázek 4 - Rozšíření druhů podrodu *Euscorpius (Alpiscorpius)* na území Alp (převzato z Plíšková 2014)

E. alpha je druh žijící ve vysokých nadmořských výškách (až do 2 000 m n. m.) a mohl by být označen jako orofilní. Tento druh obývá habitaty sympatricky s *E. italicus*. Žije ovšem v méně příznivých podmínkách (nižší teplota) než *E. italicus*, který dosahuje větších rozměrů (Thaler 2003). *E. alpha* je rozšířen jen v alpské oblasti severní Itálie (západně od řeky Adige) a jižního Švýcarska (Rein 2016). V Itálii obývá *E. alpha* zejména subalpínské a alpínské lokality, byl nalezen východně od Piemontu v mnoha lokalitách v Lombardii (až k jezeru Iseo) (Colombo 2006). *E. germanus* je druh

žijící ve vyšších nadmořských výškách, nachází se v horských oblastech s vysokou humiditou. V některých oblastech ho lze nalézt nad úrovní 2 000 m. Geografická bariéra v podobě řeky Adige omezila rozšíření druhu *E. germanus* pouze na populace v Rakousku, severní Itálii (východně od řeky Adige) a Slovinsku (Gantenbein et al. 2000). *E. gamma* se velice často vyskytuje v horských oblastech s vysokou vlhkostí, kde ho můžeme nalézt pod kameny a pod kůrou starých stromů (Rein 2016). Tento druh je rozšířený v jižním Rakousku (Korutany), severovýchodní Itálii (Friuli), Chorvatsku a Slovinsku (Gantenbein et al. 2000).

V analýze molekulární fylogeneze a biogeografie rodu *Euscorpius* byl dokázán vysoký stupeň genetické divergence mezi endemickou alpskou linií a podrodem *Euscorpius*. To vedlo k předpokladu, že ekologická diferenciace a adaptace na orofilické a mesofilické habitaty u předků současného *E. germanus* mohla být starobylá událost. Ukázalo se, že diferenciace současných forem obývajících Alpy předchází pleistocennímu zalednění, což potvrzuje hypotézu, že speciace nastala během Pliocénu. Také bylo stanoveno, že k oddělení *E. germanus* a *E. alpha* došlo před 2 – 3 miliony let (Gantenbein et al. 2000). Švýcarské populace *E. germanus* pravděpodobně vznikly ze dvou odlišných refugií během glaciace a tvoří dvě geneticky vysoce rozdílné skupiny populací (Gantenbein a Scholl 1998). Pravděpodobná pleistocenní refugia byla oblast nazývána Bergamské Alpy pro *E. alpha* a Benátské Prealpy pro *E. germanus* (Gantenbein et al. 2000).

4.2 Podrod *Euscorpius* (*Euscorpius*)

Z tohoto podrodu se v Alpách vyskytují druhy *E. tergestinus* a *E. concinnus*. *E. tergestinus* je široce rozšířen v Itálii, hlavně na severu, ale také v centrální části, kde je sympatrický s *E. sicanus* a *E. concinnus* (Colombo 2006). Huber et al. (2001) potvrdili nesouvislé rozšíření *E. tergestinus* v Rakousku a za pomoci genetických dat zjistili, že rakouské populace jsou asi zavlečeny lidmi. V Alpách se *E. tergestinus* objevuje až do výšky 2 000 m n. m (Colombo 2006). Ekologické požadavky *E. tergestinus* jsou podobné jako u *E. sicanus*. Nachází se v antropogenních stanovištích, preferuje různé habitaty, jako jsou zahrady, domy, staré budovy, ploty apod., kde může být pod kameny, v prasklinách a štěrbinách kamenných zdí (Vignoli et al. 2005). *E. concinnus* je široce rozšířen v Itálii, a to v severních, centrálních a jižních regionech (Colombo 2006). Vignoli et al. (2005) uvádějí široký rozsah výšek pro *E. concinnus*, od hladiny moře až do 1500 m n. m., považují *E. concinnus* za široce rozšířený druh, zabírající celou řadu stanovišť, ale s určitými přírodními preferencemi. Podle Vignoli et al. (2005) je *E. concinnus* sympatrický s *E. tergestinus* v několika italských regionech a je také rozšířen v jihovýchodní Francii. Obvykle preferuje přírodní habitaty, žije pod kameny a kůrou v lesích (Vignoli et al. 2005).

E. concinnus vykazuje ekologickou kompetici s *E. tergestinus* (Colombo 2006). Vignoli et al. (2005) předpokládají, že rozdíl ve velikosti mezi sympatrickými stířími druhy se zdá být důležitý pro určení interakce a že velké druhy zabírají nejvýhodnější mikrohabitaty. Podle nich byl velký *E. tergestinus* nalezen v antropogenních habitatech, které pro něj byly nejvýhodnější, co se týče

vlhkosti, teploty a ochrany před dravci, zatímco menší *E. concinnus* se nacházel převážně v přirozeném prostředí. Stejný ekologický model byl pozorován a potvrzen autorem u *E. alpha* a *E. italicus* (Colombo 2006).

4.3 Podrod *Euscorpius* (*Polytrichobothrius*)

V Alpách se okrajově objevuje druh *E. italicus*, který je sice spíše teplomilný, většinou se nachází v rozmezí mezi 0 a 500 m n. m, ale lze ho nalézt i ve vlhkých a chladnějších oblastech, až ve výškách 1 200 m. Tyto vyšší záznamy jsou méně časté a mohou být zapříčiněné rozšířením prostřednictvím lidské činnosti (Colombo 2006). *E. italicus* je velký, nápadný druh, který je zaznamenán z Francie, severních a centrálních regionů Itálie a jižního Švýcarska. Je běžný v budovách, lidských obydlích, štěrbinách a trhlinách stěn. Také jej lze nalézt v trávě nebo pod kameny v některých oblastech (např. Švýcarsko) (Colombo 2006).

V Itálii byla pozorována mezidruhová kompetice mezi druhy *E. italicus* a *E. tergestinus*, během které silnější druh vytlačí slabší do habitatu, který by si sám o sobě nevybral. Menší *E. tergestinus* je nucen obývat chladnější oblasti, kde je méně potravy a větší *E. italicus* si vybírá teplejší habitaty s dostatkem potravy (Colombo 2009).

5 Biogeografie štírků v Alpách

Štírci patří mezi starobylé linie suchozemských členovců, z nichž nejstarší pochází ze středního Devonu (417 – 354 mil. let) (Schawaller et al. 1991). Řád Pseudoscorpiones představuje volně žijící predátory, kteří obývají nejrůznější biotopy. Nejčastěji se ale vyskytují v listové opadance a v půdě, odkud často pronikají i do podzemního prostředí.

V současnosti jsou štírci čtvrtým nejpočetnějším řádem třídy pavoukoců s 3 385 popsány druhy, které jsou řazeny do 439 rodů a 25 čeledí (Harvey 2007). Z Evropy je v současné době rozeznáváno 755 druhů štírků ze 14 čeledí. Druhově nejpočetnější čeledí v Evropě je čeleď Neobisiidae, která zde tvoří více než polovinu známých taxonů. Čeleď Chthoniidae je druhá nejpočetnější skupina.

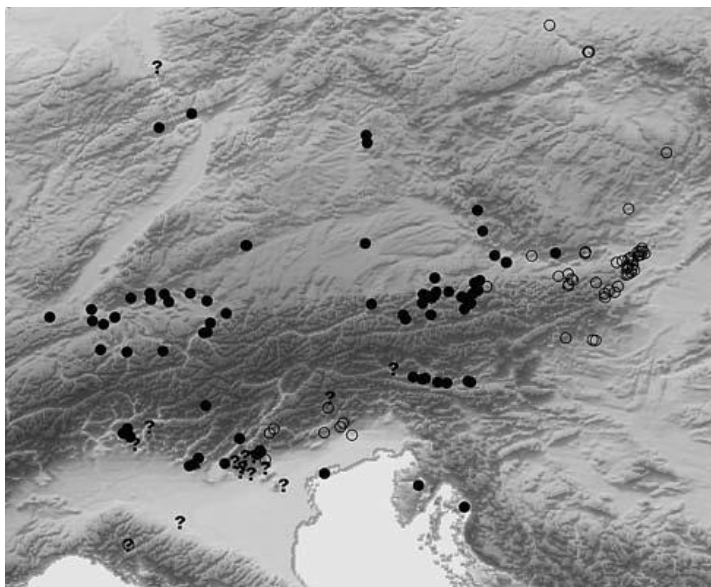
V oblasti Alp jsou nejpočetněji zastoupeni štírci čeledí Chthoniidae, Neobisiidae, Syarinidae a Chernetidae. Většina štírků se vyskytuje v níže položených oblastech, jako jsou roviny a pahorkatiny, ale jsou i tací, kteří žijí pouze v horách, jako jsou některé alpské endemické druhy z rodů *Chthonius*, *Neobisium* a *Roncus* (Mahnert 2009). Některé druhy štírků můžeme objevit i ve výškách, které přesahují 2 000 m n. m. Areály rozšíření jednotlivých druhů se v dané oblasti mohou výrazně lišit (Gardini 2000). Alpští endemité většinou mají velmi omezený areál výskytu. V Alpách se ale vyskytují i druhy, jejichž areály rozšíření jsou velké a zasahují svým výskytem i do jiných částí Evropy (Gardini 2013). Rozšíření některých skupin štírků významně ovlivňuje forézie, která spočívá v jejich přemísťování na větší vzdálenosti prostřednictvím různých druhů hmyzu, ptáků či savců (Judson 2003).

5.1 Štírci čeledi Chthoniidae

V rámci čeledi Chthoniidae je rozeznáváno 28 rodů a 650 druhů, v Evropě patří s více než 214 druhy řazených do 5 rodů k druhé nejpočetnější skupině štírků (Harvey 2013a). Rod *Chthonius* je nejpočetnějším rodem této čeledi s asi 260 popsány druhy, z nichž v Alpách je znám výskyt 44 druhů řazených celkem do tří podrodů: *Ephippiochthonius*, *Chthonius* a *Globochthonius* (Gardini 2013; Gardini 2014).

Z podrodu *Ephippiochthonius* jsou v Alpách rozšířené druhy *Chthonius (E.) intemelius* a *Chthonius (E.) ligur*, které jsou známé z Ligurských Prealp (Gardini 2013). Druh *Chthonius (E.) troglophilus* byl Gardinim (1990) popsán z Ligurských Alp a Prealp, v té samé práci autor popsal druh *Ch. cavicola* ze stejné zeměpisné oblasti. Dalším druhem z oblasti Alp je *Chthonius (E.) poeninus* který se vyskytuje ve Švýcarsku, ale byl zaznamenán v Itálii a Allgäuských Alpách. Preferovaný habitat v Bavorsku (Německo) se silně liší od předchozích zjištění. Data z této oblasti ukazují na vazbu tohoto druhu na travnaté porosty rodu *Nardus*. Nové záznamy tohoto druhu navíc pochází z nadmořských výšek mezi 1 540 m a 1 973 m a představují tak první doložený výskyt tohoto druhu ze subalpínské oblasti Alp. Dosavadní výskyt *Ch. (E.) poeninus* byl do té doby znám pouze z výšek 550 m až 1 450 m n. m (Muster et al. 2008). Z jihovýchodních Alp jsou známé druhy *Chthonius (E.) monguzzii* a *Chthonius (E.) pieltaini*. *Ch. pieltaini* je podzemní druh s vysokým stupněm troglomorfie, který je známý od Dolomit k Bergamským Prealpám. Tento druh je pravděpodobně příbuzný s druhem *Ch. (E.) nanus*, který je rozšířený ve stejné geografické oblasti (Gardini 2013).

V Alpách a jejich blízkém okolí probíhá hranice dvou vikariantních druhů. *Chthonius (E.) fuscimanus* je východní druh a *Ch. (E.) boldorii* západní. Sasko, Morava, Dolní Rakousko a Štýrsko jsou výlučně obývané *Ch. (E.) fuscimanus*, zatímco v Bavorsku, Švýcarsku a rakouském okrese Vorarlberg, Severním Tyrolsku, Salcbursku a Korutanech se nachází pouze *Ch. (E.) boldorii*. V Horním Rakousku se tyto druhy v malé zóně překrývají sympatricky. Situace v severní Itálii je složitější. Na jižním okraji Alp se zdá být striktní geografické oddělení těchto dvou forem pochybné. Byly pozorovány mnohé lokality *Ch. (E.) fuscimanus* na jižních svazích Dolomit, které jsou obklopené výskytem *Ch. (E.) boldorii*. Západně od Gardského jezera jsou jednoznačně všechny záznamy *Ch. (E.) boldorii*.



Obrázek 5 - Rozšíření *Ch. boldorii* (plná kolečka) a *Ch. fuscimanus* (prázdná kolečka) v Evropě (převzato z Muster et al. 2004)

Chthonius (E.) fuscimanus byl nalezen v oblasti mezi 200 a 600 m n. m. Jak je patrné z rozšíření (obr. 5) i výškového rozpětí *Ch. (E.) fuscimanus*, tento druh se v oblasti Alp vyskytuje pouze okrajově. Zdá se, že vertikální rozšíření *Ch. (E.) boldorii* je více v horském pásu. Nejvyšší lokality v Gailtalských Alpách v Korutanech překročily 1500 m n. m. Oba tyto druhy byly nalezeny především v hrabance v mezofilních habitatech (Muster et al. 2004).

Z podrodu *Chthonius* obývá oblast Alp *Chthonius (Ch.) italicus*, což je endemický podzemní druh, který se vyskytuje v Ligurských Alpách (Gardini 2000). *Chthonius (Ch.) lessiniensis* je podzemní druh, který vykazuje vysoký stupeň troglomorfe, vyskytuje se od západních po východní Benátské Prealpy. *Chthonius (Ch.) raridentatus* je druh známý od východních Benátských Prealp po jih Rakouska a zdá se, že je blíže příbuzný se sympatrickým (zřídka syntopickým) *Ch. cavernarum*. *Chthonius (Ch.) cavernarum* je druh známý z východních Benátských Prealp. Dalším druhem rodu *Chthonius* je *Chthonius (Ch.) alpicola*. Vyskytuje se v Rakousku (v provincii Salzburg, Horním a Dolním Rakousku, Korutanech a Štýrsku) (Beier 1963a) a byl zaznamenán i v Německu. Téměř všechny exempláře pocházejí ze smíšených lesů a objevuje se u nich preference na vlhká místa. Všechny lokality leží v nízké horské zóně mezi 400 a 1 000 m nad mořem (Muster a Lippold 2003). *Ch. alpicola* obývá malou oblast ve Východních Alpách a dvě lokality v Lombardii v blízkosti Bergama (Beier 1963b). *Chthonius (Ch.) pusillus* a *Chthonius (Ch.) submontanus* jsou endemické druhy z Centrálních a Severních Alp Rakouska (Mahnert 2009).

Z podrodu *Globochthonius* je v Alpách rozšířen druh *Chthonius (G.) globifer*. Je to většinou horský druh, který žije v půdní hrabance. Jedná se o endemita Západocentrálních Švýcarských, Italských a Francouzských Alp. Na hranici mezi Švýcarskými a Italskými Alpami byl zaznamenán v nadmořské výšce 2 000 m (Gardini 2000).

Z rodu *Mundochthonius* je z oblasti Alp znám druh *Mundochthonius alpinus*, který je endemický v Rakousku, je rozšířen v Centrálních Alpách (Beier 1969).

5.2 Štírci čeledi Neobisiidae

Nejpočetnější čeledí v Evropě je čeleď Neobisiidae, která zde zahrnuje 401 druhů zařazených do 12 rodů (Harvey 2009). Zástupci této čeledi jsou typičtí půdní obyvatelé, zejména lesních biotopů, někdy přecházejí k troglobiontnímu způsobu života (Beier 1963a). Z Oblasti Alp jsou známy druhy rodů *Neobisium*, *Roncus* (Mahnert 2009) a *Bituberoroncus* (Ćurčić 2013).

Z rodu *Neobisium* můžeme uvést například *Neobisium montisageli*, což je pravděpodobně endemit v Přímořských Alpách v jihovýchodní Francii. Druh *Neobisium (N.) carinthiacum* je endemit Jižních a Centrálních Alp Rakouska. *Neobisium (N.) dolomiticum* je subendemický druh, který je rozšířen v Rakousku (Severní Alpy), Itálii (Dolomity, Benátsko) a Německu (Allgäu). Druh *Neobisium (N.) noricum* se vyskytuje v Rakousku a je endemitem Centrálních Alp. *Neobisium (N.) hermanni* je subendemický druh Centrálních, Jižních a Severních Alp Rakouska a Německa (Bavorsko). Druh *Neobisium (N.) simoni petzi* je subendemický v Severních Alpách Rakouska a Itálii (Jižní Tyrolsko).

Neobisium (B.) aueri z podrodu *Blothrus* se vyskytuje v Severních Alpách Rakouska, kde je endemický (Mahnert 2009).

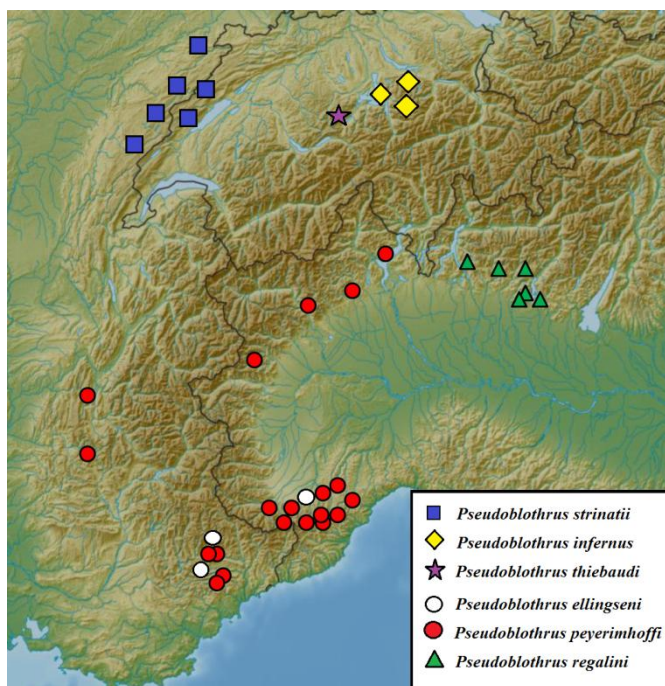
Dva druhy štírků, které patří do čeledi Neobisiidae, byly nalezeny pod sněhovou pokrývkou: *Neobisium (N.) carcinoides* a *N. (N.) minimum* (Vanin a Turchetto 2007). Štírek *Neobisium carcinoides* je aktivní během celé chladné sezóny, zatímco jiné druhy štírků jsou aktivní pouze při teplotách nad 0 °C (Weygoldt 1969).

V Alpách se také vyskytují štírci rodu *Roncus*, který je řazen do čeledi Neobisiidae. *Roncus peissei* je pravděpodobně endemický druh, který obývá habitaty v Přímořských Alpách v jihovýchodní Francii. *Roncus ligusticus* je endemický podzemní druh Ligurských Alp, který je znám pouze z této lokality (Gardini 2000). *R. troglophilus* je endemit Prealp Lombardie a Benátska a byl Gardinim (2000) označen za jeskynní druh. *Roncus alpinus* je druh, který lze nalézt v Západo-centrálních Italských, Francouzských, Rakouských a Švýcarských Alpách. V Itálii je zaznamenán od Penninských po Karnské Alpy. *Roncus carinthiacus* je endemický druh Rakouska, vyskytuje se v Jižních Alpách (Mahnert 2009).

Z rodu *Bituberoroncus* je z oblasti Alp znám druh *Bituberoroncus nobilissimus*, který žije v hrabance v Přímořských Alpách Francie (Čurčič 2013).

5.3 Štírci čeledi Syarinidae

Rod *Pseudoblothrus* z čeledi Syarinidae je v oblasti Alp zastoupen šesti podzemními druhy (obr. 6) (Harvey 2013a). *P. peyerimhoffi* a *P. ellingseni* jsou druhy, které se vyskytují ve Francouzských a Západních Italských Alpách (Gardini 2015). V Itálii byl *P. peyerimhoffi* popsán z Piemontu a *P. ellingseni* z Ligurských Alp, kde tento druh obývá chladné jeskyně, které jsou chudé na potravu. Je možné, že populace nalezené v jeskyni Buco di Valenza (Kottické Alpy) patří do nových druhů (Gardini 2000). *P. regalini* je podzemní druh vyskytující se v Francii a Itálii, kde byl zaznamenán v Lombardii (Centrální Italské Alpy). *P. strinatii* je druh, který obývá švýcarské a francouzské pohoří Jura. Další druhy rodu *Pseudoblothrus*, které se v Alpách vyskytují, jsou *P. thiebaudi* a *P. infernus*. Tyto druhy jsou popsány ze Švýcarska (Gardini 2015).



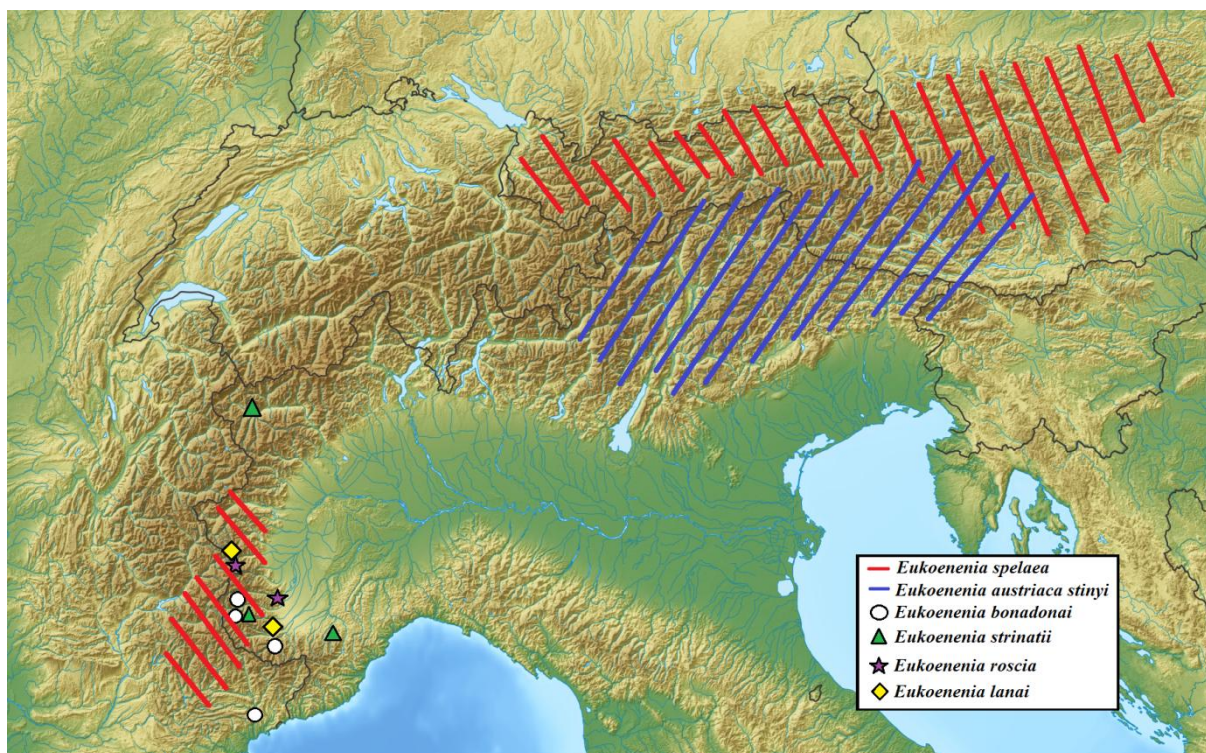
Obrázek 6 - Mapa rozšíření rodu *Pseudoblothrus* v oblasti Alp (upraveno podle Gardini 2015)

5.4 Štírci čeledi Chernetidae

Chernes montigenus je druh subalpínské a alpínské zóny Alp, který se zde vyskytuje ve výškách od 1 770 do 2 769 m n. m. Je rozšířen ve Švýcarsku, Itálii, Rakousku a Francii. Tento vysokohorský druh žije pod kameny, na loukách a lesích nebo v hnízdech mravenců *Formica lugubris*. *Chernes cimicoides* je široce rozšířený druh zaznamenaný také z Rakouska, Itálie a Švýcarska, kde se vyskytuje ve výšce mezi 400 a 1 350 m n. m. Tento druh žije většinou pod kůrou stromů, preferuje jehličnaté porosty (smrk, jedle, borovice) a jednou byl nalezen v hnízdě mravenců rodu *Formica*. Dalším druhem rodu *Chernes* je *Ch. nigrimanus*, který byl ve Švýcarsku zaznamenán ve výšce 1 350 m n. m. Druh *Dendrochernes cyrneus* je v oblasti Alp rozšířen hlavně v Rakousku, ale byl nahlášen i ze Švýcarska z výšky okolo 1 000 m n. m. Žije především pod kůrou smrku a borovice lesní. *Allochernes peregrinus* je druh, který se vyskytuje ve výšce 1 100 až 1 750 m n. m. ve Švýcarsku a Rakousku. Tento druh rodu *Allochernes* obývá mraveniště nebo biotopy v blízkosti stromů (De Vore-Scribante 1999). Vzhledem k tomu, že zástupci této čeledi využívají hojně frézii, jsou areály jejich rozšíření poměrně velké a s výjimkou *Ch. montigenus* pokrývají mimo Alpy velkou část Evropského kontinentu (Harvey 2013a).

6 Biogeografie štírenek v Alpách

Štírky (Palpigradi) jsou nepatrní, slepí pavoukovci s mnoha charakteristickými znaky, např. tříčlánkové chelicery, segmentované prosoma a článkovaný přívěsek - flagellum. Fylogenetická pozice této skupiny v rámci pavoukoců je stále nejistá (Kováč et al. 2002). Žijí v podzemních prostorech různých rozměrů a jsou snadno odlišitelní od ostatních členovců (Isaia et al. 2011). Štírky představují malý řád, v současnosti je známo asi 100 druhů rozšířených po celém světě (Harvey 2013b). Zatímco v celosvětovém měřítku většina druhů žije v půdě, 23 z 28 evropských druhů se vyskytuje v jeskyních nebo podzemních stanovištích. Podle současných poznatků, všechny druhy, které jsou rozšířené v Evropě, a tedy i na území Alp, patří do rodu *Eukoenia* (obr. 7) (Isaia et al. 2011).



Obrázek 7 - Mapa rozšíření rodu *Eukoenia* v oblasti Alp (vytvořeno podle Christian et al. 2014)

První zmínky o jednotlivých štírenkách v rakouských jeskyních a sporadické jeskynní záznamy v následujících desetiletích ukázaly, že tito drobní pavoukovci byli extrémně vzácní a skutečně troglobiotičtí v oblasti severovýchodních Alp. Mahnert a Janetschek (1970) však objevili v severním Tyrolsku štírenky žijící v půdě, což byla první zmínka o půdních formách tohoto řádu pavoukovců v Alpách a zpochybnili tak převládající názor o habitatu rodu *Eukoenia*. O několik let později, druhý rakouský záznam štírenek mimo jeskyně zpochybňuje „vzácnost“ *Eukoenia spelaea* (Christian 1998).

V Itálii, byly zaznamenány čtyři půdní a sedm jeskynních druhů. Podle současných poznatků, Piemont obývají dva jeskynní druhy z *Eukoenia spelaea/austriaca* komplexu, zaznamenané ze tří jeskyní v provincii Cuneo. *E. bonadonai* i *E. strinatii* jsou endemické v jihozápadních a Přímořských Alpách. Ze dvou jeskyní v Ligurských a Přímořských Alpách je znám výskyt druhu *E. bonadonai*, který byl původně popsán z francouzské části Přímořských Alp, zatímco jeskyně Bossea v Ligurských Alpách zůstává jedinou známou lokalitou pro *E. strinatii* (Isaia et al. 2011).

E. austriaca komplex je doložen od Lombardie až po jižní Karpaty, kromě Panonské nížiny, *E. austriaca stinyi* byl zaznamenaný z Rakouska a z umělé jeskyně v blízkosti italské Verony (Condé 1984). *Eukoenia spelaea* je druh štírenky, obsahující čtyři poddruhy, který se vyskytuje od Francie (západně od řeky Rhône) v celém Alpském oblouku (Condé 1996). Kvůli nejasné poddruhové taxonomii se používá termín, "*E. spelaea* komplex" (Kováč et al. 2002). V Rakousku se *E. spelaea* vyskytuje v Severních Vápencových Alpách, Jižní Vápencové Alpy jsou kolonizovány druhem *E. austriaca*, pravděpodobně celým poddruhem *stinyi*. Záznam Christiana (1998) ukazuje, že se areály

E. spelaea a *austriaca* komplexů překrývají na severovýchodním výběžku Alp.

Christian et al. (2014) studovali šest lokalit v Alpách jihozápadně od Piemontu, tuto oblast s mimořádně bohatou biodiverzitou (Minelli et al. 2006) považují botanici za nejbohatší centrum endemismu v Alpách (Diadema et al. 2005). Totéž zřejmě platí i pro podzemní faunu (Lana 2013). Záznam *E. spelaea* v Partigianu potvrzuje výskyt druhu v italské části jihozápadních Alp. Pozoruhodné je, že Buco del Partigiano je spíše otvor mezi skálami, než jeskyně v pravém slova smyslu, což ukazuje, že *E. spelaea* není závislý na hlubokých krasových jeskyních.

Christian et al. (2014) popsali nový druh *E. roscia* na základě populace z Fornaci a *E. lanai* z populace z Monfieis. Výskyt pěti různých morfologických typů v jihozápadní alpské oblasti ukazuje, že podzemní biologická rozmanitost se vyrovná tamější bohaté nadzemní biodiverzitě. Kottické Alpy na severu skrývají druhy *E. roscia*, *E. lanai* a široce rozšířený druh *E. spelaea*.

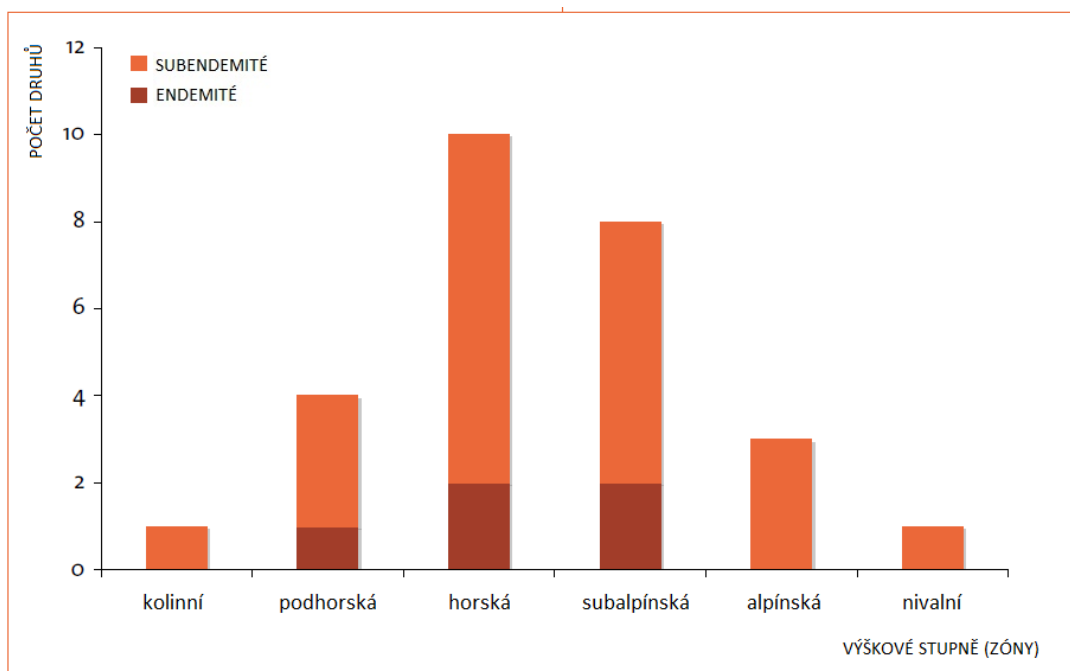
Není stále jasné, zda populace štírenek přežily „*in situ*“, jako třetihorní relikty, nebo se pomalu rozptýlily přes nové oblasti během vhodných klimatických období (Kováč et al. 2002). Nedávné studie (Lohse et al. 2011) podporují klasickou „massif de refuge“ hypotézu (Holdhaus 1906), která ve své moderní interpretaci předpokládá existenci určitých oblastí roztroušených podél hranice celého Alpského oblouku, které sloužily jako refugia pro druhy rostlin a živočichů během pleistocénu.

7 Biogeografie sekáčů v Alpách

Řád sekáči je považován za jeden z nejstarších řádů pavoukoců. Byly nalezeny dobře zachovalé fosílie staré 400 milionů let, jejichž stavba vypadá překvapivě moderně. To naznačuje, že základní tělesný plán sekáčů se objevil velmi brzy a alespoň u některých taxonů se od té doby příliš nezměnil (Zhang 2011). Řád Opiliones obývá nejrůznější typy suchozemských biotopů a vyskytuje se téměř ve všech nadmořských výškách, od nížin až po vysokohorská pásma (Bezděčka 2010). Sekáči žijí například pod kameny, v sutinách, na stěnách, v půdě, mechu nebo hrabance (Hillyard a Sankey 1989). Diverzitu a rozšíření sekáčů ovlivňuje teplota, obývají habitaty s nižší teplotou a vyšší vlhkostí, které jim poskytují množství úkrytů (Mitov a Stoyanov 2005). Není proto překvapující, že se vyskytují převážně v horských oblastech, jeskyních, na stinných místech a v lesích (Hillyard a Sankey 1989).

Řád Opiliones je třetím nejpočetnějším řádem pavoukoců s 6 624 popsány druhy (Kury 2016), ale předpokládá se, že celková diverzita přesahuje 10 000 druhů (Machado et al. 2007). Tento řád zahrnuje pět hlavních podřádů, Cyphophthalmi, Eupnoi, Dyspnoi, Laniatores a nedávno popsáný vymřelý podřád Tetrophthalmi (Garwood et al. 2014).

Z Evropy je znám výskyt 459 druhů sekáčů, které jsou řazeny do 10 čeledí a 5 podřádů. V horských oblastech, jako jsou například Alpy, najdeme sekáče v různých výškových stupních. Úzký vztah k horskému prostředí dokládá například celkové množství (sub)endemických sekáčů v Národním parku Gesäuse. Zde, stejně jako v celých Východních Alpách, pochází většina (sub)endemických druhů z horské až subalpínské zóny (obr. 8) (Komposch 2009a).



Obrázek 8 - Vertikální rozšíření (sub)endemických druhů sekáčů (upraveno podle Komposch 2009a)

7.1 Sekáči čeledi Travuniidae

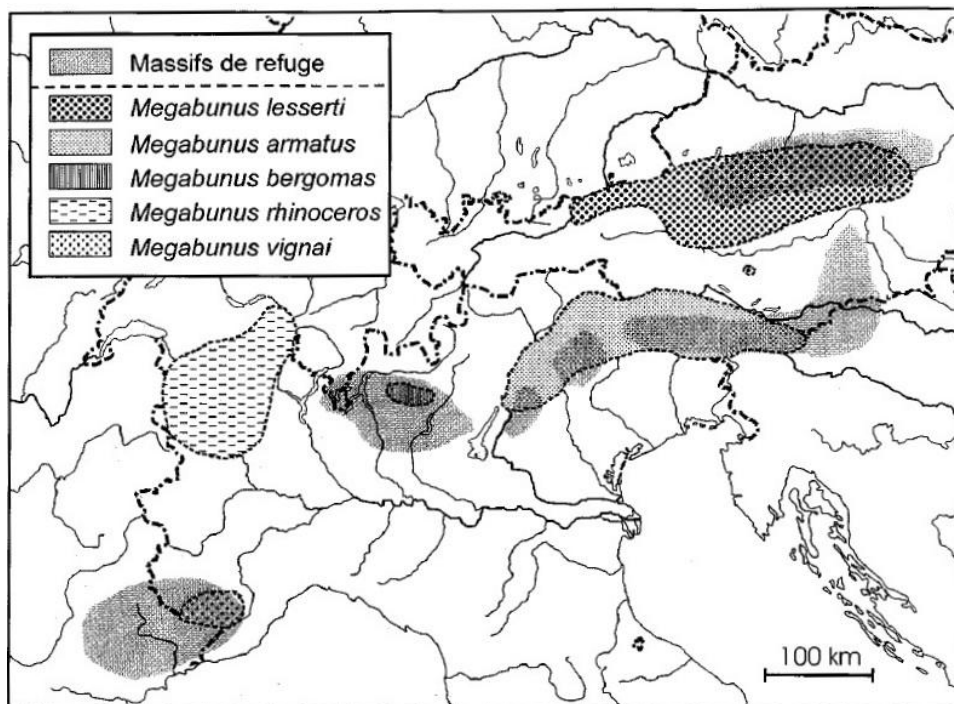
Z čeledi Travuniidae se v Alpách vyskytuje subendemický druh *Holoscotolemon unicolor*, který žije v hlubokých listových vrstvách bukového lesa a ve vlhkých lesích (Komposch 2010). *Holoscotolemon unicolor* se vyskytuje v Severních, Centrálních a Jižních Alpách Rakouska, v Itálii, Německu a Slovinsku. Tohoto sekáče můžeme nalézt v nadmořských výškách 270 až 1 660 m, ale nejvíce se vyskytuje mezi 500 a 1 100 m n. m. (Martens 1978).

7.2 Sekáči čeledi Phalangiidae

Čeď Phalangiidae je nejpočetnější čeledí sekáčů v Evropě. V Alpách se z této čeledi vyskytují rody *Megabunus*, *Dicranopalpus*, *Mitopus*, *Platybunus*, *Opilio*, *Oligolophus* a *Phalangium*.

Rod *Megabunus* je v Alpách zastoupen pěti endemickými druhy (Chemini 1985), které se vyskytují alopatricky. Jejich areály rozšíření jsou spojeny s glaciálními refugii (obr. 9). *Megabunus armatus*, *M. bergomas* a *M. vignai* jsou omezeny na jihovýchodní, jižní a jihozápadní refugia, označovaná jako „masif de refuge“. *Megabunus armatus* je druh vyskytující se v Rakousku, Slovinsku a Itálii a je endemit Jižních Vápencových Alp (Kofler 1984). Žije ve výšce mezi 1 000 a 3 200 m n. m. v (horské) subalpínské až alpínské (nivalní) zóně. Většina zástupců je ale známá z nadmořských výšek 1 800 až 2 500 m n. m. Pro druh *M. rhinoceros*, který se vyskytuje v nadmořských výškách mezi 1600 a 3000 m n. m. (Martens 1978), se předpokládá přežití v Nunatacích Západních Alp. *Megabunus lesserti* je endemit Východních Alp, kde je omezen na Severní Vápencové Alpy a severní část Centrálních Alp (Muster et al. 2005). Od svého původního popisu byl tento druh zaznamenán jen východně od jezera Achensee (Thaler 1998). V Bavorsku byl tento sekáč zaznamenán

z Berchtesgadenských Alp (Hammelbacher 1987). Jeho vertikální distribuce se pohybuje od horské do subalpínské zóny ve výšce od 850 do 2 240 m n. m. (Komposch 1998). *M. lesserti* přežíval zalednění v refugiu „massif de refuge“ (Muster 2000).



Obrázek 9 - Rozšíření rodu Megabunus v Alpách, ve vztahu k důležitým refugiím "massif de refuge" (převzato z Muster 2000)

Z rodu *Dicranopalpus* je v Alpách endemický druh *Dicranopalpus gasteinensis*. Tento specialista dává přednost alpínské až nivalní zóně, je to tedy striktně horský druh, který žije ve více než 3 000 m n. m. V mnoha případech byl nalezen syntopicky s druhem *Mitopus glacialis*, oba druhy také vykazují podobné horizontální rozšíření v Alpách (Komposch a Gruber 2004).

Dále je v oblasti Alp rozšířen rod *Mitopus*, zastoupený druhy *M. glacialis* a *M. morio*. *Mitopus glacialis* je alpský endemický druh, který se vyskytuje v subalpínské až nivalní zóně (Martens 1978). Je to vysokohorský druh, žijící v nadmořských výškách nad 3 000 m n. m., nejvyšší záznam pochází ze Severního Tyrolska z výšky 3 500 m n. m. (Thaler 1999). *M. glacialis* migruje při hledání kořisti dokonce až k ledovcovým povrchům (Steinbock 1931). V Gössnitztalů mezi 2 450 a 2 750 m n. m. se v úzkém pruhu vyskytuje syntopicky s druhem *M. morio*. *Mitopus morio* je běžný druh, který má nejpočetnější zastoupení v subalpínské zóně, ale lze ho v menší míře nalézt v nízkých nadmořských výškách. Nejvyšší hustotu rozšíření má mezi 1 800 a 2 000 m n. m. (Komposch a Gruber 1999).

Z rodu *Platybunus* se v Alpách vyskytuje druh *Platybunus bucephalus*. Tento sekáč žije v subalpínské zóně, kde je rozšířen ve výškách 1 800 až 2 500 m n. m. (Komposch a Gruber 1999).

Rod *Opilio* je v oblasti Alp zastoupen druhem *Opilio dinaricus*, který se vyskytuje ve smrkovo-modřínových lesích a v Rakousku byl zaznamenán ve výšce kolem 1 500 m n. m.

(Komposch a Gruber 1999).

Z rodu *Oligolophus* můžeme uvést sekáče druhu *Oligolophus tridens*. Tento druh je rozšířen v Rakousku, kde byl zaznamenán ve výšce 1 650 m n. m (Komposch a Gruber 1999).

Z rodu *Phalangium* byl v Alpách nalezen druh *Phalangium opilio*. Tento druh se vyskytuje v modřínových lesích ve výšce kolem 2 000 m n. m. (Thaler 1989). V Rakousku tento sekáč žije ve výšce 1 650 m n. m. a v Itálii dokonce 2 400 m n. m (Komposch a Gruber 1999).

7.3 Sekáči čeledi Sclerosomatidae

Z čeledi Sclerosomatidae se v oblasti Alp vyskytují sekáči rodu *Leiobunum* a *Gyas*. *Leiobunum roseum* je stenotopický subendemický sekáč, který je znám z Centrálních (jen lokálně) a Jižních Alp Rakouska, Slovinska a Itálie. Tento druh je v Korutanech rozšířen ve výškách 410 až 1 450 m n. m. (Komposch 1999), ale Kofler (1984) nahlásil jeho výskyt v Dolomitech až do 2 250 m n. m.

Leiobunum subalpinum, nedávno objevený druh, se vyskytuje hlavně ve smrkovo-modřínových a borovicových lesích v subalpínské zóně poblíž hranice lesa. Tento sekáč je subendemit Severních a Centrálních Alp Rakouska a Slovinska. *Leiobunum subalpinum* je endemický druh Východních Alp. Můžeme ho najít (pod)horské až sub(alpínské) zóně, ale jeho hlavní oblast rozšíření leží v zóně subalpínské mezi 1 500 a 2 100 m n. m. Kdežto další druh rodu *Leiobunum*, *L. rupestre* se nachází především v horské zóně (Komposch 1998).

Gyas annulatus je vlhkomilný vysokohorský druh, který žije v jeskyních, kde preferuje chladnější mikrostanoviště (-0,1 až 2,1 °C). Tento druh ale nevykazuje žádnou rezistenci vůči mrazu během přezimování, jen slabou odolnost v teplých částech roku, což mu pomáhá lépe odolávat náhlým letním mrazům (Novak et al. 2004). *Gyas annulatus* je endemický druh Alp. V Rakousku je rozšířen v západní části Severních Vápencových Alp a v Jižních Vápencových Alpách (Komposch a Gruber 2004). V Alpách se tento druh vyskytuje sympatricky s *G. titanus* (Luhan 1980).

7.4 Sekáči čeledi Nemastomatidae

Čeď Nemastomatidae je druhou nejpočetnější čeledí řádu sekáčů v Evropě. V oblasti Alp jsou z této čeledi rozšíření sekáči rodů *Mitostoma*, *Nemastoma*, *Paranemastoma* a *Histicostoma*.

Mitostoma alpinum je subendemit Severních a Jižních Alp Rakouska, Slovinska a Itálie. Vyskytuje se v subalpínské až alpínské zóně, tento druh je rozšířen ve výškách (1 300-) 1 640 až 2 200 m n. m. (Komposch 1999). Dalším druhem tohoto rodu je *Mitostoma chrysomelas*, který byl v Rakousku zaznamenán ve výšce 2 600 m n. m. a ve Švýcarsku ve 2 820 m n. m (Martens 1978).

Nemastoma bidentatum relictum je endemický sekáč Centrálních Alp Rakouska, který se vyskytuje ve vysokohorské až subalpínské zóně mezi 1 325 a 2 240 m n. m. (Komposch 1999). Hlavní oblast rozšíření leží v subalpínské zóně ve výškách 1 550 až 1 750 m n. m. (Martens 1978). *Nemastoma triste* je druh sekáče, který se vyskytuje ve Východních Alpách (Martens 1978), byl zaznamenán ve výšce až 2 380 m n. m. (Komposch a Gruber 1999). *Nemastoma schuelleri* je

endemický druh Východních Rakouských Alp (Komposch a Gruber 2004). Můžeme ho najít v (pod)horské až subalpínské zóně mezi 630 a 2 100 m n. m. Nejvíce se ale vyskytuje ve vysokohorské a subalpínské zóně (Komposch 1999). *Nemastoma bidentatum bidentatum* je endemický sekáč z Jihovýchodních Alp a Slovinska (Gruber a Martens 1968). *Nemastoma carinatum* je druh, zaznamenaný z vysokých nadmořských výšek v Alpách (Komposch 1997).

Paranemastoma bicuspidatum je alpský endemický druh, který se vyskytuje ve Východních Alpách, kde žije pod kameny a dřevem. Je subendemický v Centrálních a Jižních Alpách Rakouska, v Německu, Slovinsku a Švýcarsku. Tento vlhkomilný druh je rozšířen v horské až subalpínské zóně, kde ho můžeme nalézt ve 450 až 2 200 m n. m. (Martens 1978). *Paranemastoma bicuspidatum* ale upřednostňuje subalpínské zóny, v Gössnitztal v Rakousku dosahuje více než 2200 m n. m. (Komposch a Gruber 1999). *Paranemastoma quadripunctatum* je druh, který se v Rakousku vyskytuje v subalpínských smrkovo-modřínových lesích ve výškách kolem 1 500 m n. m., ale v Itálii byl zaznamenan i ve výšce 2 000 m n. m (Marcellino 1988).

Histicostoma dentipalpe je druh známý z výšky 1 500 m n. m., kde žije v horských modřínových lesích, v Itálii byl nalezen ve 2 000 m n. m (Komposch a Gruber 1999).

7.5 Sekáči čeledi Trogulidae

Z čeledi Trogulidae je v oblasti Alp znám druh *Anelasmoecephalus hadzii*. Tento druh je endemický v Jižních Alpách a části Východních Alp, v Chorvatsku, Slovinsku a Bosně (Martens a Chemini 1988).

Dále se v Alpách vyskytují druhy rodu *Trogulus*. *Trogulus tricarinatus*, *T. nepaeformis* a *T. closanicus* jsou velmi rozšířené a běžné v nižších oblastech, nicméně i tyto druhy kolonizují alpské biotopy. Jelikož se jedná o specialisty závislé na vápencové zemi, vyskytují se pouze v určitých místech v oblasti. *T. tricarinatus* můžeme najít v Rakousku a Švýcarsku ve výšce okolo 2 000 m n. m (Thaler 1989). *T. nepaeformis* obývá horské modřínové lesy, v Itálii je rozšířen až ve 2 200 m n. m (Marcellino 1988). Méně známý druh *Trogulus closanicus* byl objeven v Rakousku a to až ve výšce 1500 m n. m. Také se zdá, že *T. tingiformis* má centra rozšíření v subalpínských a horských zónách, v Rakousku byl zaznamenan z výšky 2 000 m n. m. (Komposch a Gruber 1999).

7.6 Sekáči čeledi Ischyropsalididae

Do čeledi Ischyropsalididae patří druhy sekáčů, které často obývají horské oblasti, a vyskytuje se u nich vysoká míra endemismu. V Evropě, respektive v Alpách, je rozšířen pouze jediný rod této čeledi, a to r. *Ischyropsalis*.

Ischyropsalis helvetica byl nejprve klasifikován jako endemit Tessinských Alp, ale nyní se vyskytuje i v dalších lokalitách ve Švýcarsku a Rakousku (Vorarlbersku a Severním Tyrolsku). Tento druh najdeme v nadmořských výškách 1 600 až 2 570 m n. m. (Breuss 1993; Breuss 2002). *Ischyropsalis carli* je endemický druh západní části Centrálních Alp. Je rozšířen ve východním Švýcarsku, západním Rakousku, Německu a dvou lokalitách v Itálii (Piemont a Lombardie). Tento

druh se vyskytuje v horské až alpínské zóně (Thaler 1994). *Ischyropsalis kollari* je endemický druh Východních Alp (Martens 1978). Tento druh je subendemický v Rakousku (Severních a Centrálních Alpách), Slovinsku a Itálii. *Ischyropsalis kollari* je typický vysokohorský sekáč, který se vyskytuje především v subalpínské až alpínské zóně mezi 1 500 a 2 600 m n. m. Jeskynní populace, které se vyskytují ve výškách 350 až 900 m n. m., jsou známy z nižších hor ve Štýrsku (Neuherz 1975). Jeho přítomnost na vrcholu hory Mohar v Rakousku ve výšce 2 600 m n. m. je nejvyšší známý záznam pro tento druh (Komposch a Gruber 1999). *Ischyropsalis hadzii* je subendemický druh, který se nachází v Jižních Alpách Rakouska a ve Slovinsku. Tento druh je endemický v Karavankách a Savinjských Alpách. *Ischyropsalis hadzii* je rozšířen v horské zóně, je zaznamenán z výšek mezi 1 040 a 1 800 m n. m. (Komposch 1999).

8 Biogeografie pavouků v Alpách

Pavouci (Araneae) jsou starobylý řád členovců, kteří obývají téměř všechny typy suchozemských ekosystémů. Pavoukům podobní pavoukovci s orgány produkujícími pavučinová vlákna se objevili v Devonu někdy před 386 miliony lety, ale těmto živočichům chyběly snovací bradavky. První pavouci byli nalezeni v horninách z Karbonu, pocházejí z období před 318 až 299 miliony lety a jsou velmi podobní nejprimitivnějšímu žijícímu podřádu, sklípkošům (Mesothelae). Nejvýznamnější skupiny moderních pavouků, sklípkaní (Mygalomorphae) a dvouplicní (Araneomorphae), se objevily v Triasu před 200 miliony lety. V současné době tito predátoři kolonizují téměř všechny habitaty a mikrohabitaty od podzemních stanovišť až po horské vrcholky (Marc et al. 1999), vyskytují se na všech kontinentech kromě Antarktidy (World Spider Catalog 2016).

Pavouci jsou druhým druhově nejbohatším řádem pavoukovců, ve světě je známo 45 942 druhů pavouků řazených do 114 čeledí. Řád Aranea se dělí na dva podřády: Mesothelae a Opisthothelae. Podřád Opisthothelae je dále rozdělen na infrařády: sklípkaní (Mygalomorphae) a dvouplicní (Araneomorphae) (World Spider Catalog 2016).

Pro výskyt a rozmanitost pavouků je důležitá řada faktorů, např. teplota, světlo, vlhkost nebo dostupnost vody. Druhy pavouků závislé na teplotě můžeme rozlišit do dvou skupin: „cold air spiders“ a „warm air spiders“. První skupina vykazuje preferenci pro chladné ovzduší a zahrnuje např. druhy *Diplocentria rectangulata*, *D. bidentata*, *Agroeca brunnea*, *Lepthyphantes antroniensis*, *Alopecosa taeniata* a *Ozyptila trux*. Druhá skupina, která preferuje teplé ovzduší, se skládá z druhů *Histopona torpida*, *Ceratinella brevis* a *Neon reticulatus*. Třetí skupina druhů, jako jsou *Troglohyphantes subalpinus* a *Cybaeus tetricus*, dává přednost přechodným stanovištím (Komposch et al. 2013).

Pavouci jsou velmi diverzifikovaný řád a tvoří důležitou část alpské makrofauny, jsou jedni z nejhojnějších živočichů, kteří obývají vysokohorské prostředí Alp, představují zde okolo 9 – 51 % makrofauny (Bellmann 2010). Čeledi Linyphiidae, Lycosidae, Agelenidae, Gnaphosidae, Thomisidae, Theridiidae a Philodromidae jsou dominantní v alpínské zóně a na hranici lesa. Nejdominantnější

čeledí je Linyphiidae, která zahrnuje většinou druhy s preferencí pro zastíněná místa, jako je *Centromerus pabulator*, *Tiso vagans* a *Bolyphantes alticeps*. Vysoký počet druhů z čeledi Linyphiidae se vyskytuje v blízkosti míst, která jsou pokrytá hustou vegetací. Druhy čeledi Lycosidae dávají přednost lučinám, nejvíce dominantní druhy jsou *Pardosa blanda*, *Pardosa oreophila*, *Alopecosa taeniata*, *Pardosa riparia*, *Trochosa terricola* a *Pardosa ferruginea*. Dominantní druhy čeledi Thomisidae (*Xysticus lanio*, *Xysticus desidiosus* a *Xysticus audax*) se vyskytují také na travnatých plochách (Zingerle 1999). *Xysticus bonneti* (Thomisidae) je jedním z mála druhů, který vykazuje velmi nerovnoměrné rozšíření v alpínské zóně západních palearktických hor (Thaler 1981).

Celková druhová bohatost a hustota všech druhů se snižuje od otevřených stanovišť k lesním habitatům. Alpínská hranice lesa se samostatně stojícími stromy poskytuje stanoviště pro druhy otevřených habitatů i pro lesní druhy a stejně tak i pro některé specialisty hranice lesa. Čeledi Lycosidae, Gnaphosidae, Thomisidae a Philodromidae preferují otevřené zóny, zatímco čeledi Linyphiidae, Theridiidae a Hahniidae dávají přednost více zastíněným stanovištím a lesům (Muff et al. 2007). Typické a hojné druhy z lesních lokalit, které se vyskytují na hranici lesa, jsou *C. pabulator*, *Diplocephalus latifrons*, *Lepthyphantes monticola*, *Lepthyphantes jacksonoides*, *Cybaeus tetricus* a *Cryphoeca silvicola*. Druhy vyskytující se v alpínských travních porostech jsou *P. blanda*, *A. taeniata*, *P. oreophila* a *P. riparia* (Zingerle 1999). Například druh *Alopecosa pulverulenta* z čeledi Lycosidae zřetelně preferuje otevřený prostor, zatímco druh *A. taeniata* se vyskytuje hlavně kolem samostatně stojících stromů na hranici lesa. Další druhy (např. *Scotinotylus alpigena* a *Cryphoeca silvicola*) dávají přednost zastíněným stanovištím a nacházejí se téměř výlučně v blízkosti stromů na hranici lesa nebo uvnitř lesa (Muff et al. 2007). Druh *Caracladus avicula* je považován za specialistu hranice lesa (Frick et al. 2007).

8.1 Pavouci Západních Alp

Troglohyphantes vignai (Linyphiidae) je endemický jeskynní druh ze Západních Italských Alp, je nesouvisle rozšířený od Kottických po Přímořské Alpy. Podzemní lokality obývané *T. vignai* leží na okraji pleistocenního ledovce (Mammola et al. 2015). *Troglohyphantes bornensis* je druh ze Západních Italských Alp. Tento druh je omezen na čtyři jeskyně, které se nacházejí ve výšce 800 m n. m. v Západních Alpách (Marco Isaia a Pantini 2007). Dalším druhem Západních Alp je *Mansuphantes pseudoarciger*, který je rozšířen ve Švýcarsku a Francii. Výskyt tohoto druhu je vázaný na smrk ztepilý (*Picea abies*) (Frick et al. 2006).

Pardosa blanda je endemit Alpského horského systému. Tento druh je vzácný ve východních částech, dokonce i ve stanovištích, které jsou pro něj příznivé, ale na západě zabírá suboptimální biotopy. V Bavorských Alpách nebyl nikdy zaznamenán východně od řeky Inn. Ve Švýcarských Alpách je *P. blanda* nejběžnější druh čeledi Lycosidea. Tento druh přežíval glaciaci spíše v Západních než ve Východních Alpách (Muster 2002).

Pimoida rupicola (Pimoidae), je v alpsko-apaninský endemit, který je téměř nepřetržitě rozšířen

od Grajských Alp po Toskánské Apeniny a Francouzské Přímořské Alpy. *P. rupicola* jako troglofilní druh, je hojný v podzemních stanovištích a občas je zaznamenán z povrchových stanovišť, jako jsou hrabanka nebo vlhké skaly pokryté mechem (Mammola et al. 2015).

V Západních a Jižních Alpách se vyskytují další vysokoalpínské druhy: *Acantholycosa rupicola*, *P. albatula*, *Pardosa schenkeli* (Maurer a Hänggi 1990) a v jihozápadní části Alp (Přímořské Alpy) paleoendemický reliktní druh, *Vesubia jugorum* (Maurer a Thaler 1988).

8.2 Pavouci Východních Alp

Z čeledi Lycosidae jsou v Alpách vysokoalpínské endemické druhy *P. blanda* a *P. mixta* ze skupiny *monticola* jsou, *P. saturator* ze skupiny *wagleri* a *P. nigra* a *P. giebeli* ze skupiny *nigra*. Další endemické druhy vysokých Alp patří do jiných skupin druhů a rodů: *Acantholycosa pedestris*, *P. cincla*, *P. oreophila*, *Vesubia jugorum* (Buchar a Thaler 1998). Vysokohorská pavoučí fauna Východních Alp zahrnuje cca 30% endemických druhů Alp a dalších 17%, které jsou omezeny na alpínské horské systémy. To je v kontrastu s pavoučími komunitami z vysokých zeměpisných šířek, které se skládají převážně z druhů s velkým rozsahem (Otto a Svensson 1982). Dalších 20 % druhů se liší ve vertikálním rozložení a zahrnuje boreomontánní pavouky s centrem distribuce kolem hranice lesa (*Micaria aenea* - Gnaphosidae), arcticko-alpínské druhy omezené na subnivalní a nivalní zóny (*Diplocephalus rostratus*, *Erigone tirolensis* - Erigoninae) a další, které se vyskytují mezi nimi (Thaler 2003). V Alpách se vyskytuje řada druhů pavouků s disjunktním rozšířením v severních a horských oblastech Evropy. V subalpínské zóně tyto arcticko-alpínské a boreomontánní druhy (tab. 1) sdílejí prostor a zdroje s alpínskými endemity i s druhy, které jsou typické pro nížinné oblasti. Ve vysokých alpínských a nivalních zónách Alp tvoří arcticko-alpínské druhy spolu s alpínskými endemity nejdůležitější součást společenstev pavouků (Relys 2000). Sedm arcticko-alpínských druhů známých z Alp je potvrzených v nivalní (*Erigone tirolensis*, *Lepthyphantes complicatus*) a/nebo v alpínské zóně (*Entelecara media*, *Scotinotylus evansi*, *Meioneta nigripes*, *Mecynargus paetulus* a *Pellenes lapponicus*) (Thaler 1988). Navzdory tomu, že některé druhy dosahují nižší subalpínské zóny (1 618 m, *M. gulosa*), většina arcticko-alpínských druhů má centrum rozšíření v alpínské zóně v nadmořských výškách nad (1 850) 2 100 m. Jen malý počet boreomontánních druhů tvoří významnou část společenstev pavouků. Většinu těchto druhů lze nalézt v subalpínské zóně, kde dominují jehličnaté lesy a kde se vyskytuje jen několik druhů s arcticko-alpínskou distribucí. Na rozdíl od alpínské zóny, je zde vyšší podíl druhů typických pro nížiny. Boreomontánní druhy převažují v otevřených a lesních stanovištích ve vysoké subalpínské zóně v blízkosti hranice lesa ve výšce od 1 800 do 2 000 m. Přes vysokou druhovou bohatost nemohou boreomontánní, arcticko-alpínské druhy, ani obě skupiny dohromady, tvořit tak významnou část subalpínských společenstev pavouků jako alpínské endemické druhy. Ve většině společenstev je to způsobeno vysokou dominancí alpínských endemitů (Relys 2000).

arkticko-alpínské druhy	boreomontánní druhy
<i>Erigone remota</i>	<i>Diplocentria bidentata</i>
<i>Latithorax faustus</i>	<i>Microcentria rerctangulata</i>
<i>Mecynargus morulus</i>	<i>Panamomops palmgreni</i>
<i>Panamomops tauricornis</i>	<i>Scotinotylus alpigenus</i>
<i>Tiso aestivus</i>	<i>Sisicus apertus</i>
<i>Walckenaeria clavicornis</i>	<i>Bolyphantes index</i>
<i>Meioneta gulosa</i>	<i>Hilaira tatrica</i>
<i>Oreonetides vaginatus</i>	<i>Lepthyphantes antroniensis</i>
<i>Acantholycosa norvegica</i>	<i>Lepthyphantes cornutus</i>
<i>Arctosa alpigena</i>	<i>Stemonyphantes conspersus</i>
<i>Gnaphosa leporina</i>	<i>Robertus scoticus</i>
<i>Micaria alpina</i>	<i>Alopecosa pinetorum</i>
<i>Xysticus obscurus</i>	<i>Micaria aenea</i>
	<i>Sitticus saxicola</i>

Tabulka 1 – Arkticko-alpínské a boreomontánní druhy Východních Alp (převzato z Relys 2000)

Někteří pavouci jsou aktivní v zimě, mezi nejhojnější druhy z Jihovýchodních Alp patří *Lepthyphantes cristatus* a *Pityohyphantes phrygianus* z čeledi Linyphiidae (Vanin a Turchetto 2007). Rod *Lepthyphantes* je nejhojnější v druhové bohatosti. Tento rod zahrnuje druhy, které jsou aktivní v průběhu léta v nivalních regionech (Hansen a Vanin 2004) a také některé endemické druhy žijící na horských vrcholcích jako důsledek speciace v izolovaných nunatacích během glaciace (Zingerle 1999).

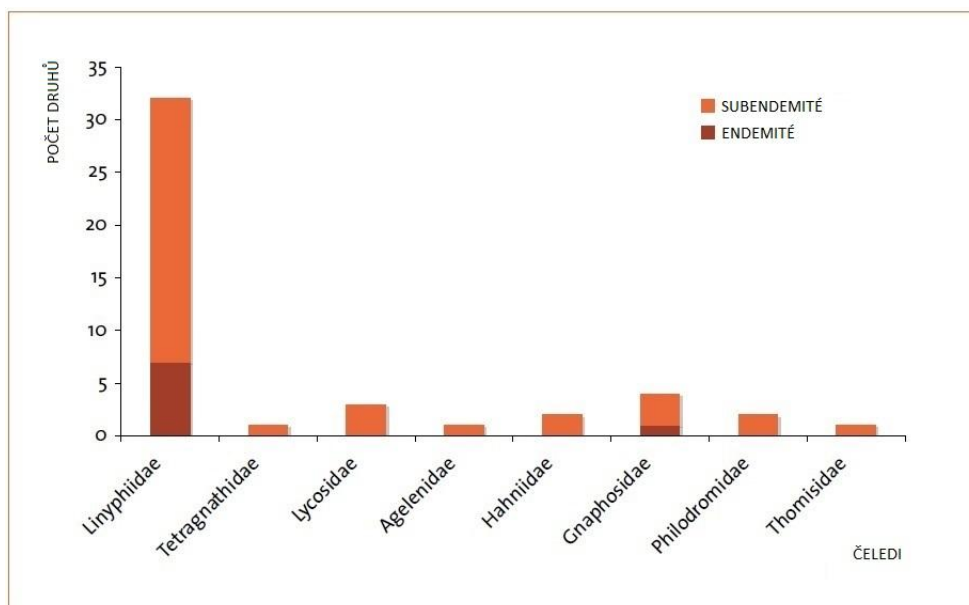
8.2.1 Pavouci Švýcarských Alp

Ve Švýcarsku je hotspotem biodiverzity Alp Flix v kantonu Graubünden (Hänggi a Müller 2001). Hranice lesa na Alp Flix skrývá bohaté společenství druhů pavouků s různými ekologickými preferencemi, alpínské endemity a faunistické rarity. Bylo zde nalezeno 93 druhů pavouků ze 13 čeledí. Jeden ze zde nalezených druhů (*Maro lehtineni*) byl nově objevený pro Švýcarsko (Bolzern et al. 2005) a pět druhů (*Evansia merens*, *Meioneta innotabilis*, *Moebelia penicillata*, *Obscuriphantes obscurus* a *Agroeca proxima*) bylo nových pro kanton Graubünden. Většina druhů (90 %) z Alp Flix je klasifikována jako obyvatelé lesů nebo otevřených stanovišť, kteří přispívají k druhové diverzitě stejnou měrou, jen málo z nich jsou generalisté. Dvě třetiny druhů jsou aktivní v průběhu vegetačního období a 12 druhů (13 %) je aktivních v zimě. Čtyři druhy ze Švýcarska jsou endemité Alp, *Caracladus avicula*, *Scotinotylus clavatus*, *Tenuiphantes jacksonoides* a *Walckenaeria languida*. Další šest druhů je klasifikováno jako endemité evropského horského systému, *Erigonella subelevata*, *Arctosa renidescens*, *Pardosa blanda*, *Talavera monticola*, *Robertus truncorum* a *Xysticus macedonicus* (Frick et al. 2006).

8.2.2 Pavouci Rakouských Alp

Z Rakouska bylo zaznamenáno 8 endemických druhů pavouků (*Abacoproeces molestus*,

Collinsia (caliginosa) nemenziana, Mughiphantes severus, Mughiphantes styriacus, Pelecopsis alpica, Scotophaeus nanus, Troglodyphantes novicordis, Troglodyphantes tauriscus) a 38 subendemických druhů (Komposch 2011). Národní park Gesäuse (Ennstalské Alpy) je hotspot endemismu v Rakousku. Vrcholky Ennstalských Alp (Štýrsko), které se tyčí ve více než 2 000 m n. m., jsou z hlediska zachování funkce habitatu pro endemické druhy velmi důležité. Národní park Gesäuse, který se zde nachází, obsahuje 12 (sub)endemických druhů pavouků. Všechny tyto druhy se vyskytují od horské po nivální zónu a preferují skalní stanoviště, jeskyně a přírodní lesy. Tři čtvrtiny těchto (sub)endemických pavouků v NP Gesäuse patří k čeledi Linyphiidae (obr. 10). Nejvíce pavouků pochází z rodů *Lepthyphantes* a *Troglodyphantes* (Komposch 2010).



Obrázek 10 - Rozšíření (sub)endemických druhů pavouků příslušných čeledí (upraveno podle Komposch 2009b)

V Rakouských Alpách bylo zjištěno 116 druhů pavouků náležících k 18 čeledím. Nejhojnější endemické druhy jsou *Troglodytes subalpine* z čeledi Linyphiidae a *Cryphoea lichenum lichenum* z čeledi Hahniidae (Komposch et al. 2013). Většina pavouků (70%) Rakouských Alp se nachází přednostně v alpínské zóně, zbytek se vyskytuje od nížin až po vyšší alpínské a dokonce subnivální zóny. Nejméně dvanáct druhů je známo z vysokých alpínských zón (Buchar a Thaler 1997), některé z nich se vyskytují jen regionálně nebo dokonce lokálně: *Acantholycosa norvegica sudetica*, *A. pedestris*, *Alopecosa accentuata*, *Arctosa a. alpigena*, *Pardosa ameniata*, *P. blanda*, *P. cincta*, *P. giebelsi*, *P. mixta*, *P. nigra*, *P. oreophila* a *P. saturator*. Vyskytují se zde i druhy, které jsou rozšířené v nížinách, ale jsou schopny šířit se do subalpínských a alpínských zón, např. *Alopecosa accentuata*, *A. pulverulenta* a *Pardosa agrestis*. Pro druhy z Rakouských Alp se předpokládá přežití dob ledových v refugiích zvaných massif de refuge, v jeskyních a (ve vzácných případech) ve vnitroalpínských nunatacích, což jsou vrcholy uvnitř nebo na okraji ledového štítu nebo ledovce, které nejsou pokryté ledem nebo sněhem (Komposch et al. 2013).

8.2.3 Pavouci Italských Alp

Z vrcholů Italských Dolomit ve výšce mezi 2 400 a 3 300 m bylo zaznamenáno 29 druhů pavouků. Většina druhů (z alpské a nivalní zóny) patří do čeledi Linyphiidae, zbylé druhy náleží do čeledí Theridiidae, Thomisidae, Agelenidae, Lycosidae a Philodromidae (Zigerle 1999). Druh *Cryphoeca nivalis* z čeledi Agelenidae byl dříve znám pouze z Itálie a z Centrálních Švýcarských Alp (Maurer a Hänggi 1990), Dolomity jsou pravděpodobně blízko jeho nejvýchodnější hranice rozšíření. Pouze dva druhy z Italských Dolomit, *Hilaira montigena* a *Erigone tirolensis*, se vyskytují převážně v nivalní zóně, zbylé druhy (např. *L. variabilis*, *Meioneta gulosa*, *Diplocephalus helleri* a *Oreonetides glacialis*) jsou přítomné také v alpské zóně. Druh *Meioneta rurestris* se také často vyskytuje v nivalní zóně. Fauna pavouků z alpské zóny a hranice lesa vykazuje v Dolomitech podobné složení v severních a v jižních oblastech. Nicméně několik druhů ukazuje nepatrný dopad glaciačních událostí na hranici oblasti a dokazují periferní izolace v Jižních Dolomitech (např. *Harpactea grisea*, *Amaurobius ruffoi*, *Cybaeus intermedius*, *Coelotes mediocris*). Některé druhy, jako je *H. grisea*, *A. ruffoi*, *C. intermedius* a *E. ligusticus*, se zdají být omezeny na nejjižnější hranici, vyskytují se výlučně na Monte Grappa. Druh *Coelotes solitarius* pravděpodobně přežil zalednění v blízkosti hranice Jihovýchodních Alp. Populace *Lepthyphantes fragilis* a *Troglohyphantes tirolensis* byly také ovlivněny zaledněním (Zigerle 1999). Nivalní fauna Dolomit demonstruje izolační vlivy a speciace na nunatacích během zalednění. Endemické druhy s nivalní distribucí, *Lepthyphantes merretti* a *L. brunneri* z čeledi Linyphiidae, byly nalezeny jen na několika vrcholcích, *L. brunneri* je rozšířen ve východní části a *L. merretti* v západní části Dolomit (Thaler 1988).

9 Závěr

Tato bakalářská práce přináší souhrnný přehled o biogeografii arachnofauny Alp. Ve své práci jsem se zaměřila na rozšíření endemických a subendemických druhů vybraných řádů pavoukoců, konkrétně štírů (Scorpiones), štírků (Pseudoscorpiones), štírenek (Palpigradi), sekáčů (Opiliones) a pavouků (Araneae).

Štíři: V Alpách se vyskytují pouze zástupci rodu *Euscorpius*, který patří do čeledi Euscorpiidae. Tento rod je zde zastoupen podrodem *Alpiscorpius*, který se od dalších skupin evropských štírů výrazně liší v ekologických preferencích. V molekulární fylogenetické studii byl dokázán vysoký stupeň genetické divergence mezi endemickou alpskou linií podrodu *Alpiscorpius* a podrodem *Euscorpius*. Ukázalo se, že diferenciace současných forem obývajících Alpy předchází pleistocennímu zalednění a že ke speciaci došlo už během Pliocénu.

Štírci: Nejvíce alpských endemických štírků, kteří žijí v horách, pochází z čeledi Chthoniidae, která je v Alpách zastoupena rody *Chthonius* a *Mundochthonius* a dále z čeledi Neobisiidae, do které zde patří rody *Neobisium*, *Roncus* a *Bituberoroncus*. Alpští endemičtí štírci jsou rozšířeni v Západních i Východních Alpách, ale převažují v západní části. V Alpách se také vyskytují jeskynní druhy rodu *Pseudoblothrus* z čeledi Syarinidae, které obývají pouze Západní Alpy.

Štírenky: Podle současných poznatků, všechny druhy, které jsou rozšířené na území Alp, patří do rodu *Eukoenenia*. Většina alpských druhů štírenek je rozšířena v Západních Alpách, kde tyto druhy obývají podzemní stanoviště. Najdeme zde ale i některé široce rozšířené druhy, které se vyskytují i ve Východních Alpách. Není jasné, zda štírenky přežily „*in situ*“, jako třetihorní relikty, nebo se pomalu rozptýlily přes nové oblasti během vhodných klimatických období. Nedávné studie ale předpokládají existenci určitých oblastí roztroušených podél hranice celého Alpského oblouku, které sloužily jako refugia během pleistocénu.

Sekáči: V oblasti Alp jsou rozšířeni zástupci čeledí Travuniidae, Phalangiidae, Sclerosomatidae, Nemastomatidae, Trogulidae a Ischyropsalididae. Větší část endemických a subendemických druhů sekáčů obývá Východní Alpy, kde se většinou vyskytují v horské až subalpínské zóně. V Alpách je rozšíření endemických druhů rodu *Megabunus* z čeledi Phalangiidae spojeno s glaciálními refugii. Druhy *Megabunus armatus*, *M. bergomas* a *M. vignai* jsou omezeny na jihovýchodní, jižní a jihozápadní refugia, označovaná jako „masif de refuge“. Pro druh *M. rhinoceros* se předpokládá přežití v Nunatacích Západních Alp. *M. lesserti* je endemit Východních Alp a přežíval zalednění v refugiu „massif de refuge“.

Pavouci: Pavouci jsou velmi diverzifikovaný řád a tvoří důležitou část alpské makrofauny. Patří mezi nejhojnější živočichy, kteří obývají vysokohorské prostředí Alp, představují zde okolo 9 – 51 % makrofauny. Dominantní čeledi alpínské zóny a hranice lesa jsou Linyphiidae, Lycosidae, Agelenidae, Gnaphosidae, Thomisidae, Theridiidae a Philodromidae. V oblasti Alp je nejdominantnější čeledí

Linyphiidae, která většinou zahrnuje druhy s preferencí pro zastíněná místa. Celková druhová bohatost a hustota všech druhů se snižuje od otevřených habitatů k lesním stanovištím. Čeledi Lycosidae, Gnaphosidae, Thomisidae a Philodromidae preferují otevřené zóny, zatímco čeledi Linyphiidae, Theridiidae a Hahniidae dávají přednost více zastíněným stanovištím a lesům.

10 Seznam použité literatury

- Awise, J. C. 2009:** Phylogeography: retrospect and prospect. *Journal of Biogeography* 36 (1): 3–15.
- Beier, M. 1963a:** *Ordnung Pseudoscorpionidea (Afterskorpione)*. Bestimmungsbücher zur Bodenfauna Europas. Lieferung 1. Akademie-Verlag, Berlin. Pp. 313.
- Beier, M. 1963b:** Pseudoscorpione aus dem Museum "Enrico Caffi" in Bergamo. *Rendiconti dell'Istituto Lombardo di Scienze e Lettere* 97: 147–156.
- Beier, M. 1969:** Reliktformen in der Pseudoscorpioniden-Fauna Europas. *Memorie della Società Entomologica Italiana* 48: 317–323.
- Bellmann, H. 2010:** Der Kosmos Spinnenführer, Kosmos Verlag, Stuttgart. Pp 428.
- Bezděčka, P. 2010:** Sekáči (Opiliones) Bílých a Bielych Karpat. *Sborník příspěvků z II. Mezinárodního sympózia přírodovědců Trenčianského kraja a Zlínského kraje* 9-11: 47–54.
- Bolzern, A., Hänggi, A., Kropf, C., a Frick, H. 2005:** Erstnachweis von *Maro lehtineni* Saaristo 1971 für die Schweiz. *Mitteilungen der Schweizerischen Entomologischen Gesellschaft* 78: 165–172.
- Breuss, W. 1993:** Zum Vorkommen von *Ischyropsalis helvetica* Roewer in Graubünden und in Nordtirol (Samnaun-Gruppe) (Arachnida, Opiliones, Ischyropsalididae). *Berichte des Naturwissenschaftlich-Medizinischen Vereins in Innsbruck* 80: 251–255.
- Breuss, W. 2002:** Die Scherenkanker (Arachnida: Opiliones, Ischyropsalididae) von Vorarlberg (Österreich). *Vorarlberger Naturschau* 11: 227–232.
- Brown, J. H., a Lomolino, M. V. 1998:** *Biogeography* (2nd edn). Sunderland MA: Sinauer Associates. Pp. 691.
- Buchar, J., a Thaler, K. 1997:** Die Wolfspinnen von Österreich 4 (Schluß): Gattung *Pardosa* max.p. (Arachnida, Araneae: Lycosidae). *Carinthia II* 187/107: 515-539.
- Buchar, J., a Thaler, K. 1998:** Lycosidae from the high alpine zone of the Caucasus range, with comparative remarks on the fauna of the Alps (Arachnida: Araneae). *Linzer Biologische Beiträge* 30 (2): 705–717.
- Buchholz, S. 2010:** Ground spider assemblages as indicators for habitat structure in inland sand ecosystems. *Biodiversity and Conservation* 19: 2565–2595.
- Colombo, M. 2006:** New data on distribution and ecology of seven species of *Euscorpius* Thorell, 1876 (Scorpiones: Euscorpiidae). *Euscorpius* 36: 1–40.
- Colombo, M. 2009:** On two syntopic species of *Euscorpius* Thorell, 1876 (Scorpiones: Euscorpiidae) in and nearby San Marco fortress (Veneto, Italy): a preliminary investigation. *Euscorpius* 87: 1–14.
- Condé, B. 1984:** Palpigrades (Arachnida) d'Europe des Antilles, du Paraguay et de Thaïlande. *Revue Suisse de Zoologie* 91 (2): 369–391.
- Condé, B. 1996:** Les Palpigrades, 1885–1995: acquisitions et lacunes. *Revue Suisse de Zoologie* 1: 87–106.
- Couplan, F. 2005:** *Fleurs des Alpes, balade d'un botaniste des pains aux sommets*. Nathan. Pp. 191.

- Ćurčić, B. P. M. 2013:** On Two New Genera of Pseudoscorpions (Pseudoscorpiones: Chthoniidae) from the Northern Mediterranean. *Acta Zoologica Bulgarica* 65 (2): 151-158.
- Daubenmire, R. F. 1943:** Vegetational zonation in the Rocky Mountains. *The Botanical Review* 9 (6): 325-393.
- De Vore-Scribante, A. 1999:** *Les pseudoscorpions de la Suisse: étude systématique, faunistique et biogéographique*. Thèse de doctorat: Université de Genève. Pp 314.
- Diadema, K., Bretagnolle, F., Affre, L., Yuan, Y. M., a Médail, F. 2005:** Geographic structure of molecular variation of *Gentiana ligustica* (Gentianaceae) in the Maritime and Ligurian regional hotspot, inferred from ITS sequences. *Taxon* 54 (4): 887-894.
- Dunlop, J. A., Penney, D., Tetlie, O. E., a Anderson, L. I. 2008:** How many species of fossil arachnids are there. *Journal of Arachnology* 36 (2): 267-272.
- Fet, V. 2010:** Scorpions of Europe. *Acta Zoologica Bulgarica* 62 (1): 3-12.
- Frick, H., Hänggi, A., Kropf, C., Nentwig, W., a Bolzern, A. 2006:** Faunistically remarkable spiders (Arachnida: Araneae) of the timberline in the Swiss Central Alps (Alp Flix, Grisons). *Mitteilungen-Schweizerische Entomologische Gesellschaft* 79 (3/4): 167-187.
- Frick, H., Nentwig, W., a Kropf, C. 2007:** Influence of stand-alone trees on epigeic spiders (Araneae) at the alpine timberline. *Annales Zoologici Fennici* 44: 43-57.
- Gantenbein, B., Fet, V., Barker, M., a Scholl, A. 2000:** Nuclear and mitochondrial markers reveal the existence of two parapatric scorpion species in the Alps: *Euscorpius germanus* (CL Koch, 1837) and *E. alpha* Caporiacco, 1950, stat. nov. (Euscorpiidae). *Revue Suisse de Zoologie* 107 (4): 843-870.
- Gardini, G. 1990:** Gli *Chthonius* (*Ephippiochthonius*) eucavernicoli della Liguria (Pseudoscorpionida Chthoniidae). *Fragmenta Entomologica* 22 (2): 231-256.
- Gardini, G. 2000:** Catalogo degli pseudoscorpioni d'Italia (Arachnida). *Fragmenta Entomologica* 32: 1-181.
- Gardini, G. 2013:** A revision of the species of the pseudoscorpion subgenus *Chthonius* (*Ephippiochthonius*) (Arachnida, Pseudoscorpiones, Chthoniidae) from Italy and neighbouring areas. *Zootaxa* 3655 (1): 1-151.
- Gardini, G. 2014:** The species of the *Chthonius heterodactylus* group (Arachnida, Pseudoscorpiones, Chthoniidae) from the eastern Alps and the Carpathians. *Zootaxa* 3887 (2): 101-137.
- Gardini, G. 2015:** The species of the pseudoscorpion genus *Pseudoblothrus* (Pseudoscorpiones: Syarinidae) in Italy (on Italian pseudoscorpions XLVIII). *Arachnologische Mitteilungen* 49: 21-33.
- Garwood, R. J., Sharma, P. P., Dunlop, J. A., a Giribet, G. 2014:** A Paleozoic stem group to mite harvestmen revealed through integration of phylogenetics and development. *Current Biology* 24 (9): 1017-1023.
- Gruber, J., a Martens, J. 1968:** Morphologie, Systematik und Ökologie der Gattung *Nemastoma* CL Koch (s. str.) (Opiliones, Nemastomatidae). *Senckenbergiana Biologica* 49 (2): 137-172.
- Hammelbacher, K. 1987:** Drei für Deutschland neue Weberknecht-Arten (Arachnida: Opiliones). *Senckenbergiana Biologica* 67 (4-6): 277-278.
- Hänggi, A., a Müller, J. P. 2001:** Eine 24-Stunden Aktion zur Erfassung der Biodiversität auf der Alp

Flix (Grisons): Methoden und Resultate. *Jahresbericht der Naturforschenden Gesellschaft Graubünden* 110: 5–36.

Hansen, H., a Vanin, S. 2004: Contributo alla conoscenza della fauna araneologica dell arco alpino sud-orientale. *Bollettino del Museo civico di Storia naturale di Venezia* 55: 87–95.

Harvey, M. S. 2007: The smaller arachnid orders: diversity, descriptions and distributions from Linnaeus to the present (1758 to 2007). *Zootaxa* 1668 (1): 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 (3): 329–344.

Harvey, M. S. 2013a: *Pseudoscorpions of the World, version 3.0*. Western Australian Museum, Perth. Available in <http://www.museum.wa.gov.au/catalogues/pseudoscorpions>. Accessed on 8 March 2016.

Harvey, M. S. 2013b: *Palpigrades of the World, version 1.0*. Western Australian Museum, Perth. Available in <http://www.museum.wa.gov.au/catalogues/palpigrades>. Accessed on 18 March 2016.

Hewitt, G. M. 2000: The genetic legacy of the Quaternary ice ages. *Nature* 405 (6789): 907–913.

Hewitt, G. M. 1996: Some genetic consequences of ice ages, and their role in divergence and speciation. *Biological Journal of the Linnean Society* 58 (3): 247–276.

Hewitt, G. M. 1999: Post-glacial re-colonization of European biota. *Biological Journal of the Linnean Society* 68 (1-2): 87–112.

Hillyard, P. D., a Sankey, J. 1989: *Harvestmen: keys and notes for the identification of the species*. Brill Archive. Pp. 352.

Holderegger, R., a Thiel-Egenter, C. 2009: A discussion of different types of glacial refugia used in mountain biogeography and phylogeography. *Journal of Biogeography* 36 (3): 476–480.

Holdhaus, K. 1906: *Über die Verbreitung der Koleopteren in den mittel europaischen Hochgebirgen*. Verhandlungen der Zoologisch-Botanischen Gesellschaft in Wien. 56. Pp. 293.

Holdhaus, K. 1954: *Die Spuren der Eisenzeit in der Tierwelt Europas*. Universitätsverlag Wagner. Pp. 493.

Huber, D., Gantenbein, B., Fet V., a Scherabon B. 2001: *Euscorpius carpathicus* (L.) from Austria (Scorpiones: Euscorpiidae): phylogenetic position clarified by mitochondrial DNA analysis. – In: Fet V., Selden P. A. (Eds.): *Scorpions 2001. In memoriam Gary A. Polis*. Burnham Beeches, Bucks: British Arachnological Society, 273-278.

Chemini, C. 1985: *Megabunus bergomas* n. sp. dalle Alpi Italiane (Arachnida, Opiliones). *Bollettino della Società entomologica italiana* 117: 4–7.

Christian, E. 1998: *Eukoenenia austriaca* from the catacombs of St. Stephen's Cathedral in the centre of Vienna and the distribution of palpigrades in Austria. *Senckenbergiana Biologica* 77 (2): 241–245.

Christian, E., Isaia, M., Paschetta, M., a Bruckner, A. 2014: Differentiation among cave populations of the *Eukoenenia spelaea* species-complex (Arachnida: Palpigradi) in the southwestern Alps. *Zootaxa* 3794 (1): 52–86.

Isaia, M., Paschetta, M., Lana, E., Pantini, P., Schönhofer, A. L., Christian, E., a Badino, G. 2011: *Subterranean arachnids of the Western Italian Alps (Arachnida: Araneae, Opiliones, Palpigradi,*

Pseudoscorpiones). Museo Regionale di Scienze Naturali, Torino. Pp. 325.

Judson, M. L. I. 2003: Baltic amber fossil of *Garypinus electri* Beier provides first evidence of phoresy in the pseudoscorpion family Garypinidae (Arachnida: Chelonethi). In *Proceedings of the 21st European Colloquium of Arachnology, St.-Petersburg*, 4–9.

Kofler, A. 1984: Faunistik der Weberknechte Osttirols(Österreich) (Arachnida: Opiliones). *Berichte des Naturwissenschaftlich-Medizinischen Vereins in Innsbruck* 71: 63–82.

Komposch, Ch. 1997: Die Weberknechtfauna (Opiliones) des Nationalparks Hohe Tauern: faunistisch-ökologische Untersuchungen von der Montan-bis zur Nivalstufe unter besonderer Berücksichtigung des Gößnitztales. *Wissenschaftliche Mitteilungen aus dem Nationalpark Hohe Tauern*, 3: 73–96.

Komposch, Ch. 1998: *Leiobunum subalpinum* n. sp. - ein neuer Weberknecht aus den Ostalpen (Opiliones: Phalangiidae). *Wissenschaftliche Mitteilungen aus dem Nationalpark Hohe Tauern* 4: 19–40.

Komposch, Ch. 1999: Rote Liste der Weberknechte Kärntens (Arachnida: Opiliones). *Naturschutz in Kärnten* 15: 547–565.

Komposch, Ch. 2009a: Weberknechte (Opiliones). In: Rabitsch, W. a Essl, F. (Red.): *Endemiten. Kostbarkeiten in Österreichs Tier- und Pflanzenwelt*. Naturwissenschaftlicher Verlag für Kärnten und Umweltbundesamt, Wien, 476–496.

Komposch, Ch. 2009b. Araneae (Spinnen). In: Rabitsch, W. a Essl, F. (Red.): *Endemiten. Kostbarkeiten in Österreichs Tier- und Pflanzenwelt*. Naturwissenschaftlicher Verlag für Kärnten und Umweltbundesamt, Wien, 408–63.

Komposch, Ch. 2010: Alpine treasures–Austrian endemic arachnids in Gesäuse National Park. *Journal on Protected Mountain Areas Research* 2: 21–28.

Komposch, Ch. 2011: Endemic harvestmen and spiders of Austria (Arachnida: Opiliones, Araneae). *Arachnologische Mitteilungen* 40: 65–79.

Komposch, Ch., a Gruber, J. 1999: Vertical distribution of harvestmen in the Eastern Alps (Arachnida: Opiliones). *Bulletin of the British Arachnological Society* 11: 131–135.

Komposch, Ch., a Gruber, J. 2004: Die Weberknechte Österreichs (Arachnida, Opiliones). *Denisia* 12: 485–534.

Komposch, Ch., Milasowsky, N., a Hepner, M. 2013: Horrible dynamics in old conservative systems? Undercooled scree slopes in the Austrian Alps - Spider fauna, significance and threat in times of climate change (Arachnida: Araneae) - Nationalpark Hohe Tauern - Conference 5: 385–387.

Komposch C., Scherabon, B., a Fet V. 2001: Scorpions of Austria. – In: Fet V., P. A. Selden (Eds.): *Scorpions 2001*. In Memoriam Gary A. Polis. Burnham Beeches, Bucks: British Arachnological Society, 267-272.

Kováč, L., Mock, A., L'uptáček, P., a Palacios-Vargas, J. G. 2002: Distribution of *Eukoenenia spelaea* (Peyerimhoff, 1902) (Arachnida, Palpigradida) in the Western Carpathians with remarks on its biology and behaviour. *Studies on Soil Fauna in Central Europe. České Budějovice: AS ČR*, 93–99.

Kovařík, F. 2009: *Illustrated catalog of scorpions. Part I. Introductory remarks; keys to families and genera; subfamily Scorpioninae with keys to Heterometrus and Pandinus species*. Clairon Production, Prague. Pp. 170.

- Král, V. 1999:** *Fyzická geografie Evropy*. Academia. Pp. 350.
- Kury, A. B. 2016:** Classification of Opiliones. *Museu Nacional*. Available in <http://www.museunacional.ufrj.br/mndi/Aracnologia/opiliones.html>. Accessed on 6 April 2016.
- Lana, E. 2013:** *Biospeleologia del Piemonte. Atlante fotografico sistematico*. Associazione Gruppi Speleologici. Pp. 264.
- Lohse, K., Nicholls, J. A., a Stone, G. N. 2011:** Inferring the colonization of a mountain range—refugia vs. nunatak survival in high alpine ground beetles. *Molecular Ecology* 20 (2): 394–408.
- Lomolino, M. V., Riddle, B. R., a Brown, J. H. 2006.** *Biogeography*. Sinauer Associates Sunderland, MA. Pp. 752.
- Luhan, W. 1980:** Zur Verteilung der Gyas-Arten im Ötztal (Nordtirol, Österreich) Opiliones: Phalangiidae, Gyantinae). *Berichte des Naturwissenschaftlich-Medizinischen Vereins in Innsbruck* 67: 89–94.
- Mahnert, V. 2009:** Pseudoscorpiones (Pseudoskorpione). In: Rabitsch, W. a Essl, F. (Red.): *Endemiten. Kostbarkeiten in Österreichs Tier- und Pflanzenwelt*. Naturwissenschaftlicher Verlag für Kärnten und Umweltbundesamt, Wien. 501–508
- Mahnert, V., a Janetschek, H. 1970:** Soil-living Palpigrada in the Alps (Arach). *Oecologia* 4: 106–110.
- Machado, G., Pinto-da-Rocha, R., a Giribet, G. 2007:** What Are Harvestmen? In: Pinto-da-Rocha, R., Machado, G., Giribet, G. (Eds): *Harvestmen: The Biology of Opiliones*. 1–13. Harvard University Press.
- Mammola, S., Isaia, M., a Arnedo, M. A. 2015:** Alpine endemic spiders shed light on the origin and evolution of subterranean species. *PeerJ* 3: 1384.
- Marc, P., Canard, A., a Ysnel, F. 1999:** Spiders (Araneae) useful for pest limitation and bioindication. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 74 (1): 229–73.
- Marcellino, I. 1988:** Opilionidi (Arachnida: Opiliones) di ambienti montani ed alpini delle Dolomiti. *Studi trentini di scienze naturali. Acta Biologica* 64: 441–465.
- Martens, J., a Chemini, C. 1988:** Die Gattung Anelasmacephalus Simon 1879. Biogeographie, Artgrenzen und Biospezies-Konzept (Opiliones: Troglidae). *Zoologische Jahrbücher: Abteilung für Systematik, Ökologie und Geographie der Tiere* 115: 1–48.
- Martens, J. 1978:** *Spinnentiere, Arachnida: Weberknechte, Opiliones*. In: Senglaub, F.; Hannemann, H. J. a Schumann, H. (Hrsg.): *Die Tierwelt Deutschlands*, vol. 64. Jena.
- Maurer, R., a Hänggi, J. E. 1990:** Katalog der Schweizerischen Spinnen. Doc. Faun. Helvetiae, 12, Neuchâtel.
- Maurer, R., a Thaler, K. 1988:** Über bemerkenswerte Spinnen des Parc National du Mercantour (F) und seiner Umgebung (Arachnida: Araneae). Mit Anmerkungen zum Endemismus in der Spinnenfauna der Meeralpen. *Revue Suisse de Zoologie* 95 (2): 329–352.
- Minelli, A., Ruffo, S., a Vigna Taglianti, A. 2006:** The Italian faunal provinces. Checklist and distribution of the Italian fauna. *Memorie del Museo Civico di Storia Naturale di Verona* 17: 37–39.
- Mitov, P. G., a Stoyanov, I. L. 2005:** Ecological profiles of harvestmen (Arachnida, Opiliones) from

Vitosha Mountain (Bulgaria): a mixed modelling approach using gams. *Journal of Arachnology* 33 (2): 256–268.

Muff, P., Schmidt, M. H., Frick, H., Nentwig, W., a Kropf, Ch. 2007: Spider (Arachnida: Araneae) distribution across the timberline in the Swiss Central Alps (Alp Flix, Grisons) and three morphologically remarkable species. *Arachnologische Mitteilungen* 34: 16–24.

Muster, Ch. 2000: Arachnological evidence for glacial refugia in the Bavarian Alps. *Ekológia* 19: 181–192.

Muster, Ch. 2002: Substitution patterns in congeneric arachnid species in the northern Alps. *Diversity and Distributions* 8 (2): 107–21.

Muster, Ch., Blick, T., a Höfer, H. 2008: *Chthonius (Ephippiochthonius) poeninus* – ein „Schweizer Endemit“ in den Allgäuer Alpen (Pseudoscorpiones: Chthoniidae). *Arachnologische Mitteilungen* 36: 21–25.

Muster, Ch., Böttcher, B., Komposch, Ch., a Knoflach, B. 2005: Neue Nachweise bi- und unisexueller "Populationen" von *Megabunus lesserti* (Opiliones: Phalangiidae) in den Nordostalpen. *Arachnologische Mitteilungen*, 30: 20–24.

Muster, Ch., a K. Lippold. 2003: *Chthonius (Chthonius) alpicola* neu für Deutschland (Arachnida: Pseudoscorpiones). *Arachnologische Mitteilungen*, 26: 55–58.

Muster, Ch., Schmarda, T., a Blick, T. 2004: Vicariance in a cryptic species pair of European pseudoscorpions (Arachnida, Pseudoscorpiones, Chthoniidae). *Zoologischer Anzeiger: A Journal of Comparative Zoology* 242 (4): 299–311.

Nagy, L., a Grabherr, G. 2009: *The biology of alpine habitats*. Oxford University Press on Demand. Pp. 336.

Neuherz, H. 1975: Die Landfauna der Lurgrotte. *Sitzungsberichte der Österreichischen Akademie der Wissenschaften* 183: 159–285.

Novak, T., Lipovšek, S., Senčič, L., Pabst, M. A., a Janžekovič, F. 2004: Adaptations in phalangiid harvestmen *Gyas annulatus* and *G. titanus* to their preferred water current adjacent habitats. *Acta Oecologica* 26 (1): 45–53.

Otto, Ch., a Svensson, B. S. 1982: Structure of communities of ground-living spiders along altitudinal gradients. *Ecography* 5 (1): 35–47.

Pauli, H., Gottfried, M., a Grabherr, G. 1999: Vascular plant distribution patterns at the low-temperature limits of plant life-the alpine-nival ecotone of Mount Schrankogel (Tyrol, Austria). *Phytocoenologia* 29 (3): 297–325.

Plíšková, J. 2014: *Karyotypová evoluce štírů podrodu Euscorpius (Alpiscorpius) v oblasti Alp*. Diplomová práce, katedra zoologie PřF UK. Pp. 82.

Polis, G. A. 1990: *The biology of scorpions*. Stanford University Press. Pp. 587.

Rein, J. 2016: The scorpion files. Trondheim: Norwegian University of Science and Technology. Available in <http://www.ntnu.no/ub/scorpion-files>. Accessed on 6 March 2016.

Relys, V. 2000: Arctic-alpine and boreo-montane spider (Araneae) species in epigeic spider communities in the subalpine zone of the Eastern Alps. *Ekológia* 19 (3): 227–34.

- Schawaller, W., Shear, W. A., a Bonamo, P. M. 1991:** The first Paleozoic pseudoscorpions (Arachnida, Pseudoscorpionida). *American Museum Novitates* 3009: 1–17.
- Schmitt, T., a Hewitt G. M. 2004:** Molecular biogeography of the arctic-alpine disjunct burnet moth species *Zygaena exulans* (Zygaenidae, Lepidoptera) in the Pyrenees and Alps. *Journal of Biogeography* 31 (6): 885–893.
- Schmitt, T. 2009:** Biogeographical and Evolutionary Importance of the European High Mountain Systems. *Frontiers in Zoology* 6: 1–10.
- Schmölzer, K. 1962:** Die Kleintierwelt der Nunatakker als Zeugen einer Eiszeitüberdauerung. *Mitteilungen des Zoologischen Museums in Berlin* 38: 172–400.
- Schönswetter, P., Tribsch, A., Stehlik, I., a Niklfeld, H. 2004:** Glacial history of high alpine *Ranunculus glacialis* (Ranunculaceae) in the European Alps in a comparative phylogeographical context. *Biological Journal of the Linnean Society* 81 (2): 183–195.
- Schönswetter, P., Stehlik, I., Holderegger, R., a Tribsch, A. 2005:** Molecular evidence for glacial refugia of mountain plants in the European Alps. *Molecular Ecology* 14 (11): 3547–3555.
- Sissom, W. D., a Hendrixson, B. E. 2005:** Scorpion biodiversity and patterns of endemism in northern Mexico. In: Cartron, J. L. E., Ceballos, G., Felger, R. S. (Eds.): *Biodiversity, ecosystems, and conservation in northern Mexico*. 122–137. Oxford University Press.
- Steinbock, O. 1931:** Zur Lebensweise einiger Tiere des Ewigschneegebietes. *Zeitschrift für Morphologie und Ökologie der Tiere* 20: 707–718.
- Stevens, C. G. 1989:** The Latitudinal gradient in geographical range: how so many species coexist in the tropics. *The American Naturalist* 133 (2): 240–256.
- Štokmane M., Spunģis V., a Cera I. 2013:** Spider (Arachnida: Araneae) species richness, community structure and ecological factors influencing spider diversity in the calcareous fens of Latvia. *Proceedings of the 54th International Scientific Conference of Daugavpils University*: 45–55.
- Taberlet, P., Fumagalli, L., Wust-Saucy, A. G., a Cosson, J. F. 1998:** Comparative phylogeography and postglacial colonization routes in Europe. *Molecular Ecology* 7 (4): 453–464.
- Tallis, J. H. 1991:** *Plant community history: long-term changes in plant distribution and diversity*. Springer. Pp. 398.
- Thaler, K. 1981:** Neue Arachniden-Funde in der nivalen Stufe der Zentralalpen Nordtirols (Österreich) (Aranei, Opiliones, Pseudoscorpiones). *Berichte des Naturwissenschaftlich-Medizinischen Vereins in Innsbruck* 68: 99–105.
- Thaler, K. 1988:** Arealformen in der nivalen Spinnenfauna der Ostalpen (Arachnida, Aranei). *Zoologischer Anzeiger* 220 (5-6): 233–244.
- Thaler, K. 1989:** Epigäische Spinnen und Weberknechte (Arachnida: Aranei, Opiliones) im Bereich des Höhentransektes Glocknerstrasse-Südabschnitt (Kärnten, Österreich). *Veröffentlichungen des österreichischen MaB Hochgebigsprogramms Hohe Tauern* 13: 201–215.
- Thaler, K. 1994:** Partielle Inventur der Fauna von Nordtirol: Arachnida, Isopoda: Oniscoidea, Myriapoda, Apterygota (Fragmenta Faunistica Tirolensia-XI). *Berichte des Naturwissenschaftlich-Medizinischen Vereins in Innsbruck* 81: 99–121.
- Thaler, K. 1998:** Die Spinnen von Nordtirol (Arachnida, Araneae): Faunistische Synopsis.

Veröffentlichungen des Museum Ferdinandeum in Innsbruck 78: 37–58.

Thaler, K. 1999: Nival invertebrate animals in the East Alps: A faunistic overview. In Margesin, R. a Schinner, F. (Eds.): *Cold-Adapted Organisms*, 165–179. Springer.

Thaler, K. 2003: The diversity of high altitude arachnids (Araneae, Opiliones, Pseudoscorpiones) in the Alps. In: Nagy, L., Grabherr, C., Körner, Ch., Thompson, D. B. A. (Eds.): *Alpine Biodiversity in Europe*. 281–296. Springer.

Tribsch, A., a Schönswetter, P. 2003: Patterns of endemism and comparative phylogeography confirm palaeoenvironmental evidence for Pleistocene refugia in the Eastern Alps. *Taxon* 52 (3): 477–497.

Tribsch, A., Schönswetter, P., a Stuessy, T. F. 2002: *Saponaria pumila* (Caryophyllaceae) and the ice age in the European Alps. *American Journal of Botany* 89 (12): 2024–2033.

Troll, C. 1973: High mountain belts between the polar caps and the equator: their definition and lower limit. *Arctic and Alpine Research* 5 (3): 19–27.

Vanin, S., a Turchetto, M. 2007: Winter activity of spiders and pseudoscorpions in the South-Eastern Alps (Italy). *Italian Journal of Zoology* 74 (1): 31–38.

Vignoli, V., Salomone, N., Caruso, T., a Bernini, F. 2005: The *Euscorpius tergestinus* (CL Koch, 1837) complex in Italy: Biometrics of sympatric hidden species (Scorpiones: Euscorpiidae). *Zoologischer Anzeiger* 244 (2): 97–113.

Votýpka, J. 1994: *Fyzická geografie Evropy*. Karolinum. Pp. 258.

Weygoldt, P. 1969: *Biology of pseudoscorpions*. Cambridge, Mass, Harvard University Press. Pp. 159.

World Spider Catalog 2016: World Spider Catalog. Natural History Museum Bern. Available in <http://wsc.nmbe.ch>, version 17.0. Accessed on 25 April 2016.

Zhang, Z. Q. 2011: Animal biodiversity: an outline of higher-level classification and survey of taxonomic richness. *Zootaxa* 3148: 1-237.

Zingerle, V. 1999: Spider and harvestman communities along a glaciation transect in the Italian Dolomites. *Journal of Arachnology* 27: 222–228.