

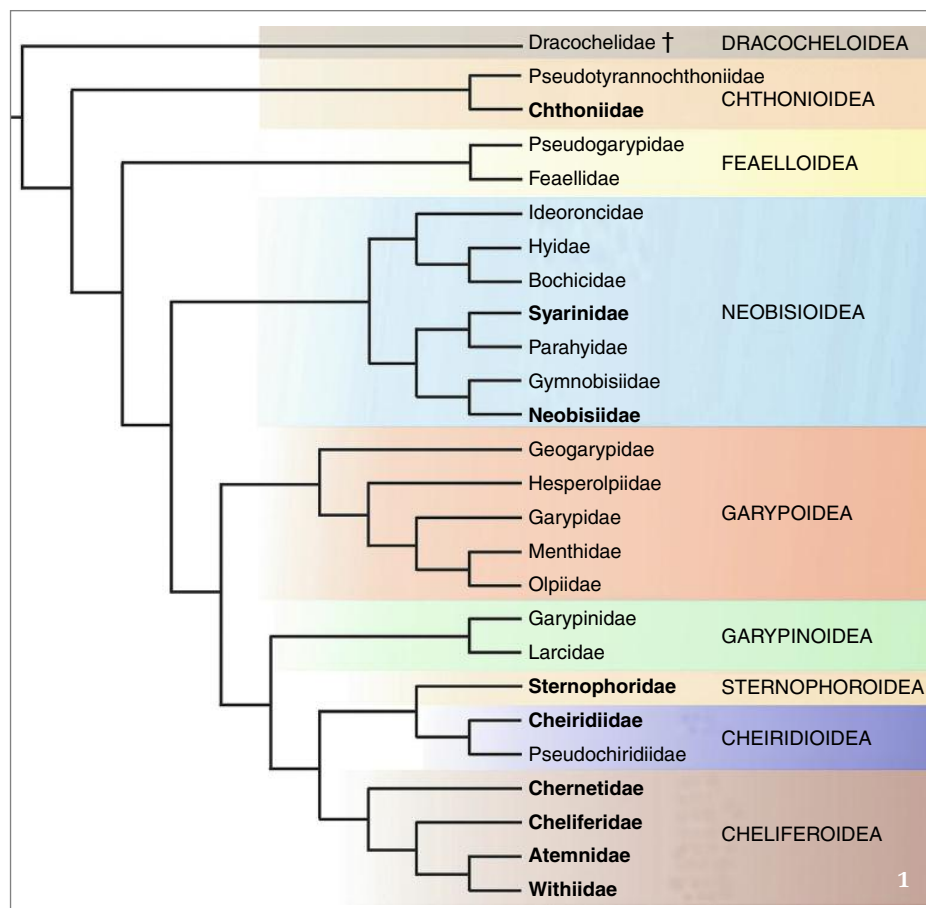
Pozor, černý pasažér! Co víme o forézii štírků

Forézie pochází etymologicky z řeckého slova phérō – přinést, nést. Je definována jako dynamický, mezidruhový a dočasný vztah, během něhož se pasažér (foront) přichytí na pohyblivějšího hostitele (vektor) po dobu potřebnou k dopravě z jednoho prostředí do jiného. Výsledkem je tak šíření – disperze (Camerik 2010). Šíření pomocí forézie bylo pozorováno u živočichů patřících do 13 kmenů, 25 tříd a 60 řádů, jde většinou o malé bezobratlé. Část údajů tvoří fosilní záznamy z jantaru, zahrnující hlavně roztoče, chvostokoky a štírky. Forézie byla zjištěna ve všech typech prostředí, přičemž 75 % případů známe ze suchozemských a sladkovodních biotopů (Bartlow a Agosta 2020). Co víme o tomto chování u štírků (Pseudoscorpiones)?

Vznik forézie u štírků

Existují dvě hypotézy o vzniku popsaného vztahu u těchto pavoukoců – jde buď o chování náhodné, motivované hladem a dochází k němu při neúspěšné predaci (hypotéza predace), nebo jde o aktivní vyhledávání hostitele, který slouží k šíření (hypotéza disperze). Řada studií ale hypotézu predace jasně vyvrací. Při forézii nebylo nikdy zaznamenáno, že by štírek aktivně napadl hostitele a vpustil do něho jed. Zároveň by nedocházelo k více-

násobné forézii (tedy současnému přenosu několika jedinců, viz dále), jež rovněž podporuje disperzní hypotézu, a nikoli představu o neúspěšné predaci (Beier 1948). Rozdíl mezi predací a forézii byl demonstrován také laboratorními pokusy. Příkladem je selektivní výběr pohlaví hostitele jihoamerickým štírkiem ozbrojeným (*Semeiochernes armiger*). Štírci zůstávali přichyceni pouze na samicích paováda *Pantophthalmus tabaninus*, protože jen ony navštěvují v Amazonii stromy vhod-



1 **Fylogenetický strom štírků** sestavený na základě práce L. R. Benavídeze a kol. (2019), upraveno. Čeledi štírků, u nichž byla zatím zjištěna forézie, zvýrazněny. Nejčastěji jde o čeledi z nadčeledi Cheliferoidea – u jejich zástupců se vyvinuly i potřebné morfologické a behaviorální adaptace.

2 Samice štírka Chyzerova (*Lamprochernes chyzeri*) ve foretickém vztahu s kopinatkou rodu *Lonchaea* (dvoukřídli – Diptera; blíže J. Christophoryová a kol. 2021). Foto M. Červená a D. Selnekovič

3 Forézie samice štírka Chyzerova na žlutnatce z čeledi Chyromyidae (dvoukřídli; blíže E. Hetešová a J. Christophoryová 2022). Foto A. Christophoryová

4 Samice štírka stromového (*Dendrochernes cyrneus*) na lumkovi velikém (*Rhyssa persuasoria*, blanokřídli – Hymenoptera; blíže M. Červená a kol. 2019). Foto G. Kunz

5 Foront na srpici obecné (*Panorpa communis*, srpice – Mecoptera) – samice dinoštírka Panzerova (*Dinocheirus panzeri*; blíže J. Christophoryová a kol. 2017b). Foto M. Kautman

6 Samice štírka euboiského (*Rhacochelifer euboicus*) na píďaličce rodu *Eupithecia* (motýli – Lepidoptera; blíže K. Krajčovičová a kol. 2017). Foto J. Christophoryová a K. Krajčovičová

7 Detailní pohled na samce atemny hlazené (*Atemnus politus*), přenášeného na mšře osenici rodu *Euxoa* (motýli; blíže J. Christophoryová a kol. 2021). Foto J. Christophoryová a D. Selnekovič

né k vývoji štírků. Naopak se velmi rychle pouštěli, pokud se přichytí na samce. Kdyby forézii iniciovala predace, byla by využívána obě pohlaví paováda bez rozdílu (Zeh a Zeh 1992b).

Fosilní doklady

Nálezy případů forézie štírků na jiných členovcích jsou omezeny na příklady v baltských a dominikánských jantarech. Baltický jantar je starý přibližně 40 milionů let a dominikánský asi 20–40 milionů let, i když přesné datování těchto nalezišť je stále nejisté. V baltském jantaru se našly fosilie zástupců čeledí Chernetidae a Cheliferidae na hostitelích z řádů dvoukřídli (Diptera), chrostíci (Trichoptera), motýli (Lepidoptera) a blanokřídli (Hymenoptera). Zajímavým případem je štírek z foretický málo zastoupené čeledi Chthoniidae přichycený na destičkách břicha (tergitech) nočního motýla.

V dominikánském jantaru se nejčastěji setkáme s asociacemi mezi štírky z čeledi Withiidae a brouky jádrohlody (Coleoptera, Platypodinae). Kromě toho se v něm našla i forézie neurčeného druhu štírka na blanokřídlych. Celkově tak existují fosilní doklady využívání pěti řádů hmyzu zástupci čtyř čeledí štírků (Poinar a kol. 1998).

Současné záznamy

Forézie byla dosud zjištěna u 9 recentních čeledí štírků: Atemnidae, Cheiridiidae, Cheliferidae, Chernetidae, Chthoniidae, Neobisiidae, Sternophoridae, Syarinidae a Withiidae (viz Muchmore 1971, Poinar



a kol. 1998; obr. 1). Tyto záznamy zahrnují hostitele z 9 řádů hmyzu: vážek (Odonata), pošvatek (Plecoptera), rovnokřídlých (Orthoptera), polokřídlých (Hemiptera), srpic (Mecoptera), již zmíněných brouků, dvoukřídlých, motýlů a blanokřídlých, a také dvou řádů pavoukocvců, jmenovitě pavouků (Araneae) a sekáčů (Opiliones). Kromě bezobratlých se jako hostitelé ve foretických vazbách štírců uvádějí i ptáci a savci (Poinar a kol. 1998). V případě savců bývají štírci nejčastěji nalezeni v srsti netopýrů nebo hlodavců. Spornější doklady máme u ptáků, protože většinou šlo o nálezy získané z hnízd nebo ptačích exkrementů. Přímo na jejich těle byli štírci zjištěni zatím jen třikrát, přičemž v jednom případě šlo ale o mrtvého jedince ptáka (Krajčovičová a kol. 2018).

Kontakt s hostitelem

Existují dva základní způsoby přichycení štírka na vektor. Nejběžnějším je, že štírek žije ve stejném prostředí jako hostitel a přichytí se na něho po dokončení svého vývinu, když je připravený opustit staré prostředí. Méně častá je situace, kdy čeká na hostitele pravidelně navštěvujícího stanoviště, např. včely při opylování květů (Muchmore 1971). Tito hostitelé mohou mít různou velikost, někteří dosahují podobných rozměrů jako štírek (jak je vidět třeba na obr. 2 a 3), jiní bývají několikanásobně větší (např. obr. 4–7).

Aby byli štírci při přenosu úspěšní, musejí se na svém nositeli především udržet. Z povrchu těla mohou být uvolněni pohybem, během letu nebo mohou také být aktivně odstraněni. Štírci si proto vyvi-

nuli dvě strategie. Buď se ukrývají pod krovkami, v peří či srsti, nebo se přichytí pomocí makadel (pedipalp) na nohy, případně chlupy hostitele. Problém pro ně mohou však představovat meteorologické a fyzikální jevy jako větrné proudění. Pro tyto případy se u štírců vyvinula funkční morfologická adaptace – zuby na pedipalších. Na prstech klepítka makadel mají okrajové (marginální) zuby. Kromě nich jsou zástupci čeledi Chernetidae vybaveni přídatnými (akcesorickými) zuby (obr. 10), které se v pozmeněné formě vyskytují i u čeledi Feaellidae a Geogarypidae. Pro štírky je výhodné, aby se přichytili pomocí jediné pedipalpy, protože jsou tak mnohem flexibilnější, pokud se jich hostitel snaží zbavit. Jsou však známy i případy, kdy se drželi oběma pedipalpami. Ve foretických

asociacích se přichytávají hlavně na nohy hostitelů (např. obr. 7, 9 nebo 12). Najdeme je ale i na jiných částech těla, jako jsou tykadla (obr. 4 a 8), tělní články (tergity nebo sternity), místa pod krovkami a dokonce sosák (obr. 6). Podle počtu přenášených jedinců rozlišujeme jednoduchou forezii s jedním forontem, a vícenásobnou forezii, kdy hostitel nese několik forontů najednou (obr. 11).

Vývojová stadia štírků šířící se forezii

Existuje jen několik zpráv o forezii nymfálních stadií štírků, v jednom případě šlo o fosilní nález v jantaru (Poinar a kol. 1998). Recentně byly publikovány ojedinělé případy nymfálních stadií přichytcených na sekáčích a dvoukřídlech. Ve starších pracích autoři tvrdili, že u dospělců se forezie častěji týká samice, a to kvůli její menší pohyblivosti a zároveň vyšším nárokům na potravu, neboť bývají obvykle gravidní nebo už s vaječným vakem (marsupium). V době rozmnožování jsou samci mimořádně aktivní, přesto údajně přenos využívají jen zřídka. Pokročilejší výzkum a nově získaná data však ukazují, že disperzi pomocí forezie využívají také samci, a to podobně často jako samice.

Proč jen některé čeledě?

Další adaptací, kvůli níž se některé čeledě štírků zapojují do foretických vztahů častěji než jiné, je přítomnost spermatéky u samic některých skupin a s tím související chování dospělců při páření (Weygoldt 1969, Legg 1975). Reprodukce štírků zahrnuje nepřímý přenos spermií pomocí spermatoforů. Kvůli tomu jsou samice různě přizpůsobené k zachytávání a ukládání spermií. V evropské fauně mají spermatéky druhy z čeledi Chernetidae, Cheliferidae a pravděpodobně v redukované formě i Cheiridiidae. Pravé spermatéky chybějí zástupcům čeledi Chthoniidae a Neobisiidae.

U štírků čeledi Chthoniidae, Neobisiidae a Cheiridiidae se tvoří jednoduchý kulovitý balíček spermií na vrcholku stopkovitého spermatoforu. Jeho mechanické poškození uvolňuje spermie do genitálního otvoru samice. Přenos spermií probíhá bez páření, samci a samice se pohybují v prostoru i v čase nezávisle. V případě Chernetidae a Cheliferidae mají balíčky složitější stavbu, páření zahrnuje svatební tanec, při němž jsou samice vedené samcem přes spermatofor, takže obě pohlaví se chovají aktivně. Když je balíček správně umístěn v oblasti samicího genitálního otvoru, struktury s ním spojené vytlačí jeho obsah do spermatéky.

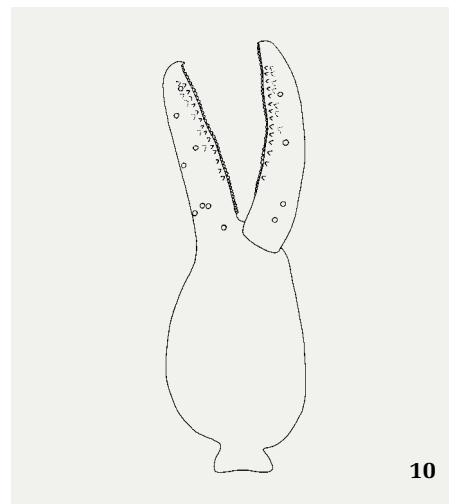
Samicím z čeledi Neobisiidae, Chthoniidae a Cheiridiidae spermatéka chybí nebo je redukována, nejsou tedy schopné dlouhodobě uchovávat spermie, a proto žijí ve stabilnějším prostředí (např. v listové opadance, v půdě). Morfologické a behaviorální adaptace čeledi Chernetidae a Cheliferidae umožňují vyskyt těchto štírků nejen na stabilních stanovištích, ale pomocí forezie mohou navštěvovat i dočasné habitaty (např. rozkládající se dřevo, kompost, trus zvířat). Předpokládá se, že druhy z těchto čeledí tak dokázaly zvětšit své rozšíření, protože je oplození u nich možné pouze za přítomnosti obou pohlaví. To snižuje plýtvání spermiemi a spermatofory,



8



9



10

8 Příklad foretické asociace s ploščicí (Heteroptera) – samice štírka mušního (*Lamprochernes nodosus*) na klopušce černožluté (*Polymerus unifasciatus*; blíže M. Červená a kol. 2019).

Foto J. Christophoryová a K. Krajčovičová

9 Samice štírka kompostového (*Pselaphochernes scorpioides*) na různatce *Clusiodes albimanus* (dvoukřídli; blíže E. Hetešová a J. Christophoryová 2022).

Foto A. Christophoryová

10 Klepítka makadla (pedipalpy) štírka z čeledi Chernetidae s okrajovými a přídatnými zuby. Orig. J. Christophoryová

11 Vícenásobná forezie – pět samic štírka mušního na doličnatce *Physiphora alceae* (dvoukřídli; blíže J. Christophoryová a kol. 2018). Foto D. Gruha

12 Samice štírka podkorního (*Mesochelifer resslii*) na pošvatce *Perlodes microcephalus* (pošvatky – Plecoptera; blíže E. Hetešová a J. Christophoryová 2022). Foto A. Christophoryová a J. Christophoryová

ny, na rozdíl od štírků, kteří se rozmnožují nepřímo a náhodně. Druhou výhodou je, že mají komplexní spermatofor, jenž podporuje oplození. Samice mohou uchovávat spermie ve specializovaných spermatékách delší dobu. V epitelu spermatéky se nacházejí sekreční buňky, napomáhající výživě uložených spermií. I jediná oplozená samice může prostřednictvím forezie obsadit vhodné, i když izolované stanoviště, a iniciovat tak vznik nové populace.

Škodí štírek hostiteli?

Ve starší literatuře autoři hodnotili, zda štírci svému hostiteli nějak škodí, a zejména sledovali, zda je hostitel schopen pohybu, když je na něm uchyceno více jedinců (např. Beier 1948). Pedipalpy štírků vyvíjejí na příslušnou část těla hostitele nezanedbatelný tlak a v některých případech uchycení způsobí až ochromení nohy. Tlak pedipalpy může zároveň zapříčinit viditelné mechanické poškození vnější kostry (exoskeletu). Štírek stiskne končetinu, takže v místě uchycení klepítka dochází často ke zlomení a poškození štetin rotačními pohyby pedipalpy. Zranění mnohdy souvisí s tím, že se hostitel snaží štírka zbavit, což ale vede k dalšímu zvýšení tlaku pedipalpy (Carl 1994). Detailnější studie na toto téma ale nebyly dosud vypracovány.

Forezie štírků u tesařika harlekýna pestrého

Nejpopulárnějším a nejprostudovanějším příkladem je asociace štírků s harlekýnem pestrým (*Acrocinus longimanus*, např. Zeh a Zeh 1991, 1992a). Štírci žijí pod krovkami nebo i na jiných částech těla tohoto velkého brouka (s délkou těla až 7 cm). Dosud byla zaznamenána interakce tesařika až se 6 druhy štírků. Nejprozkoumanější je u štírka štířího (*Cordylochernes scorpioides*, Chernetidae), který se vyskytuje od Mexika přes Střední Ameriku až po skoro celou Jižní Ameriku. Rovněž harlekýn pestrý je značně rozšířený neotropický druh (od Mexika po Uruguay). Jejich foretická asociace byla dokumentovaná už před více než stoletím a tesařik u ní plní funkci obligátního hostitele sloužícího k šíření štírka. Tento vztah se stal předmětem zkoumání různých aspektů forezie, jako jsou sociální chování, funkce snovacích žláz, kompetice nebo selekce při pohlavní výběru.

Štírci vylézající na tesařiky obvykle hned poté, co se brouci vylíhnou z kulek v komůrkách ve starých stromech a pak s nimi odlétají na jiné stromy, kde si tesařici hledají partnera k páření. Štírek vnímá přítomnost tesařika pomocí chemických signálů a vibrací podkladu. Následně se přiblíží ke konci zadečku brouka a opakovaným tla-



11



12

kem způsobí jeho ohnutí a částečné otevření krovek, čímž se vytvoří místo k proniknutí do prostoru pod krovkami. Na tesaříkovi se vozí dospělí samci a samice, během víceletých výzkumů byla zaznamenána pouze jedna gravidní samice. Rekordní zjištěný počet jedinců představoval 54 štírků u jednoho velkého samce tesaříka. Štírci jsou predátoři a nevyhýbají se ani kanibalismu, proto pod krovkami nebývají nacházena slabší a zranitelnější nymfální stadia. Harlekýn pestrý nosí zároveň na svém těle roztoče, kteří slouží štírkům za potravu – nejde však o primární motivaci k forézii. Bylo zjištěno, že štírci sbírání na stromech byli v lepší nutriční kondici (dokážou ulovit i větší a výživnější kořist, např. larvy brouků a dvoukřídlých) než jedinci pod krovkami tesaříků (Zeh a Zeh 1992a). Při obsazování výhodných míst na těle hostitele dochází u štírků k vzájemné kompetici. Největší samci zaujmou strategicky nejvýhodnější pozici, aby mohli efektivně odchytávat a oplodňovat přicházející samice. Menší samci jsou vytlačeni mimo prostor pod krovkami. Samice mají tendenci opouštět hostitele krátce po dosažení nového stanoviště, zatímco samci zůstávají na hostiteli nejméně dva týdny.

Tím, že štírek štíří využívá harlekýna pestrého delší dobu, potřebuje také lovit potravu, rozmnožovat se i čelit konkurenci. Ke všem těmto aktivitám musí mít volné pedipalpy. Náhlé vzletnutí brouka tak představuje velké riziko např. pro pářící se štírky. Proto se tento druh adaptoval a využil k tomu snovací žlázy, které jinak různým druhům štírků slouží při stavbě komůrek určených k péči o vajíčka a nymfy, ke svlékání staré kutikuly a k přezimování. Při studiu forézie u štírka štířího byly ale objeveny další způsoby využití žláz. Aby se samci udrželi na tesaříkovi, staví tzv. bezpečnostní sítě vláken. Nejprve produkují vlákno, kterým přichytí pedipalpy k zadečku brouka, a pak postupně vytvářejí strukturu podobnou hnízdu, k níž se dokáže připojit celý jedinec. U samic nebylo nikdy pozorováno, že by stavěly celou strukturu, přichytávají se pouze jednotlivými vlákny. Štírek štíří pomocí těchto žláz i opouští hostitele, když se spouští na vlákne. To umožňuje jedincům prozkoumat nové stanoviště a v případě potřeby využít vlákna k návratu na hostitele.

Forézie štírků na Slovensku

Publikované údaje a naše vlastní výzkumy ukazují, že na Slovensku byla forézie znamenána zatím u 27 štírků patřících k 7 druhům tří čeledí – Atemnidae, Chernetidae a Cheliferidae (blíže viz Hetešová a Christophoryová 2022; za spolupráci na sběrech štírků, určování hostitelů a fotografické dokumentaci patří poděkování i dalším kolegům). Jedinci byli zachyceni pomocí Malaiseho pasti (umožňující odchycení létajícího hmyzu, tedy potenciálních hostitelů) nebo individuálním sběrem. Nejčastěji se do foretických asociací zapojili zástupci rodu *Lamprochernes* z čeledi Chernetidae (obr. 2, 3, 8, 11 a na 1. str. obálky). Celosvětově poprvé byl jako foront doložen druh atemna hlazená (*Atemnus politus*) z čeledi Atemnidae (na obr. 7). Štírek podkorní (*Mesochelifer resslii*) byl na Slovensku nalezen ve foretické vazbě podruhé na světě (obr. 12). Štírci využívali jako vektory hlavně příslušníky z řádu dvoukřídlí (obr. 2, 3, 9, 11 a na 1. str. obálky), méně často motýly (obr. 6 a 7), po jednom případě ploštici (Heteroptera, z řádu polokřídlí, obr. 8) a pošvatku (obr. 12). Pošvatka i některé čeledi dvoukřídlých byly jako hostitelé znamenány rovněž poprvé právě na Slovensku. Nejčastěji byli štírci přichyceni na nohách hostitelů (obr. 2, 3, 7, 9–12), zdo-

kumentováno máme i přichycení na tykadlo (obr. 8) a na sosák (obr. 6). Na Slovensku se zatím nepodařilo najít štírky pod krovkami brouků, v srsti savců ani v peří ptáků. Forézii využívaly hlavně samice, méně samci, nymfální stadium odchyceno nebylo. Vícenásobnou forézii máme z území Slovenska zdokumentovanou zatím jen dvakrát (obr. 11).

Studium forezního vztahu přináší stále nové poznatky a napomáhá k pochopení tohoto dosud poměrně málo prostudovaného jevu mezi štírky a jejich hostiteli. V literatuře se uvádí, že štírky jsou foretické aktivní hlavně v době rozmnožování, takže jde o aktivní způsob šíření genů do vzdálenějších oblastí. Pro potvrzení této představy je ale potřeba získávat údaje celoročně, nejlépe s využitím Malaiseho pastí. Jistě bude zapojeno mnohem více druhů štírků i jejich hostitelů, než bylo zatím zjištěno. Zajímavé by také bylo zhodnotit míru poškození těla hostitelů pomocí detailního pozorování v elektronovém mikroskopu.

Článek vznikl za podpory Agentury pro vědu a výzkum Slovenské republiky (číslo APVV-19-0076).

Seznam použité literatury je uveden na webové stránce Živý.

