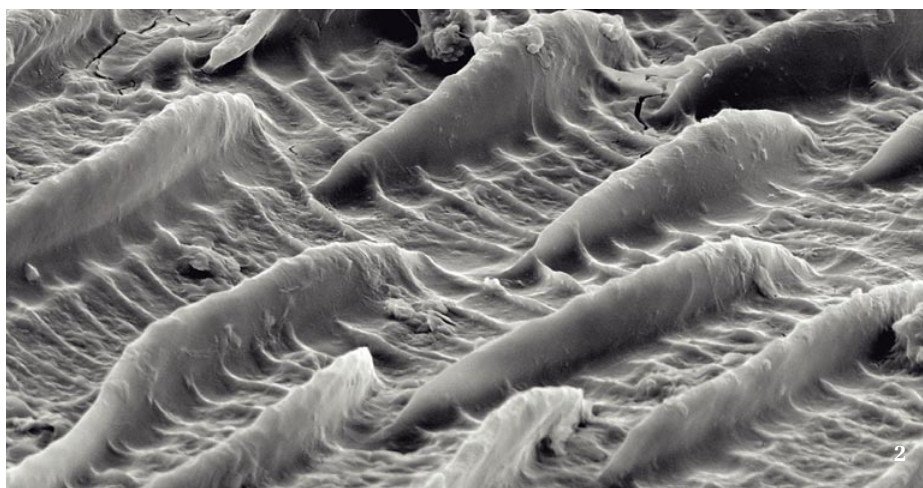


I běžné druhy plžů mohou překvapit – příběh vlahovek

Proč jsou jednotlivé druhy suchozemských plžů rozšířené tak, jak jsou? Jak dynamické jsou jejich areály? Abychom mohli na tyto otázky odpovědět, musíme nejdříve dobře znát druhovou i vnitrodruhovou rozmanitost a zároveň i fylogenetické vztahy mezi jednotlivými příbuznými druhy a jejich vnitrodruhovými liniemi. K tomu je třeba prozkoumat důkazy dokumentující minulé areály rozšíření a změny v jejich rozsahu. My jsme si pro takové studium vybrali středo-evropský rod vlahovka (*Monachoides*) z čeledi vlahovkovití (*Hygromiidae*) a zaměřili jsme se především na nejrozšířenější druh tohoto rodu, vlahovku narudlou (*M. incarnatus*).



Jde o hojného plže s nízcí kuželovitou ulitou o průměru ca 13 mm (obr. 1 a 4). Žije od Balkánu po jih Skandinávie, ale její výskyt je od východu i od západu omezen na střední Evropu. Vlahovka narudlá se velmi dobře přizpůsobila lidskému vlivu a je schopná osídlit i některá náhradní ruderalní stanoviště. Objevuje se běžně v kopřivíštích a jiných stinných a vlhkých porostech, kde se zdržuje v listovém opadu. Je to však primárně druh listnatých lesů a v kvartérní paleoekologii patří mezi významné indikátory lesa. Schránky vlahovek disponu-

1 Vlahovka narudlá – dříve *Monachoides incarnatus*, dnes *Perforatella incarnata*. Chorvatsko, Varaždin. Foto R. Coufal

2 Mikrostruktura na povrchu schránky vlahovky narudlé ve skenovacím elektronovém mikroskopu. Pod periostrakálními šupinkami se ukrývají ostrakální hrbolky. Žebra mezi šupinkami jsou periostrakální. Blíže v textu

jí specifickou povrchovou mikrostrukturou, která je viditelná nejen pod skenovacím elektronovým mikroskopem (obr. 2),

ale už i pod binokulární lupou (obr. na 3. str. obálky). Uvedený znak dělá z tohoto plže ideální druh pro paleoekologické studie, protože i malý střípek schránky stačí díky charakteristické povrchové mikrostruktuře k určení druhu, a tedy zároveň k indikaci přítomnosti lesního prostředí.

Taxonomické okénko

Máme-li se zabývat historickým vývojem rozšíření nějakého druhu, musíme si být nejprve jisti, kde všude se vyskytuje dnes a které populace k němu vlastně patří. Proto jsme začali taxonomickou revizí celého rodu vlahovka (*Monachoides*). Podle literatury měl zahrnovat 6 druhů: široce rozšířenou vlahovku narudlou, karpatského endemita v. karpatskou (*M. vicinus*), tři balkánské endemické druhy *M. fallax*, *M. taraensis* a *M. kosovoensis* a endemita z Banátu *M. bacescui* (tyto druhy nemají české názvy). Jenže po získání vzorků jedinců z velké části areálu výskytu celého rodu, provedení fylogenetických analýz a studiu anatomie pohlavního systému dnes víme, že *M. bacescui* je synonymem *M. incarnatus* a že uvedené tři balkánské druhy ve skutečnosti patří do rodu *Xerocampylaea*. Ten dokonce náleží do jiného tribu (Urticolini) než vlahovky (Perforatellini). V důsledku revize tak z původního rodu *Monachoides* zůstaly pouze druhy vlahovka narudlá a v. karpatská. Pomocí analýz tří genů (dvou mitochondriálních a jednoho jaderného) a morfologických charakteristik jsme ale navíc objevili nový druh, který žije pouze v Chorvatsku (obr. 3 a 6). Byl sice již dříve patrně popsán jako *Helix welebitana* (později *Monachoides incarnatus welebitanus*), ale jméno bylo pozapomenuto a typový materiál zničen při bombardování za druhé světové války. Jelikož byl typový materiál ztracen a původní popis nestačil k rozpoznání druhu, stanovili jsme neotyp. Nyní tedy lze bez dalších pochybností definovat tento dosud přehlížený druh (*M. welebitanus*) za platný.

Vyřazením několika druhů z rodu *Monachoides*, objevem neznámého druhu a synonymizací dalšího ale taxonomické změny u vlahovek neskončily. Fylogeneze rodu totiž ukázala, že mezi vlahovky patří i oba druhy tvořící rod dvojzubka (*Perforatella*). Jméno *Perforatella* je starší než *Monachoides*, a má tak podle pravidel zoologické nomenklatury prioritu. Z rodu *Monachoides* zůstalo proto jenom jméno, synonymizované dnes s rodem *Perforatella* (Adamcová a kol. 2024).

Jak již bylo zmíněno, rod *Perforatella* dosud zahrnoval dva druhy: dvojzubku lužní (*P. bidentata*, obr. 7), zejména ze střední a východní Evropy, vyskytující se od východní Francie až po severní Balkán, a dvojzubku karpatskou (*P. dibothrion*, obr. 8), která obývá výhradně Karpaty. Původní český název pro rod *Perforatella*, dvojzubka, odkazuje na přítomnost dvou zubů v ústí ulity. Najdeme je právě jen u dvou druhů doposud sem řazených, tři druhy původně z rodu *Monachoides* tyto zuby nemají. V rámci sjednocení českého názvosloví jsme proto ponechali jméno vlahovka a navrhli jeho použití i pro dva ozubené druhy. Odkazuje také na vazbu všech pěti druhů na vlhké prostředí listového opadu. Současné jsme upravili druhové jméno

pro *P. dibothrion* z původního karpatská na východní, jelikož jméno karpatská je již vyhrazeno pro *P. vicina* (obr. 5). *Perforatella welebitana* na území České republiky nežije, a tudíž není nutné přiřazovat tomuto druhu český název, přesto pro něj navrhuje jméno vlahovka chorvatská, což odpovídá jejímu výskytu.

Povrchové struktury jako určovací znak

Již při sběru vzorků v Chorvatsku jsme si všimli, že kromě běžně rozšířené vlahovky narudlé sbíráme i jedince, kteří vykazují určité morfologické odlišnosti. Jelikož jsme ale neviděli spolehlivé rozlišovací znaky, teprve analýza DNA jednoznačně potvrdila, že jde o samostatný druh, jehož nově ustanovený neotyp je nyní uložen v Národním muzeu v Praze.

I přesto, že analýza DNA poskytuje silná data pro rozlišování druhů, v praxi není použitelná pro rutinní určování většího množství materiálu. Rozhodli jsme se proto najít morfologické znaky, které by posloužily pro spolehlivé určení vlahovky chorvatské, zejména pro odlišení od v. narudlé. Oba druhy žijí často společně a na takových místech jsou morfologicky odlišitelné, ale lehce je můžeme zaměnit tam, kde se vyskytuje pouze jeden z nich. Zkoumali jsme různé znaky, ale jen jeden se ukázal být spolehlivý pro určování podle ulity. Je jím povrchová mikrostruktura schránky u vlahovky narudlé, v. chorvatské, v. karpatské a u mláďat v. lužní. Vlahovka narudlá (obr. 9), v. chorvatská (obr. 10) i v. karpatská (obr. 11) mají na povrchu schránky hrbolky, lišící se zejména svou hustotou, a také vytvářejí na povrchu šupinky. U vlahovky narudlé a v. chorvatské na ostrakální hrbolky navazuje výrazná periostrakální šupinka, která se vesměs zachovává i v dospělosti, ale u vlahovky karpatské hrbolky u dospělců pouze kopíruje tenká vrstva periostraka. Mezi šupinkami se tvoří jemná žebra. Hustota šupin a uspořádání žebér se u těchto druhů výrazně liší. Vlahovka karpatská šupinky a žebra v dospělosti ztrácí – ošoupou se a jsou přítomné pouze u mláďat. Navíc jsou poměrně daleko od sebe. U vlahovky narudlé je šupinek na jednotku plochy více a nej hustší pokrytí schránky má v. chorvatská. U obou se zachovávají i v dospělosti. Rozdíl v hustotě šupinek je vidět již pod optickým mikroskopem a výhodou je, že jejich husté uspořádání u vlahovky chorvatské vytváří sametový vzhled schránky, takže se tento znak dá částečně použít i v terénu. Další znaky pak vyžadují pitvu – kratší penis vlahovky chorvatské oproti délce penisu v. narudlé a tvar šípů lasky – vápnitých bodců, které se vytvářejí v šípovém vaku a slouží k přenosu hormonů zpomalujících degradaci přijatého spermatu uvnitř druhého jedince (obr. 12, Adamcová a kol. 2024). U vlahovek jsou v poměru k tělu velké. Vlahovka narudlá má šíp lasky spirálovitě zakroucený, na rozdíl od jen lehce zahnutého a nestočeného šípů u v. karpatské a v. chorvatské.

Odkud a kam se vlahovka šířila

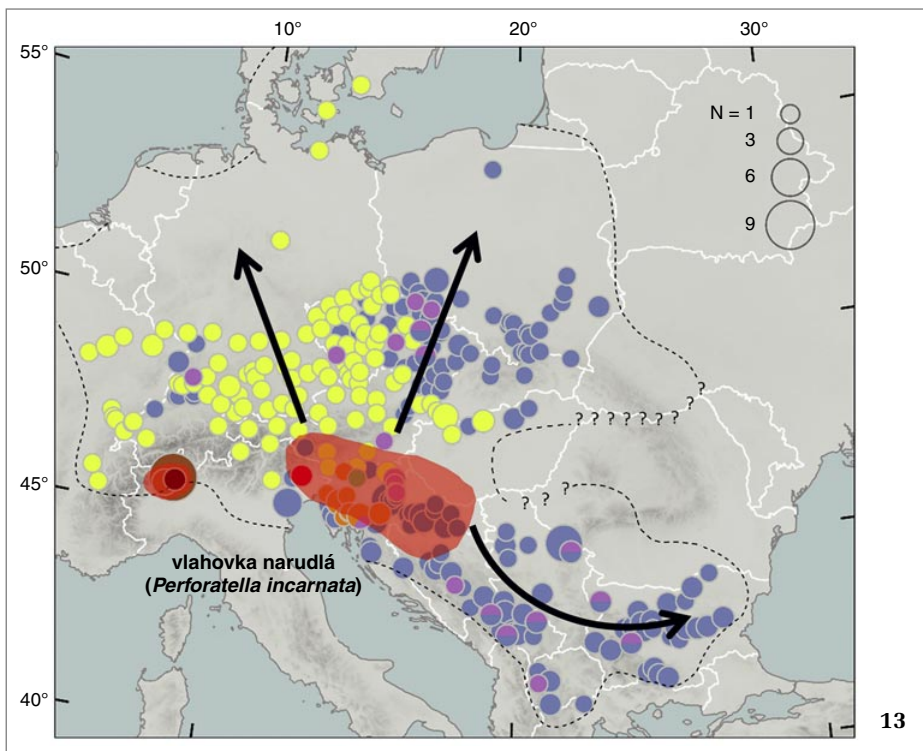
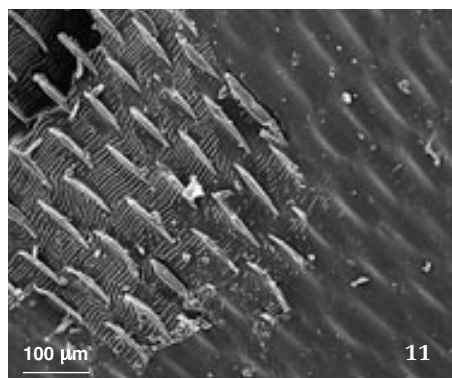
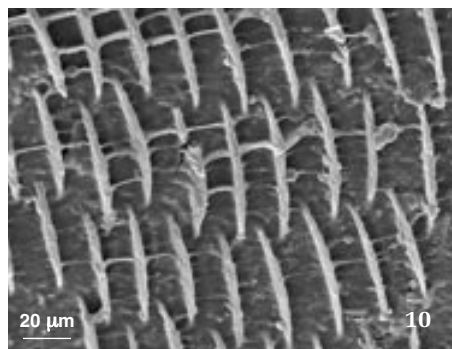
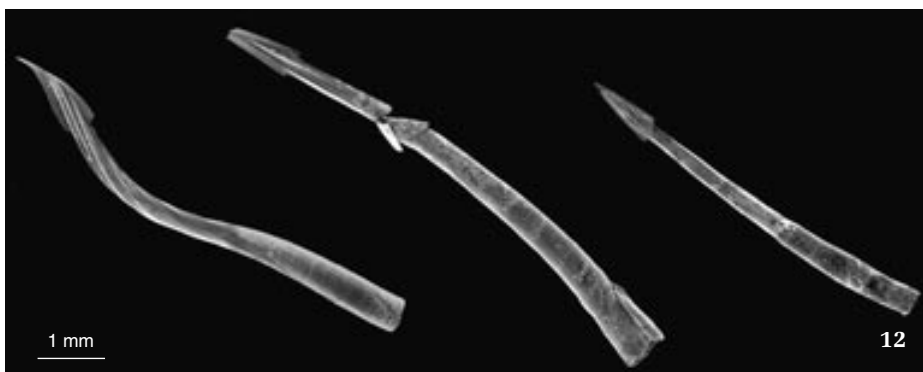
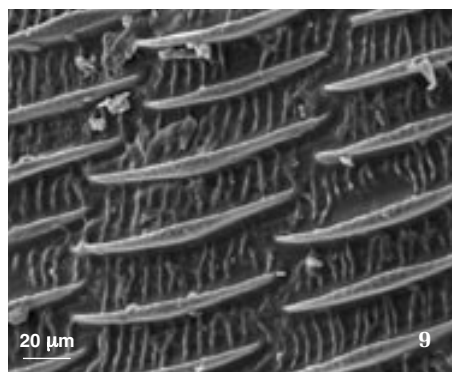
Zařazením druhů vlahovky narudlé, v. karpatské a v. chorvatské před námi rod *Perforatella* vyvstává jako skupina, která diverzifikovala ve střední Evropě (resp. na jejím jižním okraji), přičemž jen málo rodů plžů



má na tuto oblast tak silnou a jednoznačnou geografickou vazbu. To je jistě i důsledkem čtvrtohorních ledových dob, které přály spíše diverzifikaci v jižnějších částech Evropy.

Od počátku nás zajímalo, kde vlahovka narudlá přežila poslední ledovou dobu (viselský glaciál) a z jakého směru po oteplení kolonizovala střední Evropu. Pomocí fylogeografické analýzy sekvencí mitochondriální DNA, provedené současně i na dalších druzích suchozemských plžů ze skupiny Helicoidea – u hlemýždě zahradního (*Helix pomatia*) a papáskovky žíhané (*Caucasotachea vindobonensis*) – jsme lokalizovali glaciální refugia v pásu nízkých pohorí lemujících z jihu Panonskou pánev (Korábek a kol. 2023). Přímou u vlahovky narudlé výsledky analýz ukazují na glaciální refugia jižně od Alp (izolované refugium severozápadně Milána), v severním Chorvatsku a ve Slovinsku. Ačkoli vlahovka narudlá na jih zasahuje až do severního Řecka, dosti překvapivě kolonizovala Balkán od severu z těchto refugií (kromě italského), a to zřejmě až v poledové době (obr. 13). Obdobnou postglaciální expanzi směrem na jih sdílí i papáskovka žíhaná a částečně i hlemýžď zahradní. U středoevropských plžů byl takový typ kolonizace, tedy

3 Vlahovka chorvatská (*P. welebitana*). Chorvatsko, Švica. Foto R. Coufal
4 až 8 Rod vlahovka (*Perforatella*) v novém pojetí. Široce rozšířený druh vlahovka narudlá (*P. incarnata*, obr. 4), karpatský endemit v. karpatská (*P. vicina*, 5), nově definovaná v. chorvatská (*P. welebitana*, 6), žijící pouze na území Chorvatska, a dva druhy rozšířené severně od Balkánu – v. lužní (*P. bidentata*, 7) a v. východní (*P. dibothrion*, 8). Všechny druhy jsou vázány na vlhká lesní prostředí – některé silněji, např. v. karpatská, některé slaběji, kdy mohou obývat i náhradní ruderalní stanoviště (v. narudlá). Vlahovka lužní a v. východní mají



přítomné zuby na obústí. Měřítka 10 mm. Foto O. Korábek (obr. 7 a 8) **9 až 11** Šupinky a žebra (příčné vrásky) na povrchu schránky. Vlahovka narudlá (obr. 9) a v. chorvatská (10) mají více šupinek na jednotku plochy než v. karpatská (11, v pětkrát větším měřítku, než u ostatních druhů). Ta je navíc rychle ztrácí a zůstávají po nich pouze hladké hrbolky. Drobné rozdíly se zdají být i v uspořádání žebor: u v. narudlé (9) nedoléhají až ke stěně šupinky, u v. chorvatské (10) jsou napojená na bok šupinky. **12** Šípky lasky vlahovky narudlé (vlevo), v. chorvatské (uprostřed) a v. karpatské (vpravo). Snímky T. Adamcové, pokud není uvedeno jinak **13** Glaciální refugia (červeně) a směry postglaciální kolonizace (černé šípky) u vlahovky narudlé. Barevné body vyznačují lokality sběru vzorků, barvy reprezentují různé mitochondriální genetické linie v rámci druhu a velikost bodu odráží počet analyzovaných jedinců. Černá přerušovaná linie značí hranice současného areálu. Upraveno podle: O. Korábek a kol. (2023)

z glaciálních refugií položených na severní hranici Balkánu směrem na jih, zjištěn poprvé a je zcela unikátní (v případě rodu *Perforatella* dostupné důkazy vylučují existenci dalších glaciálních refugií na jihu

Balkánu). Nalezli jsme zde výjimku z obecného paradigmatu, pokládajícího oblast Balkánu za refugium s nepřerušovanou diverzifikací, z něhož pak byla střední a severní Evropa opakovaně rekolonizována po odeznění chladných fází klimatického cyklu.

Fylogenetické analýzy jsme navíc propojili s radiokarbonovým datováním fosilních nálezů. Vlahovku narudlou najdeme na území České republiky už v sedimentech z nejstaršího pleistocénu a poté se vyskytuje prakticky průběžně v sedimentech všech teplých meziledových dob až do současnosti. V jižní Evropě je minimum fosilních záznamů, ale ve střední Evropě jich máme hodně. Můžeme tedy dovodit, kdy se daný druh poprvé objevil ve střední Evropě po odeznění nejchladnější fáze poslední ledové doby a podle toho odhadnout rychlost jeho šíření (Korábek a kol. 2018). Podle radiokarbonového datování vlahovka narudlá rychle reagovala na klimatické změny a už na přelomu pozdního glaciálu a holocénu se rozšířila na území ČR a Slovenska. Doložili jsme nejstarší datované postglaciální výskyt vlahovek ve střední Evropě na území Moravského krasu z Holštejnské jeskyně: vlahovka narudlá – z období před 12 900 let, vlahovka karpatská – před až 13 900 let (Juříčková a kol. 2019). To je překvapivě brzy. Vzhledem ke vzdálenosti od refugií se vlahovka narudlá pravděpodobně šířila průměrnou rychlostí až

360 m za rok; u hlemýždě zahradního je odhad zhruba 300 m za rok. Ve skutečnosti se ale šíření spíše odehrávalo dálkovými výsadky (např. za pomoci ptáků) než souvislým šířením, ale tato hodnota udává, jaké průměrné rychlosti šíření mohou plži přirozeně dosahovat na dlouhé vzdálenosti.

Nyní tedy známe odpovědi na otázky, které jsme si na začátku výzkumu kladli. Znovu jsme definovali běžný rod našich lesních plžů vlahovek (nyní *Perforatella*), který se ukázal být zajímavým modelem pro studium dynamiky areálů suchozemských plžů. Nalezli jsme glaciální refugia vlahovky narudlé v oblasti dnešního Slovinska a severního Chorvatska a objasnili směry jejího šíření v poledové době. Probíhalo rychle a překvapivě nejen na sever, ale i na jih. Právě běžné, široce rozšířené druhy plžů mohou i v budoucnu pomáhat řešit otázky polohy glaciálních refugií a směrů šíření v poledové době, protože takové druhy můžeme snadno nasbírat v celém jejich areálu, který zahrnuje více možných oblastí refugií, a jako poměrně málo pohybliví živočichové dobře zachovávají genetické stopy dávných kolonizací.

Výzkum byl podpořen Grantovou agenturou Univerzity Karlovy (projekt č. 244120).

Použitou literaturu uvádíme na webové stránce Živa.