

Ekologie a paleoekologie slatiništních měkkýšů: variabilita druhové skladby a bohatosti



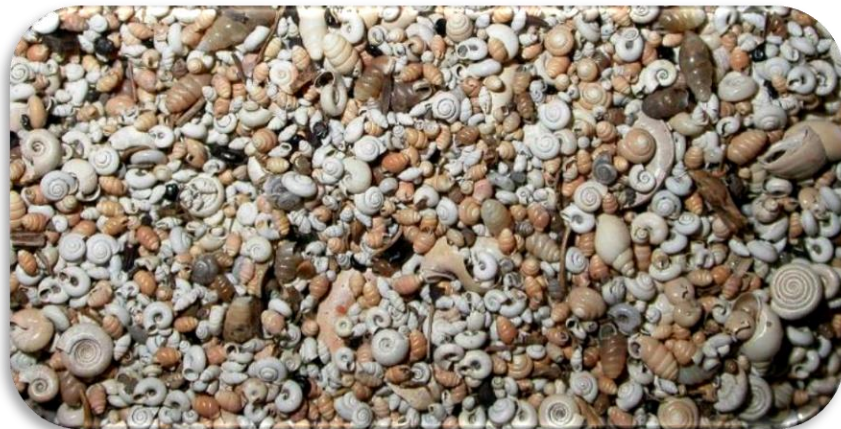
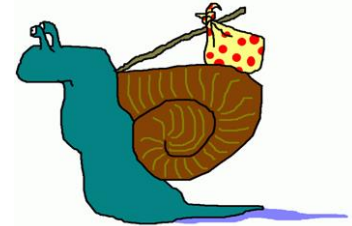
Michal Horsák

Skupina pro výzkum ekologie rašelinišť

Proč studovat měkkýše a co je na nich zajímavé



- taxonomicky i ekologicky dobře prozkoumaní – vhodný model
- snadná determinace – většinou podle ulity
- reagují na několik málo faktorů prostředí, málo pohybliví
- silně ohrožené a reliktní druhy
- ve vápnatém prostředí schránky dobře fosilizují
 - odráží poměry a vývoj konkrétní lokality
 - dobře indikují sukcesní stádium



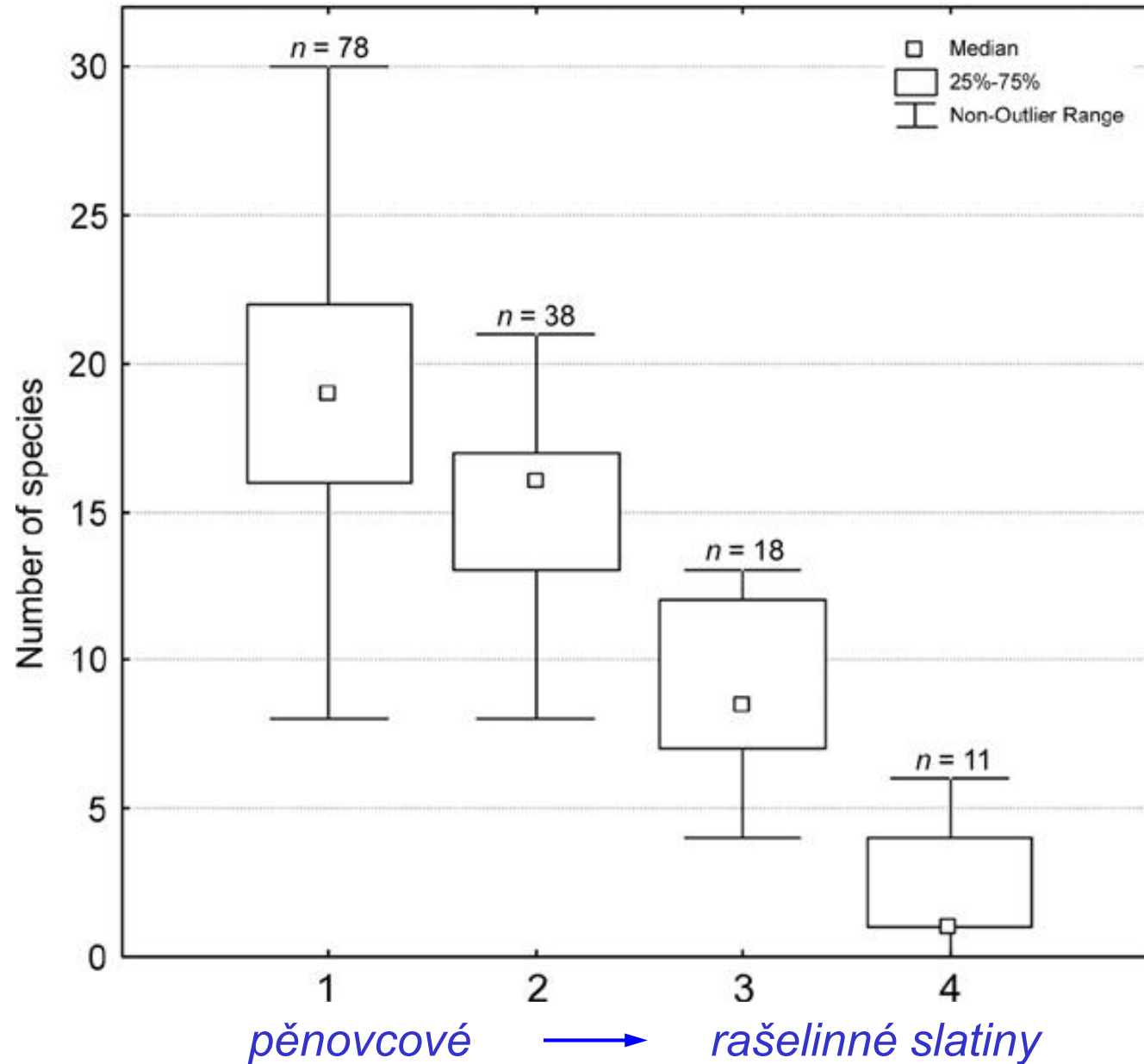
*Výplav sedimentu
pěnovcového mokřadu*



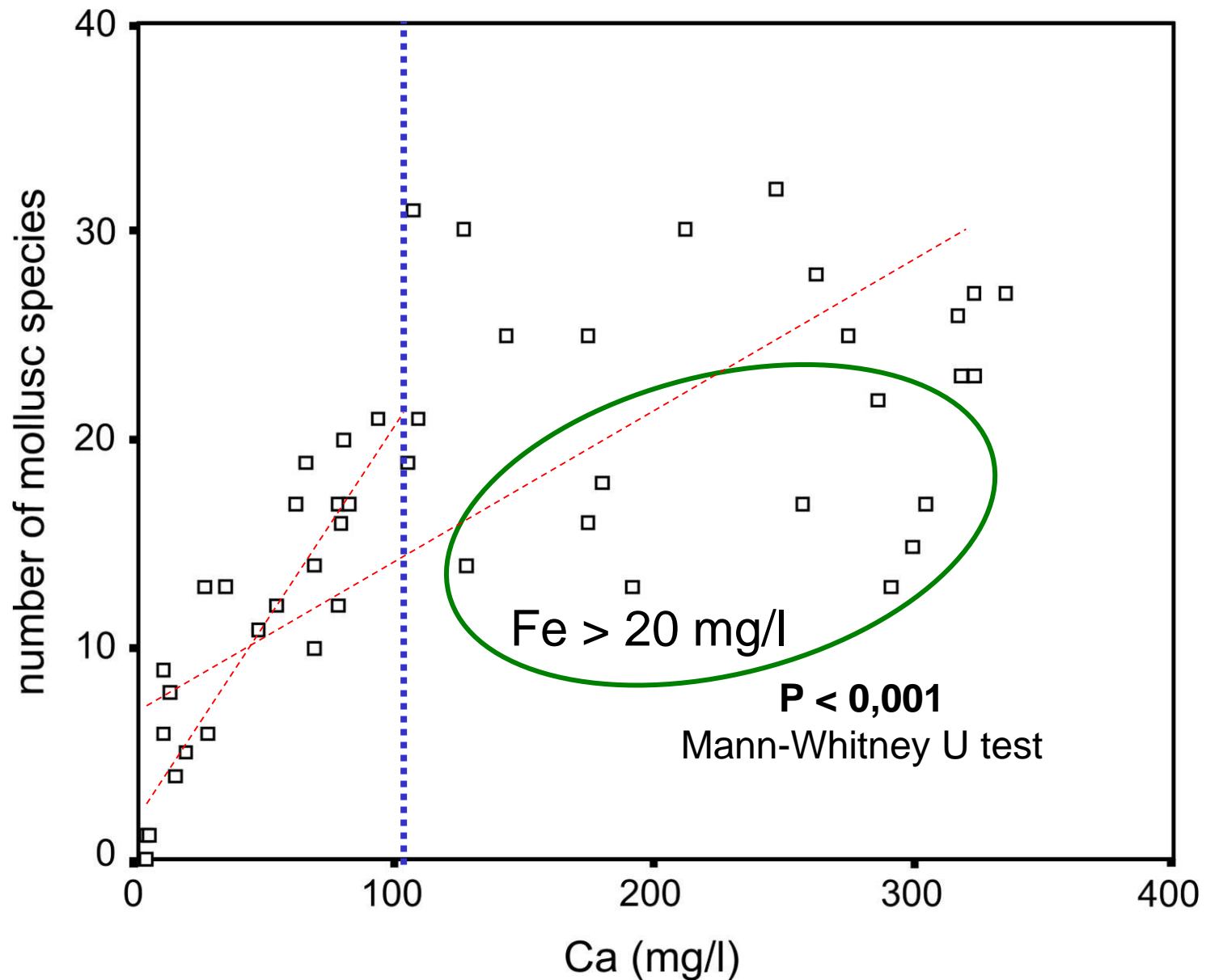


- **obsah vápníku** – pozitivní vliv, množství studií:
 - velkoškálové, společenstva: např. Wäreborn 1969, 1970, 1976; Waldén 1981; Millar & Waite 2002; Martin & Sommer 2004a, Horsák & Hájek 2003; Horsák 2006; Horsák & Cernohorsky 2008
 - maloškálové, společenstva: Nekola & Smith 1999; Juříčková et al. 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 studií: např. Horsák et al. 2007, Horsák et al. 2012
- **vlastnosti substrátu** – relativně málo studií: Hermida et al. 1995; Nekola 2003

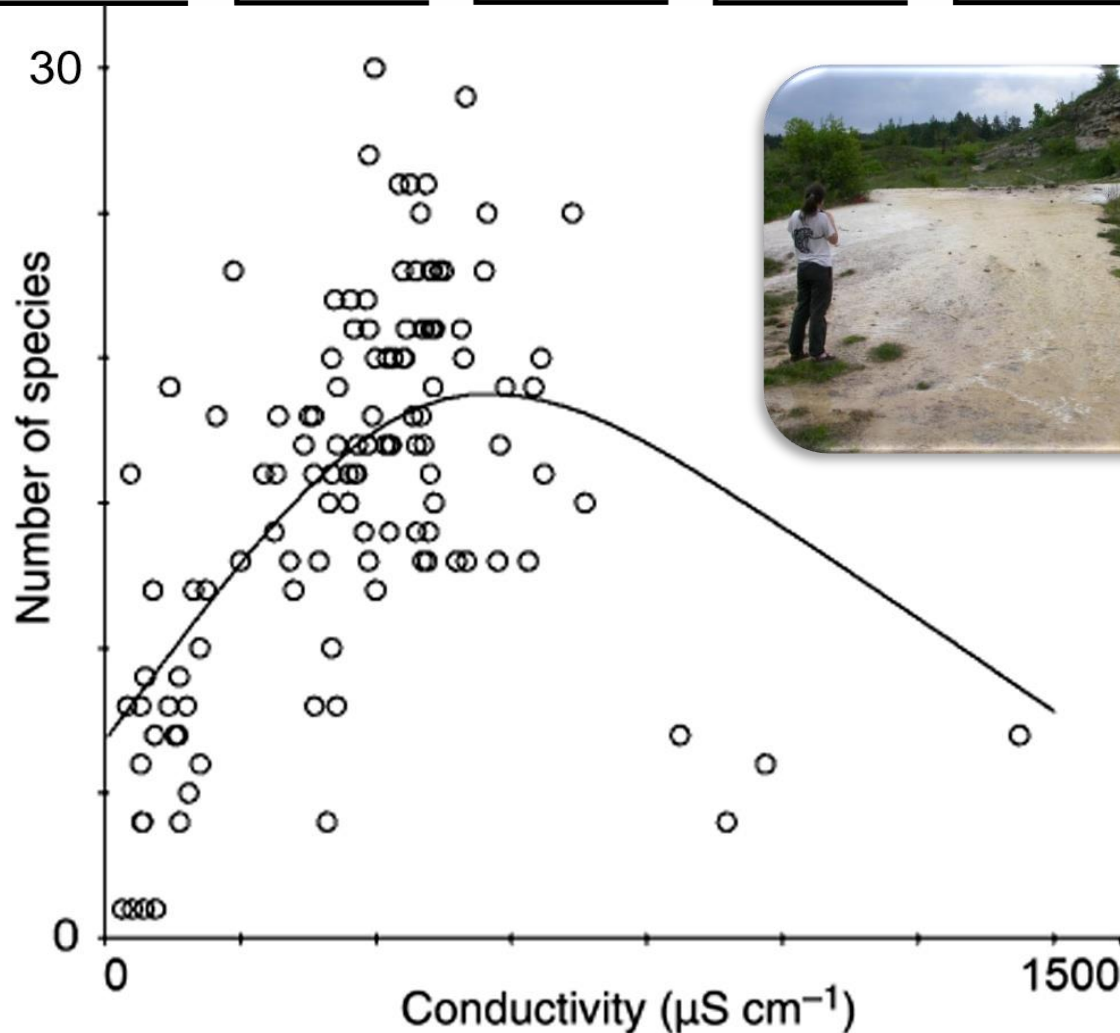
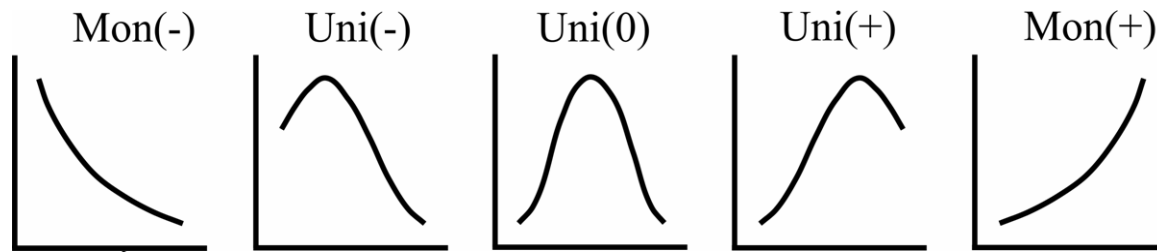
Vztah vápnitosti a počtu druhů



Vztah vápnatosti a počtu druhů



Vztah vápnitosti a počtu druhů

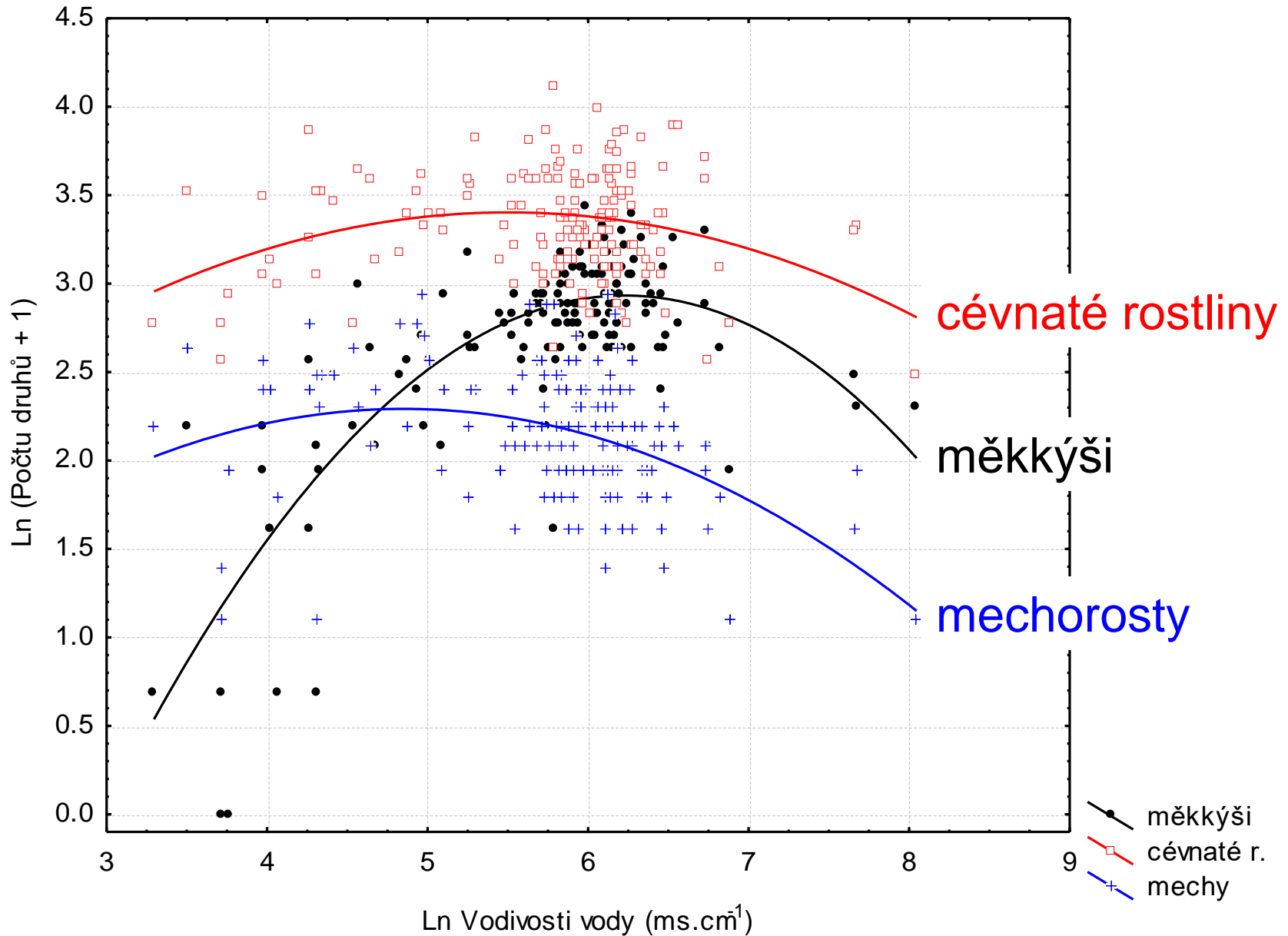


Pisidium casertanum

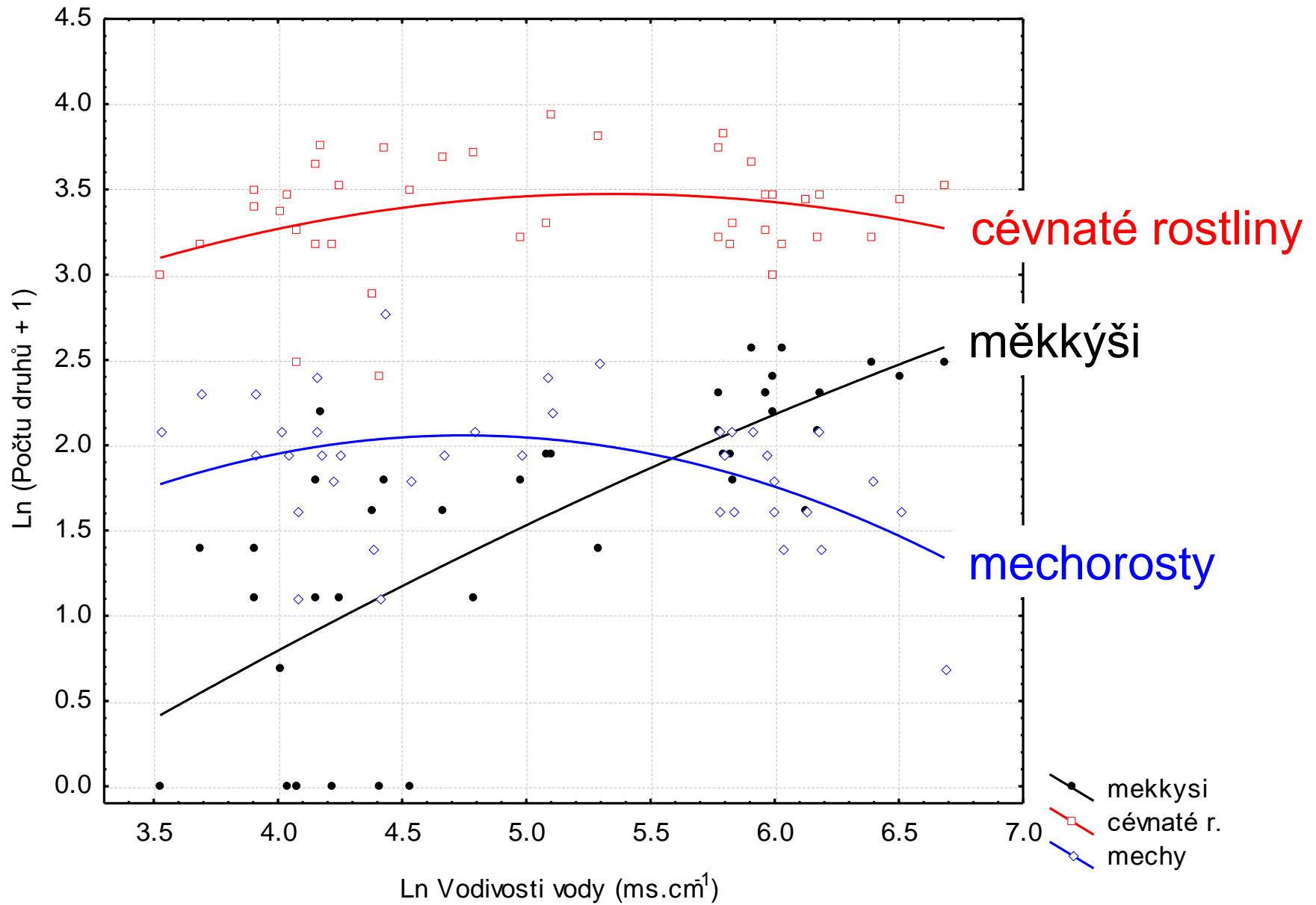


Pupilla alpicola

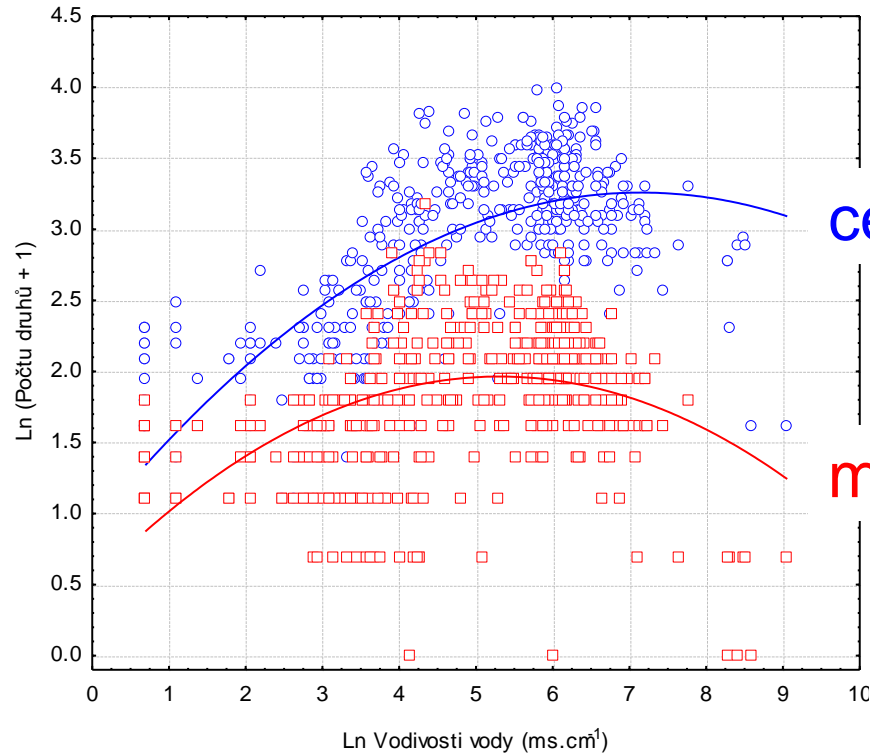
Vápnitost a druhová bohatost - Karpaty



Vápnitost a druhová bohatost - Bulharsko



Vápnitost a druhová bohatost - celý gradient

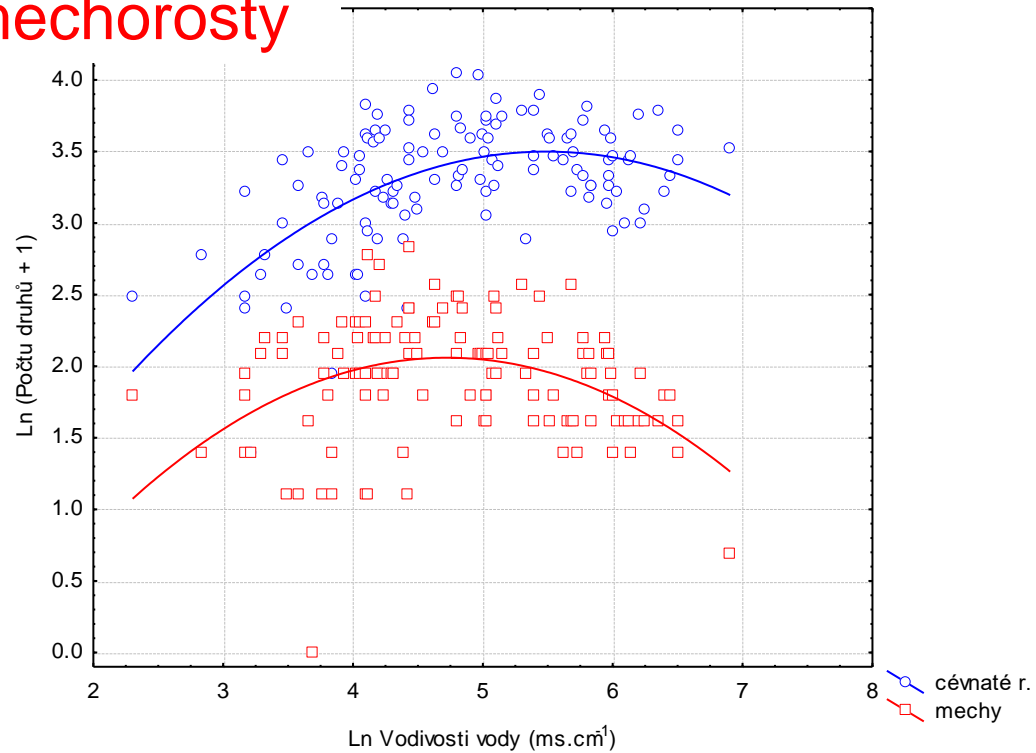


Karpaty

cévnaté rostliny

mechorosty

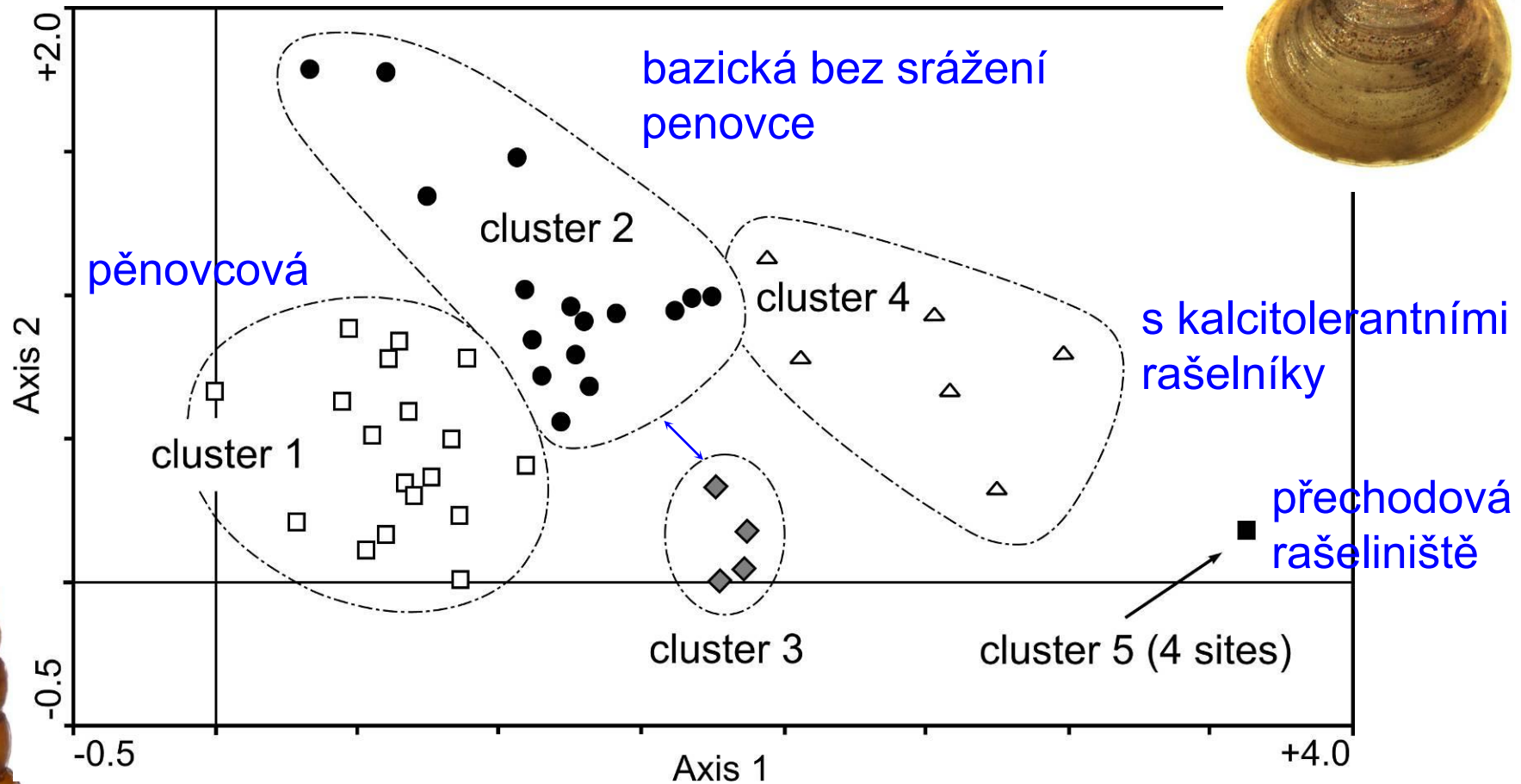
Bulharsko



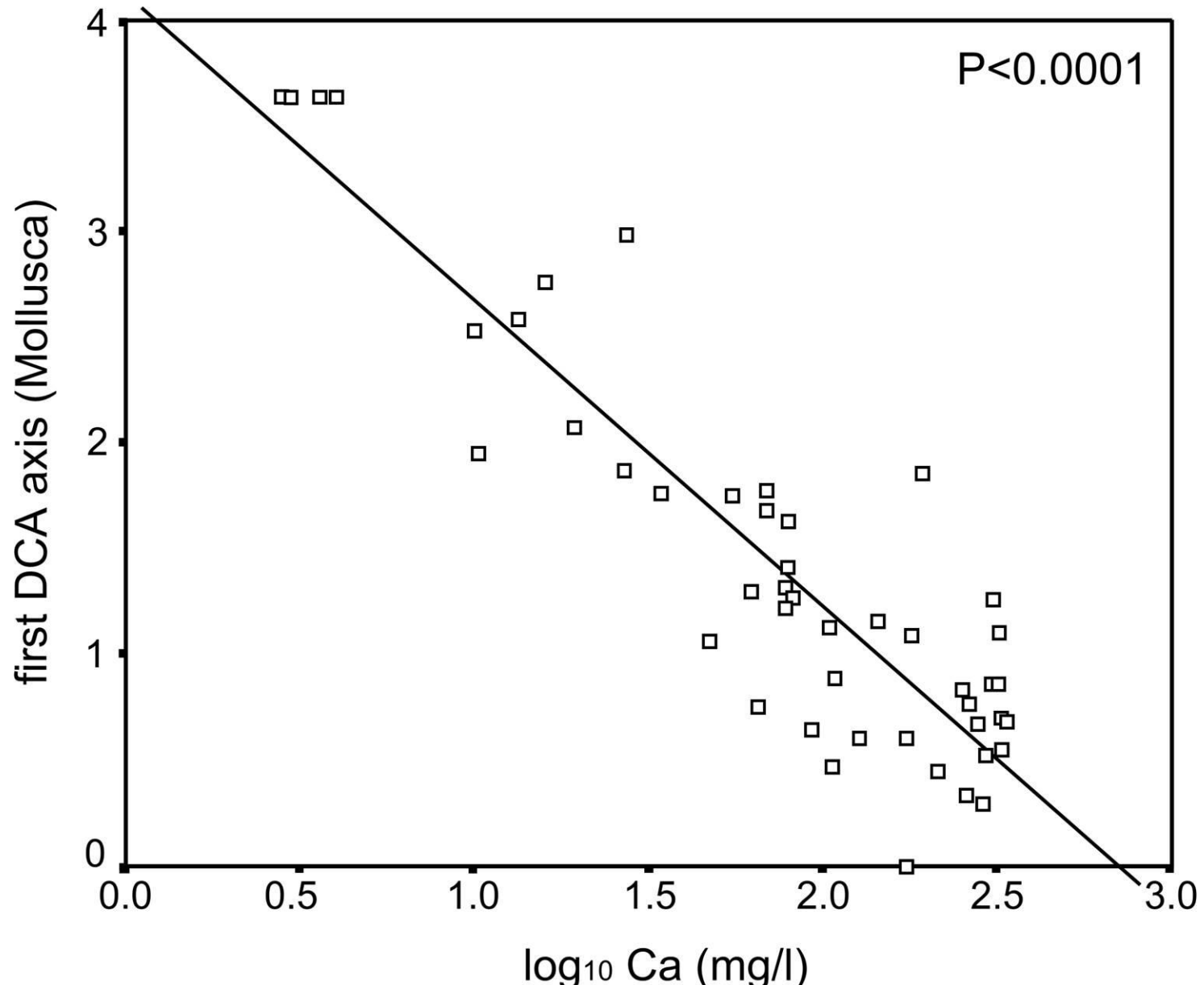
Změna druhového složení podél hlavního ekologického gradientu



DCA měkkýšů



Vztah vápnitosti a změny druhového složení

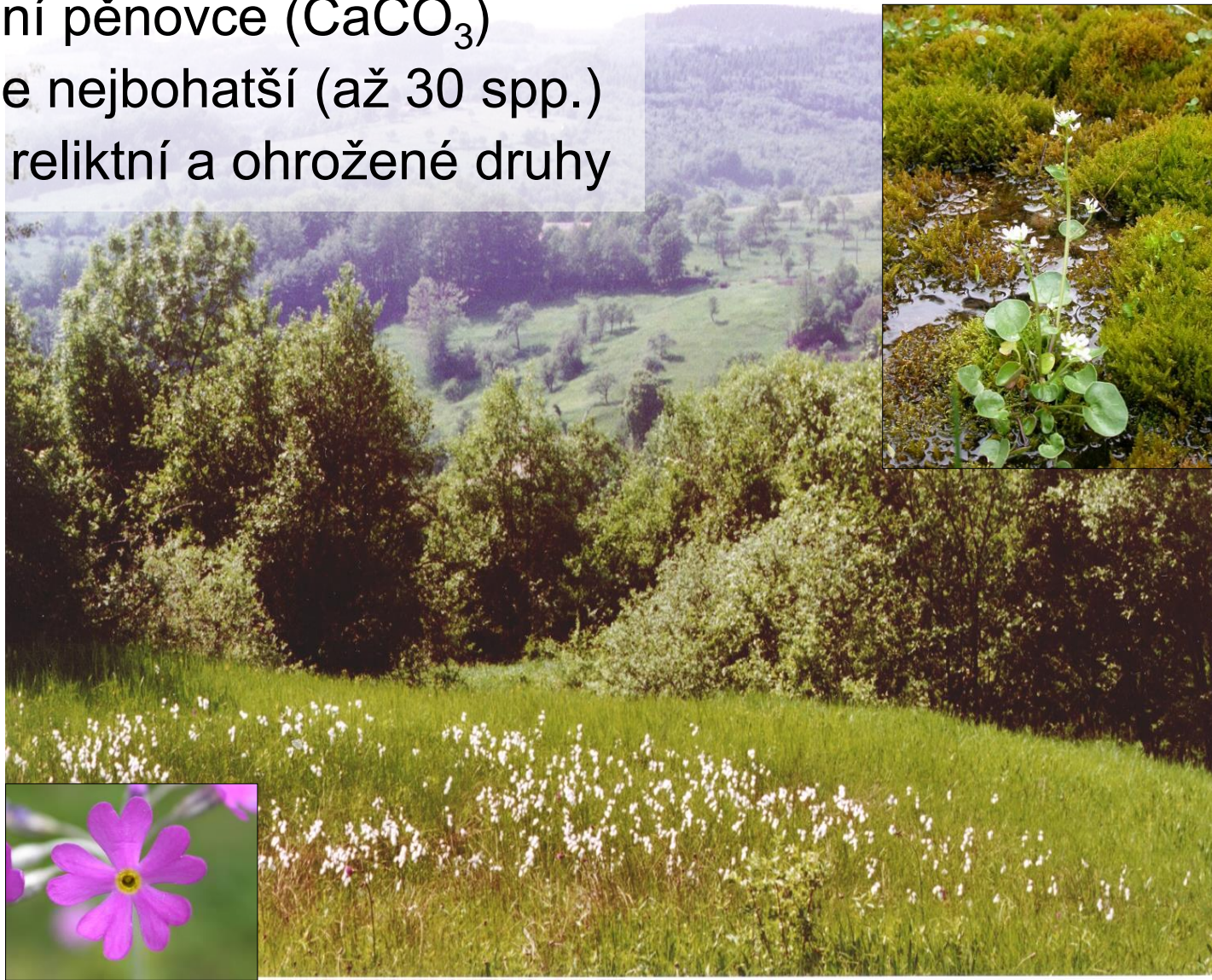


Základní charakteristika studovaných slatinišť



☉ silně pěnovcová slatiniště

- silné srážení pěnovce (CaCO_3)
- na měkkýše nejbohatší (až 30 spp.)
- exkluzivní, reliktní a ohrožené druhy



***Acanthinula
aculeata***
(2,1 mm)

Základní charakteristika studovaných slatinišť



- ☉ bazická slatiniště bez srážení pěnovce
 - na měkkýše stále bohatá (až 20 spp.)
 - mizí nejvíce kalcifilní druhy
 - stále některé reliktní druhy



Vallonia
pulchella
(2,5 mm)



Základní charakteristika studovaných slatinišť



☉ slatiniště s kalcitolerantními rašeliníky

- výrazný pokles druhů suchozemských plžů
- jen nejodolnější druhy a vodní druhy
- na vápíku nejchudších lokalitách ekologický limit výskytu suchozem. plžů



Vertigo
substriata
(1,7 mm)



Základní charakteristika studovaných slatinišť



☉ přechodová rašeliniště

- pouze vodní měkkýši
- nejkyselejší lokality bez měkkýšů
- posledním druhem je mlž hrachovka obecná



Pisidium casertanum
(5 mm)



Hnízdovitost druhové skladby



- ☉ druhová skladba společenstev měkkýšů na slatiništích je hnízdovitě uspořádána (= nested subset pattern or nestedness of species composition)
- ☉ Nested habitat quality hypothesis (Hylander et al. 2005)



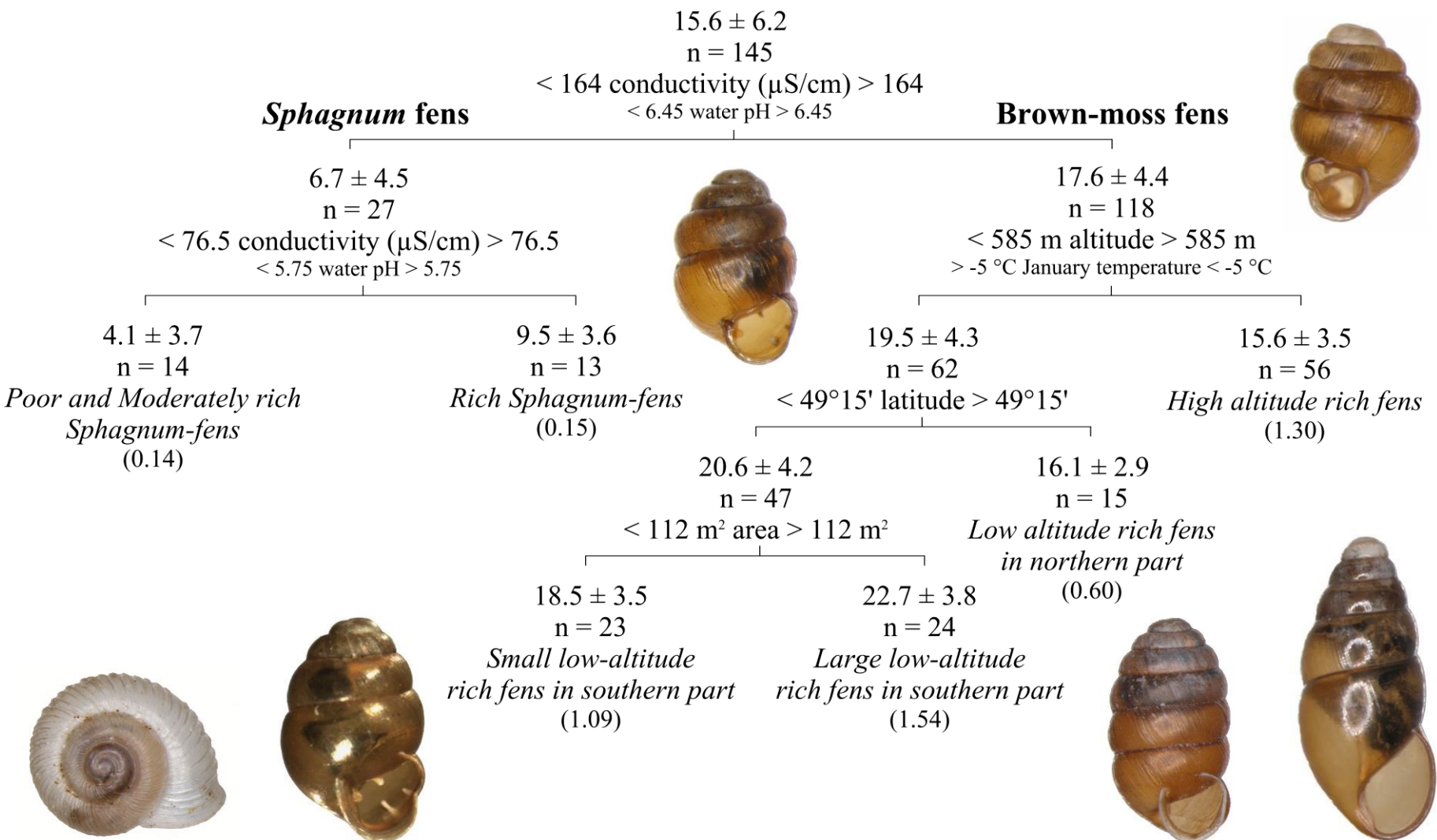
vápnitost



Predikce ohrožených druhů



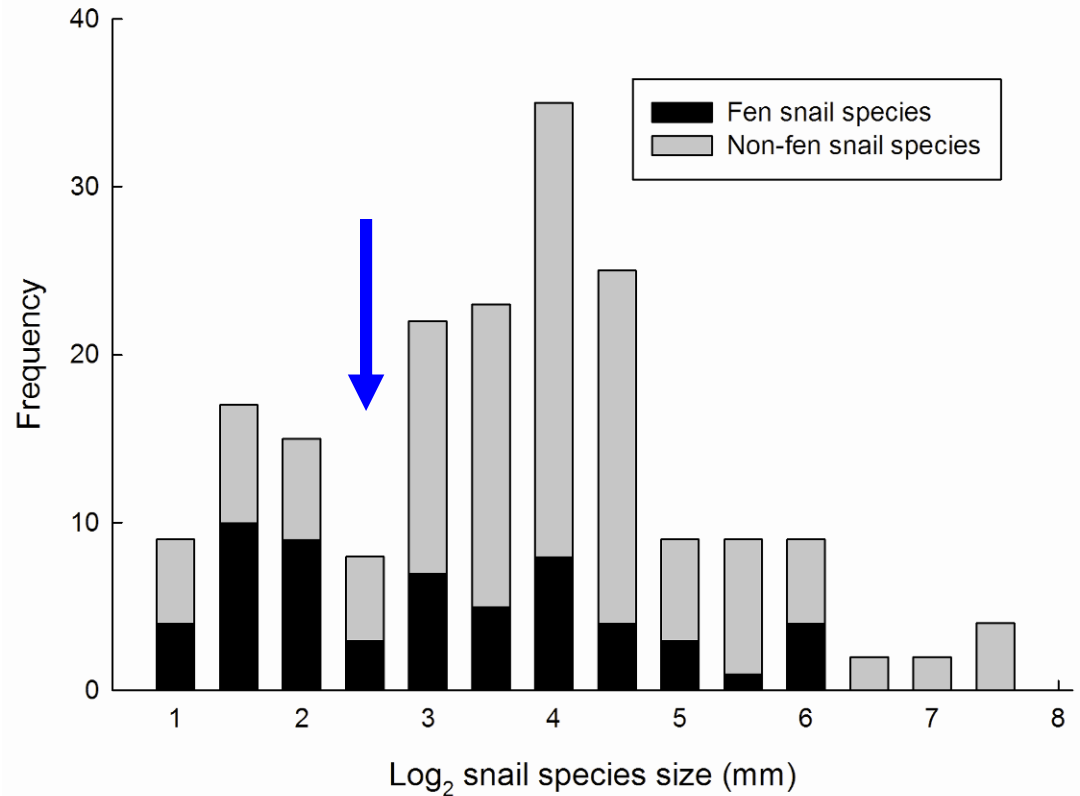
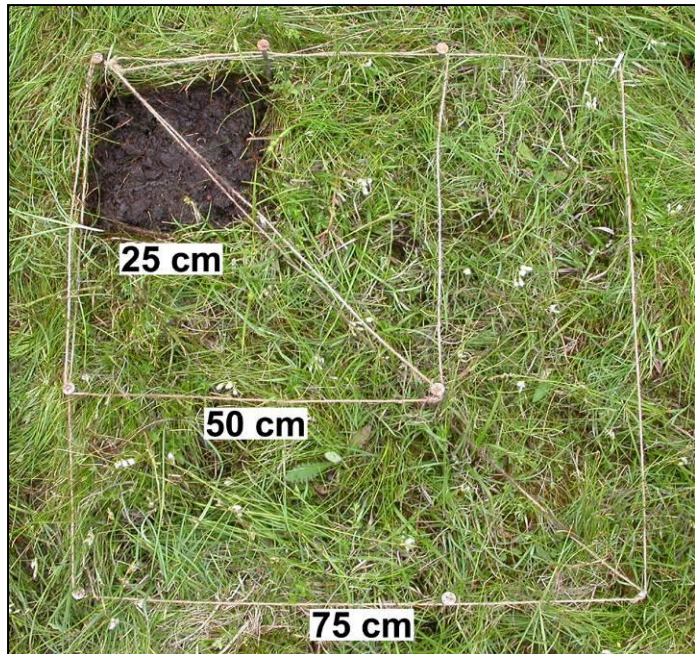
Species richness of fen mollusc faunas



Velikost těla, prostorová distribuce



- převaha malých druhů

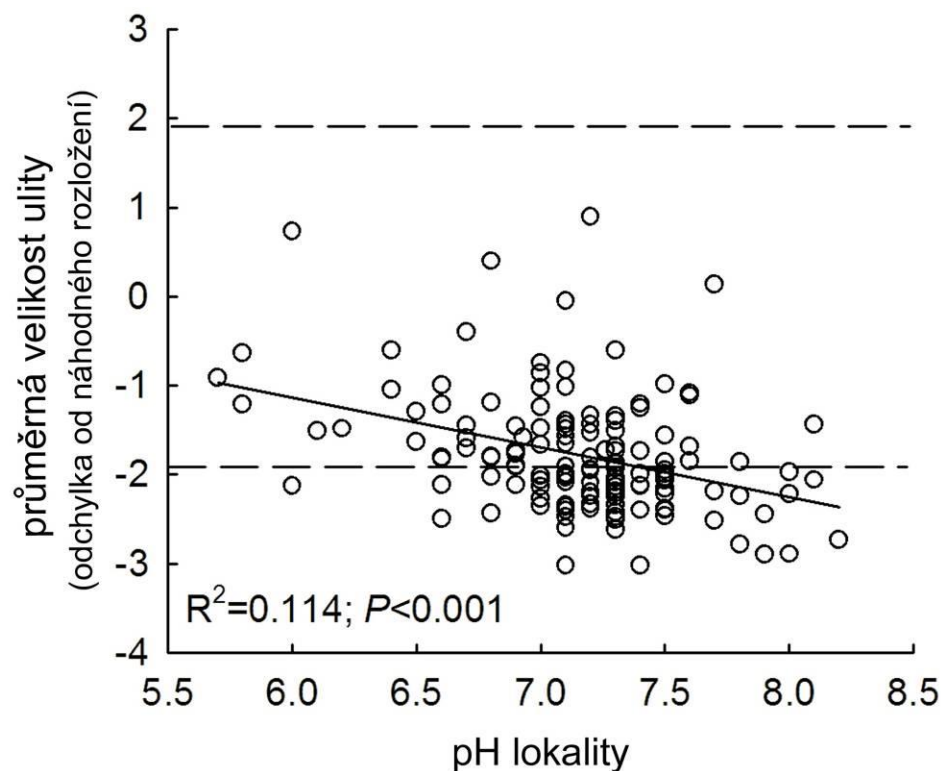


- většina druhů lokality koexistuje na velmi malé ploše (ca 80 %), až 20 druhů na ploše 75x75 cm²

Rozrůznění nebo konvergence?



- teorie „limiting similarity“ – rozrůznění vlivem kompetice
- konvergence vlivem prostředí – selekce adaptovaných druhů
- signifikantně menší velikost těla suchozemských plžů na slatiništích než odpovídá nulovému rozmístění
- zesílení trendu směrem k vápnatým slatinám
- určující je konvergence – slatiniště jsou extrémní: chybí úkryty – vlhko, nízká produktivita
 - drobné druhy fyziologicky lépe snáší nižší teploty



Rozmístění námi studovaných lokalit, ca 600



- Záp. Karpaty: 210
- Český masiv: 70
- Skandinávie: 45
- Pobaltí: 30
- Polsko: 36
- Alpy: 70
- Rumunsko: 30
- Bulharsko: 40
- Francie: 40
- Bělorusko: 30





Pobaltí



Západní Karpaty



Skandinávie



Východní Karpaty



Bělorusko



Alpy



Aljaška

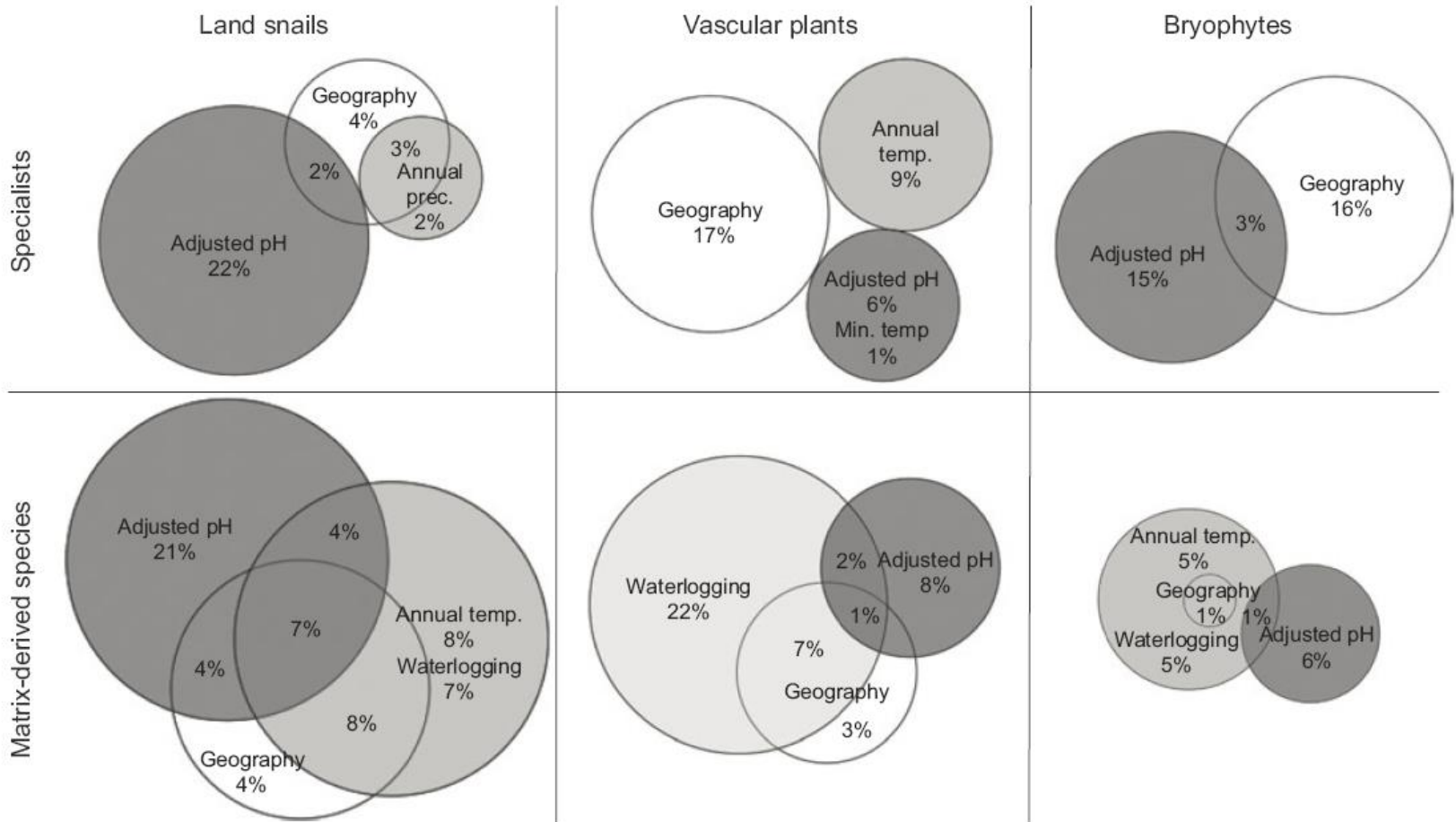


Český masiv

Prediktory diverzity Evropských slatin, ca 600



- ekologické faktory ovlivňující variabilitu počtu druhů suchozemských plžů, cévnatých rostlin a mechorostů na slatiništích Evropy
- velikost bubliny odpovídá vysvětlené variabilitě danou proměnnou



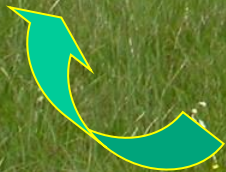
Některé obecné závěry - I



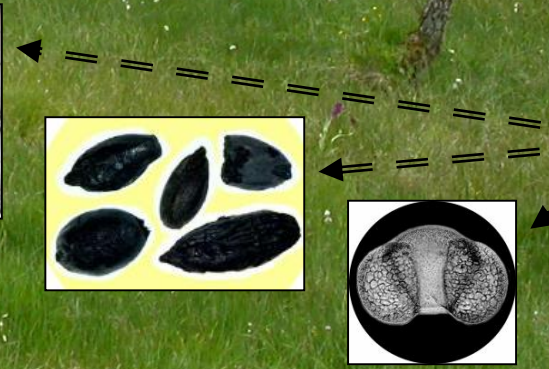
- počet druhů roste lineárně s vápnitostí, ale jen v kyselejší části gradienty, pak jsou důležitější i jiné faktory
- druhové složení je zahnížděné směrem k vápnitým a zachovalým lokalitám – ochranářské využití
- převažují malé druhy – silný filtr prostředí; i malá plocha s vhodnými a stabilními podmínkami stačí na dlouhodobé přežívání
- vápnité slatiny hostí mnoho ohrožených a chráněných druhů
- velkoškálová distribuce specialistů je dána vápnitostí, ale také geografickou pozicí (souvisí s reliktností) a klimatem (srážky)
- maticové druhy navíc reagují na vodní režim

Západokarpatská slatiniště – refugia v prostoru a čase

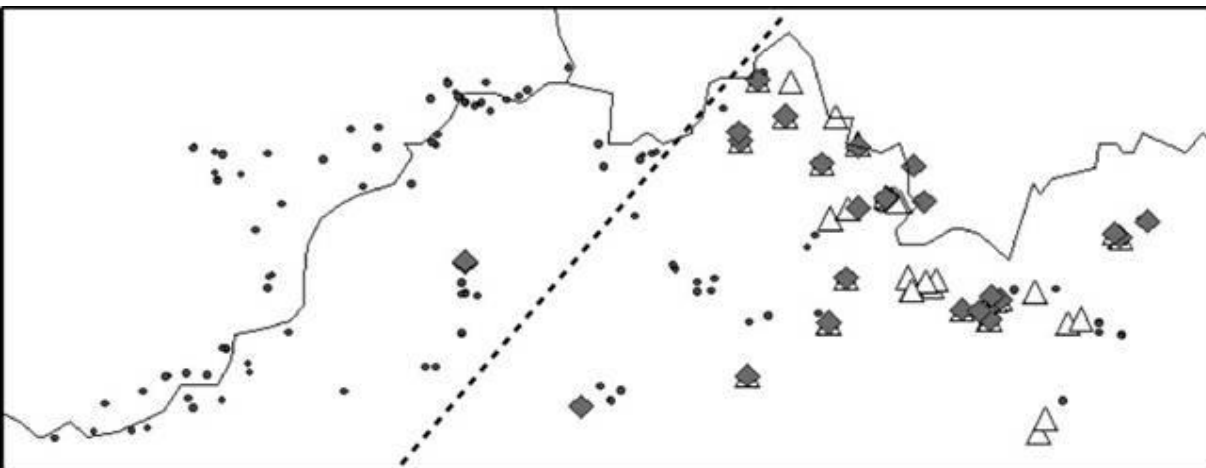
současnost



historie



Koincidence reliktních plžů a rostlin



Vertigo geyeri – *Carex dioica*

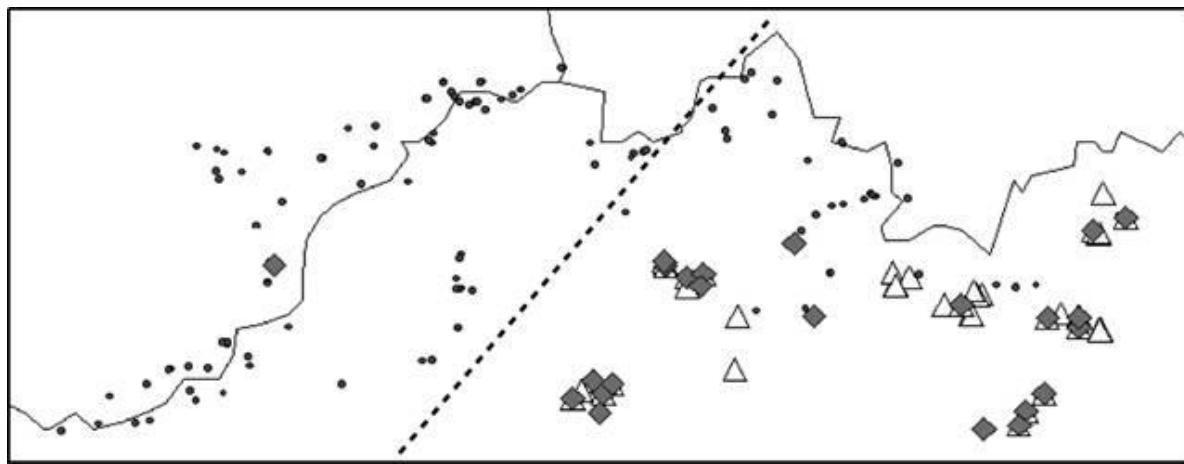
■ – plž

△ – rostlina



(Horsák et al., 2007: JMS)

Pupilla alpicola – *Primula farinosa*



Slatiniště – archivy minulých dějů



Slatiniště – archivy minulých dějů



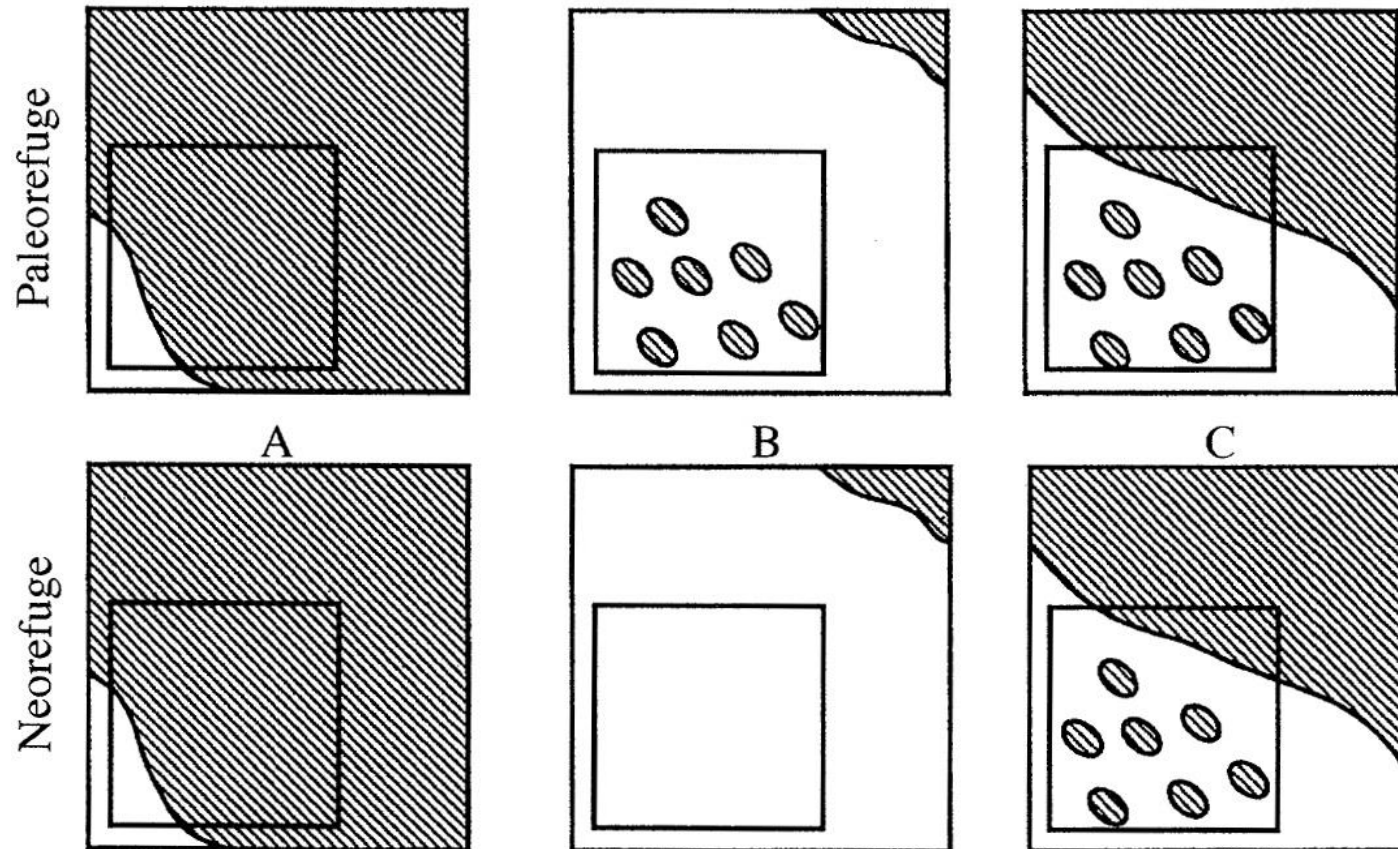
- ukládání organického sedimentu - možnost zjištění absolutního stáří (radiokarbonově)
- fosilní záznam: měkkýši a lasturnatky (silně vápnitá), pyl a makrozbytky rostlin, krytenky
- *izolovaná stanoviště, variabilní ve věku a velikosti, kontrastní proti okolí (řada stanovištních specialistů)*



Slatiniště – refugia a relikty



- **refugium** – stanoviště, které hostí populace druhů nebo určitá společenstva, které se jinde v krajině nemohou vyskytovat
- paleorefugia vs. neorefugia / relikty vs. výsadky (z pohledu druhu)



Vzorkování sedimentů





Za grantové peníze – vždy s úsměvem





Paleomalakozologická analýza – profil Tlstá hora



dnešek

odlesnění 650 BP

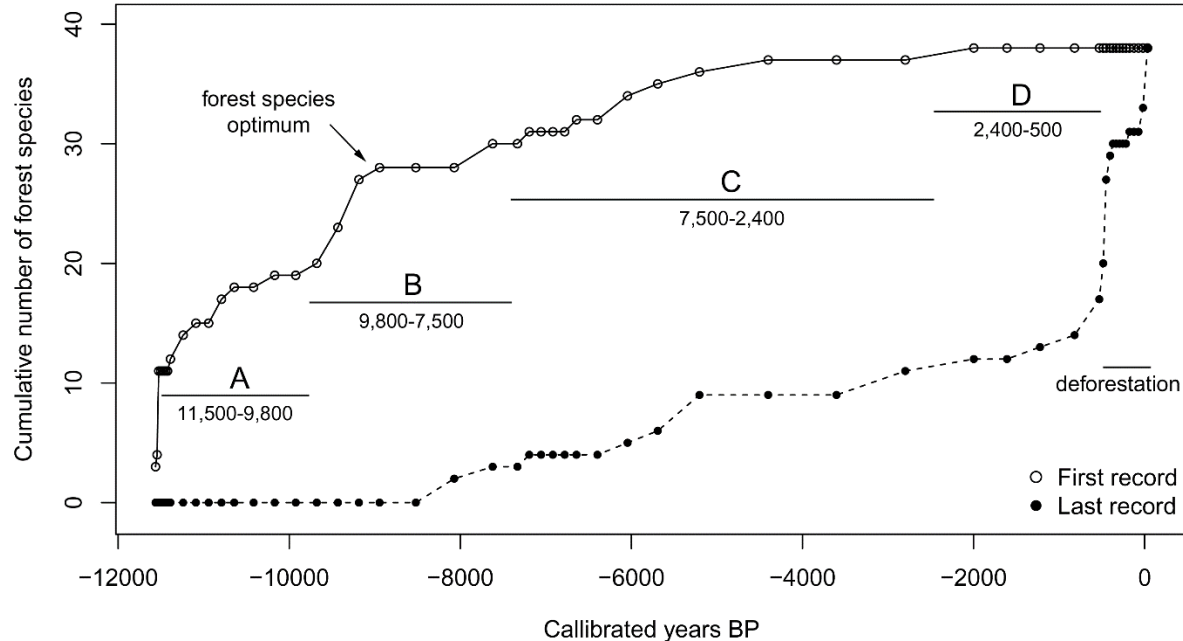
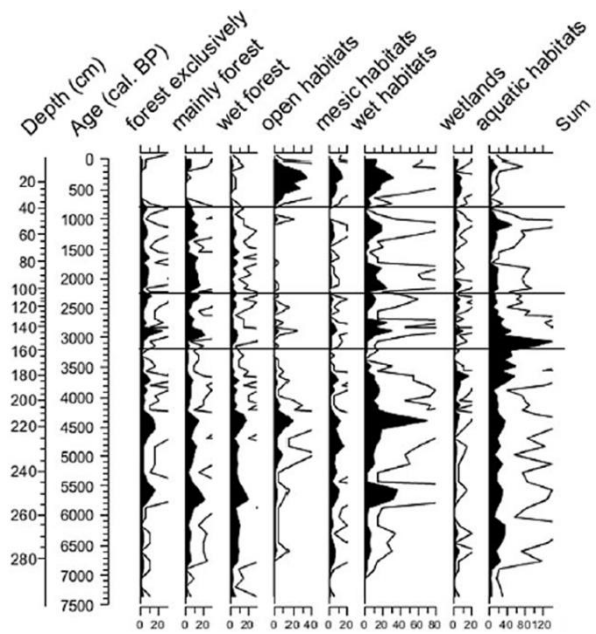
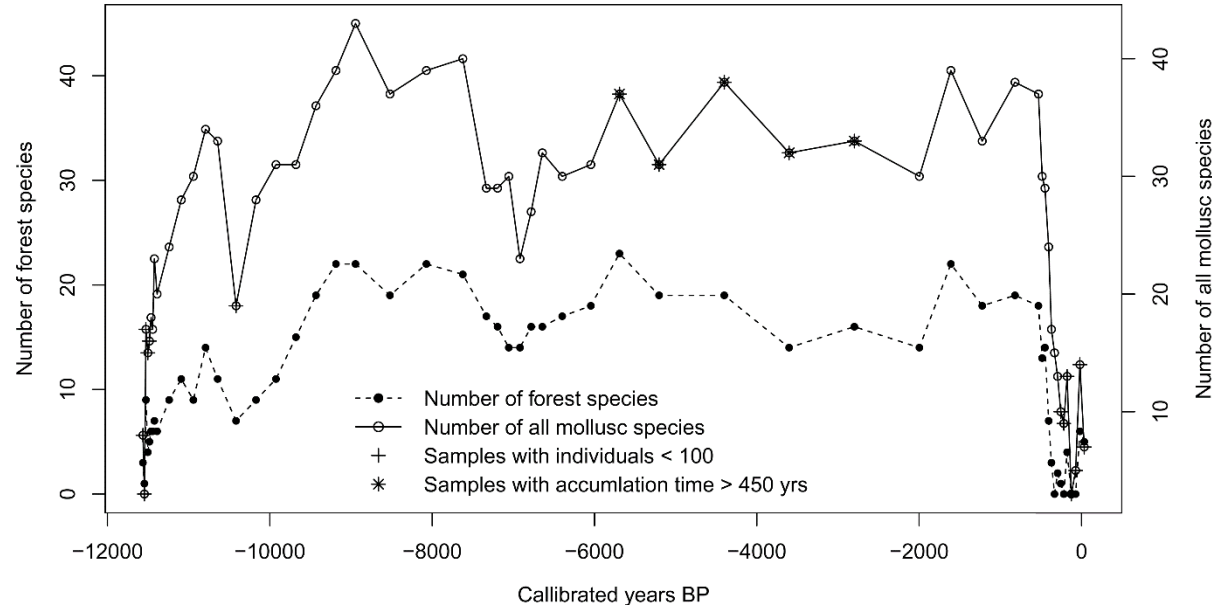
dno 3600 BP



Paleomalakozologické zpracování profilu Tlstá hora (Biele Karpaty)

Ekologické skupiny		Druh	0	4-18	18-32	32-58	58-70	70-80	80-110	110-125	125-150	150-200	200-300	300-360		
1	SI	<i>Planorbis polita</i> (Günther, 1840)	1				1	79	32	54	44	12		4	2	
		<i>Vertigo pusilla</i> O. F. Müller, 1774						34	1	21	4	2				
		<i>Sphyradium dolium</i> (Brugger, 1792)						19	8	4	16		15		1	
		<i>Acanthinula aculeata</i> (O. F. Müller, 1774)					1	63	43	19	20	14	16	6	1	
		<i>Macrogastra lateralis</i> (A. Schönd., 1857)						4								
		<i>Macrogastra plicatula</i> (Draparnaud, 1801)						1								
		<i>Discus perspectivus</i> (M. von Müllstädt, 1816)								9	8	5	8	12	2	
		<i>Aegopinella pura</i> (Alder, 1830)						263	107	81	50	7	17	10	4	
		<i>Daudebardia brevipes</i> (Draparnaud, 1805)			2			1	16	18	16	2	3	3		
		<i>Daudebardia rufa</i> (Draparnaud, 1803)		2					80	14	22	11	7			
		<i>Vitrea diaphana</i> (Snyder, 1820)							15	4	10	9		2	1	
		<i>Helicodonta obvolata</i> (O. F. Müller, 1774)							17	2						
		<i>Petasma unidentata</i> (Draparnaud, 1805)							8	2	1	1	1		1	
		<i>Monachoides incarnatus</i> (O. F. Müller, 1774)		1					3	1	2				1	
<i>Isognomostoma isognomostomus</i> (Schönd., 1784)							3									
2	SI(MS)	<i>Discus rotundatus</i> (O. F. Müller, 1774)						60	7	30	51	18	19	4		
		<i>Alinda biplicata</i> (Montagu, 1803)						7	9	18	15	4		3		
	SIH	<i>Oxychilus glaber</i> (Rossmässler, 1835)	2					1	6	8						
		<i>Aegopinella minor</i> (Stübli, 1864)						1		3	18	1		16	6	
SRHG	<i>Helix pomatia</i> Linné, 1758						3									
	<i>Vitrea crystallina</i> (O. F. Müller, 1774)						175									
3	SIH	<i>Macrogastra ventricosa</i> (Draparnaud, 1801)						3		1						
		<i>Vestia turgida</i> (Rossmässler, 1836)						133	118	257	51	1	24	6	8	
5	PT	<i>Pupilla muscorum</i> (Linné, 1758)				4										
		<i>Vertigo pygmaea</i> (Draparnaud, 1801)	66	26	3	95	11									
		<i>Vallonia pulchella</i> (O. F. Müller, 1774)	38	47	47	160	24									
6	XC	<i>Vallonia costata</i> (O. F. Müller, 1774)	16	1	2	9	1									
		<i>Cochlicopa lubricella</i> (Rossmässler, 1835)			2	2										
7	MS	<i>Cochlicopa lubrica</i> (O. F. Müller, 1774)	42	85	31	40	17	31	39	75	14	11		3		
		<i>Punctum pygmaeum</i> (Draparnaud, 1801)	9	4	1	7			16	5	41	10		4		
		<i>Vitrina pellucida</i> (O. F. Müller, 1774)														
		<i>Vitrea contracta</i> (Wernerbach, 1873)							24	6	12	29	6	2	12	3
		<i>Oxychilus cellarius</i> (O. F. Müller, 1774)							31	16	4	8	2	9		
8	HG	<i>Euseonulus fulvus</i> (O. F. Müller, 1774)	23	5	7	16	7	14	12	32	8	4		12	1	
		<i>Plicasteria lubomirskii</i> (Štöckert, 1881)	1							2		1				
		<i>Orcula dolium</i> (Draparnaud, 1801)								2	15	45	29	47	3	2
		<i>Clausilia dubia</i> (Draparnaud, 1805)														
9	RP	<i>Carychium tridentatum</i> (Risso, 1826)	12	1		3		1112	324	785	274	103	44	175	18	
		<i>Columella edentula</i> (Draparnaud, 1805)				1	1	23	13	43	5	1		3		
		<i>Vertigo angustior</i> Jeffreys, 1830														
		<i>Vertigo substriata</i> (Jeffreys, 1833)	1			2		57	42	74	4		2	23	1	
		<i>Succinella oblonga</i> (Draparnaud, 1801)	1			3		38	16					1		
10	FN	<i>Deroceras cf. laeve</i> (O. F. Müller, 1774)				2										
		<i>Carychium minimum</i> O. F. Müller, 1774						148	121	417	27	38		66	4	
		<i>Vertigo moulinsiana</i> (Dapoz, 1849)	9	3		12										
		<i>Vertigo antivertigo</i> (Draparnaud, 1801)	25	16	10	92	45									
		<i>Oxyloma elegans</i> (Risso, 1826)														
10	SG-PD(+)	<i>Zonitoides nitidus</i> (O. F. Müller, 1774)				7		67	102	231	48					
		<i>Bythinella austriaca</i> s.ln. (= <i>Frauenfeldi</i> , 1857)	50					120	49	98	51	114	24	202	31	
		<i>Galba truncatula</i> (O. F. Müller, 1774)	66	31	6	76	30	18	24	49	10	6	1	20	1	
		<i>Radix peregra</i> (O. F. Müller, 1774)	1													
		<i>Antisus leucostoma</i> (Müller, 1813)								11	42	23		1	3	
10	RV-PD(-)	<i>Pisidium casertanum</i> (Poli, 1791)				14	1		1	3			4			
		<i>Pisidium personatum</i> Malin, 1855	16	1			4	28	8	124	4	1		29	1	

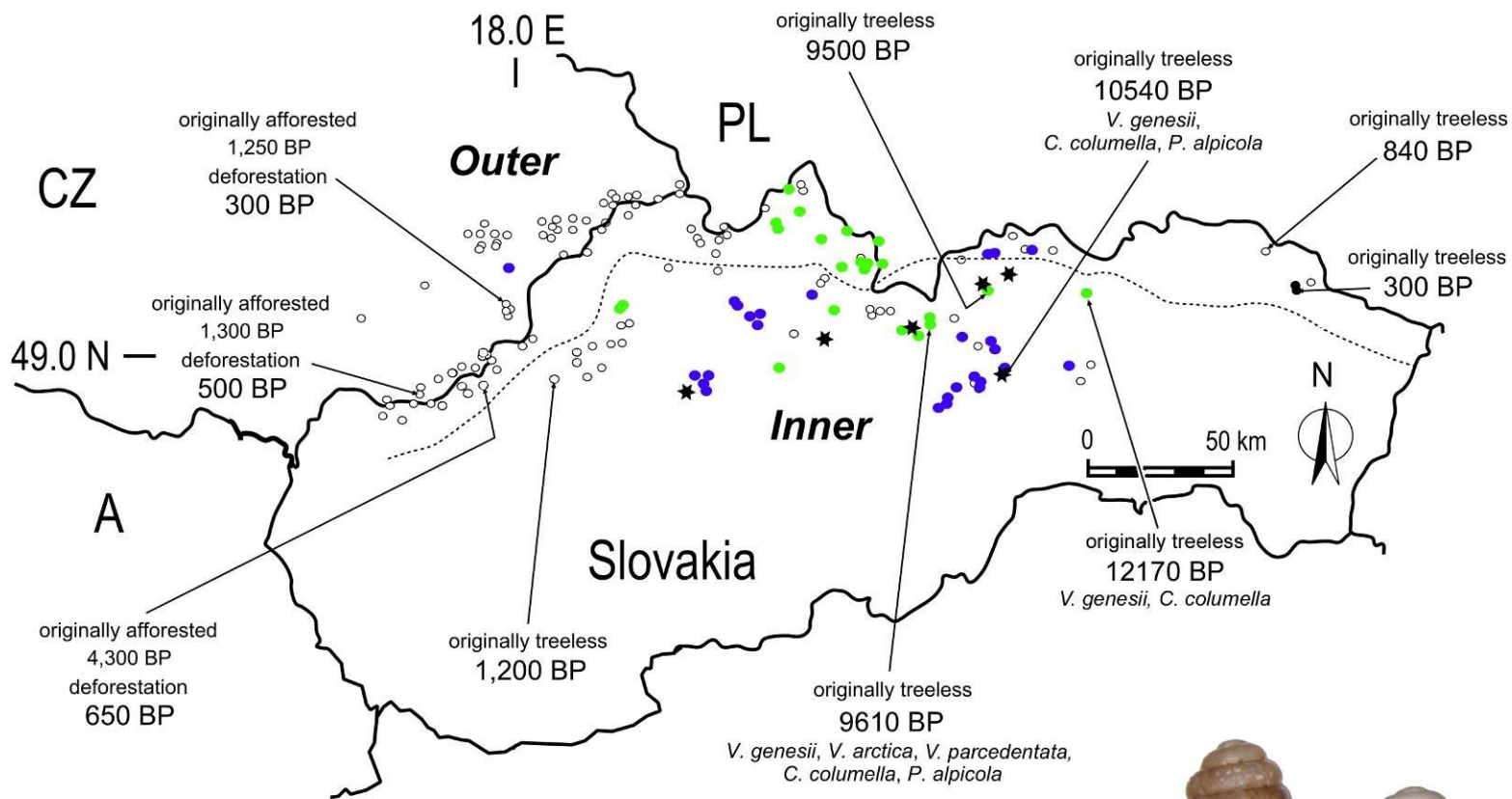
Změny druhové bohatosti v Holocénu – profil Mituchovci



Fosilní nálezy



Vertigo geyeri
1,9 mm



Pupilla alpicola
3,3 mm



Vertigo genesii
2,1 mm



Vertigo modesta
2,5 mm



V. parcedentata
2,5 mm



Columella columella
3,1 mm



Výpověď fosilních nálezů



*Vertigo
parcedentata*



*Pupilla
alpicola*



*Vertigo
genesii*



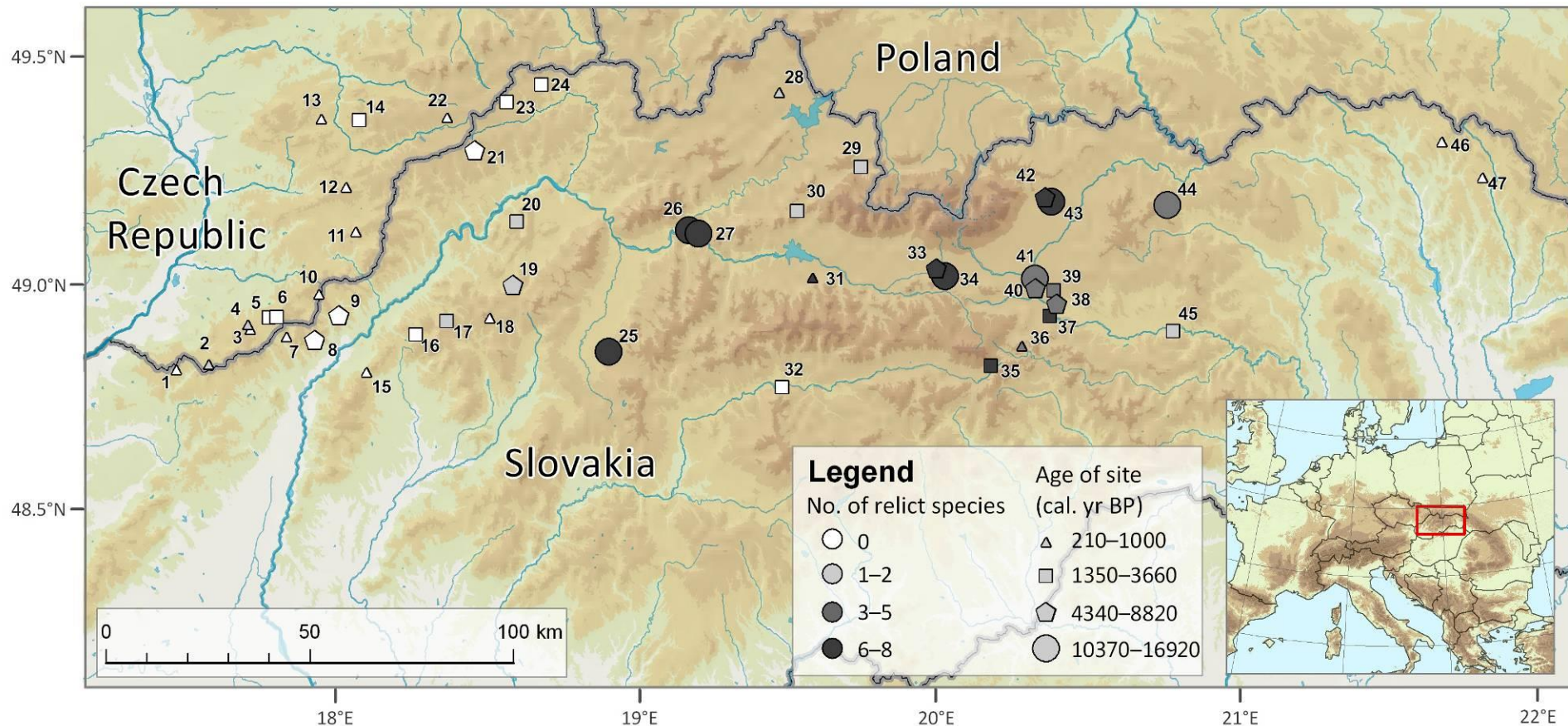
*Columella
columella*

- většina v Evropě vymřela, všechny přežívají v jihosibiřském refugiu

Stáří lokalit a počet reliktů



- relikty = druhy, které měly v nulovém modelu signifikantní vazbu na velmi staré lokality a nebyly na většině lokalit



Vazba na stáří lokalit a rozlohu

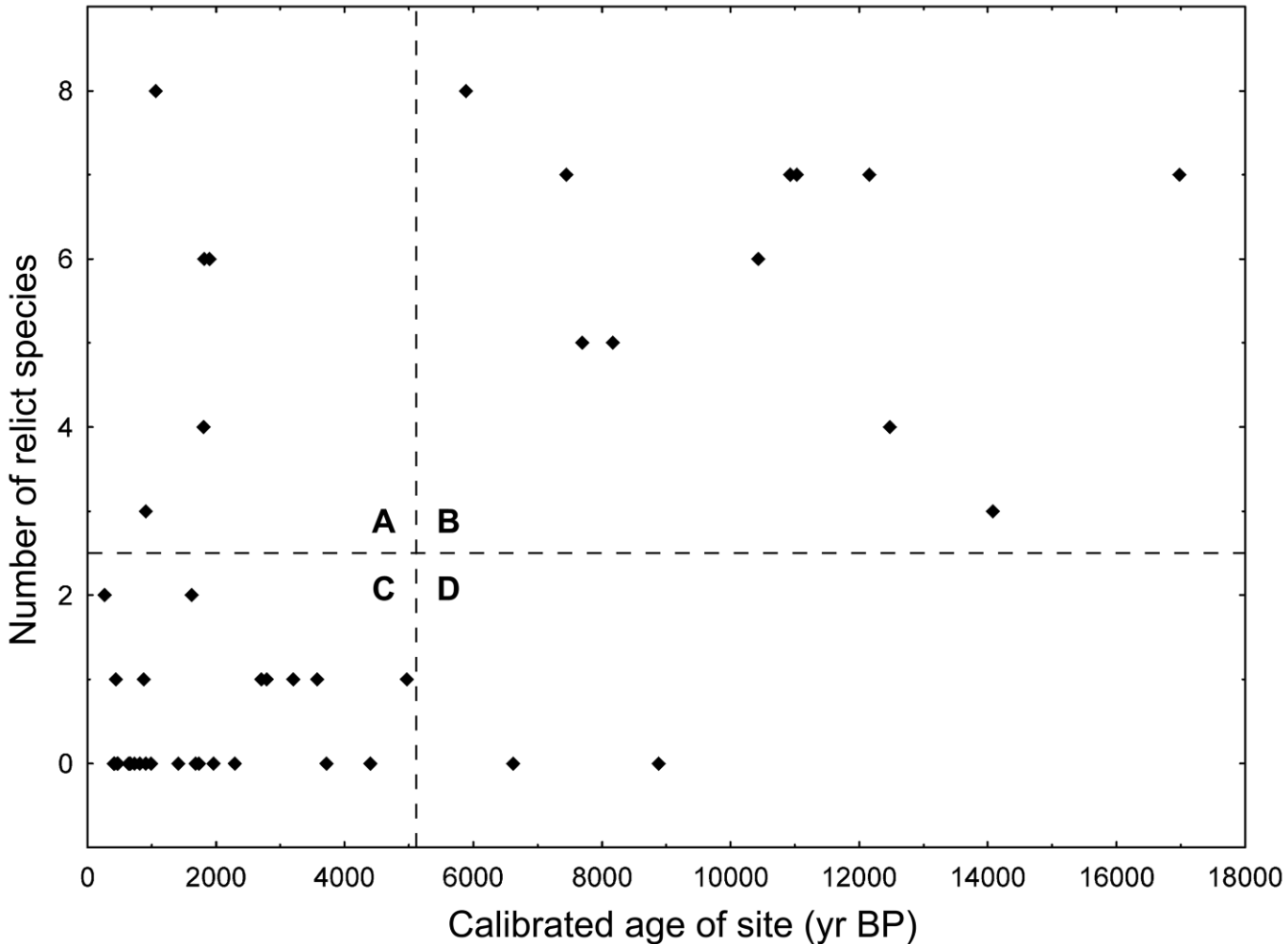


	Frequency	Median	Area not considered <i>P</i>	Area transformation in the null model				
				log <i>P</i>	$\sqrt[5]{x}$ <i>P</i>	$\sqrt[4]{x}$ <i>P</i>	$\sqrt[3]{x}$ <i>P</i>	$\sqrt[2]{x}$ <i>P</i>
Significant pure effect of age								
Vascular plant species								
<i>Triglochin maritimum</i>	11	8168	0.007	0.008	0.015	0.022	0.034	n.s.
<i>Primula farinosa</i>	15	7692	0.002	0.002	0.005	0.009	0.018	n.s.
<i>Salix rosmarinifolia</i>	15	7449	0.002	0.008	0.014	0.024	0.044	n.s.
<i>Trichophorum pumilum</i>	4	9926	0.024	0.025	0.037	0.042	n.s.	n.s.
<i>Carex hostiana</i>	13	7449	0.015	0.016	0.027	0.043	n.s.	n.s.
<i>Pinguicula vulgaris</i>	22	4733	0.007	0.007	0.020	0.029	n.s.	n.s.
<i>Carex dioica</i>	11	4779	0.027	0.028	0.049	n.s.	n.s.	n.s.
<i>Parnassia palustris</i>	33	3201	0.021	0.020	0.046	n.s.	n.s.	n.s.
<i>Eleocharis quinqueflora</i>	29	3575	0.027	0.026	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.
<i>Pedicularis palustris</i>	10	6670	0.041	0.038	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.
<i>Blysmus compressus</i>	22	4057	0.036	0.030	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.
Land snail species								
<i>Pupilla alpicola</i>	14	6670	0.004	0.012	0.025	0.036	n.s.	n.s.
<i>Vertigo geyeri</i>	12	6670	0.006	0.025	0.042	n.s.	n.s.	n.s.
Non-distinguishable effects of age and area								
Bryophyte species								
<i>Scorpidium cossonii</i>	35	2705	0.033	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.
Land snail species								
<i>Euconulus praticola</i>	19	3716	0.032	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.

Vazba na stáří lokalit



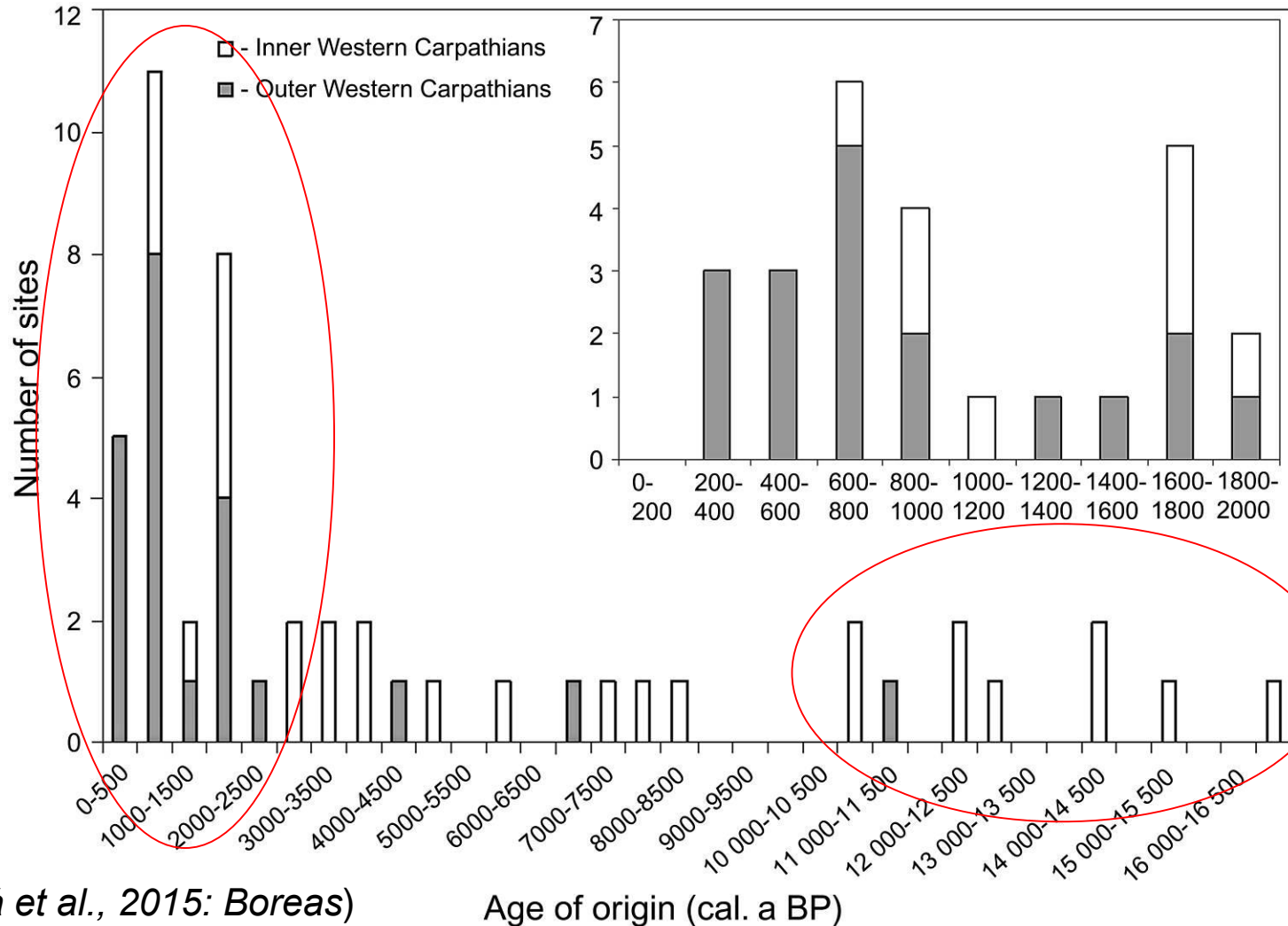
- přežívání reliktních druhů v čase a prostoru – časo-prostorová kontinuita vhodných lokalit, migrace reliktních druhů mezi blízkými lokalitami



Stáří západokarpatských slatin



- nápadné rozdíly mezi vnějšími a vnitřními Západními Karpaty

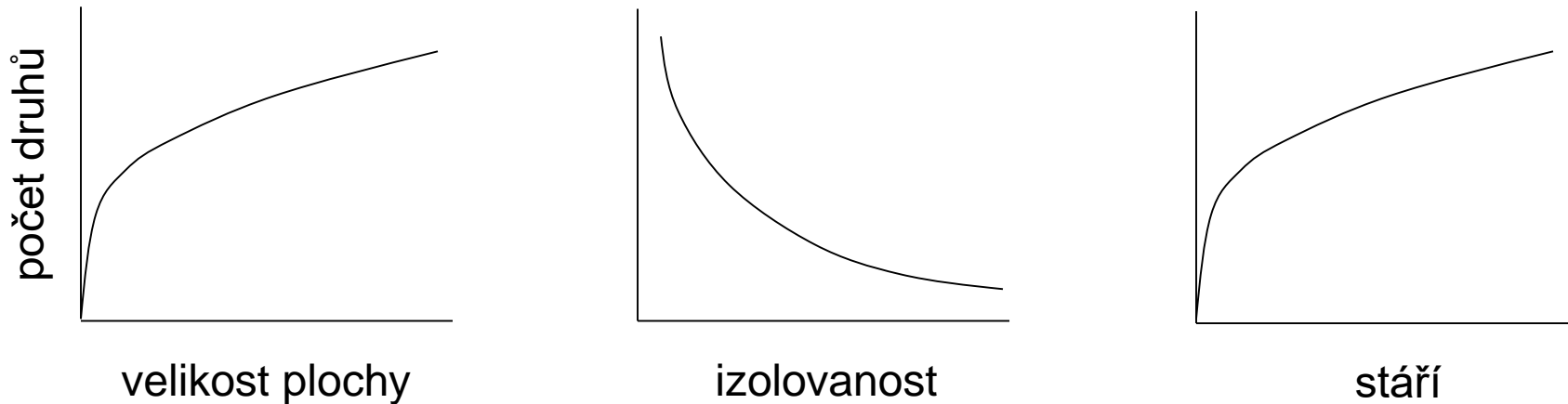


(Hájková et al., 2015: Boreas)

Slatiniště – ostrovy v krajině



- velikost (současná i historická), izolovanost, stáří, ...
- vliv stáří studován hlavně na oceánských ostrovech
- většinou byl hodnocen celkový počet druhů



- oceánské versus pevninské ostrovy (rašeliniště, prameny v poušti): izolovanost pro všechny druhy versus pouze pro stanovištní specialisty

Slatiniště – ostrovy v krajině



- ? vztah mezi stářím a počtem druhů (specialistů a ostatních)



Výsledky – variabilita, korelace



	celkově	ostatní / specialisté	průměr
▪ počet druhů:			
– cévnaté rostliny	– 162 / 31		– 19 / 8
– mechorosty	– 32 / 7		– 3 / 4
– měkkýši	– 50 / 9		– 15 / 2

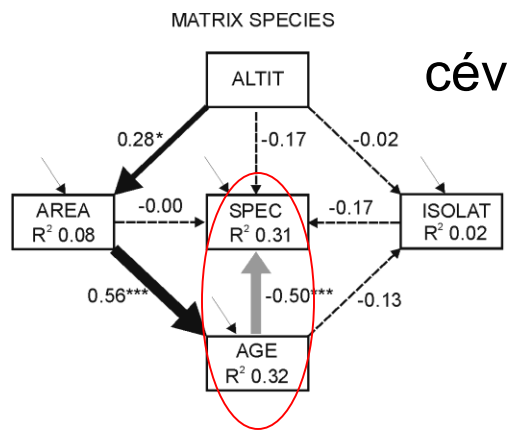
Spearman. korelace	Věk	Plocha	Nad. výška	Izolovanost
Cévnaté rostl. ostatní	-0,55^{***}	-0,37^{**}	-0,17 ^{n.s.}	<0,01 ^{n.s.}
Cévnaté rostl. specialisté	0,52^{***}	0,53^{***}	0,48^{***}	-0,10 ^{n.s.}
Mechorosty ostatní	-0,42^{**}	-0,47^{***}	<0,01 ^{n.s.}	0,02 ^{n.s.}
Mechorosty specialisté	0,17 ^{n.s.}	<0,01 ^{n.s.}	0,17 ^{n.s.}	0,20 ^{n.s.}
Měkkýši ostatní	-0,22 ^{n.s.}	-0,32 [*]	-0,44^{**}	0,09 ^{n.s.}
Měkkýši specialisté	0,38^{**}	0,42^{**}	0,12 ^{n.s.}	-0,02 ^{n.s.}

Významnost: n.s., nevýznamné; * <0,05; ** <0,01; *** <0,001.

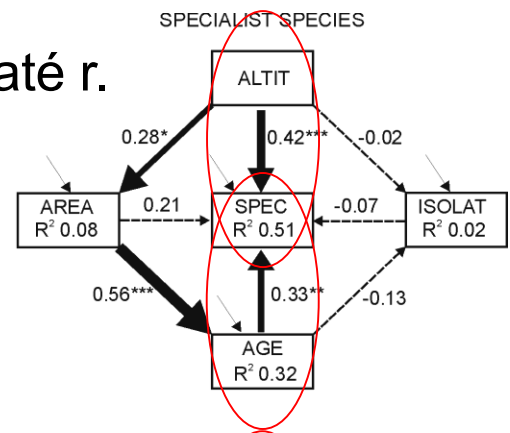
Výsledky – PATH (SEM) model



ostatní negativně s věkem

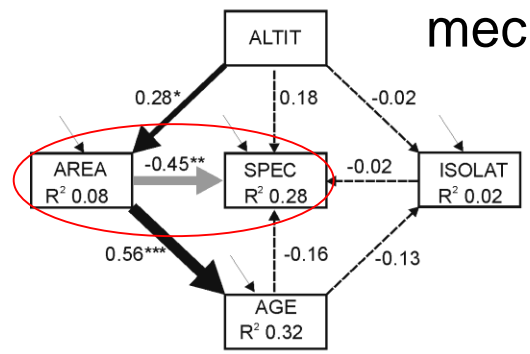


cévnaté r.

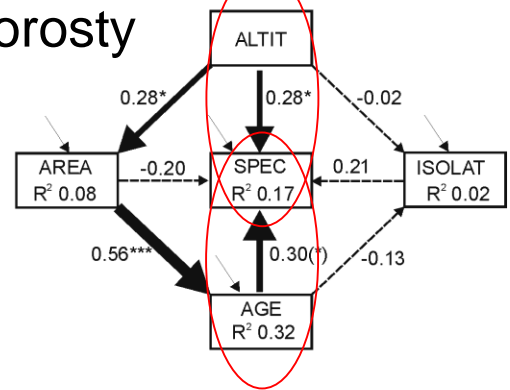


specialisti pozitivně s nadmoř. výškou a věkem

ostatní negativně s plochou

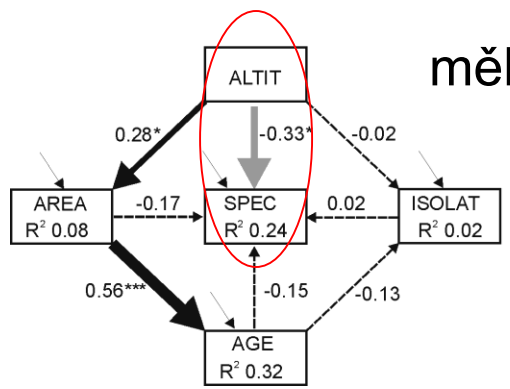


mechorosty

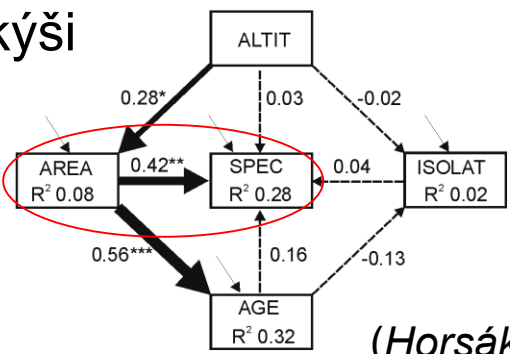


specialisti pozitivně s nadmoř. výškou a téměř i věkem

ostatní negativně s nadmoř. výškou



měkkýši

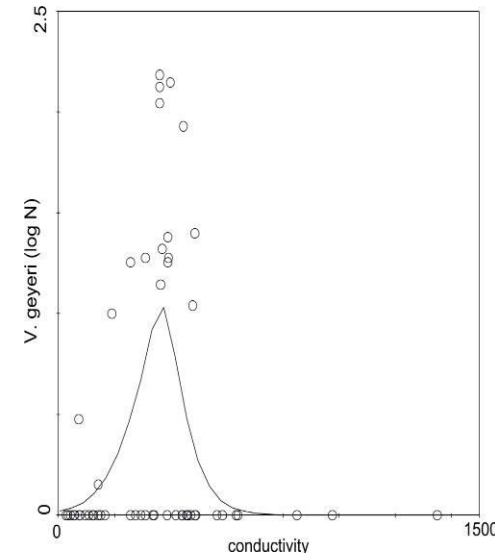
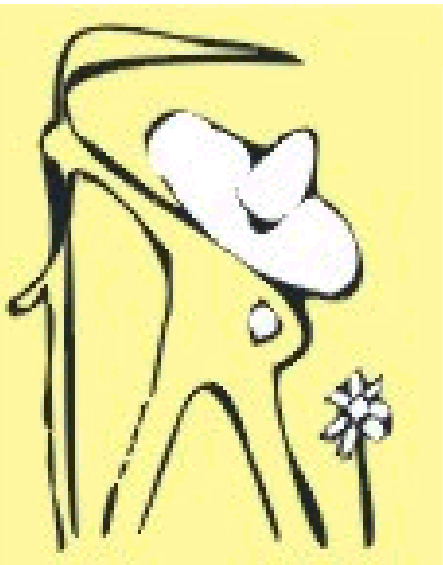
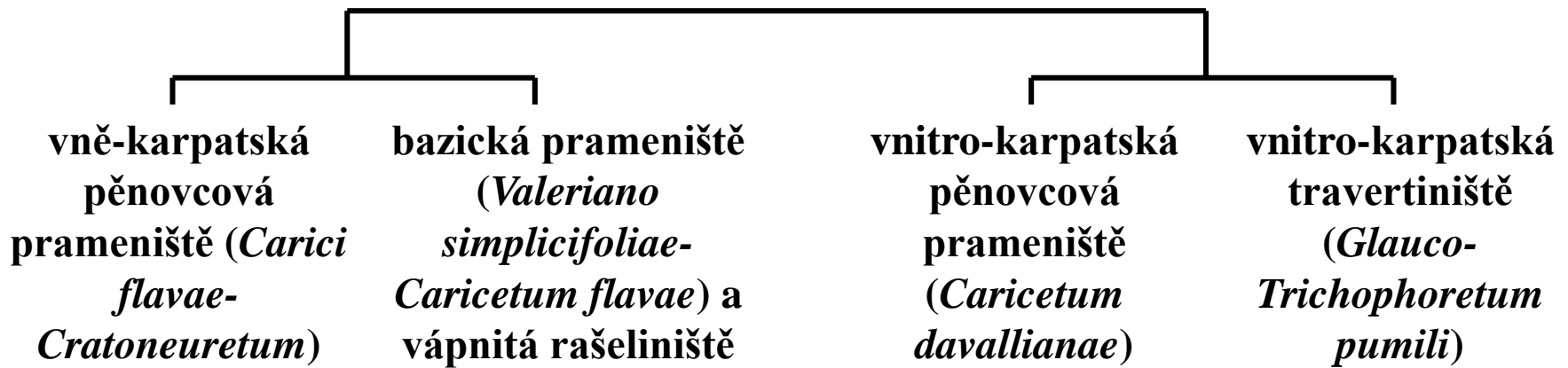


specialisti pozitivně pouze s plochou

Analýza výskytu *Vertigo geyeri*



- klasifikace ekologicky vhodných lokalit (vyjma nejkyselějších - přechodových rašelinišť) pro vrkoče/pimprlíka Geyerova



Současné rozšíření tří reliktních vrkočů vázaných na slatiniště



(Schenková & Horsák, 2013: Am. Mal. Bull.)

Vertigo genesii

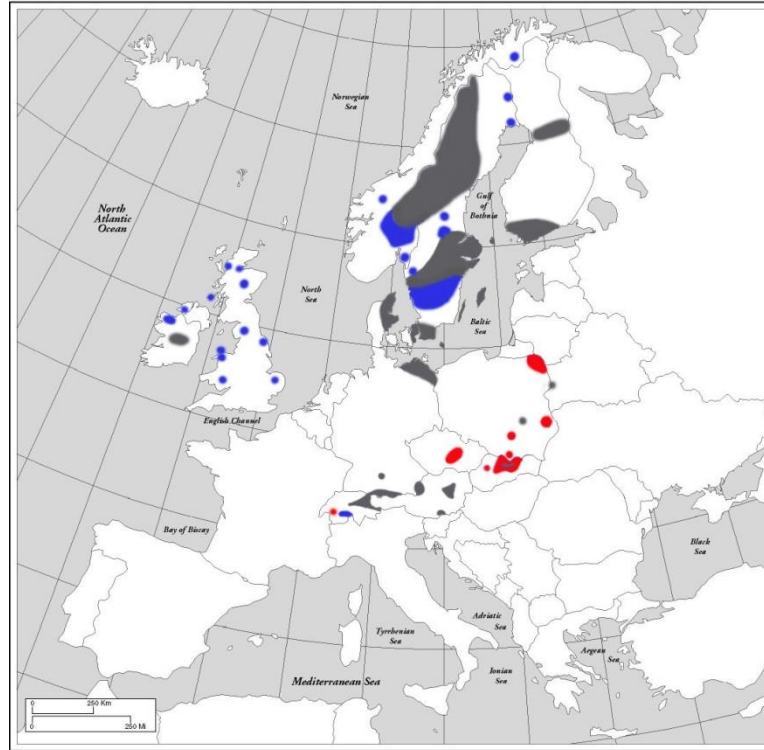
2.1 mm

Vertigo geyeri

1.9 mm

Vertigo lilljeborgi

2.1 mm



Produced by the Cartographic Research Lab
University of Alabama



Některé obecné závěry - II



- rozšíření druhů není podmíněno pouze ekologicky, ale také historicky
- důležitá je schopnost šíření jednotlivých druhů a dlouhodobá existenci jejich refugií
- refugia mohou mít podobu trvale existujících lokalit nebo časového-prostorového kontinua dynamicky vznikajících a zanikajících krátkověkých lokalit – přesouvání populací
- stáří „suchozemských ostrovů“ ovlivňuje pouze stanovištní specialisty – vazba roste s klesající schopností šíření
- ochrana reliktních populací, detekce reliktních/starých lokalit přes počet stanovištních specialistů