

Měkkýši v labyrintu diverzity prostředí

I. Měkkýši a geodiverzita

Jak prokázalo velké množství studií, diverzitu měkkýšů nejvíce ovlivňuje obsah vápníku v substrátu a vlhkost. K tomuto jednoduchému pravidlu se ale přidává celá škála dalších faktorů, které jsou sice méně významné, ale mohou se s výše zmíněnými nejrozličnějším způsobem doplňovat, nebo naopak rušit. Měkkýši jsou drobní živočichové, kteří žijí v úzkém kontaktu s půdou a vegetačním krytem, přičemž mikroklima tohoto prostředí se může výrazně lišit od mezoklimatu celé krajiny, i její části, třeba lesa. Diverzita měkkýšů zde závisí na drobných změnách bylinného patra (biodiverzité) i na mikroreliefu (geodiverzité). Obojí dohromady tvoří pestrá mozaiku vlhkosti i vápnitosti. Vzájemné vztahy diverzity měkkýšů a bio- i geodiverzity mohou být kladné i záporné a nezdá se složitě prolínají, jak podtrhuje slovo labyrint v názvu naší úvahy. V rámci biodiverzity je třeba zdůraznit velmi diferencované vztahy k rostlinám, kterým se budeme věnovat v dalším dílu tohoto článku. Zde můžeme vyzdvihnout skutečnost, že rostlinný svět poskytuje měkkýšům nejen vítaný kryt, ovlivňující vlhkostní i teplotní poměry, na nichž jsou závislí, zdroj vápníku ze svého opadu, jenž může lokálně kompenzovat nepříznivý substrát, ale i zdroj potravy, o němž toho dodnes víme poměrně málo.

Jinými slovy i v žulových masivech se smrkovými porosty, tedy v pravé Saharě malakozoologické, můžeme najít drobné ostrůvky diverzity, vytvořené třeba pramenem lokálně dodávajícím vápník, nebo skupinkou javorů klenů (*Acer pseudoplatanus*), jejichž opad je pro měkkýše „luxusní restaurací“. Navíc prostředí, ve kterém žije taková boděnka malinká (*Punctum pygmaeum*), a naproti tomu hlemýžď zahradní (*Helix pomatia*), se

k sobě má zhruba tak jako krajina myši a slona, a nelze je tedy příliš srovnávat. Zkušený malakozoolog ví, že nejvíce plžů najde pod padlým dřevem, kde je vyšší vlhkost, tam, kde rostou určité druhy rostlin, v jejichž opadu je vázaný dobře dostupný vápník, nebo tam, kde se k povrchu dostává úživnější substrát atd. Každá lokalita má však svá specifika a vyznat se v tomto labyrintu diverzity není mnohdy snadné.



Předjeme ale ke geodiverzitě, která je dosud odbornou veřejností méně respektována a méně chápána než populární biodiverzita, ačkoli její význam je obdobný. Čistokrevný biolog si možná řekne, co nám může prozradit neživá příroda. A tak začneme definicí geodiverzity z pera Australana L. B. Cairnesse (1996), která v přesném českém překladu zní: „Geodiverzita zahrnuje celou šíři zemských rysů včetně geologických, geomorfologických, paleontologických, půdních, hydrologických i atmosférických prvků, systémů a procesů. Tento soubor abiotických faktorů a pochodů pak představuje základ, určující možnosti vývoje přírody živé.“ A máme zde opravdový labyrint, v němž se odehrává život měkkýšů.

Reliéf

V první řadě je třeba rozlišit makro- a mikrorelief, neboť obě tyto úrovně geomorfologické diverzity mají na měkkýše vliv. Zatímco makroreliefem rozumíme diverzitu krajiny od plošin po strmé svahy, u mikroreliefu jde o maloplošné poruchy celkového reliéfu krajiny. Drobné stupně, pukliny nebo sesuvy a sutě, čili gravitační jevy, zvyšují diverzitu svahů. Průsaky, vývratové jámy (obr. 1) a kotle, jezevčí hrady a pseudokary zvyšují diverzitu i v plošším reliéfu. Všechny tyto mikroreliefové struktury bývají vlhčí než okolí a také občerstvují substrát dodávkou živin.

Uvedme si několik příkladů ilustrujících takové obohacení. Obecně nejvyšší diverzita lesních měkkýšů je u nás koncentrována do suťových lesů s pestrá mikroreliefovou mozaikou. Pěkným příkladem mohou být sutě pod hradem Sion na Kutnohorsku, kde se v teplejších partiích při vrchu sutě vyskytuje teplomilná trojlaločka pyskatá (*Helicodonta obvoluta*), zatímco chladných partií u paty sutě využívá podhorská aksamítka sametová (*Causa holosericea*). Jen díky takto pestré mikroreliefové mozaice mohou žít oba, jinak se nadmořskou výškou téměř vylučující, druhy pohromadě. Na řadě lokalit v Českém středohoří se v opadu lip na povrchu osluněných drolin vyskytuje teplomilná drobnička jižní (*Truncatellina australis*), zatímco o několik metrů níže, při chladných výdeších na patě drolin přežila jako relikv tajgových lesů počátku holocénu horská vrásenka pomezni (*Discus ruderatus*). I v neúživných lesích, jako jsou bučiny nebo horské smrčiny se špatně se rozkládajícím opadem, který dokonale izoluje třeba i příznivý geologický substrát, se diverzita měkkýšů může zvedat v místě průsaků (obr. 3). Ty dodávají na povrch potřebnou vodu, ale i živiny, a mohou hostit druhy, jako je chlupatka horská (*Petasina bakowskii*), řasnatka břichatá (*Macrogastera ventricosa*), nádolka nadmutá (*Vestia turgida*) nebo nádolka hrubá (*V. gulo*).

Extrémním případem mikroreliefu jsou krasové jevy, např. škrapy, prolákliny,

1 Ve vývratových jámách se lokálně zvyšuje vlhkost a na povrch se dostávají živiny. To se projeví bujnější vegetací a ostrůvkovitým výskytem měkkýšů v jinak chudých lesích, jaké jsou třeba na Šumavě. Foto K. Horáček



závrty a jeskyně. Zatímco ve střední Evropě není terestrická jeskynní či puklinová fauna v krasch prakticky vůbec vyvinutá, v jižní Evropě existuje další labyrint diverzity pod zemí. Specifickou jeskynní faunou této oblasti se tu zabývat nebude, představuje kapitolu samu pro sebe. Nicméně i další krasové mikroreliefové jevy obohacují místní měkkýší společenstva o další druhy. Třeba obskurně vyhlížejícího jihoevropského plže *Odontocyclas kokeilii* (obr. 4) lze potkat v krasových závrtech komunikujících s podzemím i mimo les, ačkoli jinak jde o lesní druh. Když rozebereme škrapy horkého jižního Turecka, kde lesní faunu prakticky nenajdeme, můžeme v hloubce jednoho metru potkat druh vlhkých lesů včelínku jižní (*Pagodulina subdola*), využívající stále vlhkosti a teploty tohoto specifického prostředí.

Geologický substrát

Nejen reliéf ovlivňuje diverzitu měkkýšů, ale samozřejmě i složení geologického substrátu. Největší diverzitu měkkýšů hostí pochopitelně už zmíněné vápence, i zde ale můžeme pozorovat značné rozdíly podle jejich typu, resp. v závislosti na obsahu nejrůznějších příměsí, jako je železo nebo hořčík.

Citlivost k různému karbonátovému podkladu vykazují třeba epilittické ovsenky (*Chondrina*), z nichž ovsenka skalní (*C. avenacea*, obr. 5) v Českém krasu a o. karpatská (*C. tatrica*) ve slovenských Karpatech se vážou pouze na čisté vápence, zatímco o. žebnatá (*C. clienta*) žije běžně i na karpatských dolomitech tvořených uhličitanem vápenato-hořečnatým.

Nebude na škodu uvést i několik názorných případů, jak geodiverzita nevápňitých hornin dokáže zvětšit biodiverzitu včetně bohatství malakofauny. Jednoduchým příkladem je národní přírodní rezervace Větrušické rokle v dolním Povltaví, kde se nad řeku tyčí do sta metrů skalní defilé, tvořené třemi odlišnými druhy hornin svrchního proterozoika – spility, drobnými a břidlicemi, a konečně buližníky. Zatímco spilitový úsek, budovaný bazickými vulkanity s vápnitými trhlinami i slepenčí, hostí bohatou xerothermní malakofaunu i flóru, na drobách se setkáme jen s chudší skalní vegetací s nečetnými běžnými plži. Defilé uzavírá mohutný buližníkový



hřeben s nekrasovou jeskyní Drábkovou, pokrytý jen sporou acidofilní vegetací bez měkkýší fauny, což odpovídá jeho složení, které představuje téměř čistý křemen (oxid křemičitý). S podobným obrazem se lze setkat i v jiných kaňonovitých údolích (Vltava, Berounka, Sázava, západo-moravské řeky), z nichž si zaslouží zmínky středovltavská rezervace Drbákov – Alber-



2 Působení i zcela neúživných hornin může lokálně kompenzovat opad ušlechtilých listnáčů. V buližníkové suti Výrovka na Křivoklátsku tak mohou díky opadu z lip a javorů žít bohatá lesní společenstva plžů.

3 I na nepříznivém substrátu může průsak pramene přinést na povrch živiny a vytvořit malý ostrov diverzity se specifickou faunou a flórou. Národní přírodní rezervace Jánošíkova kolkáreň ve Velké Fatě

4 Pukliny či štěrby mezi kameny krasových oblastí jihovýchodních Alp a Dalmácie využívá obskurně vyhlížející plž *Odontocyclas kokeilii*. Dá se říci, že jeho výskyt jsou přímo vázány na mozaiku drobných mikroreliefových stanovišť v krasu.

5 Nejpriznivějším substrátem pro měkkýše je čistý vápenc. Kromě toho, že zvyšuje celkovou diverzitu suchozemských plžů, hostí i specifické epilittické druhy, které se živí endolittickými lišejníky, jejichž stélka je vrostlá do kamene, a vápencovou skálu za celý život neopustí. Příkladem může být ovsenka skalní (*Chondrina avenacea*) na stěnách Solvayova lomu v Českém krasu.

tovy skály, kde rovněž na proterozoických vyvřelinách najdeme xerothermní malakocenózy, nehledě k bohaté lesní fauně v inverzních roklích, které tento svah člení. To jsou nápadné objekty, jejichž diverzitu lze poznat i při panoramatickém pohledu.

Je však třeba stručně uvést jiné příklady, kde geodiverzita zůstává na první pohled skryta. Pohlédneme-li z některého návrší u Mšena nebo z Vrátecké hory na jihovýchod směrem k Jizeři, zjeví se nám téměř bezlesá, do daleka se táhnoucí planina pokrytá poli, což by ukazovalo na nízký stupeň geodiverzity. Když se však do této krajiny, zvané Jizerská tabule, vypravíme, překvapivě zjistíme, že jsme podlehlí omylu. Plošinu totiž proráží celá síť většinou bezvodých, ale ostře zaříznutých údolí, směřujících na jihovýchod k Jizeře. Když vstoupíme do takového údolí, rázem se ocitneme ve zcela jiné krajině, která překvapí svou pestrostí. V poměrně strmých svazích místy vystupují skalky vápnitých pískovců jizerskohorského sou-

vrstvi, jsou zde i krátké rokle a strže s menšími lesními porosty a místy i větší postranní údolí s lesní plochou, jaké se táhne např. pod obcí Pětikozly. V takových místech se zachovala i lesní společenstva měkkýšů, někde také s méně běžnými druhy jako trojlaločkou pyskatou nebo soudkovkou žebernatou (*Sphyradium dolium*). Jde opět o příklad, jaké náhlé změny může přichystat geodiverzita i na malém prostoru. Zde je vhodné připomenout nápadný kontrast této krajiny se sousedními oblastmi kvádrových pískovců, zejména Polomenými horami, a také s krajinami náhorních pahorkatin na krystaliniku, hlavně v jihovýchodním kvadrantu Čech, které zdobí oblá lesnatá návrší. Bohužel jsou porostlá smrkovými výsadbami, v nichž se původní malakofauna nemohla zachovat.

Geodiverzita ovlivněná člověkem

K přirozeným vlivům prostředí se přidávají vlivy člověka, který modifikoval geodiverzitu v minulosti i současnosti. Jasným příkladem je zvýšený výskyt řady druhů plžů v prostoru pravěkých hradíšť, jejichž půda byla obohacena o živiny v době jejich existence, tedy před 2–3 tisíciletími, ale dosud se projevuje. Stačí si prohlédnout keltské opidum Závist a jeho opevnění nebo menší objekt hradíště Květná uprostřed národní přírodní rezervace Karlštejn. Diverzita měkkýšů je zde vyšší než v nepřilíhových úživných okolních lesích, přičemž půda na Závisti nebyla obohacena uhličitánem vápenatým (CaCO_3) a obohacení pochází spíše z organického hnojení skládkami a odpadky, jak indikují např. porosty kopřiv. Tím se výrazně liší od maltou tmelených středověkých hradů (viz Živa 2003, 2: 73–75), které již od počátku malakozologických výzkumů byly vnímány jako lokální ostrůvky diverzity nejen měkkýšů, ale i dalších drobných živočichů a vegetace. Rovněž města mohou překvapivě zvyšovat geodiverzitu prostředí díky mozaice staveb měnících se v čase a prostoru, jež také lokálně dodávají stanovišti vápník. Vápenný prach z takových ruderalních stanovišť může i velkoplošně obohacovat městské prostředí o CaCO_3 , nafoukáváním vápenného prachu do jinak kyselého prostředí. Jen tak můžeme vysvětlit vysoký počet druhů vyskytujících se v acidofilních doubravách, jako je přírodní památka Skalka v Praze, kde žije 26 druhů měkkýšů. Podobná přírodní stanoviště tohoto typu hostí sotva poloviční počet druhů plžů. Přítomnost drobných lomů v krajině rovněž zvyšovala geodiverzitu, jak můžeme stále vidět na bohatství těchto stanovišť v Českém krasu (Živa 2012, 3: 129–131). Jinde již jejich koncentrace v krajině není zdaleka tak velká, protože podléhají přeměně na velkolomy nebo přímé likvidaci zavezením, což se negativně podepisuje na řadě druhů.

Tím se dostáváme k tomu, jak člověk záporně ovlivnil geodiverzitu krajiny. V době 50. let minulého století způsobovalo ztrátu geodiverzity rozorávání mezí, zasypávání úvozů, likvidace remízků a dalších drobných prvků krajiny a vytváření obřích lánů, často bez ohledu na reliéf. To vedlo k degradaci půd postižených

Tab. 1 Na čem (ne)žijí suchozemští plži? Vliv hornin a zemin na jejich výskyt

Vliv substrátu	Výjimky, poznámky
nejpříznivější:	
vápence	terra rossa a t. fusca – hutné, odvápněné; vlhké hory – surový humus izoluje vhodný substrát
travertiny	vlhké hory – surový humus
pěnovce	izoluje vhodný substrát
jezerní křídly	
almy	
dolomity	vysychavé, jejich ostrohranná suť je chudá
velmi příznivý:	
slíny	příznivé podle obsahu CaCO_3
slínovce a opuky	pevné bývají na povrchu odvápněné
vápnité pískovce	
vápnité slepence, brekcie	
příznivý až velmi příznivý:	
spraše	pozor na záměnu s nevápnitými prachovicemi ve vyšších nadmořských výškách
vápnité svahoviny	vlhké hory – surový humus izoluje vhodný substrát
výplně jeskynních vchodů a převisů	
vápnitá pyroklastika (i další vulkanity)	kontrola vápnatosti je účelná
vápnité nivy	
vápnité slatiny a násatě	
obecně příznivý:	
rendziny	mohou být odvápněné (zhnědnutí atd.) – ve srážkově bohatých oblastech, např. na severovýchodních exponovaných svazích
pararendziny	
vápnité černozemě	
vápnité půdy obecně	
většinou příznivý:	
čedičové vulkanity	vlhké hory – surový humus izoluje vhodný substrát
diabasy	
spility	
mírně příznivý, ale zřetelný:	
gabry, gabrodiority	vlhké hory – surový humus izoluje vhodný substrát
durbachity (bazičtější hlubinné vyvřeliny)	
amfibolity	
substráty odpuzující měkkýše:	
sádrovec	pozor na záměnu s pěnovci
kvádrové pískovce	přítomnost hradů – obohacení z malty
hadce (ofiolity)	
žuly	zejména hrubé zvětralin (hrubý písek) – grus
silicity (zvláště buližníky, křemence a křemité slepence)	často tvoří hrubé volné sutě s charakteristickým mikroklimatem, kde v případě přítomnosti ušlechtilých listnáčů může žít specifická fauna
váté písky	v panonské oblasti vystupují i příznivé působící vápnité váté písky
svahoviny krystalinika	mohou kompenzovat ušlechtilé listnáče
rašeliny	nepříznivá zejména vrchoviště, naopak ostrůvky hnědých mechů příznivé
podzoly (a obecně půdy s horizontem surového humusu)	
ryolity dacity	v příznivě působících vulkanických Karpatech pozor na vložky šedohnědých dacitů a růžové, oranžové i žluté ryolity

i používáním těžké techniky. Obdobně meliorace, tedy vysoušení různých pozemků, nejen lučních, ale i lesních, způsobily dramatický úbytek na ně vázaných druhů. Tak u nás mizely druhy spojené s takovými stanovišti, jako je zrnovka mechová (*Pupilla muscorum*) či v mnohem větší míře suchorypka rýhovaná (*Helicopsis striata*). Napřimování i drobných potoků spolu se zahlubováním a nezřídka vyzdíváním jejich koryt, umožňující rychlý odtok srážkové vody, vedlo k prakticky úplné likvidaci společenstev niv, závislých na pravidelných disturbancích náplavů. Ve velkém to pak můžeme vidět na stavbách přehrad, kdy např. vltavská kaskáda zničila značnou část geodiverzity tohoto území.

Půda

V životě plžů hraje půda jednu ze stěžejních rolí, a to jak v širších regionálních souvislostech, tak v drobných detailech. Půda představuje velice složitý biot, neboť se v ní stýkají a prolínají geosféra, biosféra i atmosféra. Diverzita různých druhů a typů půdy bývá obecně vysoká, ale v některých specifických případech může klesnout na minimum i v regionálním měřítku. Je třeba podotknout, že půdy, které jsou dostatečně vápnité, běžně obsahují ulity malakofauny, která zde kdysi žila, a podávají svědectví, v jakém prostředí půdy vznikaly (viz Živa 2010, 3 a 4).

Půda může rušit i vliv tak příznivého substrátu, jako je vápence. Plně vyztřelé půdy na vápencích zvané terra fusca (na našem

území Český kras) i terra rossa (Slovenský kras), vyskytující se především v širokých oblastech Středozeří, se vytvářejí v planinových polohách a měkkýše odpuzují jak nedostatkem CaCO_3 , tak svou hutností. V horách se zase na vápenci může tvořit tzv. tanglový humus, což je surový humus vznikající ve vlhčích a chladnějších polohách. Vlivem toho můžeme třeba na dolomitech Rozsutce pozorovat čepice z rašeliníku, tedy prostředí pro měkkýše zcela nevhodné. Dalším příkladem mohou být půdy na čedičích, které v nižších polohách rovněž obsahují vápník, ve vyšších polohách ale převládá vliv klimatu, a tak třeba v Lužických horách na čedičích najdeme porosty kyselomilných borůvek.

Naopak na žule, která je opakem vápenců, co se týče úživnosti, a je pro měkkýše krajně nevhodným typem podkladu, mohou vznikat příznivější půdy v závislosti na jejím typu. Zatímco klasické hrubozrnné žuly tvořené ortoklasem, křemenem a biotitem vytvářejí hrubý písek, tzv. grus, který je pouze těžko využitelný měkkýši, na metamorfovaných granulitech bez viditelné struktury vznikají mnohem příznivější půdy, i když chemicky jde v zásadě o stejné horniny. Proto můžeme na granulitech Blanského lesa potkat vcelku bohatou malakofaunu, na rozdíl třeba od



žul našich severních Sudet, které jsou mnohde téměř prosté měkkýšů.

Půda už je vlastně hranicí geosféry a biosféry, nebylo by půdy bez působení biosféry, která může místy i zcela překlopit její příznivé nebo nepříznivé vlivy. Proto se příště podíváme na vegetační kryt geosféry jako živý domov pro měkkýše.

6 Pukliny čistých vápenců v Solvayově lomu v Českém krasu jsou vyplněny oranžově zbarvenými odvápněnými tropickými sedimenty. Taková stanovištní diverzita se projevuje i na výskytu měkkýšů, kteří podobně nevápnitě kapsy zcela míjejí. Snímky L. Juříčkové, pokud není uvedeno jinak

Hana Salmonová, Šárka Musilová, Eva Vlková

Sekundární metabolity mechovek a jejich biologická aktivita

Mechovky (Bryozoa, syn. Ectoprocta) jsou vodní bezobratlí živočichové patřící mezi prvoústé ze skupiny Lophotrochozoa (viz také Živa 2016, 3: LVI–LIX), kteří vytvářejí kolonie různých tvarů a velikostí. Osídlují různorodé vodní ekosystémy ve všech zeměpisných šířkách a hloubkách, slaných i sladkých vod. Jako přisedlé organismy založili životní strategii na produkci sekundárních metabolitů. Tyto organické látky jim slouží jako ochranný systém proti konkurenčním organismům, predátorům, parazitům a infekcím, nebo jako chemikálie pro vnitrodruhovou a mezidruhovou komunikaci.

S pojmem mechovky se čtenáři Živy mohli setkat již v příspěvku o výskytu nepůvodní bochnatky americké (*Pectinatella magnifica*) na našem území (2005, 4: 169–175). V zahraniční literatuře je lze najít také pod anglickým názvem moss animals, doslovným překladem z řeckého bryon (mech) a zoon (živočich), jejichž spojením získáme jméno kmene. Jde o velmi heterogenní skupinu bezobratlých, která v současnosti zahrnuje tři třídy, čtyři řády, 187 čeledí, 808 rodů a 5 869 známých druhů. Z tohoto množství se pouze malá část nachází na sladkovodních stanovištích, např. v České republice rody *Cristatella*, *Fredericella* nebo *Plumatella*.

Tito živočichové vytvářejí kolonie (zoaria) složené z identických, vzájemně propojených organismů (zoidů), připomínajících polypové stadium žahavců. Každý zoid je tvořen dvěma částmi – polypidem a cystidem. Polypidem se nazývá tělo jedince se všemi orgánovými soustavami. Je zcela zatažitelný a nese vířivý aparát (lofofor) se svazkem dutých pohyblivých vláken. Cystid představuje pevnou nepohyblivou část vytvářející oporu těla. V závislosti na druhu může být z organické hmoty, chitínový nebo vápenatý. Tvar kolonií je velice variabilní, od štíhlých rozvětvených tubulů, vláknitých struktur až po oválné útvary z gelového materiálu.

Všechny mechovky žijí v podstatě přisedle, kromě několika výjimek, např. rody *Cristatella* nebo *Pectinatella*, které mají schopnost mírného pohybu po substrátu.

Interakce s okolními organismy

Vodní ekosystémy obývané mechovkami bývají bohaté z hlediska četnosti organismů i druhové rozmanitosti. To platí zejména pro mořské prostředí, kde mechovky čelí mnoha predátorům a konkurenčním organismům. Kromě vápenatých nebo chitínových schránek některých druhů neoplývají žádnou mechanickou ochranou. Musely tedy vyvinout jinou strategii pro přežití – chemickou obranu. Ta je zprostředkována produkcí sekundárních metabolitů, jež nejsou přímo spojeny s růstem, vývojem nebo rozmnožováním a pro život jako takový jsou postradatelné. Často bývají produkovány jen za určitých podmínek, nebo v určité životní fázi, a poskytují specifické výhody.

Mnozí bezobratlí patří mezi významné producenty biologicky aktivních sekundárních metabolitů (např. seriál v Živě 2001, 1–6). Přestože studium mechovek zaujímá jen minoritní část publikací týkající se této problematiky, má velký potenciál. Z více než 5 000 recentních druhů bylo do r. 2010 studováno z hlediska produkce biologicky aktivních látek pouze 32, ty však poskytly na 200 různých sloučenin! Jejich chemická struktura je značně variabilní, od jednoduchých jedno- nebo dvouuhlíkatých až po komplexní makrocyclické sloučeniny. Jde především o steroidy, terpeny, deriváty mastných kyselin, alkaloidy a makrolidické laktony. Mechovkám tyto látky slouží jako obranný systém nejen proti konkurenčním organismům a predátorům, ale také proti parazitům a infekcím (o imunitě u bezobratlých, včetně