

Malakozoologův průvodce (makro)ekologii

O ekologii a biogeografii suchozemských plžů temperátních a boreálních oblastí toho víme v porovnání s jinými skupinami bezobratlých živočichů poměrně hodně. Míra poznání souvisí s jejich přiměřenou druhovou bohatostí v rámci evolučně vyhraněného taxonu (u nás 171 druhů v porovnání s více než 27 tisíci druhy hmyzu), a také s tradicí výzkumu a vžitou představou, že jde o výbornou modelovou skupinu pro studium rozmanitých témat. Tato představa se každopádně v mnohém opírá o reálné přednosti a unikátní vlastnosti měkkýšů obecně. Takovými vlastnostmi jsou malá pohyblivost (jak si ale ukážeme, věc poněkud ošidná), úzká vazba na konkrétní stanovištní podmínky s důrazem na několik málo limitujících faktorů, a zejména možnost velmi detailně sledovat jejich kvartérní historii. Poslední jmenovaný ukazatel z měkkýšů činí v rámci bezobratlých opravdu výjimečnou skupinu. Přestože dnešní fylogeografické metody umožňují dosáhnout k poznání mnoha dalších skupin, přímé a spolehlivé fosilní doklady jsou stále nenahraditelné.

Základní ekologické nároky – vápník a vlhkost

Úzká vazba měkkýšů na stanoviště bohatá vápníkem je v malakozoologických textech tradiční nutně klíší. Nikoho asi nepřekvapí, že živočich, který na „zádech“ nosí ulitu z uhlíčitane vápenatého, potřebuje dostatek vápníku na její stavbu. Opakovaně byl v desítkách studií prokázán pozitivní a často silný vztah mezi počtem druhů i silou jejich populací a množstvím dostupného vápníku. Je však nutné zdůraznit, že těsnou vazbu vykazují zejména suchozemští plži. U většiny vodních druhů tuto závislost nijak zřetelně nepozorujeme, případně bývá překryta vlivem jiných parametrů stanoviště. Plži mohou vápník získávat okusováním hornin bohatých na tento prvek (ale i kostí obratlovců a ulit svých příbuzných), nebo absorbovat z vegetace, přičemž platí, že hlavní zdroj představují rostliny obsahující vápník ve fyziologicky dostupné citrátové formě (citrát vápenatý). Z dřevin jsou to tzv. ušlechtilé listnáče (typicky jilm, lípa, javor, jasan), jejichž opad může způsobit zcela kontrastní chemismus substrátu oproti horninovému podloží. Klasickým případem je tzv. drolinový fenomén, kdy listový opad v okolí vzrostlých lip na osluněných balvanitých drolinách generuje podmínky vhodné pro silně vápnomilné druhy (obr. 1), jinak vázané výlučně na podmínky krasových oblastí (např. drobnička jižní – *Truncatellina australis*).

Situace však není tak jednoduchá a výjimky jsou o to zajímavější, oč jsou vzácnější. V eurasijské mimotropické malakofauně se téměř nesečkáme s acidofilními druhy plžů. Existuje relativně dost druhů schopných tolerovat podmínky poměrně málo vápnitých stanovišť, ale i ty dosahují optima svých ekologických nik na bazic-

kých stanovištích. Naopak druhy, které se bazickým stanovištím důsledně vyhýbají, spočítáme na prstech jedné ruky. Velmi ilustrativním příkladem je ostroústka drsná (*Columella aspera*), která obývá natolik kyselá stanoviště, že nejlepší metodou, jak ji nalézt, je smýkání nebo oklepávání keříků borůvek (Živa 2001, 1: 28–29). Dalšími kyselomilnými plži v naší fauně jsou reliktní vrkoč rašelinný (*Vertigo lilljeborgi*, viz Živa 2013, 2: 73–74) a vrkoč nordický (*V. ronneybensis*), známý u nás pouze z Knížecího stolce na jižní Šumavě. Ve spojitosti s potřebou vápníku pro tvorbu schránek nebo i obalů vajíček či aragonitového šípku lásky nás nápadná absence acidofilních plžů nezarazí. Ovšem až do chvíle, než se podíváme za velkou louží. Jeffrey C. Nekola z Nového Mexika (mimo chodem potomek jihočeského emigranta z druhé poloviny 19. stol.) nedávno upozornil, že severoamerická fauna acidofilními suchozemskými plži doslova překypuje. Až 15 % druhů fauny USA nalezneme pouze na silně kyselých stanovištích. Podle očekávání jde o drobné plže, kteří dokáží potřebný vápník získávat z vegetace, jež ho i na těchto stanovištích vždy v jisté míře obsahuje. Relativně vysoké zastoupení kyselomilných plžů známe také z mnoha tropických oblastí. Viděno z globální perspektivy je „naše“ malakofauna divná, nebo přesněji jednostranně ochuzená. Důvody nejsou triviální a přímočaré, ale když uvážíme podobnou situaci u cévnatých rostlin, nezbyvá než obvinít kvartérní historii. To by ale bylo na dlouhé povídání, a tak čtenář jistě promine, že bude pro tuto chvíli odkázán pouze na vlastní fantazii. Okrajově se o této problematice ještě zmíníme. Závěrem pro jistotu vraťme jazýček vah mírně nazpátek, protože i přes uvedené zajímavosti zůstává převaha vápno-

milných plžů a vyšší druhová bohatost vápnitých oblastí celosvětovým pravidlem.

Druhý faktor, který však proti vápníku není zdaleka tolik prozkoumán, je vlhkost stanoviště. Málo četné studie na toto téma navíc podávají rozdílné a někdy i protichůdné výsledky. Jedním z důvodů může být i to, že vlhkost bývá v čase výrazně rozkolísanější než obsah vápníku a limitující jsou pro výskyt plžů extrémní hodnoty, které není jednoduché zachytit a kvantifikovat. Obecně však platí, že plži preferují podmínky vlhkých stanovišť a druhů vysloveně suchomilných (xerofilních) žije v temperátních a boreálních zónách velice málo. Naopak mnoho druhů je vázáno na trvale vlhká a silně podmáčená stanoviště, přičemž často jde o velmi ohrožené až reliktní druhy z období pozdního glaciálu (např. několik druhů rodu vrkoč, blíže viz Živa 2012, 2: 73–74; 2013, 2: 73–74; 2013, 5: 238–239). Vzhledem k tomu, že suchozemští plži dýchají vzdušný kyslík, většina z nich není schopna snášet delší období s hladinou vody nad úroveň půdního povrchu. Některé druhy ale dokáží přeplavení účinně vzdorovat tím, že vylézají na vegetaci. Pro mnohé naše druhy to však znamená spíše dočasnou strategii úniku před krátkodobě zvýšenou vodní hladinou (obr. 2), pro jiné mohou být byliny a dřeviny místem trvalého pobytu v období stabilního podmáčení (např. vrkoč bažinný – *V. mouliisiana*). S plži šplhajícími do výšin vegetace i různých neživých objektů se můžeme setkat i v aridních a teplých oblastech, kde má toto chování ale zcela odlišný důvod. Unikají tak před vysokou teplotou povrchové vrstvy půdy v horkých částech roku. Toto chování lze běžně pozorovat i u nás v případě „suchomilek“ (obr. 3, a také Živa 2000, 1: 31) a nápadně je u mnoha mediteránních druhů, kde xerotolerantní a xerofilní plži tvoří podstatnou část místní malakofauny.

Plži samozřejmě reagují i na další faktory konkrétních prostředí, jako jsou různé fyzikálně-chemické vlastnosti substrátu, nebo přítomnost padlého dřeva v případě lesních stanovišť. Jejich vliv je však podstatně méně prozkoumaný nebo méně zobecnitelný z důvodu lokálního významu.

Migrační schopnosti a historická kontinuita

Když se řekne plž, nikdo si nepředstaví dynamické stvoření. Řčení táhnout se jako slimák pak vyjadřuje vše. Plži skutečně představují živočichy s velmi nízkou lokomocí, jejichž aktivní šíření se omezuje na vzdálenosti jednotek až desítek metrů za rok. Najdeme i druhy, které celý život setravají na ploše jednoho metru čtverečního. Takovým příkladem jsou např. ovsenky (rod *Chondrina*) žijící na povrchu osluněných vápencových skal (obr. 4; viz také Živa 2014, 2: 76–78). Míra aktivního šíření celkem očekávatelně roste s velikostí těla, takže relativně velká plamatka lesní (*Arianta arbustorum*) se za jeden rok může aktivně „přestěhovat“ i o celých 20 m. Plži tak mohou díky svým minimálním migračním schopnostem ukazovat na historickou kontinuitu určitých podmínek, které se na dané lokalitě souvisle zachovaly z doby, kdy stejné podmínky panovaly na rozlehlých plochách. Klasickým příkladem jsou

u nás pralesovitě jedlobukové porosty, které hostí druhy dnes velmi vzácné, známé pouze z několika lokalit/rezervací (např. řasnatka žebertoná – *Macrogaster latestriata*, viz Živa 2006, 1: 34 a 2011, 2: 77–78), a svým výskytem vázané na staré stromy a padlé rozkládající se kmeny. Jak ukazují fosilní doklady (např. Živa 2005, 4: 149–152 a 2013, 5: 238–239), ve srovnání se současností byly tyto druhy v naší krajině plošně hojně a rozšířené v době lesního optima holocénu (asi před 8–5 tisíci let). Šíření takových lesních plžů je extrémně pomalé až nemožné v krajině, kde vhodné podmínky existují pouze na malém počtu, často silně izolovaných lokalit. Není výjimkou, že jedinci těchto druhů za celý život neopustí konkrétní padlý kmen, nebo i nepatrné místo pod tlející kůrou, jak zjistil přímým pozorováním Tomasz Maltz z Polska u trojlaločky pyskaté (*Helicodonta obvolvata*). Plže tak můžeme s jistotou nadsázkou považovat za rostliny mezi živočichy, nebo za pomyslné paměťové buňky krajiny. Jenže ve všem je většinou nějaké „ale“.

Nízká schopnost šíření je vlastní zejména velkým, lesním a zvláště na padlé dřevo vázaným druhům. Plži, jako mnoho dalších sesilných a málo pohyblivých organismů, používají jiný a vysoce účinný způsob šíření – stopování neboli zoochorii. Pravidelně jim k migraci slouží dobře pohybliví tvorové (nejčastěji ptáci, ale také savci, včetně člověka). V případě vodních druhů tuto roli často přebírá i hmyz, jako jsou větší druhy vodních brouků a ploštic. Je celkem pochopitelné, že podobný způsob přepravy využívají zejména velikostně malé druhy a ty z exponovaných stanovišť. Přírodních dokladů, byť jde o náhodná pozorování, dnes máme docela hodně z mnoha míst a pro mnoho druhů (viz Živa 2012, 5: 244–245). Plži se mohou šířit exozoochorně, např. na povrchu různých obratlovců, ale dokonce endozoochorně. Nedávno se objevilo několik pozorování i přímých experimentů ukazujících, že průchod trávicím traktem pěvců dokáže přežít nezanedbatelný počet pozřených jedinců (viz následující článek na str. 253–254).

Tento výrazný rozdíl ve schopnosti a důležitosti pasivního šíření mezi drobnými a velkými plži se také odráží v ploše jejich areálů a míře změny druhové skladby se vzdáleností srovnávaných společenstev. Drobní plži mají většinou velké, často kontinentální areály. Naopak omezené rozšíření endemických parametrů je v naprosté většině případů vlastní velkým druhům. Vyjma rozdílů v migračních schopnostech posilují odlišnost biogeografie malých a velkých plžů další faktory. Jedním z nich je výskyt samooplodění, mnohem častější u malých plžů. I jediný náhodně zatoulaný jedinec, a nemusí být ani oplozený, tak má potenciál založit populaci na novém vhodném místě. Druhou skutečností je fyziologická tolerance, zejména vůči chladu. Teplotní minimum představuje pro plže hlavní limitující klimatický faktor jejich rozšíření. Experimentálně bylo zjištěno, že miniaturní druhy (velikostí 2–3 mm) výrazně lépe odolávají nízkým teplotám a jsou schopny přežít i déletrvajícím podchlazením. Vzhledem k jejich velikosti mají i mnohem menší nároky na vhodné úkryty pro



přečkání nepříznivých podmínek ve srovnání s velkými plži.

Pokroku nelze vzdorovat, tudíž ani velkým plžům dnes nemůžeme schopnost pasivního transportu docela upřít. Zálubu nalezli především v cestování na nákladních vozech, přívěsech a jiných dopravních prostředcích. S narůstající intenzitou mezinárodní přepravy zboží tak dochází i k přibývání plžích přistěhovalců v naší fauně. Přímo do hlavního města Prahy v posledních letech docestovali např. dva mediteránní „hlemýždi“ – hlemýžďík kroupenatý (*Cornu aspersum*) a hlemýžď balkánský (*Helix lucorum*). Bohužel rozvoj obchodu usnadňuje i šíření invazních druhů měkkýšů, jak ukazují dobře známé případy plzáků španělského (*Arion vulgaris*) nebo vodního mlže korbikuly asijské (*Corbicula fluminea*). Přesto je však zřejmé, že moderní dobou podmíněné dálkové přesuny velkých druhů plžů lze stále považovat za jevy spíše ojedinělé a v evolučním měřítku zatím bezvýznamné. Bez nadsázky proto můžeme na malé a velké plže nazírat jako na dvě biologicky vyhraněné skupiny. To se dokonce projevuje také v bimodálním rozložení velikosti těla středoevropských, ale i severoamerických plžů. Máme hodně druhů nepatrných rozměrů (ca 3 mm) a hodně druhů velkých (okolo 15 mm), kterých je z důvodu častého endemismu více. Naopak druhů s ulitou velkou okolo 5–6 mm existuje nepoměrně méně.

Výše uvedená fakta o teplotní toleranci odpovídají naprostě převaze drobných druhů u glaciálních společenstev (Živa 2010, 4: 146–149). Malé, klimatickým extrémům lépe odolávající druhy z řad výše uvedených vrkočů, zrnovek (*Pupilla*), údolníčků (*Vallonia*) a ostroústek tak dominovaly malakofauně chladných sprašových stepí, které navíc představovaly silně bazické prostředí. Velkých druhů se ve spraši nalézá pomálu, největším je již zmíněná plamatka lesní. Zajímavé je, že také na silně bazických pěnovcových slatinistích bylo zjištěno statisticky průkazně vyšší zastoupení malých druhů, než by odpovídalo

náhodnému výskytu studovaných druhů ve společenstvech. Časté svázání drobného těla a vyšších nároků na vápník tak lze připsat na vrub dlouhodobému selekčnímu tlaku bazických podmínek ledových dob. Malé druhy dokázaly lépe přežít klimaticky drsné podmínky sprašových stepí, které byly zároveň silně bazickým prostředím. Kvartérní historie měla i další výrazný vliv na formování ekologických nároků středoevropských plžů, jak si také ukážeme.

Predace a konkurence mezi plži a hnízdovitost druhové skladby

Již malakozoologové první poloviny 20. stol. vyslovili domněnku, že mezidruhová konkurence plžů je zanedbatelná a druhy mají spíše tendenci hromadit se na místech optimálních podmínek, než se vzájemně nahrazovat. Podobný názor přetrvává v moderní literatuře, i když od doby prvních studií se nakupilo více přímých i laboratorních dokladů predace mezi suchozemskými plži, někdy vedoucí až ke konkurenčnímu vyloučení méně zdatného druhu. Jako zcela klasický příklad zmíníme predací tlak sítočky lesklé (*Aegopinella nitidula*) na populace blyštivky rýhované (*Nesovitrea hammonis*). Zdánlivá obliba kyselých stanovišť u blyštivky je tak s největší pravděpodobností dána absencí na vápník náročnějších sítoček. V přírodě u blyštivky pozorujeme hojnější výskyt na kyselých místech, avšak občasná přítomnost na silně bazických lokalitách ukazuje na její širokou ekologickou valenci. V boreální oblasti, kam sítočky nezasahují, není preference kyselých míst u blyštivky již patrná. Uvedený trend zjevné absence blyštivky na bazických lokalitách se dokonce projevuje i v dynamice jejího výskytu v lesních společenstvech v průběhu holocénu. Ve fosilním záznamu pozorujeme hojný výskyt blyštivky z vrstev starého holocénu, naopak v optimu lesní malakofauny ve středním holocénu byla na týchž místech mnohem vzácnější. Právě v průběhu středního holocénu došlo k obohacení



2



3



4

1 Otevřené droliny v Českém středohoří obývají druhově bohatá společenstva plžů s řadou taxonů náročných na vápník.

2 Tento hlemýžď zahradní (*Helix pomatia*) byl pozorován na podzim v jednom z podunajských luhů přibližně 60 cm nad povrchem země. Povšimněte si blanitého „víčka“, které vzniká seschnutím slizu a slouží k připevnění na vegetaci a snížení odparu z povrchu těla.

3 Suchomilky i další příbuzné druhy s oblibou vylézají na vegetaci. Tento jev se stává častější směrem do oblastí teplého klimatu, kde představuje obranu před letální teplotou rozpáleného povrchu a svrchní vrstvy půdy. Snímek z Čenkovské stepi se suchorypkou rýhovanou (*Helicopsis striata*) na chvojníku dvouklasém (*Ephedra distachya*) představuje zhmotnění reliktnosti – oba druhy jsou ohrožené relikty glaciálních sprašových stepí.

4 Ovsenka karpatská (*Chondrina tatica*) na vápencových skalách kaňonu Hornádu ve Slovenském ráji je se svou skalou natolik těsně spjata, že její ulitu porůstá hned několik druhů lišejníků, takže dokonale splývá s povrchem. Lišejníky poskytují ovsence ochranu tím, že jí činí kryptickou, a ty rostoucí na skále kolem ní zároveň slouží jako potrava.

lesních společenstev o mnoho teplemilných druhů plžů, včetně sítovek.

Podobných případů konkurence mezi těmito živočichy je několik a vyšší koncentraci fakultativní malakofagie (kdy plži jsou pouze častou, ale ne jedinou součástí jídelníčku jiného plže, obr. 5) najdeme např. v čeledi zemouovití (*Zonitidae*), kam patří i sítovky. Jedna z nich s příznačným jménem sítočka dravá (*A. ressmanni*) byla nedávno zjištěna i v naší fauně (Živa 2008, 6: 265–266). Pro doplnění uvedme, že většina plžů jsou skutečně vegetariáni a zapřísažlých „masožroutů“ se u nás vyskytuje velice málo (např. sklovatky – *Daudebardia*). Nicméně v jiných geografických oblastech nejsou dravé nebo dokonce na jiné plže potravně úzce specializované druhy plžů vzácností. Např. ve Středozeří běžná oleacína dalmatská (*Poiretia cornea*) zanechává na ulitě své kořisti nezaměnitelné stopy (obr. 6).

Přes uvedené případy znamená obecně nízká míra predace mezi plži jednu z nutných podmínek existence jevu zvaného hnízdovitě uspořádání druhové skladby, které tak mimo jiné dokládá i zanedbatelný význam mezidruhové konkurence. Povězme si, k čemu v takové situaci dochází. Pokud jsou všechny taxony druhově chudších lokalit vždy přítomny na lokalitách s vyšším počtem druhů, mluvíme o dokonale zahnízděné (anglicky nested) druhové skladbě zkoumaných společenstev. Chudší lokality jsou tak vždy podmnožinami lokalit bohatších. Tento jev, popsáný u mnoha skupin organismů a vysvětlovatelný různými mechanismy (např. migrace druhů z pevniny na různě vzdálené ostrovy), byl u plžů poprvé popsán na příkladu aluviální malakofauny boreálních potoků ve Švédsku. Zjištění dokonce vedlo k formulování nové hypotézy objasňující vznik takto zahnízděných společenstev, a sice hnízdovitosti stanovištních podmínek. V tomto případě se druhy kumulují na lokalitách s optimálními podmínkami, což bylo doloženo i zvýšením populační hustoty jednotlivých druhů směrem k těmto lokalitám. Je tu však ještě jedna podmínka nutná pro vznik tohoto uspořádání, kterou jsme také prokázali na příkladu slatiništních měkkýšů. Všechny druhy musejí nacházet optimum své realizované niky ve stejných ekologických podmínkách. Jinými slovy, vracíme se zde k úvodnímu odstavci, kdy jsme si řekli, že většina plžů upřednostňuje bazická stanoviště a specialisté na podmícky stanovišť chudých vápníkem jsou v menšině. V eurasijské temperátní a boreální malakofauně představují kyselolimní plži opravdu raritu, nahromadění druhů na bazických místech je velmi nápadné. V boreální zóně Evropy, odkud byla hnízdovitost plžích společenstev nejdříve prokázána, panují díky horninové skladbě geologického podloží obecně kyselejší podmínky, takže vápník je silně limitujícím a nejdůležitějším faktorem pro výskyt jednotlivých druhů. Absence zmíněných dravých plžů pak nijak nenarušuje ideální stav kumulace druhů na bazických místech. Bystrého a hloubavého ekologa nejspíše napadlo, co tedy limituje početnost plžů, když to většinou očividně nejsou potravní zdroje (rostlinné potraviny bývá všude dost). Přesně nevíme, ale s největší pravděpodobností to bude predační tlak

jiných živočichů, hlavně hmyzu. Známe celou řadu skupin potravně úzce vázaných na měkkýše (např. několik čeledí brouků – *Coleoptera* a dvoukřídlých – *Diptera*).

Když už jsme se seznámili s konceptem hnízdovitosti, dodejme, že hnízdovitě uspořádání nejsou ve střední a západní Evropě pouze plži na konkrétních lokalitách, ale i celé jejich areály. Jak možná tušíte, rovněž tento fenomén lze vysvětlit kvartérním vývojem. Hnízdovitost areálů souvisí s existencí glaciálních refugií, která byla společná pro většinu lesních druhů neschopných přežít v drsných podmínkách pásu stepotundry. Tyto druhy se po skončení ledové doby lišily ve své schopnosti šířit se z jihu a jihovýchodu směrem na sever a severozápad. Zmíněná glaciální refugia, nacházející se v oblastech Pyrenejí, jižních a východních Alp a Karpat, v současnosti představují geografická centra areálů většiny evropských plžů, a jsou tedy oblastmi malakozoologicky nejbohatšími. Tato uspořádání narušují pouze glaciálně reliktní druhy plžů, které byly ve střední Evropě v době ledové plošně rozšířené a jejich holocenní areály se naopak soustřeďují do oblasti boreální zóny a případně středoevropských pohoří. Většina z nich patří do několikrát zmíněného rodu vrkoč, o němž si blíže povíme závěrem.

Latitudinální gradient druhové bohatosti a vrkočí

Pokles počtu druhů od rovníku k pólům je jeden z univerzálně platných projevů uspořádání biologické rozmanitosti na Zemi, který fascinoval již Ch. Darwina a nepřestává fascinovat biology dodnes. Existují více než tři desítky rozdílných vysvětlení, proč je tomu právě tak. Pravidlu se nicméně vzepřeli vrkočí, kteří oč jsou menší, o to více se o nich v poslední době mluví a píše. U vrkočů je totiž vztah počtu druhů a zeměpisné šířky přesně opačný. Všechny 16 v Evropě se vyskytujících druhů (s jedinou výjimkou, jak si povíme) nalezneme ve Skandinávii, některé pouze tam, a od severu na jih vrkočů trvale ubývá. U nás jich ještě máme 10 druhů, ale jižního okraje Alp dosahuje už pouze 6 druhů a jih Itálie se může pyšnit jen třemi. V Severní Americe, kde se nachází centrum druhové rozmanitosti rodu s více než 50 druhy, J. Nekola ukázal, že vrkočů (jak druhů,

tak jedinců) ve společenstvech plžů směrem na sever přímo úměrně přibývá. Úbytek počtu druhů a prakticky nulová výměna druhů směrem na jih nám ukazuje, že vrkoči představují výjimku i z Rapoportova pravidla, které říká, že areály různých organismů se směrem od rovníků zvětšují. Hned několik druhů vrkočů (obr. 7) totiž známe pouze z oblastí ležících za polárním kruhem severní polokoule a naopak zmíněné tři druhy z jihu Evropy nalezneme i ve Skandinávii. A protože ani výjimky nemusí platit ve všech případech, existuje mezi vrkoči druh, takřkajíc výjimka z výjimky, který výše uvedené porušuje. Vrkoč Heldův (*V. heldi*) je znám z relativně mála míst pouze ve střední Evropě, přesněji od Alp po sever Německa, s nakupením nálezů v rakouských a švýcarských Alpách. Jsou však důvodná podezření, že nejde o samostatný druh, ale pouze o jedince jiného druhu vrkoče, postižené parazitární kastrací. V takových případech, popsanych i u jiných plžů, dochází vlivem parazita (nejčastěji jde o motolice) k prodlouženému až neukončenému růstu schránky, často bez vytvoření obústí a případných struktur v ústí ulity. Pokud se u druhu takové struktury vyskytují, jako v případě vrkočů, jejich přítomnost je známkou dospělosti a zcela ukončeného růstu schránky. Víme ovšem i o druzích, např. většina zástupců čeledi zemounovití, kde ani v dospělosti není obústí nijak upraveno a v ústí se nevyskytují žádné zoubky, ztlustliny apod. Dospělce poznáme pouze podle velikosti a tvaru ulity (poslední závit bývá nápadně rozšířený). Zda je vrkoč Heldův samostatným druhem, nebo jen parazitovaným jedincem jiného druhu, by jistě pomohly zodpovědět molekulárně genetické metody.

Vraťme se však ke společným rysům rozšíření vrkočů, které s velkou pravděpodobností opět souvisí se zvýšenou schopností drobných plžů přečkávat nízké teploty i na nelesních stanovištích, jako je oblast severské tundry. Plži totiž obecně nejsou schopni syntetizovat účinné kryoprotektivní látky, dovolující zmrznutí bez následné smrti. Menší druhy mají výhodu díky nízkému objemu vody v těle, a tedy i menší pravděpodobnosti jejího zmrznutí. Proto se mohou vyskytovat v podmínkách velmi chladného klimatu, které panuje v současnosti ve vysokých zeměpisných šířkách nebo bylo v minulosti v chladných výkyvech kvartérní historie. Zcela nedořešena však zůstává příčina tohoto jevu a důvody omezení výskytu některých druhů plžů pouze na oblasti chladného klimatu. Na základě obecných ekologických nároků suchozemských plžů bychom čekali, že je najdeme i v teplejších oblastech. Nejsou to přitom jen vrkoči, ale i mnoho dalších druhů typických pro sprašová glaciální společenstva, jež dnes žijí v pohorích jižní Sibíře (viz Živa 2010, 3: 118–120). Při výzkumech v této oblasti bylo zjištěno, že jsou svým výskytem omezeny na vysokohorské oblasti chladného kontinentálního klimatu a přilehlé oblasti s průměrnou lednovou teplotou převyšující -18 °C již téměř neobývají. Pro příklad nemusíme chodit daleko, stačí se podívat na rozšíření naší vrásenky pomezí (*Discus ruderatus*) a změny jejího výskytu během



5



7

holocénu (např. Živa 2010, 4: 166–168). V současnosti tohoto plže najdeme pouze v horských oblastech, ojediněle pod 600 m n. m., kde ale obývá místa lokálně chladného klimatu, jako severně orientované svahy nebo zařezaná údolí navazující na horské masivy. Výjimku pak představují podchlazené droliny teplých oblastí (České středohoří a Podyjí), kde jsou takové výskyty pozůstatkem z relativně chladného počátku holocénu, kdy byla vrásenka pomezí hojná i v nižších polohách. Jaké příčiny tedy vedly k tomu, že jsou uvedené druhy zcela vázány na chladné oblasti? Logickým vysvětlením je konkurence a tlak konkurenčně zdatnějších druhů, které se s oteplením začaly šířit do míst, kde v chladných obdobích nežily. Vzhledem k nápadnému zvýšení počtu druhů plžů od konce ledové doby do období lesního optima holocénu, kdy se druhová bohatost lesních společenstev v průměru ztrojnásobila, je na místě uvažovat i o možném vlivu malakofagie mezi plži, jak jsme si popsali u blyštivky a sítočky. Podstatné mohlo být i šíření mnohých malakofágických druhů jiných skupin bezobratlých i obratlovců. Nezanedbatelný vliv, o kterém toho víme ještě méně, mohla mít změna půdních mikroorganismů. Je snadné si představit, že snůšky vajíček chladnomilných plžů jsou více náchylné na mikrobiální infekci patogenů, které se v oblastech s nízkými teplotami nevyskytují. Na druhé straně nesmíme podcenit ani hledisko adaptace těchto druhů na chladné podmínky vlivem selekčního tlaku a evoluční historie dlouhých období ledových dob. Nebyl by to první případ, kdy přítomnost podmínek, obecně považovaných za nepřiznivé, představuje podmínku zdárného vývoje určitého organismu. Např. pro



6

5 Nahoře je 4 mm široká ulita blyštivky rýhované (*Nesovitrea hammonis*) po útoku střevlika, který páčením kusadly vylámal shora podél švu ulity žlábek umožňující konzumaci plže zataženého dovnitř schránky. Ulita dole patří pouze 1,5 mm velké boděnce malinké (*Punctum pygmaeum*), jež naopak padla za oběť blyštivce rýhované, jak v přírodě pozoroval a tento dramatický souboj ukončil sebráním obou jedinců autor tohoto článku.

6 Typický otvor na ulitě kruhoústky lesní (*Pomatias elegans*) vzniklý následkem útoku dravé oleacíny dalmatské (*Poiretia cornea*). To, že byla kruhoústka skutečně sežrána, dokládá i přítomnost víčka v ústí ulity (dole, tentýž jedinec), jehož jinak účinná ochranná funkce není při útoku oleacíny nic platná. Ulita kruhoústky měří na délku okolo 15 mm, u podstatně větší oleacíny zhruba 45 mm.

7 Vrkoč polární (*Vertigo extima*) – drobný plž s cirkumpolárním rozšířením od Skandinávie až po Aljašku. V Evropě je hojnější v oblastech za polárním kruhem, a pouze tři izolované nálezy ze západního Švédska pocházejí z území po 63. rovnoběžku. Podél severojižního transektu západní Sibíři jsme tento druh našli až v zóně severské lesotundry nad 67. rovnoběžkou. Mezi vrkoči to je statný druh, s ulitou až 3 mm vysokou. Snímky M. Horská

různé lupenonohé koryše (*Branchiopoda*) je vyschnutí nebo vymrznutí snůšek vajíček nutností pro zdárný vývoj.

Jak se věci mají s chladnomilnými plži, je stále záhada a na vysvětlení si budeme muset ještě nějaký čas počkat. Stejně tak a snad možná mnohem víc si můžeme lámat hlavu, jaká síla dohnala některé plže k výskytu pouze na nevápnitých stanovištích. Jak vidno, přestože je ekologie suchozemských plžů skutečně dobře prozkoumána, mnohá témata stále vybízejí k úvahám a dalšímu bádání, a malakozoologové se tak nejspíše nudit nebudou.

Příspěvek vznikl díky finanční podpoře Ministerstva školství, mládeže a tělovýchovy ČR (MUNI/A/1456/2014) a Grantové agentury ČR (P505/11/0779, P504/11/0454).