



# Les & měkkýši

*ekologické nároky, výpovědní hodnota  
malakofauny a paleomalakozoologie*

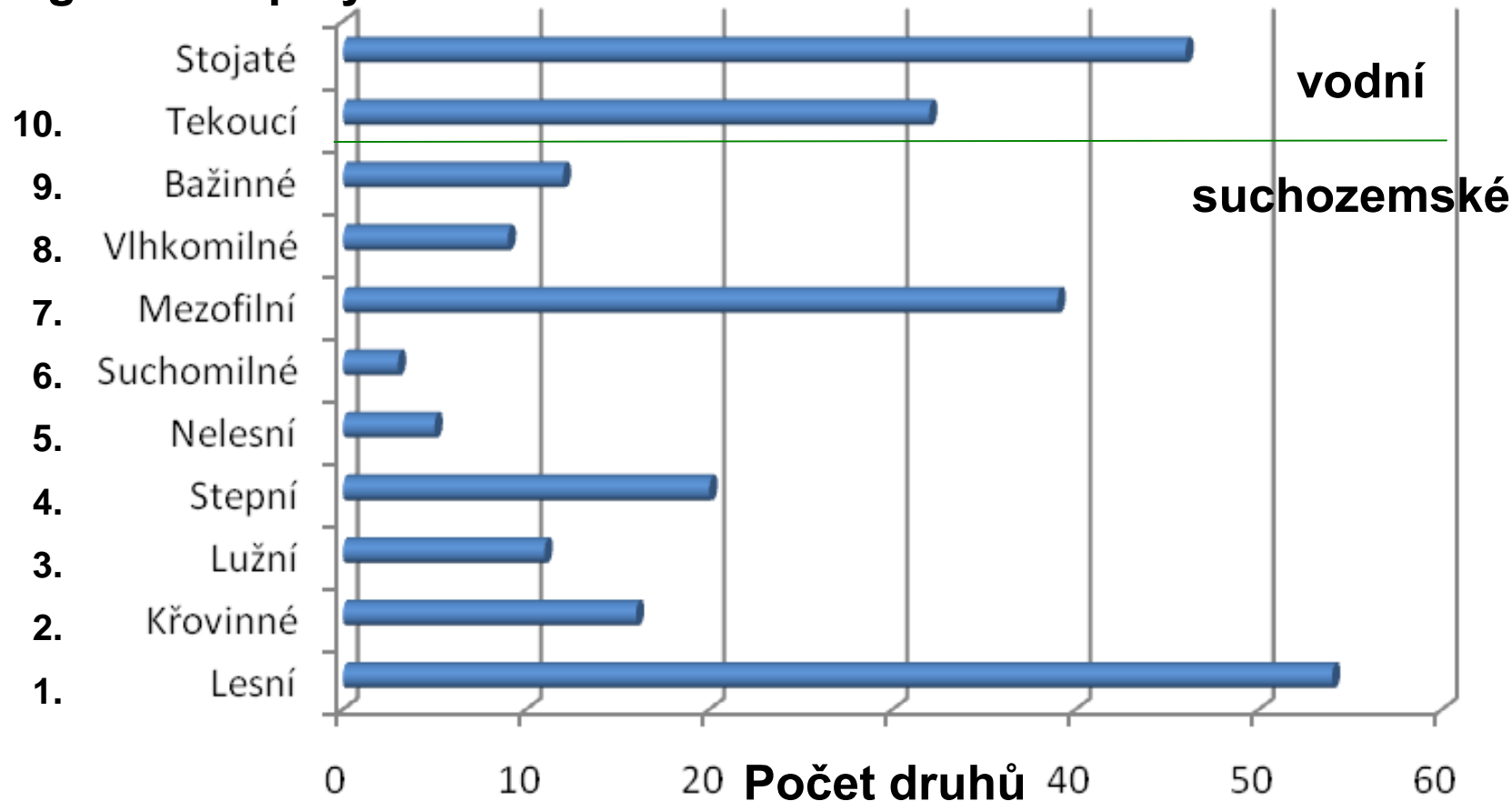
Michal Horsák  
UBZ PŘF MU Brno

# Ekologická klasifikace našich měkkýšů

<http://mollusca.sav.sk/malacology/checklist.htm>

- klasifikace současné malakofauny ČR: **251** druhů
- dělení druhů do deseti základních ekologických skupin (Ložek 1964, Lisický 1991, Juříčková et al. 2014); vodní druhy (10. skupina) jsou zjednodušeně rozděleny podle převažujícího výskytu v tekoucích nebo stojatých vodách

## Ekologické skupiny



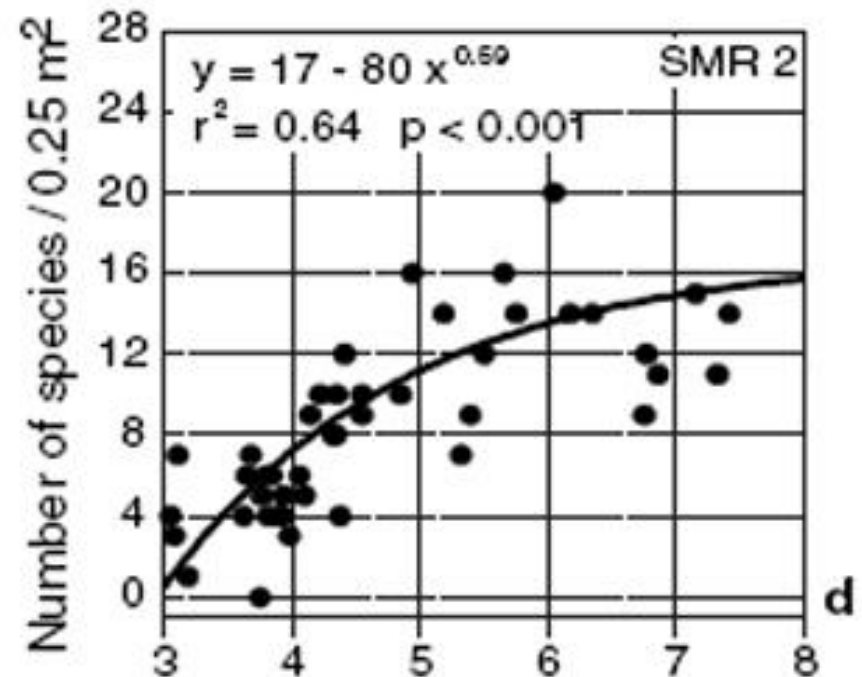
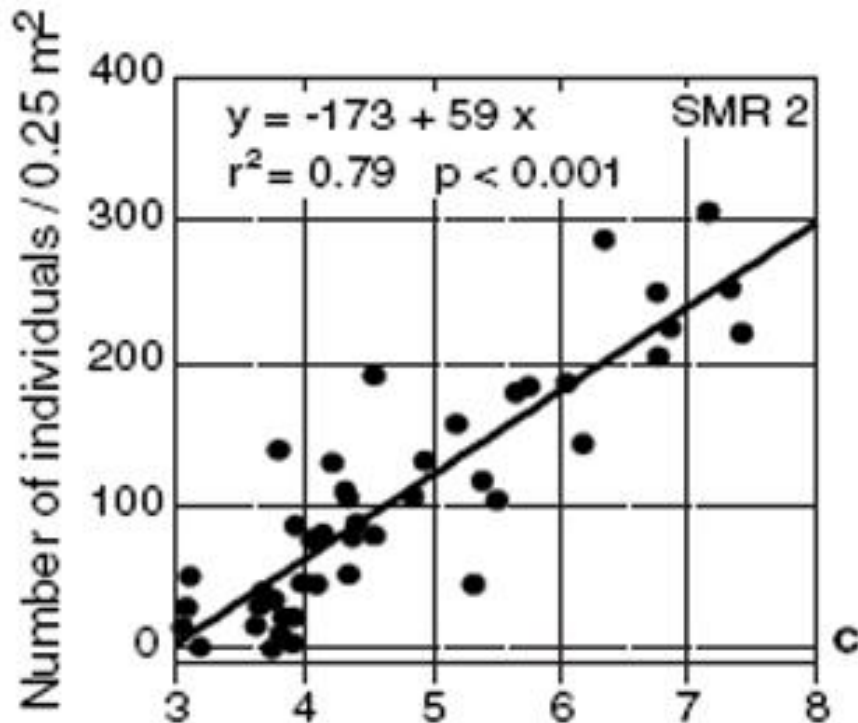
# Hlavní ekologické faktory

---

- **obsah vápníku** – pozitivní vliv, množství studií:
  - velkoškálové, společenstva: např. Wäreborn 1969, 1970, 1976; Waldén 1981; Millar & Waite 2002; Martin & Sommer 2004a, Horsák & Hájek 2003; Horsák 2006; Horsák & Cernohorsky 2008
  - maloškálové, společenstva: Nekola & Smith 1999; Juříčková et al. 2008 (review studií, hlavně vliv vápníku)
  - druhy: Horsák et al. 2007 (více druhů); Horsák et al. 2011 (*P. alpicola*); Schenková et al. 2012 (*V. geyeri*)
- **vlhkost** – pozitivní vliv, studií méně:
  - společenstva: Wäreborn 1969; Martin & Sommer 2004a, b; Gleich & Gilbert 1976; Getz & Uetz 1994; Dvořáková & Horsák 2012; Chiba 2007
  - druhy: Schenková et al. 2012 (*V. geyeri*), Tattersfield & McInnes 2003 (*V. moulinsiana*), málo suchomilných druhů
- **zachovalost / historická kontinuita** – pozitivní vliv, málo: např. Horsák et al. 2007, Horsák et al. 2012
- **vlastnosti substrátu** – relativně málo studií: Hermida et al. 1995; Nekola 2003

# Variability lesních společenstev – faktory

- obsah dostupného vápníku:** pozitivní vliv na abundance i počet druhů, málo nebo chybí acidofilní druhy (zřetelně v *mimo-tropické Eurasii*)

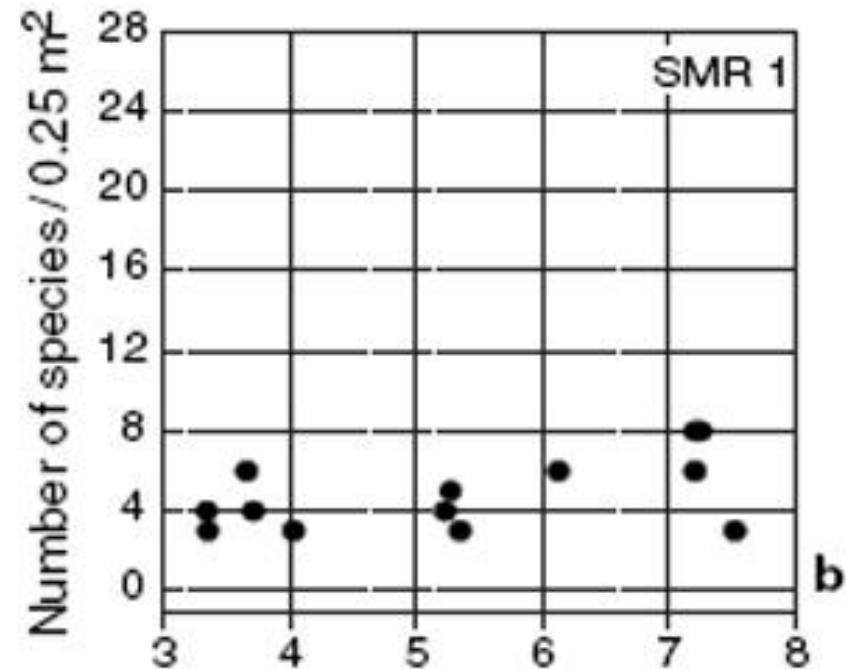
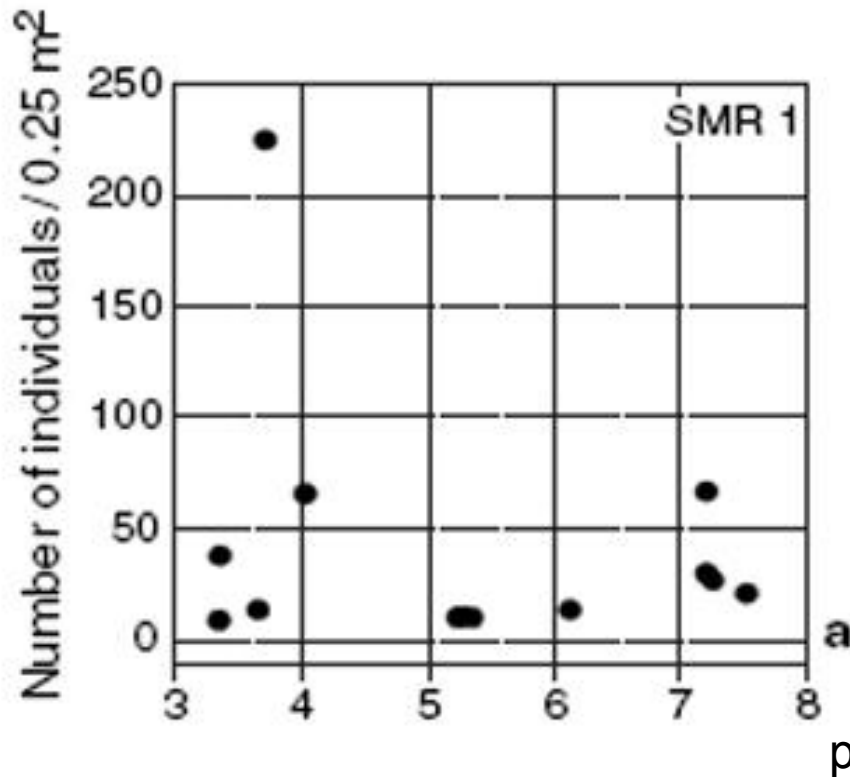


pH půdy

(středně vlhké lesy jih.-záp. Německa, Martin & Sommer, 2004)

# Variability lesních společenstev – faktory

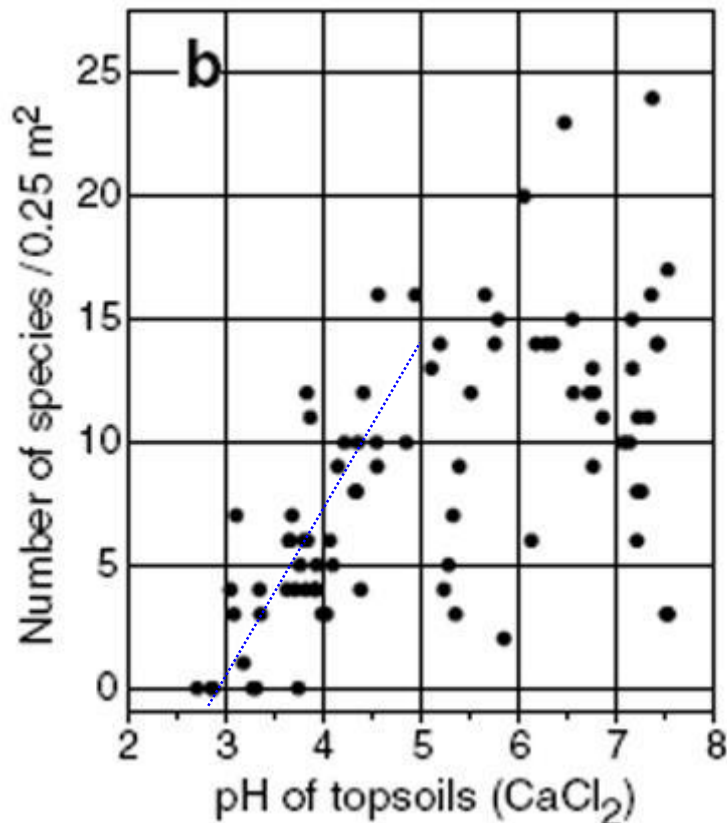
2. **vlhkost:** pozitivní vazba, v temperátní zóně je málo suchomilných druhů (*nenáročné na další faktory prostředí*)



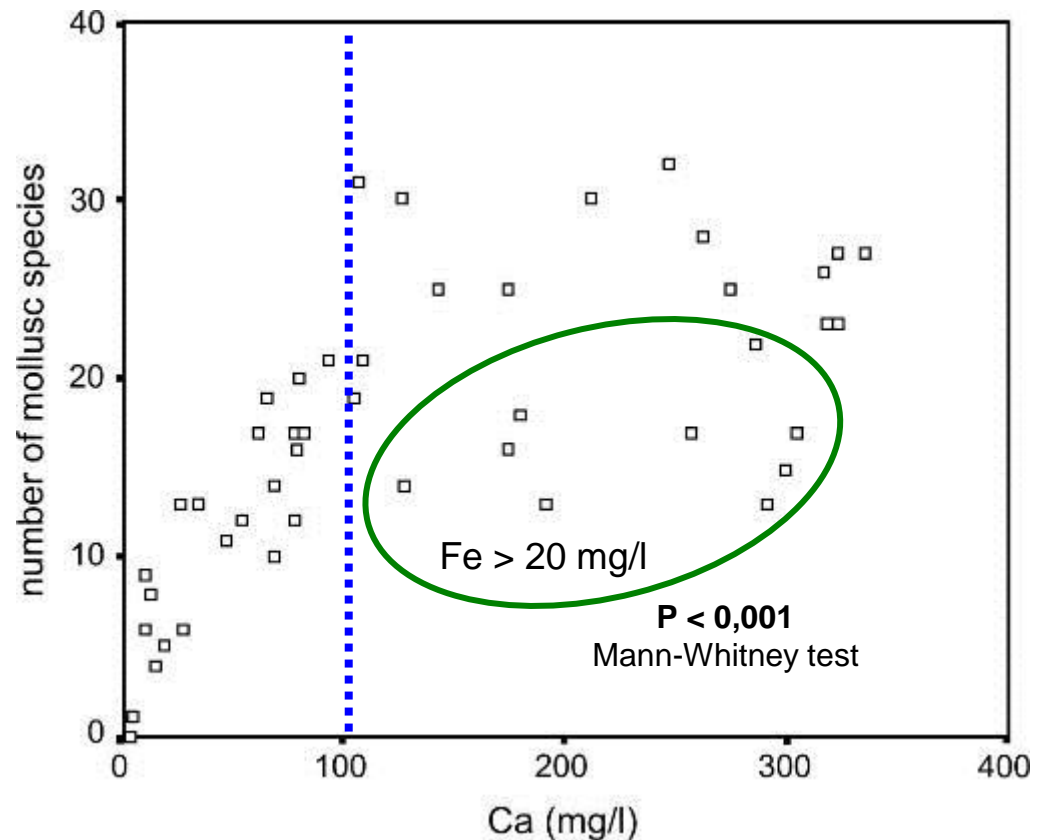
(suché lesy jih.-záp. Německa, Martin & Sommer, 2004)

# Variability lesních společenstev – faktory

- obsah vápníku je převažujícím faktorem pouze, když není v nadbytku (*limitující faktor*)



(Martin & Sommer, 2004)



(Horsák & Hájek, 2003)

# Variability lesních společenstev – faktory

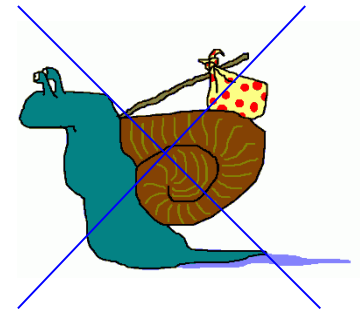
---

- několik málo hlavních ekologických faktorů, společné pro většinu druhů

1. obsah dostupného vápníku

2. vlhkost

3. **zachovalost stanoviště**



- relativně nízká mobilita a těsná vazba na stanoviště (např. dospělci závornatky *Bulgarica cana* urazili za den od 10-150 cm, za měsíc max. 20 m; Marzec, 2006)



# Rychlost aktivního šíření – rekordy

- nízká mobilita, aktivní pohyb omezený (vazba na stanoviště)
  - *Achatina fulica*: 1,5 (dospělci) až 8,3 m (juvenilové) za den (Tomiyama & Nakane 1993)
  - *Cepaea nemoralis* a *Arianta arbustorum*: 50-100 cm za den, 5-20 m za rok (viz Baur & Baur 1993)
  - *Punctum pygmaeum*: cca 5 cm za 12 hodin (Baur & Baur 1988)
  - *Chondrina clienta*: 88-264 cm za rok (Baur & Baur 1995)
- rychlost souvisí s velikostí těla (drobní – velmi neefektivní)
- běžný „homeing“, ale spíše na úrovni druhu (disperze nižší)



cm

20



2,5



0,1



0,6



*Limacus flavus*



# Možnosti pasivního šíření

- hydrochorně (plovoucí dřeva či ostrůvky, porézní horniny)
- anemochorně (na listech, tornáda)
- **exozoochorně** (ptáci, savci, obojživelníci, vodní hmyz)

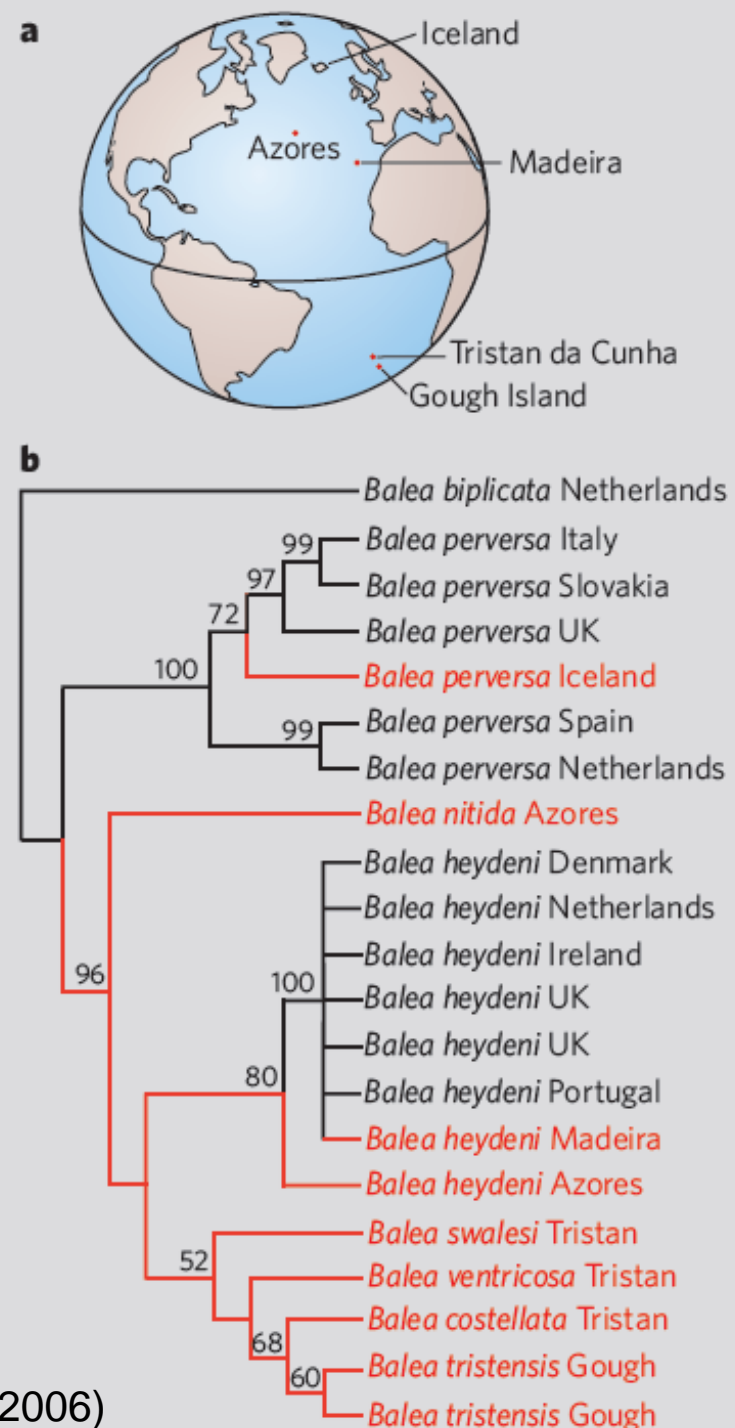
*Balea sarsii* (= *B. heydeni*)



“Pride Comes Before the Fall”  
Marcus Gheeraert (1597)



(Gittenberger et al. 2006)



# Možnosti pasivního šíření

*Hypsipetes amaurotis* (bulbulčík japonský)

- když plži prochází žaludkem (Wada et al. 2012)



*Zosterops japonicus* (kruhoočko japonské)



plži *Tornatellides boeningi* v exkrementech

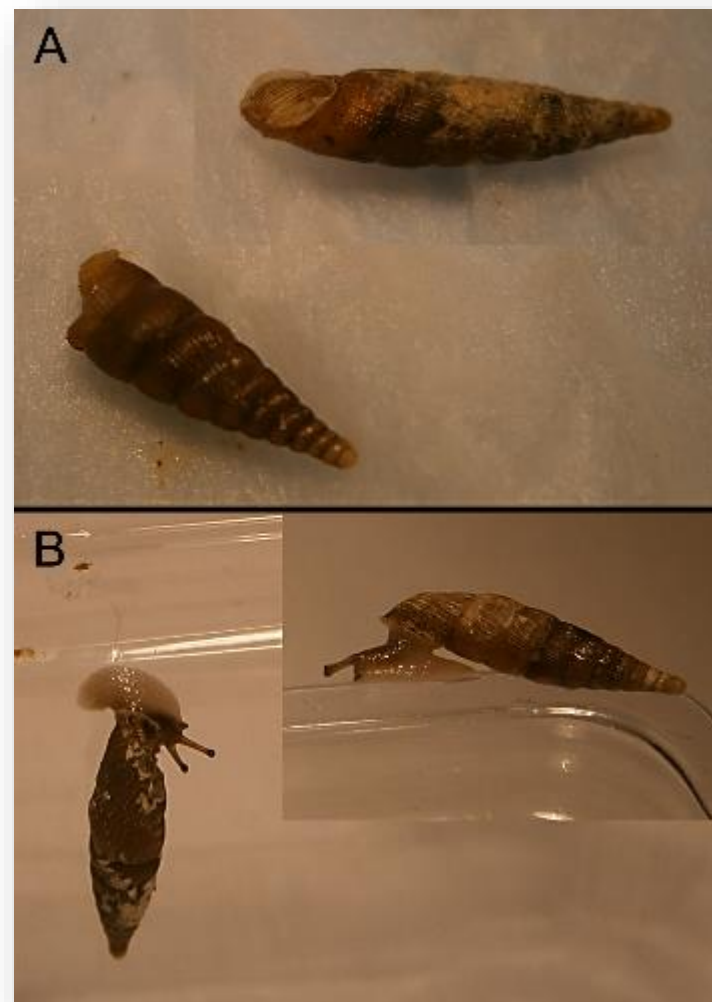
# Možnosti pasivního šíření

- když plži prochází žaludkem – experimentálně potvrzeno i pro větší druhy (Simonová et al. 2016)

Sumarizace výsledků úspěšného průchodu plžů zaživacím traktem našich běžných druhů ptáků v experimentálních podmínkách.

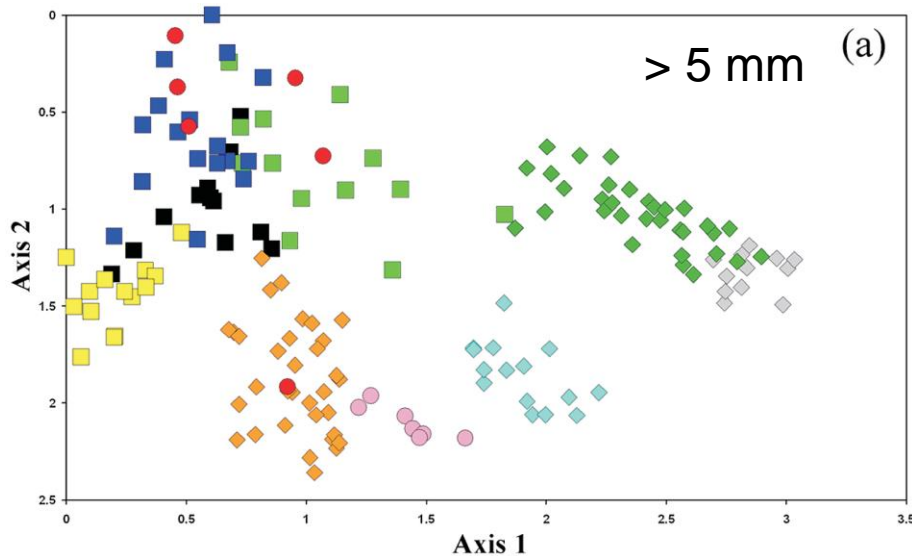
Group of snail species	No. of snails offered to birds	Fragments of shells (%)	Entire shells (%)	Live snails (%)
<i>Alinda biplicata</i> + <i>Cochlodina laminata</i>	440	1.4	3.0	1.8
<i>Discus rotundatus</i>	140	0.0	0.7	0.7
<i>Vertigo</i> + <i>Carychium</i>	140	0.0	0.0	0.0
Total of all snails	720	0.8	2.0	1.3

Jedinci vřetenatky obecné (*Alinda biplicata*), kteří prošli zaživacím traktem drozda a holuba.

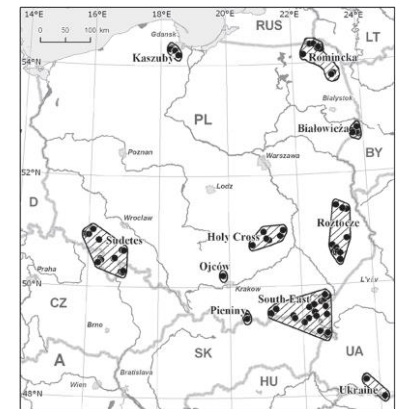


# Biogeografické důsledky pasivního šíření

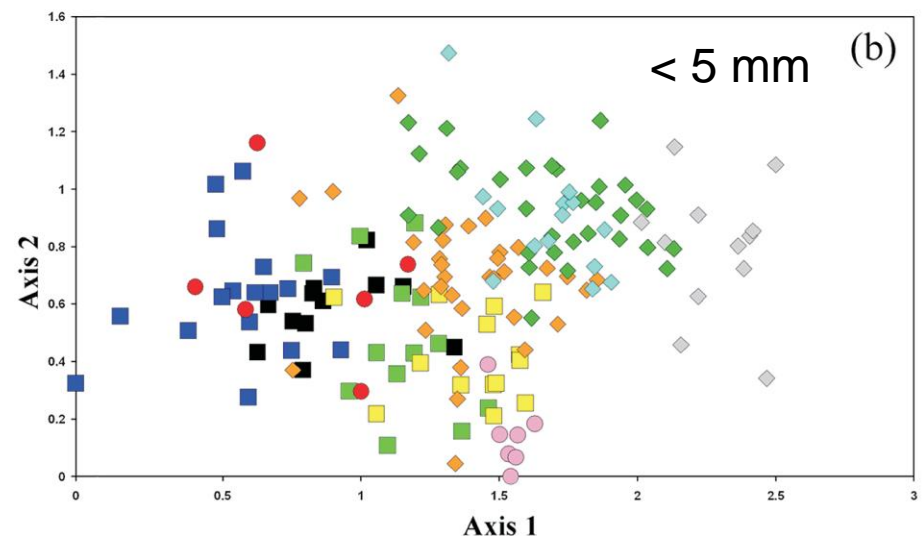
- s velikostí těla roste endemismus a biogeografický signál, malé druhy mají velké areály – hlavní jsou „niche-base processes“, fyziologická tolerance chladu



(Cameron et al. 2010)



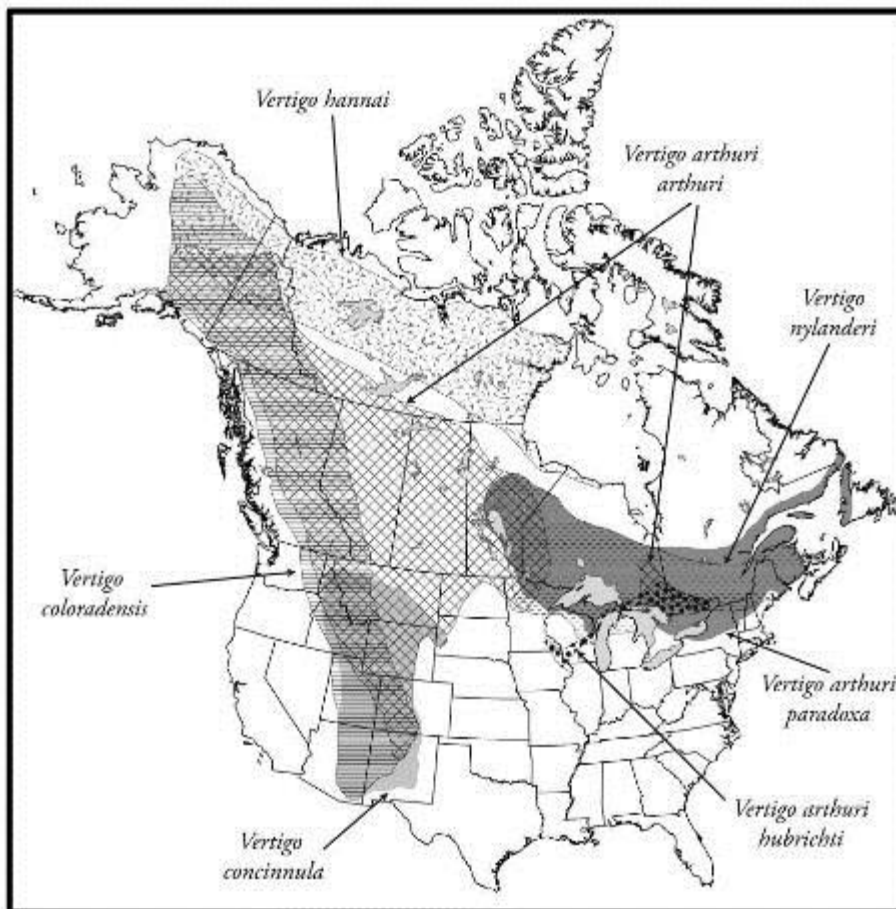
- DCA společenstev lesních plžů Polska, zvláště pro velké a malé druhy (symboly jsou označeny jednotlivé regiony)



# Biogeografické důsledky pasivního šíření

- velké areály drobných druhů – holoarktické universum

tyto ulity jsou menší než 2,3 mm



(Nekola 2011, in litt.)

*Vertigo arthuri*  
*arthuri*



*Vertigo arthuri*  
*hubrichti*



*Vertigo arthuri*  
*paradoxa*



*Vertigo nylanderi*



*Vertigo hannai*



*Vertigo concinnula*



# Biogeografické důsledky pasivního šíření

- v jihovýchodní USA téměř každý plž s ulitou nad 1 cm je endemitem jednoho horského pohoří



*Ashmunella angulata*  
Chiricahua Mountains



*Ashmunella proxima*  
Chiricahua Mountains



*Ashmunella hebardei*  
Big Hatchet Mountains



*Ashmunella mogollonensis*  
Mogollon Mountains



*Ashmunella cockerelli*  
Mimbres Mountains



*Ashmunella rhyssa*  
Sacramento Mountains



*Ashmunella townsendi*  
Nogal Peak



*Ashmunella pseudodonta*  
Capitan Mountains



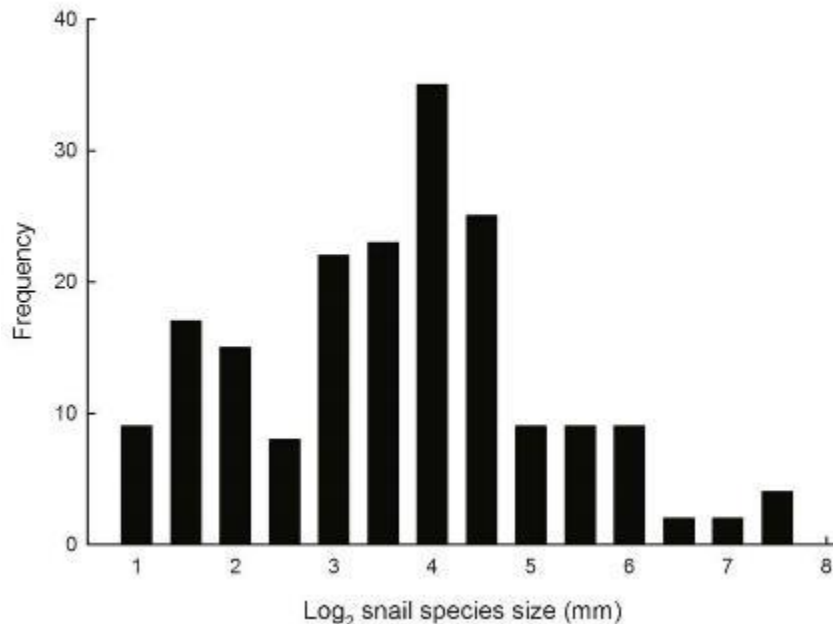
*Ashmunella ashmuni*  
Jemez Mountains



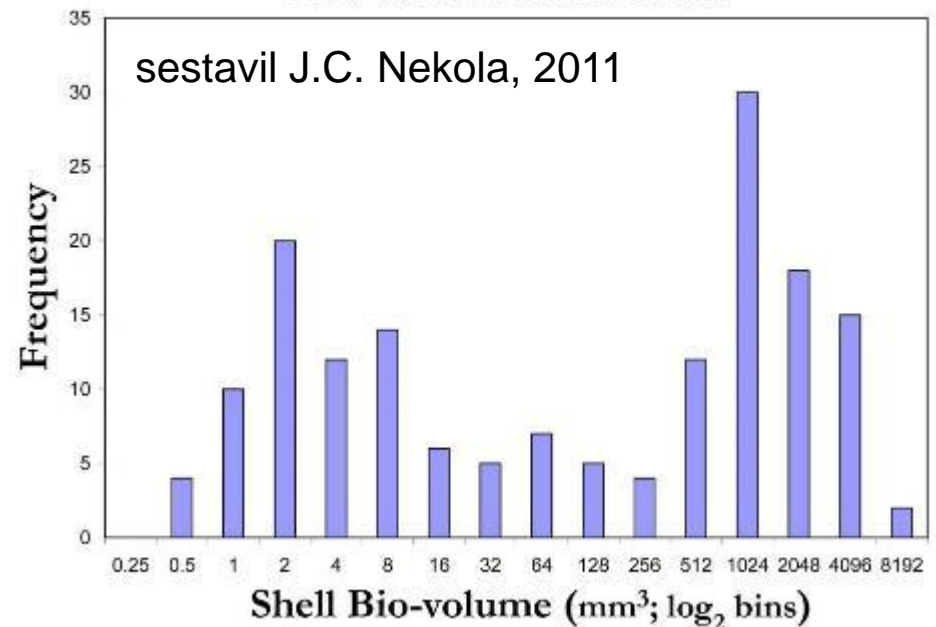
# Velikost těla suchozemských plžů

- univerzální bimodalita – ekologicky a biogeograficky dvě velmi rozdílné skupiny plžů

střední Evropa



Body Size Spectrum  
New Mexico Land Snails



- celkem u nás okolo 130 druhů suchozemských plžů, kteří se vyskytují v lesních stanovištích (zbývajících ca 40 druhů je silvifóbních)

## lesní plži

### **dendrofilní (arborikolní)**

pouze v padlém dřevě,  
nebo po kůrou stromů;  
nejoblíbenější je jilm, javor,  
jasan, buk; nejodpudivější  
je bříza, borovice, dub, habr  
**a petrofilní**

### **edafičtí**

#### **terikolní**

trvale v  
půdě nebo  
sutinách,  
+ suťomilní

#### **epigeičtí**

v listovém opadu a  
svrchní vrstvě  
půdy; někteří  
vylézají na byliny,  
nejvíce druhů



- indikačně významná skupina (narušení, kontinuita)



***Helicigona lapicida*** – skalnice kýlnatá, vlhčí lesní skalky a kmeny stromů, hradní zříceniny; 17 mm



***Macrogastra latestriata*** – řasnatka žebernatá, vúdčí druh a indikátor klimatického holocenního optima; 15 mm



***Vestia ranojevici moravica*** – vřetenatka moravská, u nás výsadek z klimatického holocenního optimu; 15 mm



***Bulgarica cana*** – vřetenatka šedivá, podobně jako *M. latestriata*, o málo méně citlivější – je hojnější; 18 mm

- druhově nepočetná skupina (v sutinách je často mnoho epigeických druhů – přitahovaných vyšší vápnitostí a vlhkostí)



***Isognomostoma isognomostomos*** –  
zuboústka trojzubá, hojný lesní druh,  
preferuje sutiny a osypy; 10 mm



***Causa holosericea*** – zuboústka  
sametová, jako jediný druh je přísně  
vázaný na hrubé hluboké sutiny,  
nezávisle na chemismu; 12 mm

***Oxychilus depressus*** – skelnatka  
stlačená, trvale v půdě, pod kameny atd.,  
preferuje svahové sutiny; 8 mm



- Ložkovo ekologického členění (10 základních skupin všech měkkýšů)

## lesní plži

### lesní druhy

### ostatní

hlavním faktorem jejich výskytu je vlhkost, ca 40 spp.

- **xerofilní**
- **mezofilní**  
(většinou euryvalentní)
- **vlhkomilní**
- **mokřadní**



*Cochlicopa lubricella* – oblovka drobná, jeden z mála xerofilů; 5 mm

### přísně lesní druhy

většina, ca 50 spp.  
pouze v lesních stanovištích (vzácně nad hranici lesa)

### druhy lužních lesů a lesních průsaků

ca 10 spp.

### převážně lesní druhy

většinou v lese, ale mohou žít i mimo něj (křoviny, synantropy, vlhká místa), ca 15 spp.

- z uvedených druhů zde patří: *M. latestriata*, *B. cana*, *V. ranojevici*, *I. isognomostos*, *C. holosericea*, *O. depressus*

***Platyla polita*** – jehlovka hladká, v zachovalých lesích s dostatkem vápníku - kras, bazické sutiny; 3,5 mm



***Vitrea transsylvanica*** – skelnička karpatská, vlhčí a minerálně bohatší místa horských lesů Karpat; 4 mm



***Ruthenica filograna*** – žebernatěnka drobná, většinou suťové lesy na bazických horninách; 9 mm



***Sphyradium doliolum*** – sudovka žebernatá bazofilní a teplomilný druh; 6 mm





***Faustina faustina*** – skalnice lepá, údolní porosty, ráda vylézá na byliny, velmi hojně v Moravském krasu, Karpatská druh; 20 mm

***Aegopis verticillus*** – zemoun skalní, preferuje suťové u údolní lesy, u nás hojně v Podyjí a M. krasu, východoalpický druh; 30 mm



***Bielzia coerulans*** – modranka karpatská, karpatský prvek horských lesů, ontogenetická barvoměna; 160 mm



***Cochlodina laminata*** – vřetenovka hladká, velmi hojný lesní druh, žije na stromech a v padlých kmenech; 17 mm



***Alinda biplicata*** – vřetenatka obecná, naše nejhojnější závornatka, různá i synantropní stanoviště; 18 mm

***Cepaea hortensis*** – páskovka keřová, lužní lesy a nivy potoků, také synantropně – hřbitovy apod.; 21 mm



***Helix pomatia*** – hlemýžď zahradní, teplomilný druh, preferuje vlhčí křoviny a údolí potoků; 40 mm



***Arianta arbustorum*** – plamatka lesní, vlhké lesy od nížin až do hor, dobře snáší i nízké pH; 24 mm





***Perforatella bidentata*** –  
dvozubka lužní, typický druh  
lužních lesů; 8 mm

***Vestia gulo*** – vřetenatka hrubá,  
karpatský druh - pouze v  
Beskydech, žije na průsacích  
podél horských potoků; 18 mm



***Vestia turgida*** – vřetenatka  
nadmutá, zvláště vlhká místa  
horských lesů a údolí, karpatská;  
16 mm

***Macrogastera ventricosa*** – řasnatka  
břichatá, vlhké lesy pahorkatin a hor  
celého území; 18 mm





***Cochlicopa lubrica*** – oblovka lesklá, všemožná vlhčí stanoviště i ryze synantropní; 7 mm



***Punctum pygmaeum*** – boděnka malinká, plž, který žije snad úplně všude; 1,5 mm



***Boettgerilla pallens*** – blednička útlá, původem z Kavkazu, vlhká stanoviště na těžkých půdách; 50 mm



***Perpolita hammonis*** – blyštivka rýhovaná, různá stanoviště, preferuje úživnější a dobře snáší kyselejší; 4 mm



***Vitrina pellucida*** – skleněnka průsvitná, na nejrůznějších stanovištích, živý jedinci jsou hlavně na podzim a přes zimu; 6 mm







***Carychium minimum*** – síměnka  
nejmenší, silně vlhkomilný druh, lužní  
lesy, okraje vod, mokřady; 1,9 mm



***Trochulus villosulus*** – strstnatka  
huňatá, endemit Západních Karpat,  
lužní lesy (Poodří, Litovelské  
Pomoraví), vlhká místa horských  
lesů; 10 mm



***Zonitoides nitidus*** – zemounek  
lesklý, hojný druh při březích  
různých vodních biotopů; 7 mm



***Vertigo substriata*** – vrkoč  
rýhovaný, průsaky – v  
Beskydech zvané síhla, snáší  
kyselejší stanoviště; 1,7 mm



# Diverzita plžů ve vztahu k typům lesů

- potenciálně by byly nejbohatší suťové pralesy na vápenci – u nás se nezachovaly (okolo 70 druhů)
- nejzachovalejší jsou u nás jedlobukové porosty (prales Boubín (okolo 40 druhů), Mionší (okolo 50 druhů))
- refugia a centra druhové diverzity jsou vložky suťových partií (čerstvý minerální podklad!), také díky přítomnosti javoru klenu
- naopak extrémně chudé jsou jehličnaté lesy a doubravy
  - výjimkou je pralesovitý a původní stav těchto lesních ekosystémů (zachovalé doubravy Křivoklátska, vysokobylinné smrčiny)
  - klíčový je substrát a struktura, po narušení je obnova původního stavu velmi zdlouhavá, případně nemožná

**Místa s ochuzenou lesní malakofaunou:** starosídelní oblasti (zeleně), sekundární smrkové monokultury (červeně), oblasti kvádrových pískovců (modře)  
(Ložek & Juříčková 2015)



# Pálava – důsledky neolitické kolonizace

---

- zastavení rozvoje lesních společenstev
  - některé lesní druhy, dnes běžné v okolních oblastech, na Pálavu v holocénu nikdy nepronikly (*Petrasina unidentata*, *Helicodonta obvoluta*, *Isognomostoma isognomostomos*)



- naopak citlivé lesní druhy, které zde pronikly, záhy vyhynuly (*Bulgarica cana*, *Discus perspectivus*)



# Polomené hory (CHKO Kokořínsko) – vývoj v holocénu

- výpověď fosilního materiálu
  - v klimatickém holocenním optimu zde byly svěží listnaté lesy s převahou ušlechtilých listnáčů a bujným bylinným patrem
  - bohaté malakofauny (více než 30 druhů) zahrnující mnoho citlivých druhů (*Bulgarica cana*, *Ruthenica filograna*, ...)
  - koncem doby bronzové (především kultura lužická, první polovina 3. tis. B.P.) silné ochuzení na dnešní kyselý a oligotrofní stav s 3-5 druhy ("enviromentální kolaps")



*Ruthenica filograna*;  
8 mm



# Měkkýši jako modelová skupina v paleoekologii

---

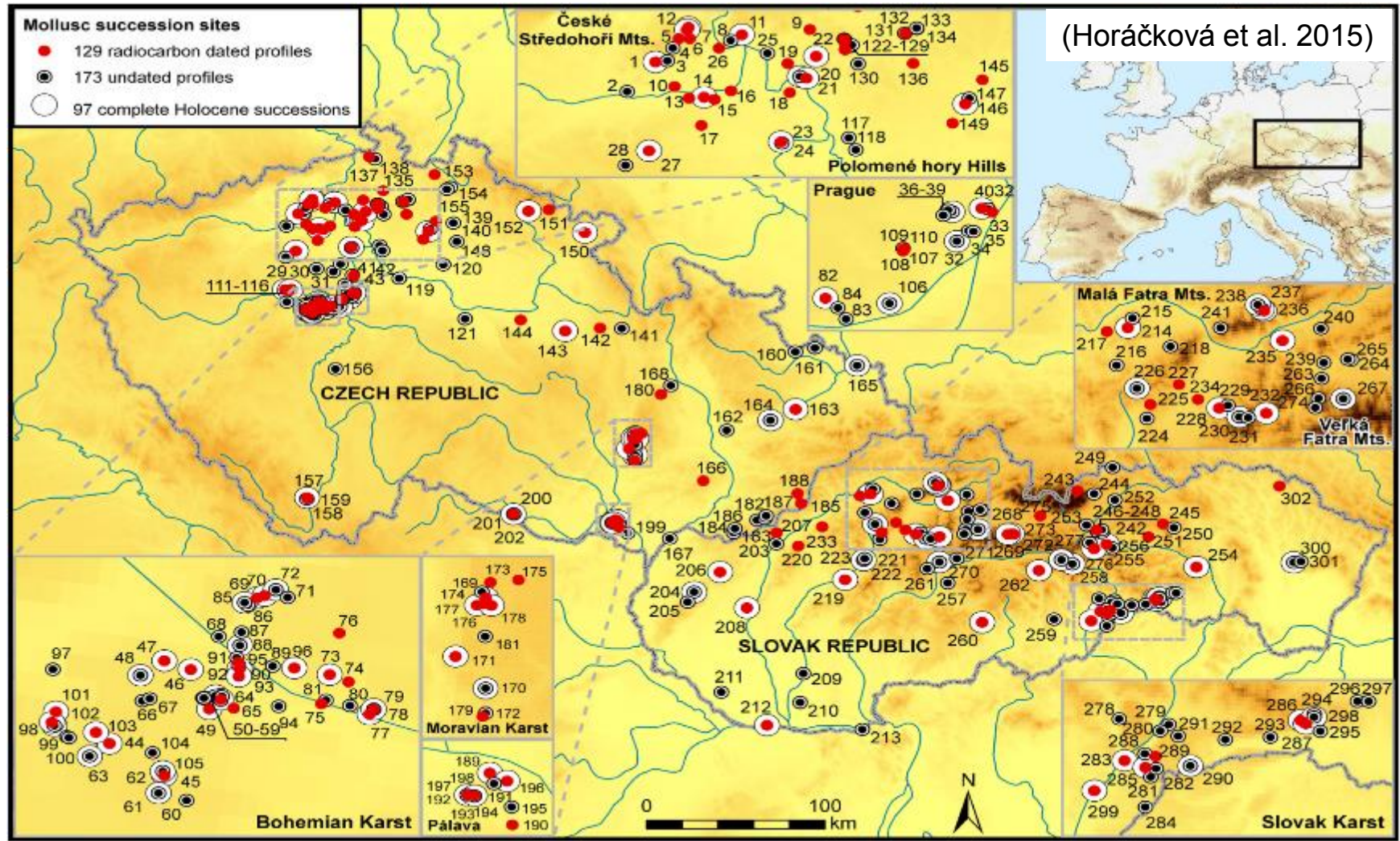
## ■ schránky měkkýšů

- zachovávají se v mnoha typech vápnatých sedimentů (nutný vysoký obsah karbonátů): spraše, pěnovce a vápencové sutích
- spolehlivé a relativně snadné určování do druhové úrovně
- možnost počítání jedinců – odhad abundancí
- ukazují lokální podmínky a sukcesní stádium stanoviště
- nálezy z širokého spektra nadmořských výšek (od nivních hlín až po horské jeskyně ve vápencových pohořích)
- autekologie, historie šíření a současné rozšíření středoevropských druhů je dobře známé



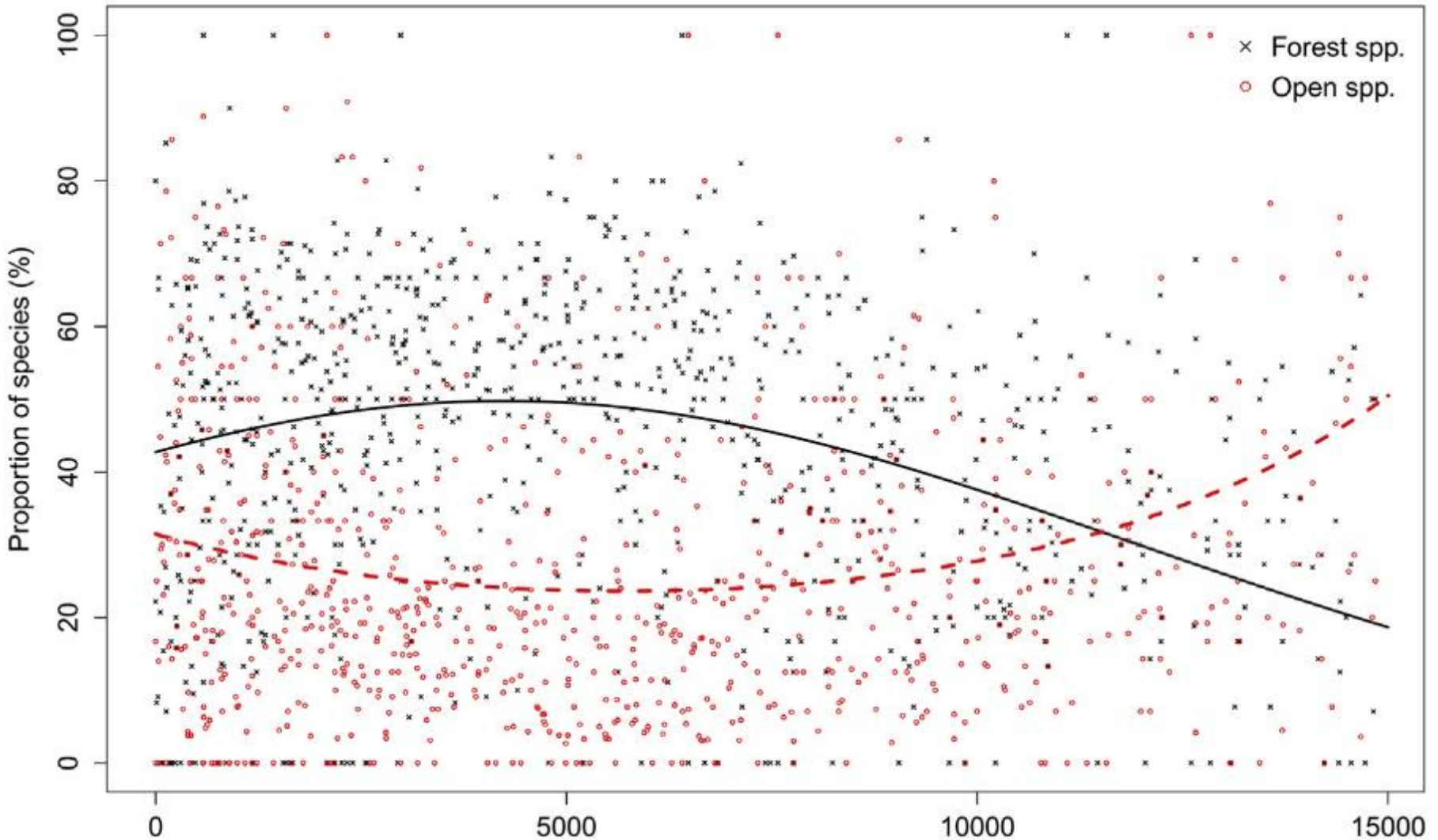
# Měkkýši jako modelová skupina v paleoekologii

- pozice 330 holocenních profilů na území ČR a SR (naprostá většina zpracována V. Ložkem); aktuálně evidováno 370 profilů



# Vývoj diverzity lesní malakofauny v holocénu

- změna zastoupení lesních druhů v 91 holocenních profilech

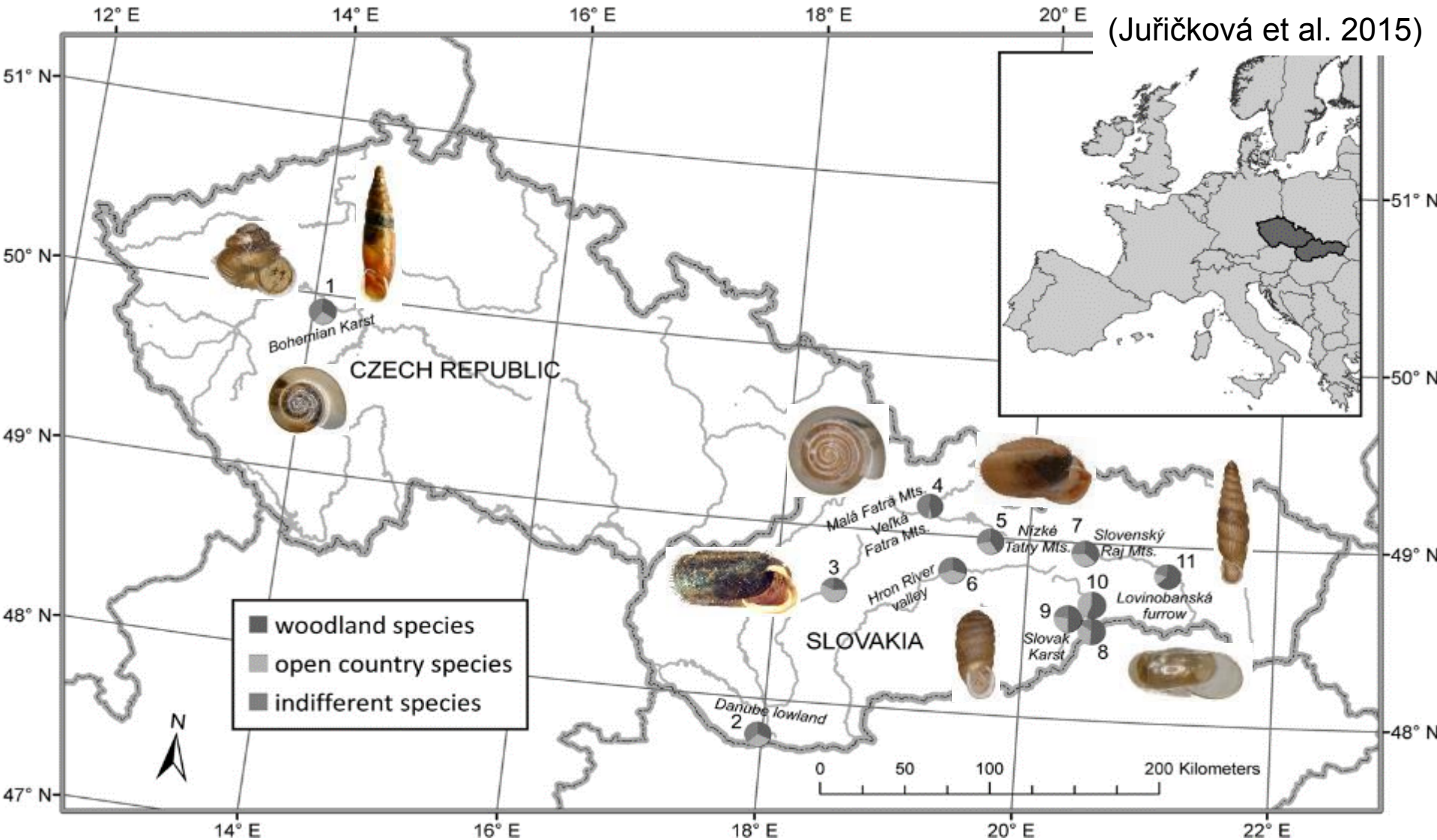


(Juříčková et al. 2014)

Cal. age (yrs BP)

# Refugia lesní malakofauny – zdrojové populace

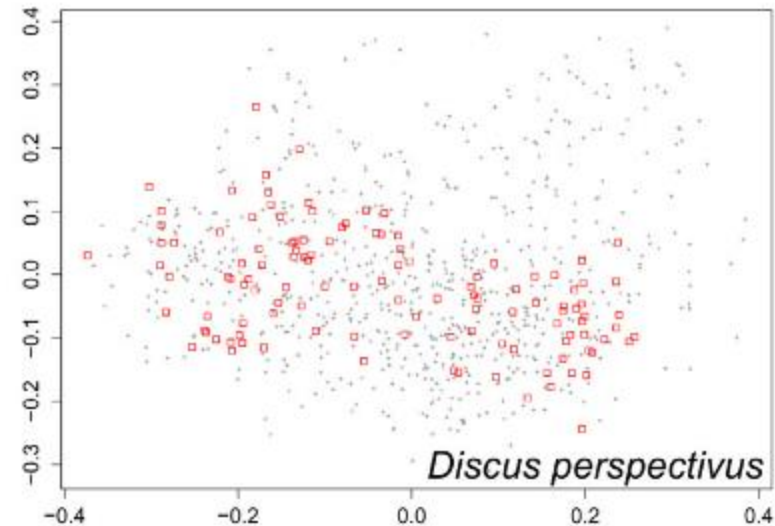
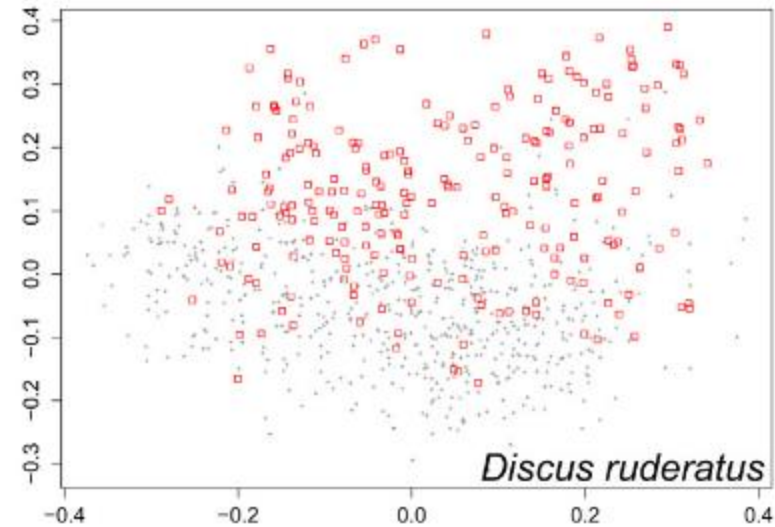
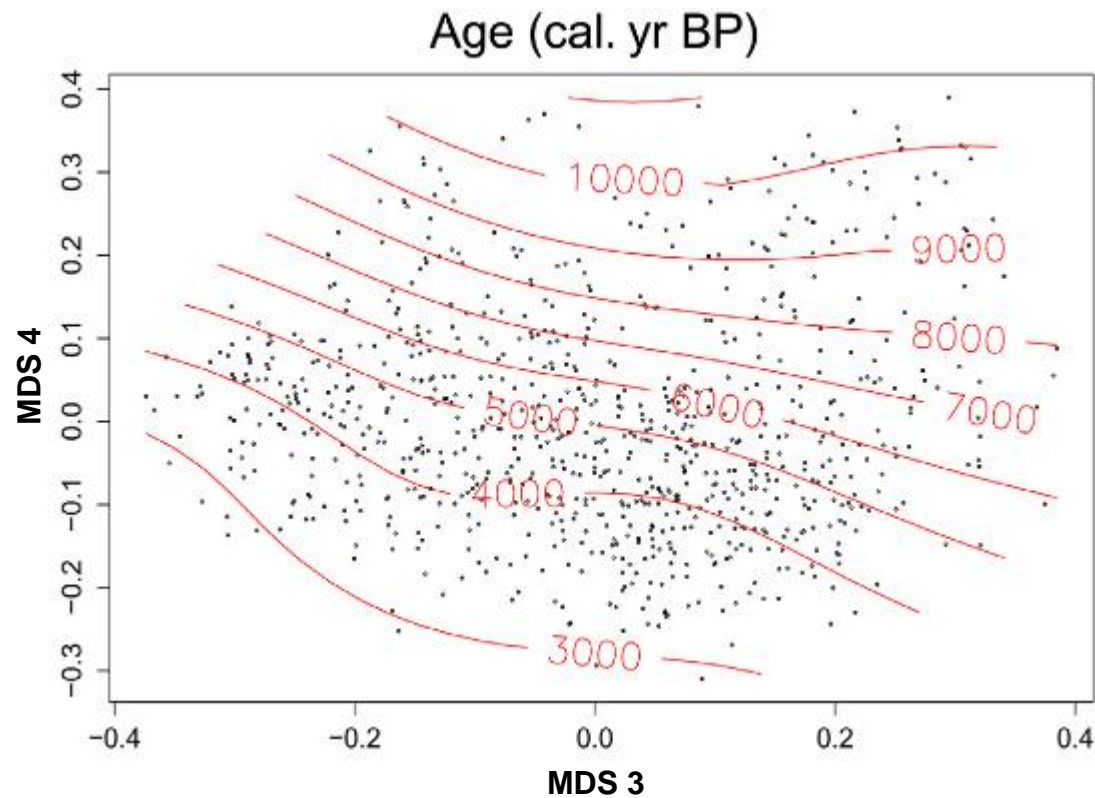
- přežívání lesních druhů v LGM (20 druhů v 11 profilech)





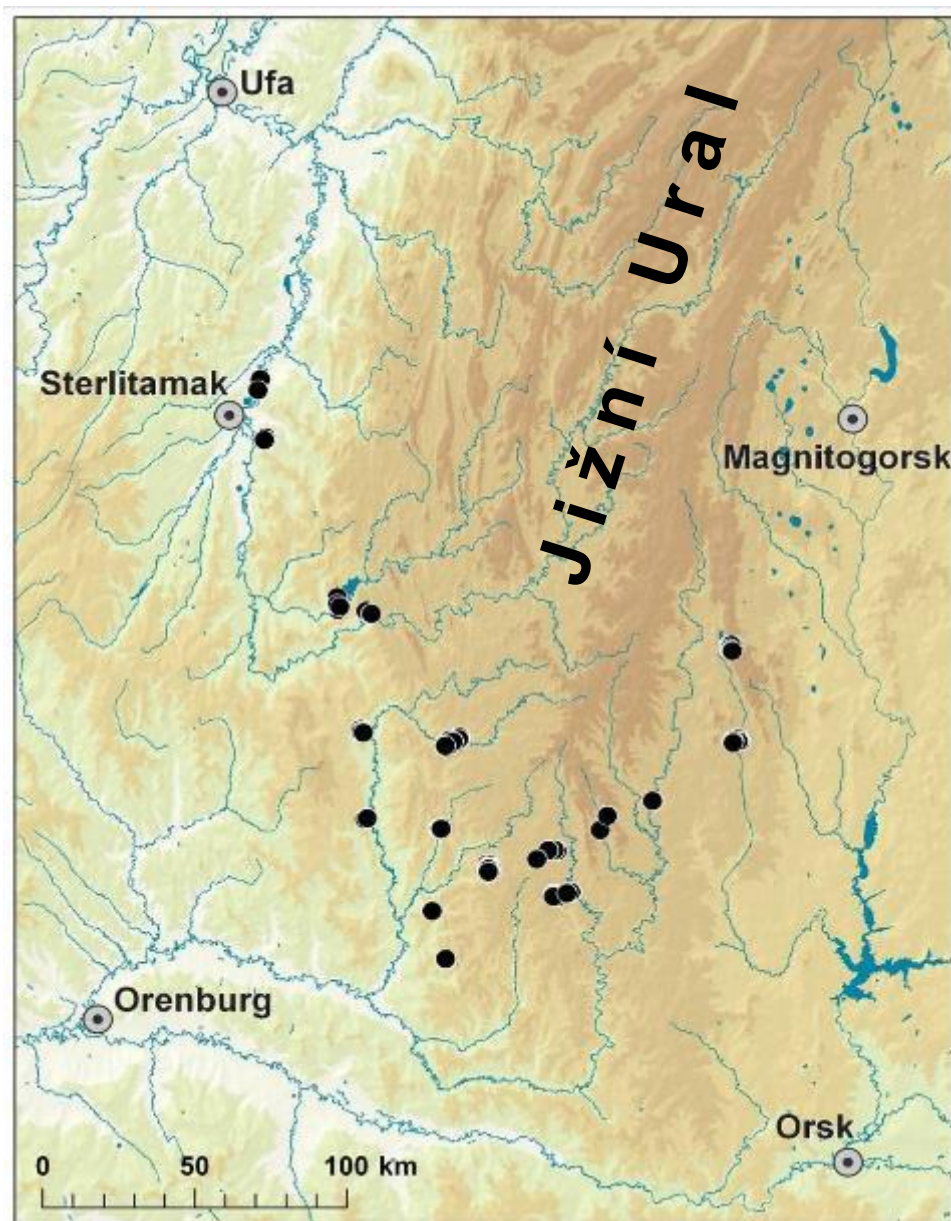
# Vývoj diverzity lesní malakofauny v holocénu

- změna druhového složení malakofauny v holocénu

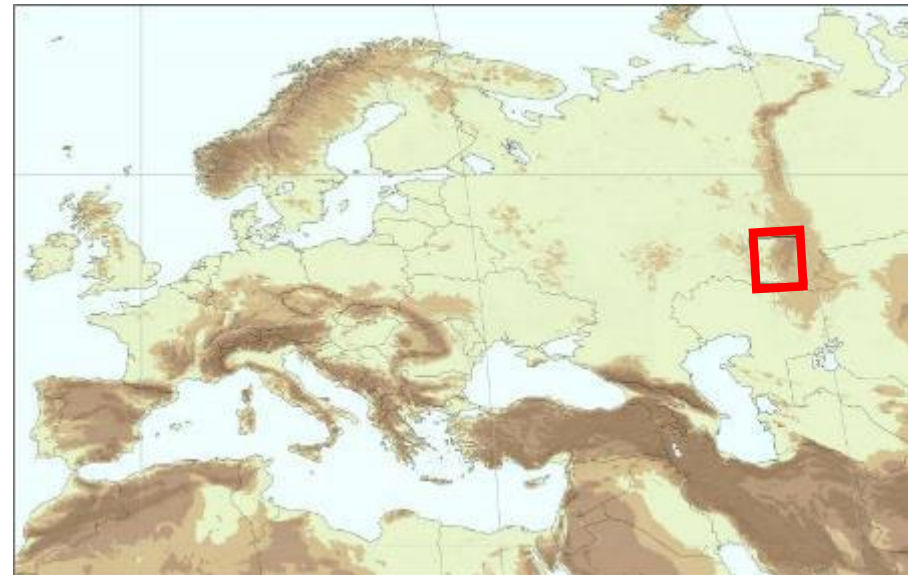




# Pozice studované oblasti a lokalit



- rozmístění 40 lesních lokalit
- lesy klasifikovány do 5 typů podle dominantních dřevin stromového patra



# Hemiboreální les

*Larix sibirica* a *Pinus silvestris*



# Hemiboreální les

*Betula pendula* a *Populus tremula*



# Světlá doubrava

*Quercus robur*



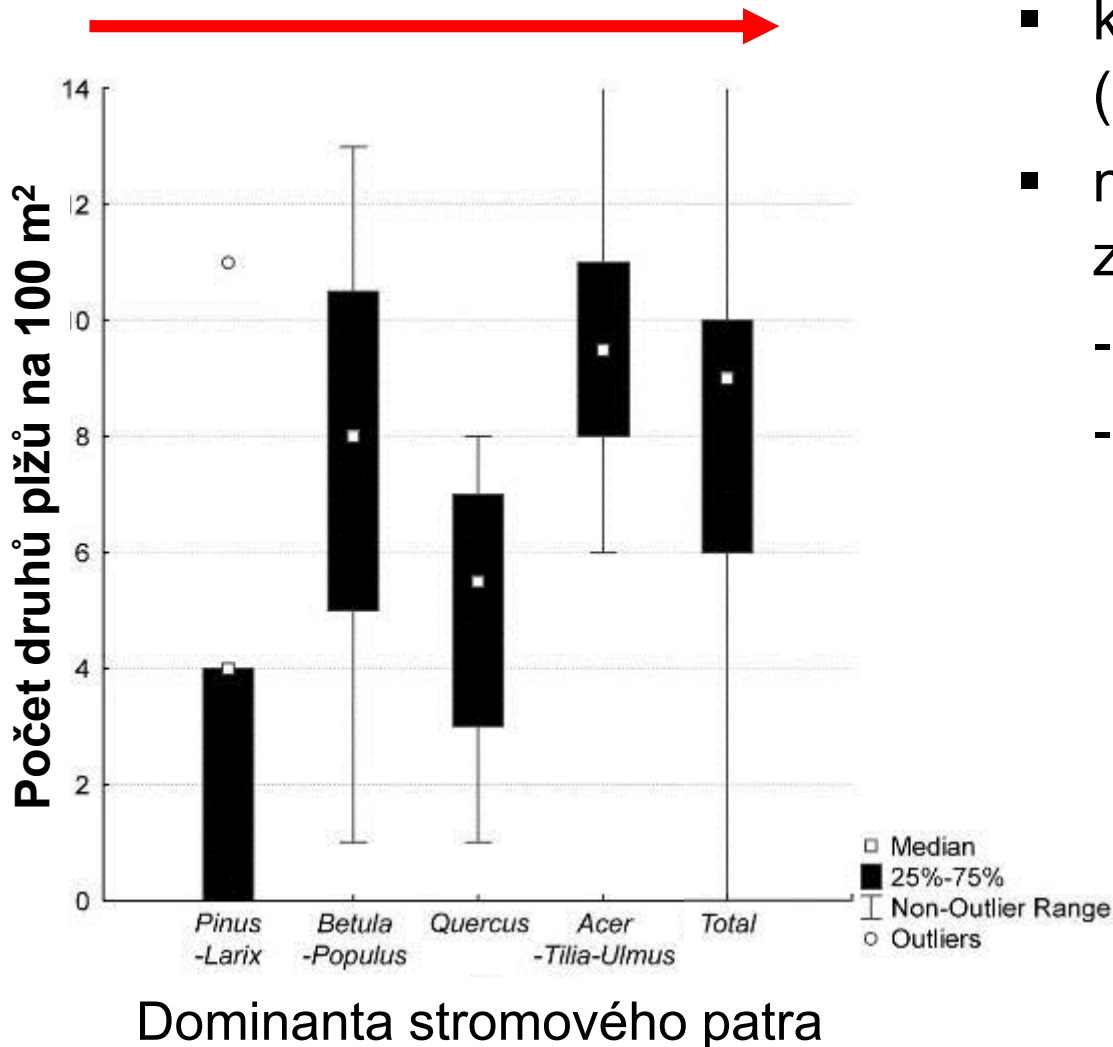
# Stinný širolistý les

*Acer platanoides*, *Tilia cordata*, *Ulmus glabra*



# Změny biodiverzity plžů

analogie vývoje preboreál–atlantik

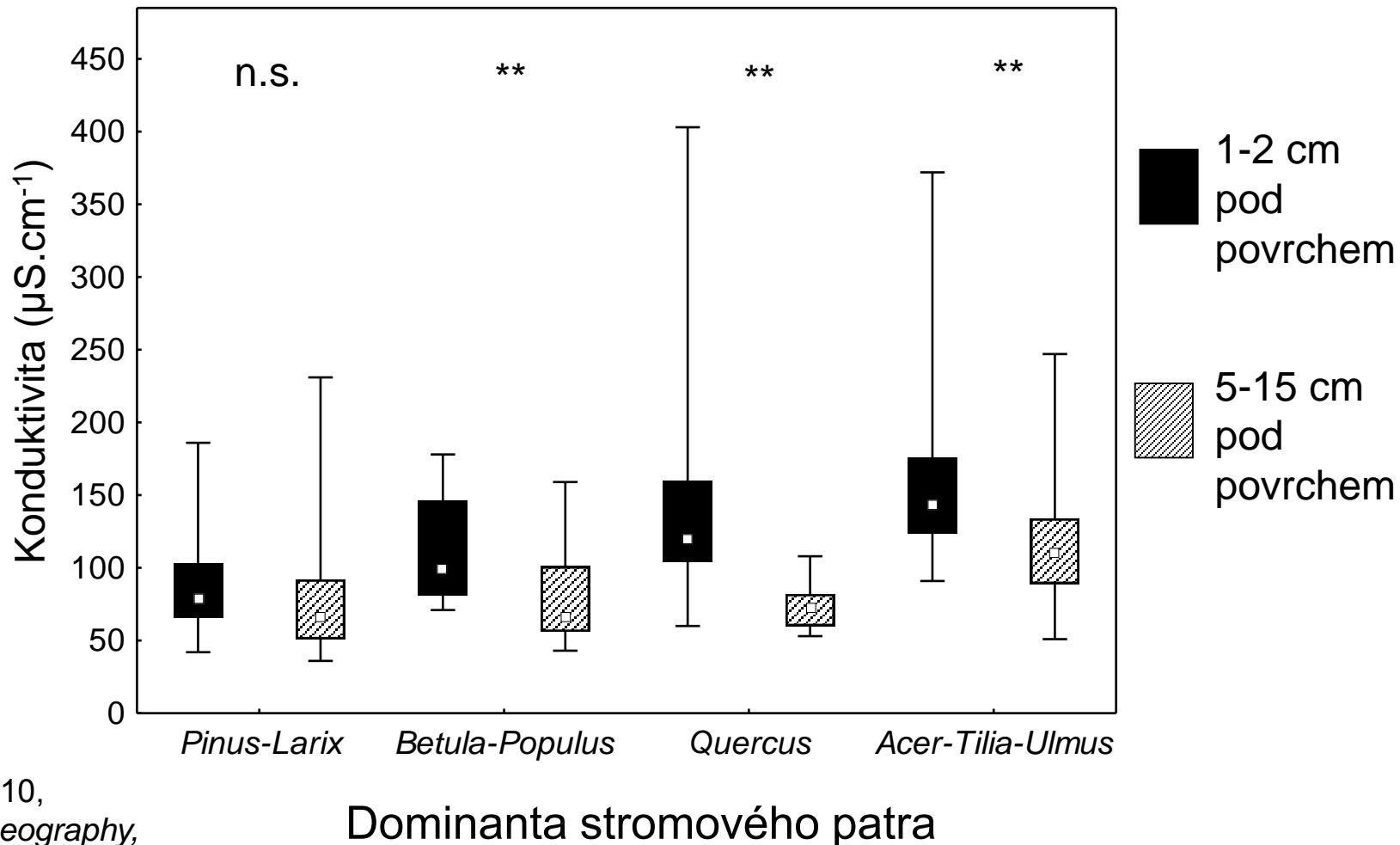


- kumulace druhů (signifikantně nested)
- nejvyšší korelace s hlavní změnou vegetace
  - počet druhů:  $r_s = 0.73$
  - druhová skladba:  $r_s = 0.88$



## Elektrická konduktivita půdy

analogie časové osy preboreál–atlantik



# Nečekané kombinace druhů

- druhy, které si dnes v našich podmínkách neumíme představit spolu: horský *Discus ruderatus* a stepní *Chondrula trides*
- širší ekologická amplituda několika druhů: jmenované, *Vallonia costata*, *Cochlicopa lubricella*
- **OVŠEM vše známo z fosilního záznamu raného Holocénu střední Evropy!**



# Změna biodiverzity na přechodu pleistocénu a holocénu

## pozdní glaciál

modřín, borovice, bříza



hodně světla



bohaté bylinné patro

málo živin (i jiné faktory)



málo plžů

## střední holocén

javor, lípa, jilm, jasan

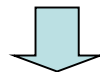


silný zástin



ochuzení bylinného patra

rychlejší koloběh živin



obohacení společenstva plžů