

UNIVERZITA KARLOVA V PRAZE
PŘÍRODOVĚDECKÁ FAKULTA
KATEDRA ZOOLOGIE

Studijní program: zoologie



Mgr. Štěpánka Podroužková

Měkkýši v dynamickém prostředí říčních niv

**Molluscs in the dynamic environment of river
floodplains**

Disertační práce

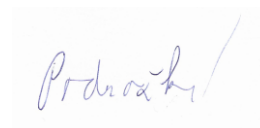
Školitelka: RNDr. Lucie Juříčková, Ph.D.

Praha, 2024

Prohlášení

Prohlašuji, že tato práce ani její podstatná část nebyla předložena k získání jiného nebo stejného akademického titulu, a že jsem uvedla všechny použité informační zdroje a literaturu. Práci jsem zpracovala samostatně ve spolupráci se spoluautory jednotlivých kapitol, moje zapojení ve výzkumu je vyjádřeno pořadím autorů zahrnutých publikací a rukopisu.

V Praze, dne 11. 11. 2024



Mgr. Štěpánka Podroužková

Poděkování

Za těch více než 10 let, kdy tato práce vznikala, se na ní podepsalo tolik lidí, kterým bych chtěla poděkovat!

V první řadě musím poděkovat své rodině: mamince a tatínkovi za veškerou podporu při mých dlouhých studiích – psychickou i materiální, a především za hlídání moje malé školky. Uhlídat ji není snadné, naštěstí mám spoustu tetiček, které si také zaslouží můj vděk za volný čas, který jsem, díky nim, mohla studiu věnovat. Za to děkuji svým skvělým sestrám Božence i Haničce a jejich partnerům a také švagrovým, Kačence a Verunce.

Nejsem schopná slovy vyjádřit, jak moc jsem vděčná svému muži. Je velmi bláhové se v jakékoli profesi porovnávat s hasičem. Přesto můj Honza dokázal spoustu let vytvářet dojem, že moje práce je ta důležitá a dát mi na ni prostor, čas i prostředky. Nejen, že hlídal děti a staral se o domácnost, ale také neváhal navléknout neopren a ve 4°C skočit do ledové vody a lovit šneky v řece.

Poděkovat bych chtěla i našim třem báječným potomkům, kteří, ač ve vyšším počtu, si zvládli omotat rodinu kolem prstu, takže o ně na hlídání byla skoro rvačka.

Všem mým šnekařským kolegům bych chtěla poděkovat za příjemnou atmosféru, která provází všechna naše setkání. Jitce Horáčkové díky nejen za letáček na nástěnce, který mě přivedl k malakozoologii, Alče Kocurkové díky za to, že se držíme na stejné lodi, Bernešce za entusiasmus, Ondrovi Korábkovi za realismus, a všem za pochopení a dodávání odvahy. Speciální poděkování věnuji Vojenu Ložkovi, který už si to, bohužel, nepřečte. Vzpomínám na naše inspirativní sedánky a rozjímání nad Českým krasem i vším jiným. Děkuji, že jsem Vás mohla zažít.

Zdenkovi Janovskému a Adamovi Čablovi děkuji za pomoc se statistickou stránkou článků, neb jak pravila má dobrá přítelkyně, v tomto směru jsem naprostá tupěna.

A když už jsme u té dobré přítelkyně, obrovský dík patří mé školitelce Luce Juříčkové, báječné ženě s mateřským a citlivým přístupem ke všem svým studentům. Děkuji za bezbřehou trpělivost, když jsem oznámila první, druhé a pak ještě třetí přerušení studia. Děkuji za to přátelské prostředí, které kolem sebe tvoříš i za všechny vědomosti, které nám s naprostou samozřejmostí předáváš.

Finančně byla tato práce podpořena grantovým projektem Grantové agentury Univerzity Karlovy (GAUK 810213) a Ministerstvem kultury České republiky (DKRVO 2019–2023/6.II.d, Národní muzeum, 00023272).

Obsah

Abstrakt.....	10
Abstract.....	15
Úvod.....	16
Část I. Proměny niv a jejich malakofauny v čase	20
Část II. Šíření měkkýšů v krajině prostřednictvím vodního toku.....	24
Část III. Potravní preference měkkýšů v nivách zasažených rostlinnými invazemi	30
Shrnutí.....	34
Literatura.....	35

Hlavní témata disertační práce a seznam souvisejících publikací

Část I. Vývoj nivní malakofauny a její změny v průběhu holocénu

Článek 1

Horáčková J., **Podroužková Š.** & Juříčková L., 2023: Holocene transformation of natural steppe into an agricultural landscape in the Polabí and Pojizeří Lowlands, Czech Republic, based on mollusc evidence. – *The Holocene*, – 34(1), 109–119.

Část II. Šíření měkkýšů v krajině prostřednictvím vodního toku

Článek 2

Podroužková Š., Čabla A. & Juříčková L., 2021: The use of flood debris in malacological research: a case study from the Loděnice, a stream in the Czech Republic. – *Archiv für Molluskenkunde*, 150(2): 133–146.

Článek 3

Horáčková J., **Podroužková Š.** & Juříčková L., 2015: River floodplains as habitat and bio-corridors for distribution of land snails: their past and present. – *Journal of Landscape Ecology*, 8(3): 23–39.

Článek 4

Podroužková Š., Ložek. V., Horáčková J. & Juříčková L., 2015: Měkkýši Národní přírodní rezervace Karlštejn v Českém krasu [Molluscs of the Karlštejn National Nature Reserve in the Bohemian Karst]. – *Malacologica Bohemoslovaca*, 14: 21–73.

Článek 5

Podroužková Š., Juříčková L., Hronová H., Beran L., Říhová D. & Ložek V., 2015: Měkkýši údolí horního a středního Kačáku [Molluscs of the upper and middle Kačák brook valley]. – *Malacologica Bohemoslovaca*, 14: 74–90.

Článek 6

Podroužková Š., Ložek V., Juříčková L., Horáčková J., Beran L. & Hlaváč J., 2020: Měkkýši Českého krasu. – *Příroda*, Praha, 40: 296 pp. ISBN 978-80-7620-042-5

Článek 7

Podroužková Š., Čabla A. & Juříčková L., 2024: Dispersal of land snails: Fow far can a snail be adrift?

Část III. Potravní preference měkkýšů v nivách zasažených rostlinnou invazí

Článek 8

Podroužková Š., Janovský Z., Juříčková L. & Horáčková J., 2015: Do snails eat exotic plant species invading river floodplains? – *Journal of Molluscan Studies*, 81(1): 139–146.



Obr. 1: Niva Berounky v CHKO Český kras z pohledu od Tetínského kostela. Foto Karel Horáček

Podíl na publikacích

Pod citacemi článků jsou uvedeny mé podíly na publikacích obsažených v disertační práci.

(Článek 1) Horáčková J., Podroužková Š. & Juříčková L., 2023: Holocene transformation of natural steppe into an agricultural landscape in the Polabí and Pojizeří Lowlands, Czech Republic, based on mollusc evidence. – The Holocene, –

Na této práci jsem se podílela tříděním fosilních vzorků měkkýšů a jejich determinací.



doc. RNDr. Lucie Juříčková, PhD.

(Článek 2) Podroužková Š., Čabla A. & Juříčková L., 2021: The use of flood debris in malacological research: a case study from the Loděnice, a stream in the Czech Republic. – Archiv für Molluskenkunde, 150(2): 133–146.

Na této publikaci jsem první a korespondenční autor a mám na ní hlavní podíl. Provedla jsem odběr všech vzorků v terénu a jejich zpracování, rozbor všech vzorků náplavů a determinaci většiny druhů, sepsala jsem a upravovala rukopis.



doc. RNDr. Lucie Juříčková, PhD.

(Článek 3) Horáčková J., Podroužková Š. & Juříčková L., 2015: River floodplains as habitat and bio-corridors for distribution of land snails: their past and present. – Journal of Landscape Ecology, 8(3): 23–39.

Na této práci jsem se podílela zpracováním náplavových vzorků řeky Ohře.

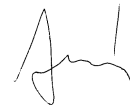


doc. RNDr. Lucie Juříčková, PhD.

(Článek 4) Podroužková Š., Ložek. V., Horáčková J. & Juříčková L., 2015: Měkkýši Národní přírodní rezervace Karlštejn v Českém krasu [Molluscs of the Karlštejn National Nature Reserve in the Bohemian Karst]. – Malacologica Bohemoslovaca, 14: 21–73.

Na této publikaci jsem hlavním a korespondenčním autorem a mám na ní hlavní podíl.

Revidovala jsem sběry Vojena Ložka, prováděla odběr a zpracování vzorků v terénu, determinaci druhů, sepisovala a upravovala rukopis.



doc. RNDr. Lucie Juříčková, PhD.

(Článek 5) Podroužková Š., Juříčková L., Hronová H., Beran L., Říhová D. & Ložek V., 2015: Měkkýši údolí horního a středního Kačáku [Molluscs of the upper and middle Kačák brook valley]. – Malacologica Bohemoslovaca, 14: 74–90.

Na této publikaci jsem hlavním a korespondenčním autorem a podílela jsem se na ni z velké části. Revidovala jsem sběry Vojena Ložka, prováděla odběr vzorků v terénu, sepisovala a upravovala rukopis.



doc. RNDr. Lucie Juříčková, PhD.

(Článek 6) Podroužková Š., Ložek V., Juříčková L., Horáčková J., Beran L. & Hlaváč J., 2020: Měkkýši Českého krasu. – Příroda, Praha, 40: 296 pp. ISBN 978-80-7620-042-5

Na této publikaci jsem hlavním a korespondenčním autorem a mám na ní hlavní podíl. Revidovala jsem sběry Vojena Ložka, prováděla literární rešerše, zpracovávala databázi a kromě dvou kapitol sepsala a upravovala celý rukopis.



doc. RNDr. Lucie Juříčková, PhD.

(Článek 7) Podroužková Š., Janovský Z., Juříčková L. & Horáčková J., 2015: Do snails eat exotic plant species invading river floodplains? – Journal of Molluscan Studies, 81(1): 139–146.

Na této publikaci jsem hlavním a korespondenčním autorem a mám na ní hlavní podíl. V terénu jsem se podílela na sběru plžů a rostlinného materiálu na laboratorní pokusy. Založila jsem a pečovala o chov plžů druhů *Succinea putris* a *Urticicola umbrosus*, prováděla a vyhodnocovala jsem potravní laboratorní experimenty. Také jsem sepisovala a upravovala rukopis.



doc. RNDr. Lucie Juříčková, PhD.

Abstrakt

Předložená práce se zabývá aspekty života měkkýšů v prostředí, které se neustále mění – říčních nivách. Hlavním činitelem zodpovědným za tuto proměnlivost je voda, přenášející materiál, organismy a vláhu. Bujné porosty podél řek jsou útočištěm rostlin i živočichů v dnešní fragmentované krajině, zároveň jsou však prvními místy, na kterých se projeví řada nežádoucích antropogenních vlivů. Poprvé se takové změny projevíly v období středního holocénu, s počátky zemědělství, kdy člověk začal přetvářet krajinu na ornou půdu. Otevřená zemědělská krajina je přirozeně mnohem náchylnější k erozním událostem. Tento jev jsme zdokumentovali v holocenním vývoji niv Labe a Jizery na měkkýších sukcesích.

Předpokládá se, že nivy svým specifickým prostředím představovaly cestu k šíření organismů podél toků z glaciálních refugií. Jedním ze způsobů, jak se mohly šířit je přímo vodním tokem. Jako příhodná cesta se nabízejí říční náplavy, akumulace materiálu, vznikající při zvýšení hladiny toků. Do těchto akumulací se dostávají i schránky měkkýšů, mnohdy s živými jedinci. Náplav je vodou splaven níže po toku a při opadnutí hladiny zanechán na břehu. Podle rozborů desítek vzorků náplavů nasbíraných podél potoka Kačáku v Českém krasu tento unikátní materiál obsahuje schránky měkkýšů všech ekologických skupin, převažují však lesní, mezofilní a vlhkomilné druhy. Plži stepí a skal se do toku dostanou spíše při prudkém přívalovém dešti než při pozvolném zvyšování hladiny. Z porovnání schránek z náplavů s podrobnými faunistickými daty z okolí příslušného toku vyplývá, že náplav shromažďuje malakofaunu z širšího okolí, nejen z nivy samotné. Při dlouhodobém studiu naplavených schránek poskytují obraz o vývoji krajiny podobně jako půdní profily, ovšem v měřítku několika let, ne tisíciletí. Terénní experimenty ukázaly, že k transportu vodními toky dochází postupnými skoky, od desítek metrů po maximálně 200–300 m.

Voda netransportuje pouze živočichy, ale také rostliny. Právě v nivách jsou velmi výrazným disturbačním jevem rostlinné invaze. Jejich vliv na měkkýší společenstva je často negativní, neplatí to však vždy. Potravní pokusy s pěti druhy nepůvodních rostlin prokázaly, že se měkkýši dokáží se změnou vypořádat a některé jim slouží jako potrava, jiné pravděpodobně jako úkryt.

Klíčová slova: plži, říční niva, říční koridor, náplav

Abstract

The presented work deals with aspects of the life of molluscs in a constantly changing environment – river floodplains. Water, which carries material, organisms, and moisture, is responsible for this variability. Alluvial vegetation along rivers provides a refuge for plants and animals in today's fragmented landscape. Still, at the same time, they are the first places where some undesirable anthropogenic influences manifest themselves. Such changes first appeared in the mid- Holocene period, with the beginnings of agriculture, when man began to transform the landscape into fields. Open agricultural landscapes are naturally much more susceptible to erosion events. Using several mollusc successions, we documented this phenomenon in the Holocene development of the Elbe and Jizera floodplains.

It is assumed that floodplains, with their specific environment, provided a route for spreading organisms along streams from glacial refugia. One of the ways they could spread is directly through the water. Flood deposit, the accumulation of material that occurs when the water level of streams rises, is a convenient way. Mollusc shells, often with live individuals, are also found in these accumulations. The deposit is floated downstream by water and left on the banks when the water level drops. According to analyses of dozens of flood-deposit samples collected along the Kačák stream in the Bohemian karst, this unique material contains shells of molluscs of all ecological groups, but forest, mesophilic and hygrophilous species predominate. Steppe and rock species are more likely to enter the stream during heavy torrential rain than when the water level gradually rises. A comparison of the alluvial deposits with detailed faunistic data from the vicinity of the relevant stream shows that the flood deposits collect malacofauna from the wider environment, not only from the floodplain itself. The long-term study of alluvial deposits provides a picture of landscape development similar to soil profiles, but on a scale of several years, not millennia. Field experiments have shown that transport through waterways occurs in gradual jumps, from tens of meters to a maximum of 200–300 m. Water not only transports animals but also plants. It is in floodplains that plant invasions are a very significant disturbing phenomenon. Their influence on mollusc communities is often negative, but this is not always the case. Feeding trials with five non-native plant species have shown that the molluscs can cope with the change, with some plants serving as food, and others probably providing shelter.

Key words: gastropods, floodplain, river corridor, flood debris

Úvod

Údolní nivy jsou důležitou součástí krajiny, jakési základní osy ovlivňující krajinný ráz (Obr. 1). Vyznačují se velkou dynamikou přírodních procesů (KŘÍŽEK 2007). Jejich definice však není jednoduchá, závisí na úhlu pohledu. Liší se, zvolíme-li botanický, geologický či literární pojem. Naším potřebám nejlépe vyhovuje pojetí nivy jako ekosystému, jak jej stanovil LOŽEK (2003): ploché údolní dno s charakteristickou vegetací a faunou utvářené a ovlivňované vodním tokem. Právě voda je důležitým faktorem, neboť způsobuje časté disturbance, přenáší materiál včetně živin, odpadků, ale i rostlin a živočichů. Především díky akumulaci živin jsou nivy místem, kde bují život i v místech jinak na druhy chudých. Příkladem může být kontrast mezi acidofilními společenstvy kvádrových pískovců Polomených hor a životem v nivách toku Pšovky stejně jako pozůstatky niv v dnešní zemědělské krajině (LOŽEK 2003). I přesto, že již od pravěku jsou ovlivňovány antropogenní činností, zůstávají významnými stanovišti měkkýší fauny, především vlhkomilných suchozemských plžů.

Zřejmě i díky tomu, že nivy představují dynamické prostředí a disturbance jsou zde na denním pořádku, disponují také schopností vracet se k původním poměrům. Například v povodí Berounky vznikají druhotné luhy, které jsou opětovně osídlovány nivními druhy plžů (LOŽEK 1997). To nás vedlo k otázce, jakým způsobem probíhá kolonizace takových nově vzniklých stanovišť živočichy s tak malou pohyblivostí? Podobně totiž mohlo probíhat šíření druhů z refugií i v nedávné minulosti, během klimatických změn v kvartéru.

Navzdory archetypu jednoho z nejpomalejších tvorů na světě, udivují plži svým rozšířením odnepaměti. Například na izolované ostrovy v oceánech se nemohli dostat vlastními silami, ale s pomocí někoho nebo něčeho pohyblivějšího. Jak popisují OŽGO ET AL. (2016), během silné bouře přežijí plži i transport slanou mořskou vodou z pobřeží severního Německa na nedaleké ostrovy v Baltském moři. Sladká voda je prostředím pro suchozemské živočichy mnohem méně agresivním a jak už bylo řečeno, v nivách voda neustále přenáší nejrůznější materiál, včetně plžů. Kromě nich však přenáší i jiné organismy. Například nepůvodní druhy rostlin. S nimi přichází další typ disturbance, kterým v současnosti nivní ekosystémy čelí – invaze nepůvodních druhů.

Pro obyvatele niv to může znamenat dramatickou změnu životních podmínek. Dopadem rostlinných invazí na měkkýší společenstva v nivách se zabývali HORÁČKOVÁ ET AL. (2014). Jejich složení závisí na druhu dominantní rostliny a dopady nemusí být nutně pouze negativní. Stále však zůstává řada otázek, například, jak se plži vyrovnávají se sníženou nabídkou potravy v monokulturních porostech invazních druhů.

Předložená disertační práce obsahuje osm publikací, které vznikly v průběhu bezmála deseti let. Výsledky jsou publikovány jako čtyři články v ISI časopisech. Zároveň vznikla řada publikací nezbytných jako podklad pro tuto práci. Kvalitní a podrobná znalost faunistiky vybraných území byla klíčová pro správné zhodnocení dat. Zároveň z důkladných rešerší vyšlo najevo, že v zájmovém území Českého krasu bylo v minulosti nasbíráno velké množství dat, ovšem značně roztržštěných. Výsledkem jsou 2 faunisticky zaměřené publikace, které vyšly v českých recenzovaných časopisech a jednou je rozsáhlá monografie o měkkýších v Českém krasu. Na uvedené publikace jsou odkazy na příslušných místech.

Středobodem této práce je proměnlivé prostředí údolních niv (Obr. 2) a reakce měkkýšů na tyto změny. Jedná se o velmi komplexní téma, které nelze ve své šíři obsáhnout v jedné disertační práci. Využili jsme tedy návaznost na předchozí průzkumy a zájmy malakologické skupiny na katedře zoologie. Částečně tato práce navazuje na disertační práci HORÁČKOVÉ (2015) (**Část I. a III.**) a pracuje s materiálem nasbíraným za dlouhá léta Vojenem Ložkem a dalšími malakozoology (**Část II.**). Vzhledem k charakteru nasbíraného materiálu a předchozích průzkumů jsme se zaměřili na následující cíle:

1. Popsat a porovnat dopad antropogenních vlivů na vývoj měkkýších společenstev vybraných říčních niv ve Středních Čechách v nejmladší minulosti.
2. Zanalyzovat obsah malakologické složky náplavového materiálu přenášeného vodou s cílem určit které druhy či ekologické skupiny jsou ovlivněny disturbačními událostmi (povodněmi a splachy) a mohou být přesunuty vodním tokem a také pomocí terénních experimentů určit, na jakou vzdálenost se takto mohou přesunout.
3. Testovat potravní preference plžů v nivách zasažených vybranými druhy invazních rostlin.



Obr. 2: Niva Kačáku neboli potoka Loděnice v CHKO Český kras. Při březích potoka se často ukládá náplavový materiál a vzhledem k přirozenosti dolního toku zde proběhly terénní experimenty. Foto Karel Horáček

Část I. Proměny niv a jejich malakofauny v čase

Prostředí říčních niv zaznamenalo výraznou vlnu zájmu z řad nejen přírodovědců po ničivých povodních v roce 2002. Tehdy se ve zvýšené míře začaly vyhledávat historické záznamy v kronikách, staré povodňové značky a sbírat data z měření hladin a průtoků (LOŽEK ET AL. 2004). Pro pochopení fungování niv a jejich pozice v dnešní kulturní krajině je však třeba prozkoumat delší časový úsek, než kam sahají kroniky. Vývoj nivních oblastí byl pravděpodobně dramatický od samých počátků. Nejstarší doklady, ze kterých lze alespoň v hrubých rysech zrekonstruovat podobu říční sítě naší země pocházejí z terciéru. V jeho mladší části (miocénu – 23–5,3 milionů let BP – before present) probíhaly intenzivní pohyby na regionálních zlomech, čímž docházelo k poklesu nebo výzdvihu celých rozsáhlých oblastí. Uspořádání říční sítě se několikrát podstatně přeskupilo. Vždyť například v prostoru dnešního dolního toku Berounky se nacházel jiný tok, proudící opačným směrem (CHLUPÁČ 2011).

Tak, jak známe naše řeky dnes, se uspořádaly během nejmladšího terciéru, pliocénu (5,33–2, 58 milionů let BP), a v kvartéru, především v pleistocénu (2,58 milionů let – 11,8 tisíce let BP). Zatímco ve spodním pleistocénu vytvářely řeky široká plochá údolí, od středního pleistocénu se začaly rychle zařezávat. Střídání teplých a studených období se na říčních korytech projevilo jako střídání období akumulace materiálu a období zahlubování až vznikly říční terasy (ZÁRUBA ET AL. 1977; LOŽEK ET AL. 2004). Současný vzhled včetně vegetačního pokryvu získaly nivy během druhé poloviny holocénu. Především s příchodem rolnictví (asi před 9 tisíci lety) se zvyšuje sedimentace splachem z odlesněných obdělávaných ploch (LOŽEK 1982). Tento proces však není všude stejnoměrný a studiem vývoje různých toků tak skládáme dohromady mozaiku proměn krajiny na našem území. Rekonstrukcí krajinných změn na základě sukcesí fosilních měkkýších společenstev ve střední Evropě se zabývá řada prací (CROMBÉ ET AL. 2019; GRANAI, S., & LIMONDIN-LOZOUET, N., 2014; JUŘIČKOVÁ ET AL. 2013; KAPPLER ET AL. 2018; SCARPONI, D., & KOWALEWSKI, M., 2007 nebo WARD ET AL. 2009). Naše práce se zaměřila na srovnání dvou těsně sousedících niv Polabí a Pojizeří. Obě se nacházejí v černozemní, tedy časně zemědělsky kolonizované oblasti nebo v jejím těsném sousedství (Horáčková et al. 2023, **Část I., Článek 1**),

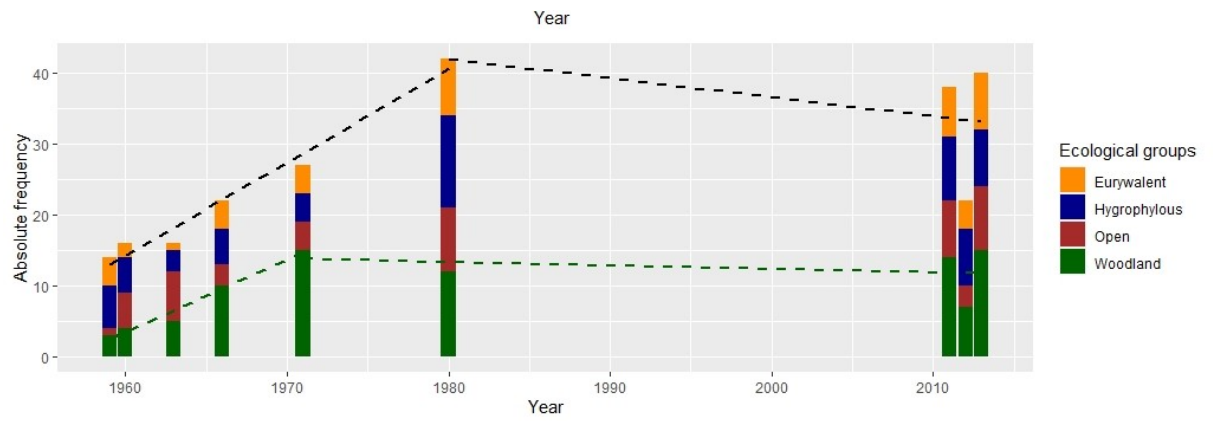
jejich klimatické podmínky jsou však odlišné. Polabí představuje teplejší a sušší krajinu, kdežto v Pojizeří je více srážek.

Zatímco o vývoji Polabí existují předchozí poznatky o vývoji zdejších niv (BŘÍZOVÁ 1998; LOŽEK 1952; PETR & NOVÁK, 2014 a další), niva Jizery je v naší práci zpracována poprvé. Z pylových analýz vyplývá, že břehy Labe byly v časném holocénu porostlé smíšenými lesy borovice a břízy a později hustými porosty vrby (NOVÁK & SÁDLO 2005). Nalezené druhy měkkýšů, např. *Vertigo angustior* nebo *Vallonia enniensis* však svými ekologickými nároky dokládají zachování otevřených plošek. V lesním prostředí by nepřežily. Zachované měkkýší sukcese v pozdějším období středního a pozdního holocénu rovněž rekonstrukci vegetace na základě pylových analýz neodpovídají. Z období klimatického optima je popsán výskyt jilmu, jasanu, lípy, lísky, dubu a dalších druhů (NOVÁK & SÁDLO 2005), tedy vegetační skladba, která je z hlediska měkkýšů příznivá a umožňuje plné rozvinutí lesních společenstev. Ta jsou však ve společenstvech z období po klimatickém optimu (přímo z tohoto období se schránky ve fosilním záznamu bohužel nedochovaly) v obou oblastech zastoupena jen minimálně, a naopak dominují druhy preferující otevřené biotopy (HORÁČKOVÁ ET AL. 2023, **Část I., Článek 1**). Z uvedeného samozřejmě nelze usuzovat, že se zde nevyskytovaly rozvinuté lesy, ovšem dokládá to lokální přetrvání otevřených biotopů i během klimatického optima, kdy se v podmínkách střední Evropy šířil les. A to pravděpodobně ve větší míře, než se dosud předpokládalo (ABRAHAM ET AL. 2016 stanovili podíl otevřených biotopů v Polabí na pouhých 9 %).

Jelikož z Polabí i blízkého Poohří je z období posledního Eemského interglaciálu doloženo lesní společenstvo s citlivými druhy jako *Petasina unidentata* nebo *Cochlodina orthostoma* (KOVANDA ET AL. 2005; LOŽEK & ŠIBRAVA 1968), které se v holocenních záznamech těchto oblastí již nevyskytují, předpokládáme, že toto ochuzení je charakteristické jen pro holocén. Příčinou je nejspíš celkově sušší podnebí oproti Eemskému interglaciálu i vliv zemědělských aktivit neolitického člověka, který jako nový faktor vstupuje do vývoje krajiny, zpočátku hlavně nivních oblastí. Svou činností zintenzivnil erozní činnost a vývoj niv se stal dramatictější a dynamičtější než dřív.

Velké erozní události ve vývoji řek střední Evropy byly popsány mnohokrát (CROMBÉ ET AL. 2019; KAPPLER ET AL. 2018; KOŁODYŃSKA-GAWRYSIAK ET AL. 2018; KÜHN ET AL. 2017; WARD ET AL. 2009; WOLF & FAUST 2013). Čím otevřenější krajina, tím více je k podobným událostem náchylná (WARD ET AL. 2009). Rovněž většina profilů z Pojizeří a Polabí je erozemi zasažena. V řadě případů došlo i k redepozici vrstev. S tím je třeba při studiu materiálu z takto nestálého prostředí počítat a ověřovat stáří vrstev radiokarbonovým datováním.

K rekonstrukci vývoje niv v perspektivě nejmladší geologické minulosti slouží rozbor fosilních měkkých společenstev. Chceme-li se zaměřit na podstatně kratší časový horizont, nabízí se využití materiálu deponovaného tokem i v současnosti. Díky dlouhodobému sledování oblasti údolí potoka Kačáku v Českém krasu se nám naskytla možnost studovat materiál náplavů tohoto potoka (blíže popsán v **Části II., Článek 2**) od padesátých let do současnosti. Obsah náplavu vypovídá o širší oblasti kolem toku, především však o nivní malakofauně, jejíž vývoj se rozbohem měkkých schránek v náplavu dá sledovat podobně jako v případě fosilních sukcesí. Ve vývoji přírody naší země v posledních desetiletích jsou zásadním předělem 50. léta, kdy došlo ke kolektivizaci zemědělských ploch, velkému odlesňování, rozorávání mezí a podobně. To vedlo k rapidnímu poklesu diverzity nejen měkkých. Na složení měkkých společenstev je patrný postupný návrat lužních lesů od 70. let, který trvá dodnes (Obr. 3). Vzhledem k tomu, že změny v krajině se často jako první projeví právě na stavu říčních niv (BROWN ET AL. 1997, BROWN 2009), studium podobného materiálu může vést k podchycení nových trendů ve vývoji přírodního prostředí.



Obr. 3: Nárůst počtu druhů měkkýšů náležejících k různým ekologickým skupinám v náplavech Kačáku u Hostimi od roku 1959 do roku 2013. Složení náplavů odráží vývoj krajiny v okolí toku. PODROUŽKOVÁ ET AL. 2021.

Část II. Šíření měkkýšů v krajině prostřednictvím vodního toku

„No facts seem to me so difficult as those connected with the dispersal of land Mollusca.“

(Charles Darwin, dopis pro J. J. Dana, 29. 9. 1856, Darwin Correspondence Database)

Suchozemští plži v živočišné říši opravdu nepředstavují zrovna pohyblivé, rychlostní závodníky. Nemají křídla, ani velký počet nohou, jen těžký domek na zádech. Přesto jsou to paradoxně úspěšní kolonizátoři, jak dokládá jejich výskyt na řadě izolovaných ostrovů, jako jsou Galapágy, Hawai nebo Madeira (HENDRICKS ET AL. 2019). Omezené schopnosti aktivního pohybu jdou podle AUBRY ET AL. (2003) ruku v ruce se schopnostmi využít transportu pasivního. A přesně to platí pro suchozemské plže. Dnes známe celou řadu možností pasivního transportu – na tělech některých savců, ptáků, hmyzu nebo dokonce na vlacích, letadlech a nákladních automobilech (FISCHER ET AL. 1996, GITTENBERGER 2012, GREEN ET AL. 2008, KAWAKAMI ET AL. 2008, PELTANOVÁ ET AL. 2012). Např. SIMONOVÁ ET AL. (2016) testovali schopnost plžů přežít v trávicím traktu ptáků a následnou možnost rozšířit se prostřednictvím těchto pohyblivějších obratlovců. Transport suchozemských plžů pomocí vodního média se v odborné literatuře skloňuje již od dob Darwina (DARWIN 1859, CZÓGLER & ROTARIGES 1938; DÖRGE ET AL. 1999; TENZER 2003). Vodní toky jsou také z éry biokoridorů populárních na přelomu tisíciletí (GALLÉ ET AL. 1995) jediným typem koridoru, u kterého se odborníci shodnou, že skutečně funguje (JUŘIČKOVÁ & LOŽEK 2012). Jak přesně ale transport vodním tokem probíhá, na jakou vzdálenost či které druhy jej mohou využít, na to už v literatuře tak snadno odpověď nenajdeme.

Pozorný přírodovědec si jistě při procházce podél řeky nebo potoka všimne materiálu nahromaděného v kupičkách na břehu. Nazýváme jej „náplav“ a kromě dnes všudypřítomných odpadků obsahuje také nejrůznější rostlinné zbytky – kůru, klacíky, semínka, ale především, schránky měkkýšů (ČEJKA 2000; JUŘIČKOVÁ & LOŽEK 2012; SHUMILOVA ET AL. 2019). A to často ve velkém množství (Obr. 4). Tento materiál, nashromážděný činností vodního toku, vyčištěný od anorganických částic, představuje velmi cenný zdroj informací, např. o výskytu

některých druhů, které jsou běžnými metodami těžko postihnuteľné (PODROUŽKOVÁ ET AL. 2021, **Část II., Článek 2**). Obsahem náplavů se zabývala celá řada malakozoologů (KOTULA 1882; JANDEČKA 1939; LUČIVJANSKA 1991; ČEJKA 2000; ALEXANDROWITZ 2002; ŠTEFFEK 2003; PODROUŽKOVÁ ET AL. 2021 - **Část II., Článek 2**), dovolím si použít citaci klasika české malakozoologie, Jaroslava PETRBOKA (1938), která dobře vystihuje přednosti náplavů: „Jak patrně, sběry povodňových náplavů přinášejí vždy tolik materiálu, že bychom se jej žádnou jinou sběrací metodou nedomohli.“



Obr. 4: Vodou vyříděný materiál náplavu obsahuje části rostlin a značné množství měkkýších schránek.

Foto: Štěpánka Podroužková.

Náplav se jako jeden z typů vzorků běžně využívá ve faunistických studiích. Má však potenciál k širšímu využití. BRIGGS ET AL. (1999) zmiňuje možný význam pro kvartérní výzkumy, DÖRGE ET AL. (1999) a HORÁČKOVÁ ET AL. (2015) (**Část II., Článek 3**) předpokládají, že prostřednictvím náplavů se plži mohou přesouvat a šířit na nová stanoviště. Při hodnocení obsahu náplavu však musíme být opatrní, protože se jedná spíše o tanatocenózu (tedy soubor schránek přesunutých vodou na jedno místo, z větší části až posmrtně) než skutečnou malakocenózu daného místa. Nevíme totiž, z jaké vzdálenosti jsou schránky shromážděny a jak daleko je voda odnesla. Přesto nám jejich rozbor poskytuje alespoň hrubý obraz toho, jaké druhy se mohou dostat do vodního koryta, a tudíž mohou být i transportovány. Ke správné interpretaci obsahu náplavů jsou ovšem nutná kvalitní faunistická data z povodí zkoumaného toku. Proto jsme pro naši studii vybrali oblast Českého krasu, kde od počátků malakozoologie v ČR probíhal sběr dat (ULIČNÝ 1892–1895) a existuje celá řada publikací věnovaná jak malakofauně jednotlivých částí Českého krasu (LOŽEK 1948; 1975; 1986; 1997; 2007; HLAVÁČ 2002; PFLEGER 2001;

KOCURKOVÁ 2012; HORÁČKOVÁ ET AL. 2014; PODROUŽKOVÁ ET AL. 2015a, **Část II., Článek 4**), tak i oblasti jako celku (LOŽEK 1946, 1974a). Z praktických důvodů vznikla potřeba dosavadní poznatky jednotně utřídit a spojit do jednoho celku. Proto vznikla rozsáhlá monografie o měkkýších Českého krasu (PODROUŽKOVÁ ET AL. 2020, **Část II, Článek 6**). Z množství nasbíraných dat a počtu lokalit je zřejmé, že se jedná pravděpodobně o jednu z nejprozkoumanějších oblastí v Evropě. Dalším důvodem, proč byla tato oblast vybrána, je častá tvorba náplavů na jednom z přítoků Berounky, Kačáku. Díky dlouhotrvajícímu zájmu malakozoologů o vápencovou oblast Českého krasu zde byly vzorky náplavů odebírány již od 50. let 20. století, takže k dispozici jsme měli unikátní materiál – osm historických vzorků z let 1950, 1951, 1959, 1960, 1963, 1966, 1971 a 1980 z blízkého okolí obce Hostim a dalších 15 vzorků z celého toku Kačáku nasbíraných mezi roky 2011–2013 (Obr. 3). Tyto vzorky náplavů byly doplněny o systematický sběr vzorků klasickými faunistickými metodami. Z porovnání vzorků náplavů a klasických faunistických metod vyplývá nárůst počtu druhů od pramene k ústí v obou typech vzorků, náplavy však vždy poskytují vyšší počet druhů měkkýšů než příslušný nivní vzorek. Obsah náplavů tedy poskytuje informace o malakofauně v širší oblasti, než je samotná niva i o různých typech stanovišť (viz zastoupení rozdílných ekologických skupin v náplavech, Obr. 5). Ta však jsou ovlivněna disturbancí odlišně, obvykle v závislosti na roční době. Zatímco jarní náplavy vznikají zvýšením hladiny toků postupným táním sněhu a vytrvalými dešti během této části roku, letní náplav vzniká při prudkých průtržích během bouřek a přívalových dešťů. Porovnání obsahu jarního a letního náplavu z údolí Kačáku nasvědčuje tomu, že pozvolné jarní události ovlivňují stanoviště lesních a nivních plžů, kdežto náhlé přívaly spláchnou spíše plže z otevřených skalních biotopů, kteří se jinak do vodního toku dostanou zřídka.



Obr. 5: Počet schránek příslušejících k jednotlivým ekologickým skupinám v jarních a letních náplavech. Největší podíl na jaře mají lesní druhy (zeleně), nejméně jsou zastoupeny druhy otevřených stanovišť, zvláště ze skupiny 6 (červeně). Do ekologické skupiny 5 jsou řazeny kromě suchomilnějších druhů i druhy otevřených biotopů, které žijí na vlhkých loukách kolem toků – *Vallonia costata*, *Vallonia pulchella* nebo *Vertigo pygmaea* a její zastoupení tak zvyšují. Druhy stepí a skal (světle žlutá) se v náplavech vyskytují jen zřídka. Druhou nejpočetněji zastoupenou skupinou jsou mezofilní druhy (hnědá) a po nich následují vlhkomilné druhy a hygrofilní (modrá), které sice žijí v bezprostřední blízkosti toků, ale díky tomu mohou mít přizpůsobení k životu s kolísavou vodní hladinou. V případě prudkého letního splachu početně naprosto převažují druhy otevřených biotopů, doplněné druhy bez výrazných nároků na prostředí. Lesní ani vlhkomilné druhy zde nenajdeme. Ekologické skupiny a jejich označení podle Ložek (1964) a Juříčková et al. (2014): 1 - striktně lesní, 2 - převážně lesní, 3 - vlhkomilné lesní druhy, 4 – druhy stepí a skal, 5 – druhy otevřených stanovišť, 6 teplomilné a suchomilné druhy, 7 - euryvalentní, 8 - vlhkomilné a 9 silně hydrofilní druhy. Orig. Štěpánka Podroužková.

O transportu měkkýšů vodním tokem svědčí občasné nálezy význačných druhů v náplavech vzdálených od nejbližšího výskytu i několik kilometrů (ČEJKA 2000). Například *Perforatella bidentata* představuje v Českém krasu vzácný druh s pouhými čtyřmi lokalitami. Jednou z nich je rokle Černidla nad potokem Kačákem (PODROUŽKOVÁ ET AL. 2020, **Část II., Článek 6**). Schránka tohoto měkkýše byla nalezena v náplavu pod Hostimí vzdáleném od této izolované lokality přes tři kilometry (PODROUŽKOVÁ ET AL. 2021, **Část II., Článek 2**). Hojněji se vyskytuje na území Křivoklátska výše po toku Berounky, odkud byla s největší pravděpodobností splavena na českokrasové lokality v nivě Berounky. Podobně se na horním toku Kačáku našla schránka endemické závořnatky *Bulgarica nitidosa*, která se nejbližší vyskytuje ve čtyři kilometry vzdáleném CHKO Křivoklátsko (PODROUŽKOVÁ ET AL. 2015b, **Část II., Článek 5**). Jedná se však o spíše náhodné nálezy. Na jakou vzdálenost vodní tok plže přeneše, bylo na základě takových

výjimečných nálezů pouze odhadováno. Terénní experimenty ke zjištění této skutečnosti tedy logicky vyústily v jeden z cílů této práce. K jeho uskutečnění bylo třeba nasbírat velké množství schránek plžů takové velikosti, aby bylo možné je v toku zpětně nalézt. Při výběru modelových druhů nás tedy limitovala dostatečná velikost a také dostatečná abundance prázdných schránek. K lepšímu rozpoznání ulit ve vodě posloužil výrazný sprej, větším oříškem bylo napodobit tělo živých plžů. Schránky bylo třeba vyplnit tak, aby v ulitě zůstal vzduch, jako u plicního vaku plžů. Nejlepší variantou se ukázala být dětská plastelína, která netvrdne, a navíc se mírně roztahuje,



Obr. 6: Ulity hlemýždě a páskovky připravené pro terénní experiment. Po několika neúspěšných pokusech s modelářskou a samotvrdnoucí hmotou se jako nejlepší varianta osvědčila dětská plastelína. Foto Štěpánka Podroužková.

takže z ulit nevypadávala ven (Obr. 6 a 7). Takto vybavené schránky na základě našich experimentů urazí jen několik desítek metrů, než jsou zachyceny společně s dalším materiálem přirozenou překážkou v toku, či přistanou u břehu. Kumulace materiálu na podobných místech napomáhá plžům udržet se nad hladinou, případně vylézt z toku na břeh. Za mírnějšího průtoku vody byla většina schránek zachycena ve vzdálenosti 200–250 m, za zvýšeného stavu dosáhly dvojnásobné vzdálenosti. Zpětně bylo sice zachyceno mnohem méně schránek a úmrtnost plžů v divočejší vodě bude větší, ovšem pro úspěšné osídlení nových lokalit není velký počet jedinců třeba. Dokazují to dálkové výsadky některých plžů prostřednictvím ptáků, kteří jistě nepřenášejí desítky jedinců najednou. Zjištěná vzdálenost je v souladu s výsledky KORÁBKA ET AL. (2018), kteří určili rychlost šíření plže *Helix pomatia* z glaciálních refugií na 330–200 m za rok. Šíření prostřednictvím vodních toků tedy probíhá po malých krůčcích nebo, lépe řečeno, skocích.



Obr. 7: Příprava schránek k terénním pokusům. Foto Štěpánka Podroužková.

Část III. Potravní preference měkkýšů v nivách zasažených rostlinnými invazemi

Většina suchozemských plžů jsou herbivoři a právě těch se týká část této práce. Jejich výběr potravy je poměrně široký, patrně v důsledku pomalého pohybu a výdeje energie spojené s tvorbou slizu a schránky (DENNY 1980). Volba potravy však přece jen má nějaká omezení. Řídí se charakteristikami rostlin, jako jsou chemické složení, textura povrchu nebo stáří rostliny. Například traviny, ač snadno dosažitelné, do jídelníčku plžů nepatří (GRIME ET AL. 1968). Důvodem je pravděpodobně vysoký obsah krystalků křemíku (CHEVALIER ET AL. 2001). Naopak listový opad ušlechtilých stromů (lip, jilmů, javorů, jasanu) obsahující citrátově vázaný vápník představuje snadno stravitelnou potravu (WÄREBORN 1969).

Říční nivy uprostřed dnešní zemědělsky využívané a fragmentované krajiny představují nejen lineární koridor k šíření organismů (HORÁČKOVÁ ET AL. 2015, **Část II., Článek 3**), ale také útočiště pro vlhkomilné a na živiny náročné druhy. Na plochách, které jsou často zaplavovány, přicházejí s vodou i živiny a vegetace zde přímo bují. Z pohledu měkkýšů je to prostřený stůl. Bohužel, častým problémem našich niv jsou rostlinné invaze, kdy nepůvodní druh rostliny místy zcela vytlačí původní vegetaci. Z hostiny se tak stává pouhý talíř o jednom chodu. Rostlinné invaze jsou celosvětovou hrozbou týkající se všech kontinentů, ostrovů, dokonce i oceánů (KOLAR & LODGE 2001). Z rostlin, které invadují nivy na území naší republiky, zařadili například netýkavku žláznatou *Impatiens glandulifera* v Británii mezi 20 nejnebezpečnějších invazních druhů (BEERLING ET AL. 1994), křídlatky rodu *Falopia* zase podle GISD („Global Invasive Species Database“) patří ke stovce nejinvazivnějších druhů na světě (LFT, 2004). V důsledku dramatických změn porostu se mění také měkkýší společenstva a abundance jednotlivých druhů. Existuje celá řada studií věnujících se dopadu rostlinných invazí na měkkýší společenstva (HEDGE & KRIWOKEN 2000; LENZ ET AL. 2003; KENNEDY ET AL. 2005; KAPPES ET AL. 2007; GERBER ET AL. 2008; STOLL ET AL. 2012; RUCKLI ET AL. 2013; etc.). Většina výsledků potvrzuje pokles počtu druhů i jedinců, existují však výjimky. Například v porostu netýkavky *Impatiens glandulifera* ve smíšeném lese na severu Švýcarska počet druhů měkkýšů i počet jedinců vzrostl (RUCKLI ET AL.

2013). Podle HORÁČKOVÉ ET AL. (2014) v porostech hybridní křídlatky *Fallopia x bohemica* dokonce vzrostlo zastoupení citlivých lesních druhů *Macrogastra pumila* a *Vertigo pusilla*.



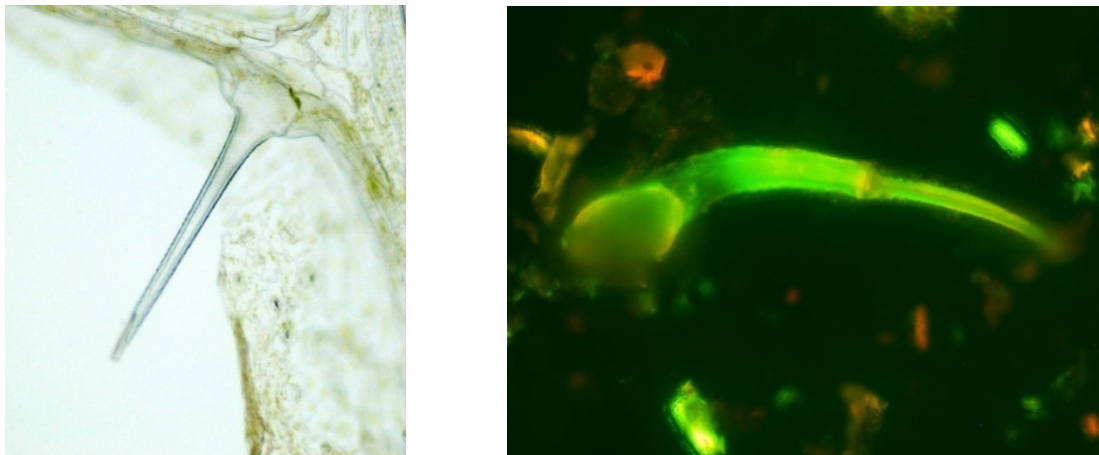
Obr. 8: Vlhkomilní plži šplhají po vysokých porostech nepůvodních rostlin, v tomto případě po netýkavce žláznaté. Foto Lucie Juříčková.

Některé druhy měkkýšů (např. naše modelové druhy *Succinea putris* a *Urticicola umbrosus*, Obr. 8) je možné velmi často nalézt, jak šplhají vysoko v porostech invazních druhů rostlin. Vzhledem k předpokladu, že se u měkkýšů vyvinula potravní strategie generalistů v důsledku minimalizace značných energetických nákladů na pohyb při vyhledávání potravy, napadlo nás, jestli na invazní rostliny šplhají právě kvůli potravě. Žádný jiný zdroj totiž často není nablízku.

Porovnání konzumace listů vybraných invazních rostlin a běžně se vyskytující původní kopřivy dvoudomé ve výběrových potravních testech je ve shodě s předchozími výzkumy – rozkládající se listy byly konzumovány více než čerstvé (MASON 1970; RICHARDSON 1975; CARTER ET AL. 1979; SPEISER & ROWELL – RAHIER 1991; HÄGELE & RAHIER 2001). Každý druh rostliny byl však spásán v odlišné míře pravděpodobně v závislosti na vlastnostech daného druhu (PODROUŽKOVÁ ET AL. 2015, **Část III., Článek 8**). Různé rostliny se totiž vůči spásání brání různými prostředky, které můžeme rozdělit do dvou skupin, na chemické a fyzikální. Zatímco netýkavka žláznatá (*Impatiens glandulifera*) a křídlatky (*Fallopia japonica*, *F. sachalinensis* a *F. x bohemica*) obsahují hlavně chemické obranné látky ve formě fenolů (TŘÍSKA ET AL. 2013, VRCHOTOVÁ ET AL. 2007), slunečnice topinambur (*Helianthus tuberosus*) a kopřiva dvoudomá (*Urtica dioica*) mají na povrchu listů drobné chloupky (Obr. 9), v případě kopřivy naplněné žahavým sekretem (PULLIN & GILBERT 1989; KAYS & NOTTINGHAM 2007). Chloupky neboli

trichomy a jejich funkce při obraně rostlin proti herbivorům byla zkoumána mnohokrát (DIRZO 1980; PULLIN & GILBERT 1989; WESTERBERGH & NYBERG 1995; HANLEY & LAMONT 2002; TRAW & DAWSON 2002, GONG, B., & ZHANG, G. 2014; WATI ET AL. 2023) a podle dosavadních výsledků mají podstatný vliv na velké herbivory, ale hmyz ani měkkýše neodrazují. Ostatně při analýze trusu plžů byly právě trichomy nalézány jako jedna z jasně rozlišitelných struktur (ŠEVČÍKOVÁ 2011, obr. 9), dokládajících, že jsou plži schopni je pozřít a oba druhy rostlin se v našich testech ukázaly jako nejkonzumovanější, zvláště jejich rozkládající se listy.

Ochranné sekundární metabolity analýzou trusu nezobrazíme, víme však, že s rozkladem listu dochází také k rozkladu těchto látek a rostlina se tak stává stravitelnější. Navíc během rozkladu se na listech vyskytují bakterie, houby či částičky půdy, které mohou herbivorům pomáhat s trávením potravy (HÄGELE & RAHIER 2001). Zvláště netýkavka byla v rozkládajícím se stavu konzumována více než v čerstvém. Křídlatky *F. japonica* a *F. x bohemica* nebyly požírány v podstatě vůbec, nezávisle na stavu rostliny. Důvodem může být vysoký obsah ligninu (AGUILERA ET AL. 2010), který brání rozkladu rostlinného materiálu. Obdobných výsledků dosáhli v nejnovější studii také BAUR ET AL. (2024).



Obr. 9: Trichomy kopřivy (*Urtica dioica*, vlevo) a topinamburu (*Helianthus tuberosus*, vpravo, fluorescenční barvivo) v trusu jantarky obecné (*Succinea putris*). Foto Štěpánka Podroužková.

Nízká konzumace čerstvých listů invazních rostlin znamená, že šplhání plžů po jejích vysokých lodyhách má jiný důvod. Zda jde o obranu proti půdním parazitům, adaptaci na pravidelné zaplavování nívních ekosystémů nebo jde o jinou příčinu, je námětem na další výzkum.

Shrnutí

Říční nivy představují jakési tepny v krajině. Život v nich je velmi specifický, protože jsou prostředím extrémně proměnlivým. Rozborem fosilních měkkýších sukcesí z niv Labe a Jizery jsme zjistili, že v této raně osídlené oblasti přetrvaly právě v nivách prvky otevřené krajiny i během klimatického optima. Navíc s rostoucím zemědělským využitím okolí toku zde došlo k řadě erozních událostí, které potvrzují obraz nivy jako velmi nestálého prostředí.

Voda jako hlavní původce změn mnoho odnáší a přenáší. Dešťovými splachy a zvyšováním hladiny se do toku dostávají prázdné schránky i živí měkkýši, kteří jsou vodou spolu s rostlinným materiálem dopravováni níže po proudu. Přitom se nejedná pouze o plže z bezprostředního okolí toku. Srovnáním obsahu vzorků náplavů a podrobných faunistických dat příslušného toku jsme došli k závěru, že do vody se dostávají i plži ze svahů nad vodou. Terénní experimenty se schránkami vhozenými do proudu ukazují, že se takto přímo vodním tokem mohou plži šířit na malé vzdálenosti, po desítkách metrů, maximálně 200–300 m.

Proudovým koridorem se nešíří pouze živočichové, ale i rostliny. To je zjevné zvláště u invazních druhů, které vytváří kolem vodních toků často mohutné porosty. Skladba vegetace se invazemi úplně změní a tím i životní prostor nivních plžů. Společenstva v porostech invazních rostlin jsou zpravidla ochuzená, ale není tomu tak vždy. Navíc někteří plži se tu vyskytují ve velkých počtech. Potravně preferenčními testy jsme zjistili, že zatímco slunečnice topinambur slouží plžům jako zdroj potravy, jiné invazní druhy (křídlatky, netýkavka žláznatá) takto využívány nejsou. Přítomnost plžů v invazních porostech tedy má i jiné vysvětlení. Zda šplhají na vysoké rostliny, aby se vyhnuli zvýšené vodní hladině, nebo aby unikli predaci či parazitaci, jsou potenciální témata pro další výzkum života plžů v neklidném prostředí říčních niv.

Literatura

- ABRAHAM V., KUNEŠ P., PETR L. ET AL., 2016: A pollen-based quantitative reconstruction of the Holocene vegetation updates a perspective on the natural vegetation in the Czech Republic and Slovakia. – *Preslia*, 88: 409–434.
- AGUILERA A. G., ALPERT P., DUKES J. S., & HARRINGTON R., 2010: Impacts of the invasive plant *Fallopia japonica* (Houtt.) on plant communities and ecosystem processes. – *Biological Invasions*, 12, 1243–1252.
- ALEXANDROWITZ W.P., 2002: Molluscs thanatocoenoses in flood deposits of the Beskid Mały Range and Foothills (Western Carpathians, Poland). Bulletin of the Polish Academy of Sciences, – *Earth Sciences*, 50 (1).
- AUBRY S., LABAUNE C., MAGNIN F., ROCHE P. & KISS L. 2006: Active and passive dispersal of an invading land snail in Mediterranean France. – *Journal of Animal Ecology*, 802–813.
- BAUR B., BAUR A., STOLL P., & RUSTERHOLZ H. P., 2024: Gastropod grazing on fresh and senescent leaves of non-native invasive plants *Reynoutria japonica* and *Impatiens glandulifera*. – *Acta Oecologica*, 123, 103995.
- BRIGGS D.J., GILBERTSON D.D. & HARRIS A.L., 1999: Molluscan Taphonomy in a Braided River Environment and Its Implications for Studies of Quaternary Cold-Stage River Deposits. – *Journal of Biogeography*, 17: 623–637.
- BROWN A.G., 2009: Colluvial and alluvial response to land use change in Midland England: an integrated geoarchaeological approach. – *Geomorphology*, 108: 92–106.
- BROWN A.G., HARPER D. & PETERKEN G.F., 1997: European floodplain forests: structure, functioning and management. – *Global Ecology and Biogeography*, 6: 169–178.
- BŘÍZOVÁ E., 1998: Změny rostlinných ekosystémů v nivě Labe během pozdního glaciálu a holocénu (pylová analýza). – *Zprávy České botanické společnosti*, 34: 169–178.
- CARTER, M.A., JEFFERY, R.C.V. & WILLIAMSON, P., 1979: Food overlap in co-existing populations of the land snails *Cepea nemoralis* (L.) and *Cepea hortensis* (Müll). – *Biological Journal of the Linnæan Society*, 11, 169–176.
- CHEVALIER L., DESBUQUOIS CH., LE LANNIC J. & CHARRIER M., 2001: *Poaceae* in the natural diet of the snail *Helix aspersa* Müller (Gastropoda, Pulmonata). – *C.R. Acad. Sci. Paris, Sciences de la vie/ Life Sciences*, 324, 979–987.
- CROMBÉ P., STORME A, CRUZ F. ET AL., 2019: Early Holocene slope erosion in the Scheldt basin (Belgium): Naturally and/or human induced? – *Geomorphology*, 337: 79–93.
- ČEJKA, T., 2000: Analýza náplavov Dunaja pri Bratislave v oblasti slovensko-rakúskej hranice z malakozoologického hľadiska. – *Folia faunistica Slovaca*, 5, 73–80.
- DARWIN C. 1859: O vzniku druhů přírodním výběrem. – *Academia Praha 2007*, 579 pp. From the original: DARWIN C. 1859. On the origin of species, 1859. Routledge.

- DENNY M., 1980: Locomotion: the cost of gastropod crawling. – *Science*, 208, 1288–1290.
- DIRZO, R., 1980: Experimental studies on slug-plant interactions: I. The acceptability of thirty plant species to slug *Agriolimax carunae*. – *The Journal of Ecology*, 68, 981–998.
- DÖRGE N., WALTHER C., BEINLICH B. & PLACHTER H., 1999: The significance of passive transport for dispersal in terrestrial snails (Gastropoda, Pulmonata). *Zeitschrift für Ökologie und Naturschutz*, 8: 1–10.
- FISHER S.F., POSCHLOD P. & BEINLICH B. 1996: Experimental studies on the dispersal of plants and animals on sheep in calcareous grasslands. – *Journal of Applied Ecology*, 33: 1206–1222.
- GALLÉ L., MARGÓCZI K., KOVÁCS É., GYÖRFFY G., KÖRMÖCZI L. & NÉMETH L., 1995: River valleys: Are they ecological corridors? – *Tiscia* 29: 53–58.
- GERBER E., KREBS CH., MURRELL C., MORETTI M., ROCKLIN R. & SCHAFFNER U., 2008: Exotic invasive knotweeds (*Fallopia* spp.) negatively affect native plant and invertebrate assemblages in European riparian habitats. – *Biological Conservation*, 141, 646–654.
- GITTENBERGER, E., 2012: Long-distance dispersal of molluscs: 'Their distribution at first perplexed me much'. – *Journal of Biogeography*, 39(1).
- GONG B., & ZHANG G., 2014: Interactions between plants and herbivores: a review of plant defense. – *Acta Ecologica Sinica*, 34(6), 325–336.
- GRANAI S. & LIMONDIN-LOZOUET N., 2014: Contribution of two malacological successions from the Seine floodplain (France) in the reconstruction of the Holocene palaeoenvironmental history of northwest and central Europe: vegetation cover and human impact. – *Journal of archaeological science*, 52, 468–482.
- GREEN A. J., JENKINS K. M., BELL D., MORRIS P. J., & KINGSFORD R. T., 2008: The potential role of waterbirds in dispersing invertebrates and plants in arid Australia. – *Freshwater Biology*, 53(2), 380–392.
- GRIME J.P., MACPHERSON-STEWART S.F. & DEARMAN R.S., 1968: An investigation of leaf palatability using the snail *Cepaea nemoralis* L. – *Journal of Ecology*, 56, 405–420.
- HÄGELE B.F. & RAHIER M., 2001: Determinants of seasonal feeding of the generalist snail *Arianta arbustorum* at six sites dominated by Senecioneae. – *Oecologia*, 128, 228–236.
- HANLEY M. E. & LAMONT B. B., 2002: Relationships between physical and chemical attributes of congeneric seedlings: how important is seedling defence? – *Functional Ecology*, 16, 216–222.
- HEDGE P. & KRIWOKEN L.K. 2000: Evidence for effects of *Spartina anglica* invasion on benthic macrofauna in Little Swanport estuary, Tasmania. – *Austral Ecology*, 25: 150v159.

- HENDRIKS K.P., ALCIATORE G., SCHILTHUIZEN M. & ETIENNE R.S. 2019: Phylogeography of Bornean land snails suggests long-distance dispersal as a cause of endemism. – *Journal of Biogeography*, 46(5):932–944.
- HLAVÁČ J., 2002: Malakofauna Koněpruské oblasti (Český kras) – lesní, stepní a druhotná stanoviště. – *Český kras*, 28: 4–8.
- HORÁČKOVÁ J., LOŽEK V. & JUŘIČKOVÁ L., 2014: Měkkýši národní přírodní rezervace Koda v Českém krasu. – *Bohemia centralis*, Praha, 32: 189–211.
- HORÁČKOVÁ J., JUŘIČKOVÁ L., ŠIZLING A. L., JAROŠÍK V. & PYŠEK P., 2014: Invasiveness Does Not Predict Impact: Response of Native Land Snail Communities to Plant Invasions in Riparian Habitats. – *PLoS ONE*, 9(9): e108296.
- HORÁČKOVÁ J., PODROUŽKOVÁ Š. & JUŘIČKOVÁ L., 2015: River floodplains as habitat and bio-corridors for distribution of land snails: their past and present. – *Journal of Landscape Ecology*, 8(3): 23–39.
- CHLUPÁČ I. (ed.), 2002: Geologická minulost České republiky. – *Academia*, Praha, 436 pp. ISBN 80-200-0914-0.
- JANDEČKA F., 1939: Jarní náplavy středolabské. – *Časopis Národního Muzea, Řada Přírodovědná*, Praha, 113: 97–103.
- JUŘIČKOVÁ L., HORÁČKOVÁ J., LOŽEK V. ET AL., 2013: Impoverishment of recent floodplain forest mollusc fauna in the lower Ohře River (Czech Republic) as a result of prehistoric human impact. – *Boreas*, 42: n/a–946.
- KAPPES H., LAY R. & TOPP W., 2007: Changes in different trophic levels of litter-dwelling macrofauna associated with giant knotweed invasion. – *Ecosystems*, 10, 734–744.
- KAPPLER C., KAISER K., TANSKI P. ET AL., 2018: Stratigraphy and age of colluvial deposits indicating Late Holocene soil erosion in northeastern Germany. – *CATENA*, 170: 224–245.
- KAWAKAMI K., WADA S., & CHIBA S., 2008: Possible dispersal of land snails by birds. – *Ornithological Science*, 7(2), 167–171.
- KAYS S.J. & NOTTINGHAM S.F. 2007: Biology and chemistry of Jerusalem artichoke: *Helianthus tuberosus* L. – *CRC press*, New York.
- KENNEDY T.A., FINLAY J.C., HOBBIIE S.E., 2005: Eradication of invasive *Tamarix ramosissima* along a desert stream increases native fish density. – *Ecological Applications*, 15: 2072–2083.
- KOCURKOVÁ A. 2012: Sukcese měkkýších společenstev v lomech Českého krasu. – Diplomová práce, *Univerzita Karlova v Praze, Přírodovědecká fakulta*, 59 pp
- KOLAR, C. S. & LODGE, D. M., 2001: Progress in invasion biology: predicting invaders. – *Trends in Ecology and Evolution*, 16, 199–204.

- KOŁODYŃSKA-GAWRYSIAK R., POESEN J. & GAWRYSIAK L., 2018: Assessment of long-term Holocene soil erosion rates in Polish loess areas using sedimentary archives from closed depressions. – *Earth Surface Processes and Landforms*, 43: 978–1000.
- KORÁBEK O., PETRUSEK A. & JUŘIČKOVÁ L. 2018: Glacial refugia and postglacial spread of an iconic large European land snail, *Helix pomatia* (Pulmonata: Helicidae). – *Biological Journal of the Linnean Society*, 123(1): 218–234.
- KOTULA B., 1882: Wykaz mięczaków zebranych w okolicach Przemyśla, tudzież w dorzeczu górnego Strwiąza i Sanu. – *Spraw. Kom. Fizjogr.*, PAU, 16: 100–129.
- KOVANDA J., HORÁČEK I. & SYMONOVÁ R., 2005: Pátek, Levousy and Chlumčany – important fossiliferous mid-Pleistocene localities on the right bank of the Ohře River between Louny and Libochovice. – *Malacologica Bohemoslovaca*, 3: 149–172
- KŘÍŽEK M., 2007: Údolní niva jako geomorfologický fenomén. In: LANGHAMMER J. (ed.), 2007: – *Povodně a změny v krajině. Praha: Univerzita Karlova*, 350 pp.
- KÜHN P., LEHNDORFF E. & FUCHS M., 2017: Lateglacial to Holocene pedogenesis and formation of colluvial deposits in a loess landscape of Central Europe (Wetterau, Germany). – *CATENA*, 154: 118–135.
- LA FOUNDATION TOTAL, 2004: Global invasive species database, One hundred of the world's worst invasive alien species. (<http://www.lssg.org/database/species/search.asp?st=100ss&fr=1&sts=>)
- LENZ T.I., MOYLE-CROFT J.L., FACELLI J.M., 2003: Direct and indirect effects of exotic annual grasses on species composition of a South Australian grassland. – *Austral Ecology*, 28: 23–32.
- LOŽEK V., 1946: Malakozoologický průzkum středočeské vápencové oblasti. – *Časopis Národního muzea*, 115, 1–2: 73–82.
- LOŽEK V., 1948: Příspěvek k ekologii plže *Chondrina avenacea* Bruguière v Čes. krasu. – *Hortus Sanitatis*, 1, 2: 146–148.
- LOŽEK V., 1952: Výzkum ložiska sladkovodní křídly u Malého Újezda na Mělnicku. – *Antropozoikum*, 2: 29–50.
- LOŽEK V., 1974: Měkkýši Českého krasu z hlediska ochrany přírody. – *Bohemia centralis*, 3: 163–174.
- LOŽEK V., 1975: Nálezy skelnatky *Oxychilus draparnaudi* (Beck) na přirozených stanovištích v Českém krasu. – *Časopis Národního muzea*, 142 (1973), 1–4: 118.
- LOŽEK V., 1982: Otázky ochrany našich niv a luhů ve světle jejich vývoje. – *Památky a příroda*, 7, 8: 494–500.
- LOŽEK V., 1986: Doplnky a poznámky k malakofauně Českého krasu. – *Bohemia centralis*, 15: 143–145.
- LOŽEK V., 1997: Návrat luhů k Berounce a Vltavě. – *ZOPOP-Z (Ročenka)*, 18: 42–45.

- LOŽEK V., 2003: Povodně a život nivy. – *Bohemia centralis*, Praha, 26: 9–24.
- LOŽEK V., 2007: Měkkýši přírodní rezervace Karlické údolí. – *Bohemia centralis*, 28: 393–410.
- LOŽEK V., ŽÁK K. & CÍLEK V., 2004: Z minulosti českých řek. – *Vesmír*, 83, 8: 447–454.
- LOŽEK V. & ŠIBRAVA V. (1968) Zur Altersstellung der jüngsten Labe-Terrassen. Sborník geologických věd. – *Antropozoikum*, A5: 7–31.
- LOŽEK V. & JUŘIČKOVÁ L., 2012: Proudové koridory, náplavy a měkkýši I. Pojem náplav, jeho vymezení a postavení v nivním ekosystému. – *Živa*, 60(5): 218–220.
- LUČIVJANSKÁ V., 1991: Vyhodnotenie malakofauny z náplavu hornej Oravy. Význam náplavu pre zoológiu a ochranársku prax. – *Prehľad odborných výsledkov XXVII. TOP* (Oravská priehrada, 1991), L. Mikuláš-Námestovo-Dolný Kubín, pp. 27–31.
- MASON C.F., 1970: Food, feeding rates and assimilation in woodland snails. – *Oecologia*, 4, 358–373.
- NOVÁK J. & SÁDLO J., 2005: Co způsobuje přítomnost nelesních druhů v borech na křídových podkladech? – *Severočeskou Přírodou*, 36(37): 1–10.
- OŽGO M., ÖRSTAN A., KIRSCHENSTEIN M. & CAMERON R., 2016: Dispersal of land snails by sea storms. – *Journal of Molluscan Studies*, 82: 341–343.
- PELTANOVÁ A., PETRUSEK A., KMENT P. & JUŘIČKOVÁ L., 2012: A fast snail's pace: colonization of Central Europe by Mediterranean gastropods. – *Biological Invasions*, 14, 759–764.
- PETR L. & NOVÁK J., 2014: High vegetation and environmental diversity during the late glacial and early Holocene on the example of lowlands in the Czech Republic. – *Biologia*, 69(7): 847–862.
- PETRBOK J. 1936: Měkkýši náplavu Vltavy na Smíchovské louce. – *Časopis Národního Muzea*, odd. přír., 112: 112.
- PFLEGER V. 2000: Měkkýši (Mollusca) modelových lokalit Českého krasu. – *Český kras*, 26: 28–32.
- PULLIN A. S. & GILBERT J. E., 1989: The stinging nettle, *Urtica dioica*, increases trichome density after herbivore and mechanical damage. – *Oikos* 54, 275–280.
- RICHARDSON A.M.M., 1975: Food, feeding rates and assimilation in the land snail *Cepaea nemoralis* L. – *Oecologia*, 19, 59–70.
- RUCKLI R., RUSTERHOLZ H. & BAUR B., 2013: Invasion of *Impatiens glandulifera* affects terrestrial gastropods by altering microclimate. – *Acta Oecologica*, 47: 16–24.
- SCARPONI D., & KOWALEWSKI M., 2007: Sequence stratigraphic anatomy of diversity patterns: Late Quaternary benthic mollusks of the Po Plain, Italy. – *Palaios*, 22(3), 296–305.
- SHUMILOVA O., TOCKNER K., GURNELL A.M., LANGHANS S.D., RIGHETTI M., LUCÍA A. & ZARFL C., 2019: Floating matter: a neglected component of the ecological integrity of rivers. – *Aquatic Sciences*, 81: 25.

- SIMONOVÁ J., SIMON O. P., KAPIC Š., NEHASIL L. & HORSÁK M. 2016: Medium-sized forest snails survive passage through birds' digestive tract and adhere strongly to birds' legs: more evidence for passive dispersal mechanisms. – *Journal of Molluscan Studies*, 82(3): 422–426.
- SPEISER B. & ROWELL-RAHIER M., 1991: Effects of food availability, nutritional value and alkaloids on food choice in the generalist herbivore *Arianta arbustorum* (Gastropoda: Helicidae). – *Oikos*, 62, 306–318.
- STOLL P., GATZSCH K., RUSTERHOLZ R. & BAUR B., 2012: Response of plant and gastropod species to knotweed invasion. – *Basic and Applied Ecology*, 13: 232–240.
- ŠEVČÍKOVÁ Š., 2011: Potravní preference suchozemských plžů v říčních nivách postižených invazivními rostlinami. – Diplomová práce, *Univerzita Karlova v Praze, Přírodovědecká fakulta*, 93 pp.
- ŠTEFFEK J., 2003: Význam náplavov pre výskum diverzity mäkkýšov na príklade rieky Hron v Žarnovici. – *Acta Facultatis Ecologiae*, 10, Suppl. 1: 213–215.
- TENZER C. 2003: Ausbreitung terrestrischer Wirbelloser durch Fließgewässer. Dissertation, *Universität Marburg*. 204 pp.
- TRAW M. B. & DAWSON T. E., 2002: Differential induction of trichomes by three herbivores of black mustard. – *Oecologia*, 131, 526–532.
- TŘÍSKA J., VRCHOTOVÁ N., SÝKORA J., MOOS M., 2013: Separation and identification of 1,2,4-trihydrosynaphthalene-1-0-glucoside in *Impatiens glandulifera* Royle. – *Molecules*, 18: 8429–8439.
- ULIČNÝ J., 1892-1895: Měkkýši čeští. – *Přírodovědecký klub*, Praha, 208 pp.
- VRCHOTOVÁ N., ŠERÁ B. & TŘÍSKA J., 2007: The stilbene and catechin content of the spring sprouts of *Reynoutria* species. – *Acta Chromatographica*, 19: 21–28.
- WÄREBORN I., 1969: Land molluscs and their environments in an oligotrophic area in southern Sweden. – *Oikos*, 20, 461–479.
- WARD PJ, VAN BALEN RT, VERSTRAETEN G ET AL., 2009: The impact of land use and climate change on Late Holocene and future suspended sediment yield of the Meuse catchment. – *Geomorphology*, 103: 389–400.
- WATI R. K., GRAVENDEEL B., LANGELAAN R., VAN HEUVEN B. J., CLAESSENS J., KLEYNEN J. & VAN DER MEIJDEN A., 2023: Orchids reduce attachment of herbivorous snails with leaf trichomes. – *Plos one*, 18(8), e0285731.
- WESTERBERGH A. & NYBERG A., 1995: Selective grazing of hairless *Silene dioica* plants by land gastropods. – *Oikos*, 73, 289–298.
- WOLF D. & FAUST D., 2013: Holocene sediment fluxes in a fragile loess landscape (Saxony, Germany). – *CATENA*, 103: 87–102.

ZÁRUBA Q., BUCHA V., LOŽEK V. 1977: Significance of the Vltava terrace system for Quaternary chronostratigraphy. – *Rozpravy Československé akademie věd, řada matematických a přírodních věd* 87, 4: 89 pp.

Přílohy

(Článek 1) Horáčková J., **Podroužková Š.** & Juříčková L., 2023: Holocene transformation of natural steppe into an agricultural landscape in the Polabí and Pojizeří Lowlands, Czech Republic, based on mollusc evidence. – *The Holocene*, 34(1), 109–119. <https://doi.org/10.1177/09596836231200441>

(Článek 2) **Podroužková Š.**, Čabla A. & Juříčková L., 2021: The use of flood debris in malacological research: a case study from the Loděnice, a stream in the Czech Republic. – *Archiv für Molluskenkunde*, 150(2): 133–146. <https://doi.org/10.1127/arch.moll/150/133-146>

(Článek 3) Horáčková J., **Podroužková Š.** & Juříčková L., 2015: River floodplains as habitat and bio-corridors for distribution of land snails: their past and present. – *Journal of Landscape Ecology*, 8(3): 23–39. <https://doi.org/10.1515/jlecol-2015-0012>

(Článek 4) **Podroužková Š.**, Ložek V., Horáčková J. & Juříčková L., 2015: Měkkýši Národní přírodní rezervace Karlštejn v Českém krasu [Molluscs of the Karlštejn National Nature Reserve in the Bohemian Karst]. – *Malacologica Bohemoslovaca*, 14: 21–73.

(Článek 5) **Podroužková Š.**, Juříčková L., Hronová H., Beran L., Říhová D. & Ložek V., 2015: Měkkýši údolí horního a středního Kačáku [Molluscs of the upper and middle Kačák brook valley]. – *Malacologica Bohemoslovaca*, 14: 74–90.

(Článek 6) **Podroužková Š.**, Ložek V., Juříčková L., Horáčková J., Beran L. & Hlaváč J., 2020: Měkkýši Českého krasu. – *Příroda*, Praha, 40: 296 pp. ISBN 978-80-7620-042-5

(Článek 8) **Podroužková Š.**, Janovský Z., Juříčková L. & Horáčková J., 2015: Do snails eat exotic plant species invading river floodplains? – *Journal of Molluscan Studies*, 81(1): 139–146. <https://doi.org/10.1093/mollus/eyu073>

Dispersal of land snails: How far can a snail drift?

Podroužková Štěpánka^{1,2*}, Juříčková Lucie², Čabla Adam³

¹ *National Museum of the Czech Republic, Department of Zoology, Cirkusová 1740, CZ-193 00 Praha 9 – Horní Počernice, Czech Republic, e-mail: stepanka.podrouzkova@nm.cz, <https://orcid.org/0000-0002-0356-531X>*

² *Department of Zoology, Faculty of Sciences, Charles University, Viničná 4, 128 45, Praha 2, Czech Republic, <https://orcid.org/0000-0001-5163-1222>*

³ *Department of Statistics and Probability, Faculty of Informatics and Statistics, Prague University of Economics and Business, W. Churchill square 1938/4, 130 67, Praha 3, Czech Republic*

* *Corresponding author: stepanka.podrouzkova@nm.cz*

Abstract

Passive transport is an important way of spreading to new localities for slow-moving animals such as snails. Such modes of transport, often mentioned in the literature, include zoochoria or various human means of transportation. Watercourses are neglected in this regard, although they have been previously discussed as river corridors and proven routes for spreading certain plant species. Land snails can use them to move across recently fragmented landscapes, which may have helped snails shift ranges during the Quaternary climate cycle. We tested how such dispersal can occur in the field on two streams of different sizes with snails of two size categories. Our analysis revealed no statistically significant differences between the distances travelled by the species of varying shell sizes in the small stream. However, in the river, smaller shells travelled

further than larger ones. Our experiment suggests that land snails spread along watercourses in small steps, colonising new habitats step by step rather than over long distances.

Keywords: land snails, dispersal, river corridor, passive transport

Introduction

We can hardly find any less mobile animal group than land gastropods, yet they are distributed worldwide, even on distant islands like the Galapagos, Hawaii, and Madeira (Hendricks et al. 2019). Short-range active dispersal is thought to occur side by side with long-range passive dispersal (Aubry et al. 2006). The poor natural mobility of land snails is thus compensated by a great potential for passive dispersal by animals (birds - Simonová 2016, mammals - Fisher et al. 1996), by humans (Peltanová 2012; Aubry et al. 2006), by wind (Vagvolgyi 1975), and by the water (Dörge et al. 1999).

As far back as in Darwin's times, a *Helix pomatia* (Linnaeus, 1758) specimen was observed to float on a piece of tree trunk in the sea (Darwin 1859, p. 453). Ožgo et al. 2016 described the dispersal of land snails by a sea storm, which explained the insular occurrence of *Cepaea nemoralis* (Linnaeus, 1758) along the southern Baltic coast; Tenzer (2003) and Baur (1986) report about several species, dispersed by lotic water.

The importance of stream corridors for the dispersal of organisms is suggested by the distribution of some distinct plant species along water courses from foothills to lowlands, e.g. *Dentaria glandulosa* in Poland (Bartoszek et al. 2016), but also of some snail species. Hygrophilous *Arianta arbustorum* (Linné, 1758), for example, is spread along the Vltava and Berounka rivers far into dry central Bohemia (Juříčková 1995), and *Trochulus striolatus* (C. Pfeiffer, 1828), originating from the Alpine foothills, goes with the Danube alluvium deep into the Hungarian lowlands (Ložek & Juříčková 2012). But how exactly does such a dispersal go on?

The ability to survive in the water was tested several times. Probably the most famous experiment is that of Darwin (1859: p. 453), who immersed hibernating *H. pomatia* specimen in salt water, and the snail recovered even after 20 days. Similar experiments followed (Aucapitaine 1864;

Bartsch 1912; Mayer & Rosen 1956; etc.), confirming that land snails protected by epiphragm can survive several days in water. However, the same conclusion cannot be applied to active snails, as 30 specimens of the tree snail *Liguus* did not survive more than two hours exposed to salt water (Tuskes 1981). But in continental lotic water, it is unnecessary to survive days in it because the banks can be reached much more easily than the shore of some distant island in the sea, and freshwater is not as harmful as saltwater. In addition, the accumulation of material in rivers can help snails stay above the water surface.

In stream corridors, an accumulation of organic material is sometimes found along water courses called flood deposits. It consists mostly of large pieces of wood, plant remnants and seeds, artificial material, and numerous mollusc shells, including living specimens (Shumilova et al. 2019; Čiliak et al. 2015; Podroužková et al. 2021). This material is not of local origin but was deposited by flash floods following heavy rains or by a gradual increase in water level and transported by the water from an unknown distance away (Ložek & Juříčková 2012). The question we are trying to answer in this paper is how long the distance could be.

Material and methods

The idea was to collect empty, undamaged shells, stuff them to simulate live snails, put them in a river, and examine how far they could get. Model species were chosen according to their size (bigger species are easier to collect in the field and primarily easier to observe in the water) and their abundance in the field. Thus, *Helix pomatia*, *Cepaea hortensis* (O. F. Müller, 1774), and *Cepaea nemoralis* met these requirements. Our attempts with the clausiliid *Alinda biplicata* (Montagu, 1803) were unsuccessful because the shell was too small to be visible in the water. First, we tested whether live snails, pulled into their shells, float on the water's surface. All model species swam in experimental containers for several hours. We then used the shells of dead individuals for experiments. We were looking for a suitable filling to simulate the flow of living snails better.

Ballistic gelatine is used to simulate living tissue, but in our case, it turned out to be a bad choice. It is very difficult to pour the gel in liquid form into the smaller shells of the genus *Cepaea*. In addition, if the shells became warm during transport, the gelatine dissolved. After the first use, the material began to spoil and rot in the non-sterile environment of the shells. We also tried modelling clay, but it unfortunately set after some time and did not stay in the shells; moreover, it dissolved in the water. Finally, we replaced it with children's plasticine of a similar weight as a living snail body (we weighed fifty individuals and calculated the average weight). This stays soft and expandable (Fig. 1). Each shell was sprayed with a distinct colour and marked by a number with a permanent marker. Six hundred shells were used for each experiment run (400 of *H. pomatia*, 200 of *Cepaea* sp.).

As model localities, the Ohře River (along the Pístecký les Nature Reserve) and Kačák stream (in Bohemian Karst Protected Landscape Area) in the Czech Republic were chosen. They represent well-preserved natural water flows, and flood deposits are often found there (Podroužková et al. 2010).

The experiment in the Kačák stream took place in the spring of 2021. Six hundred painted and numbered shells were thrown from the bridge into the central part of the stream. On the Ohře River, experiments took place in the spring of 2022. From the bridge in Budyně nad Ohří, 600 painted and numbered shells were thrown into the stream (Fig. 2). After 20 min, one person walked along the stream making notes, and the other person walked directly in the stream (in the case of Kačák) or along the river (Ohře River) to observe and capture shells that could not be seen directly from the riverbank. The distance the shells floated was measured on an online map (www.mapy.cz) with marks on every 50 m, and the number of shells in each 50 m part of the flow was recorded (counting every meter of the water flow would be very inexact). After one kilometre where no shell was detected, the experiment ended. This experiment was repeated several times on the same stream section within a few days. To avoid contamination of shells from previous attempts, the number of shells was controlled, and missing numbers were listed. New shells with new numbers were put in the next experiment to make up the total number of 600 shells. The

flowing experiment was repeated eight times on the Kačák stream and two times on the Ohře River. Data on water flow were found on the Czech Hydrometeorological Institute website.

The data collected in this experiment pertains to the distance reached by the shells, with the measurements being interval-censored if the shell was found and right-censored if the shell was not found. When a shell was not found, it was impossible to determine whether it had travelled less than 2,000 meters or more. However, given that shells were rarely seen close to the 2,000-meter mark (only on the Ohře River site), the assumption was made that 80% of unobserved shells had travelled between 0 and 2,050 meters, and the remaining 20% had travelled between 2,050 and 3,000 meters. In other words, we considered the possibility of a shell travelling further than 3,000 meters to be ignorable and thus treated all the observations as interval-censored.

To analyse this data, the focus was on a random variable, D , representing the reached distance. Survival analysis was chosen as the statistical methodology since it is suitable for interval-censored data. Non-parametric procedures were used since it was not feasible to assume any commonly applied continuous probability distribution due to the varying shapes of the rivers. The Turnbull estimator, a maximum-likelihood non-parametric estimator, was used to estimate and visualise survival curves, representing the probability of travelling past a specified distance d (Turnbull 1974).

We posited that there would be differences in distances reached between two species with differing sizes. To test this research hypothesis, the three statistical hypothesis tests across the three distinct settings were conducted: Kačák stream during average flow, Kačák stream during higher flow, and Ohře River. An asymptotic log-rank two-sample test using Sun's scores was employed in each setting to determine whether the two survival functions were equivalent (Sun 1996; Fay 1999).

For our analysis, we used R software (R Core Team 2022) with a significant contribution of interval (Fay & Sha 2010) and ggplot2 (Wickham 2016) packages.

Results

On an average flow rate on the Kačák stream (0.3 – 0.36 m³/s), most shells were found between 200 and 250 m from the starting point. The maximum distance reached was 300 m (Fig. 3). With the increase of the flow rate (to circa 4.2 m³/s), the shells were transported further, and most of them were found at 400 to 500 m (Fig. 4), but a not negligible number of shells were not found (77 %, only 23 % were found and measured). This means that they sank or were transported further than we checked. The analysis revealed no statistically significant differences between the distances travelled by the two species of different shell sizes in the Kačák stream (Tab. 1).

However, in the Ohře River, with a flow rate of approximately 34.4 m³/s, smaller shells of *Cepaea spp.* travelled further than larger shells of *Helix pomatia*. This difference was statistically significant at a 5% significance level after the Bonferroni adjustment (Table 1; Bonferroni-adjusted significance level being 0.0167) (Bonferroni 1936). Unlike from the Kačák stream, shells were not found in the first 200 m, but mostly between 400 – 600 m. The maximum reached distance was 2 km (Fig. 5).

Discussion

The transport of molluscs through the watercourse is evidenced by occasional records of notable species in alluvial deposits several kilometres away from the nearest occurrence (Čejka 2000). However, these are rather isolated accidental records. The distance over which the watercourse carries the gastropods has only been estimated based on such exceptional finds. According to our results, however, most shells travel only a few hundred meters before they are caught together with other materials by a natural obstruction in the flow or land near the bank. The accumulation of material in similar locations helps the gastropods to stay afloat or climb out of the stream and onto the bank. During milder water flow conditions, most of the shells were captured at distances of 200-250 m; during higher flows, they reached more than twice that distance. Although far fewer shells were captured and snail mortality will be greater in wilder water, large numbers of individuals are not necessary for the successful colonisation of new sites. This is evidenced by

long-distance landings of some gastropods by birds, which certainly do not carry dozens of individuals at a time (Shikov & Vinogradov 2013).

Our findings suggest that land snails are dispersed by watercourses by small steps. It is consistent with the postglacial speed of dispersal of *Helix pomatia* estimated by Korábek et al. (2018) of 330–200 m yr⁻¹ or *Perforatella incarnata* (360 m yr⁻¹; Adamcová et al. 2024). Watercourses may have been important as river corridors during the postglacial dispersal of temperate species from their glacial refugia as in today's fragmented landscape.

According to Cameron et al. (2010) and Nekola (2014), passive dispersal's ability decreases with the snail's size. We found a significant difference in the distance reached by *Helix pomatia* and *Cepaea spp.* shells in the larger watercourse (Fig. 5), where smaller shells of the genus *Cepaea* were recorded at greater distances. What the situation would be for smaller gastropod species could be revealed by mathematical models as it is very difficult to test this in the field.

Supplementary information: Table 2. The number of shells recorded in individual fifty-meter sections of the Kačák brook and the Ohře river during individual repetitions. The bottom lines also show the current water flow and depth.

Acknowledgement: This project received support from the Ministry of Culture of the Czech Republic (DKRVO 2024–2028/6.II.a, National Museum, 00023272). We also thank J. M. C. Hutchinson for proofreading the text and suggesting ways to improve the work.

Declarations

Conflict of interest: The authors have no relevant financial or non-financial interests to disclose.

Authors' contribution: All authors developed the conception and design of the study, commented on previous versions of the manuscript, and read and approved the final manuscript.

Literature

- Adamcová T, Juříčková L, Pročków M, Neubert E, Petrussek A & Korábek O (2024) Taxonomic revision and dissolution of the genus *Monachoides* (Gastropoda, Stylommatophora). – Zoologica Scripta. <https://doi.org/10.1111/zsc.12658>
- Aubry, S., Labaune, C., Magnin, F., Roche, P. & Kiss, L. 2006. Active and passive dispersal of an invading land snail in Mediterranean France. *Journal of Animal Ecology*, 802–813.
- Aucapitaine, H. 1864. Experiences sur la persistance de la vie dans quelques mollusques terrestres soumis à l'action des eaux marines. *Revue et Magasin de Zoologie*, 2, 16: 130–135
- Bartoszek, W., Barci K. & Stachurska-Swakoń A. 2016. Mountain species in the flora of the Sopotnia Wielka creek (Western Beskids, Poland). *Acta Musei Silesiae, Scientiae Naturales*, Vol.64 (Issue 3): 269–273.
- Bartsch, P. 1912. Planting Bahama Cerions upon the Florida Keys. *Carnegie Institute of Washington Year Book*, 11: 129–131
- Baur, B. 1986. Patterns of dispersion, density and dispersal in alpine populations of the land snail *Arianta arbustorum* (L.) (Helicidae). *Holarctic Ecology*, 9: 117–125.
- Bonferroni, C. 1936. Teoria statistica delle classi e calcolo delle probabilita. *Pubblicazioni del R Istituto Superiore di Scienze Economiche e Commerciali di Firenze*, 8: 3–62.
- Cameron R.A.D., Pokryszko B.M., & Horsák M. 2010. Land snail faunas in polish forests: patterns of richness and composition in a post-glacial landscape. *Malacologia* 53: 77–134.
- Čiliak, M., Čejka, T. & Šteffek, J. 2015. Molluscan diversity in stream driftwood: relation to land use and river section. *Polish Journal of Ecology*, 63(1): 124–134.
- Darwin, C. 1859. O vzniku druhů přírodním výběrem. Academia Praha 2007, 579 pp. From the original: Darwin C. 1859. On the origin of species, 1859. Routledge. (In Czech)
- Dörge N., Walther c., Beinlich B., Plachter H. 1999. The significance of passive transport for dispersal in terrestrial snails (Gastropoda, Pulmonata). *ZÖN* 8: 1–10.
- Fay M.P. 1999. Comparing Several Score Tests for Interval Censored Data. *Statistics in Medicine*, 18.

- Fay, M.P. & Shaw, P.A. 2010. Exact and Asymptotic Weighted Logrank Tests for Interval Censored Data: The interval R Package. *Journal of Statistical Software*, 36(2), 1–34.
- Fisher S.F., Poschlod P., & Beinlich B. 1996. Experimental studies on the dispersal of plants and animals on sheep in calcareous grasslands. *Journal of Applied Ecology*, 33: 1206–1222.
- Hendriks, K.P., Alciatore, G., Schilthuizen, M. & Etienne, R.S. 2019. Phylogeography of Bornean land snails suggests long-distance dispersal as a cause of endemism. *Journal of Biogeography*, 46(5):932–944.
- Juříčková L. 1995: Měkkýší fauna Velké Prahy a její vývoj pod vlivem urbanizace. [Molluscan fauna in the territory of Prague agglomeration and its development in urban influence]. *Natura Pragensis*, 12. Český ústav pro ochranu přírody, 212 pp. (In Czech with English summary)
- Korábek O., Petrusek A. & Juříčková L. 2018: Glacial refugia and postglacial spread of an iconic large European land snail, *Helix pomatia* (Pulmonata: Helicidae). *Biological Journal of the Linnean Society*, 123(1): 218–234.
- Ložek V. & Juříčková L. 2012: Proudové koridory, náplavy a měkkýši I. Pojem náplav, jeho vymezení a postavení v nivním ekosystému [Stream Corridors, Alluvia and Molluscs I. The Term Alluvium, Its Definition and Its Status in the Flood Plain Ecosystem]. *Živa*, 60(5): 218–220. (In Czech)
- Mayr, E. & Rosen, C.B. 1956. Geographic variation and hybridization in populations of Bahama snails (*Cerion*). *American Museum Novitates*, 1806: 1–48.
- Nekola, J.C. 2014. North American terrestrial gastropods through each end of a spyglass. *Journal of Molluscan Studies*, 80(3), pp.238–248.
- Ožgo, M., Örstan, A., Kirschenstein, M. & Cameron, R. 2016. Dispersal of land snails by sea storms. *Journal of Molluscan Studies*, 82(2), 341–343.
- Peltanová, A., Petrusek, A., Kment, P. & Juříčková, L. 2012. A fast snail's pace: colonization of Central Europe by Mediterranean gastropods. *Biological Invasions*, 14, 759–764.
- Podroužková Š., Čabla A. & Juříčková L. 2021: The use of flood debris in malacological research: a case study from the Loděnice, a stream in the Czech Republic. *Archiv für Molluskenkunde*, 150(2): 133–146.

- R core team 2022. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org>
- Shumilova, O., Tockner, K., Gurnell, A.M., Langhans, S.D., Righetti, M., Lucía, A. & Zarfl, C. 2019. Floating matter: a neglected component of the ecological integrity of rivers. *Aquatic Sciences*, 81, 1–20.
- Simonová, J., Simon, O.P., Kapic, Š., Nehasil, L. & Horsák, M. 2016. Medium-sized forest snails survive passage through birds' digestive tract and adhere strongly to birds' legs: more evidence for passive dispersal mechanisms. *Journal of Molluscan Studies*, 82(3), 422–426.
- Sun, J. 1996. A non-parametric test for interval-censored failure time data with application to AIDS studies. *Statistics in Medicine*, 15(13).
- Tenzer, C. 2003. Ausbreitung terrestrischer Wirbelloser durch Fließgewässer. Dissertation, Universität Marburg. 204 pp.
- Tuskes, P.M. 1981. Population structure and biology of *Liguus* tree snails on Lignumvitae Key, *Nautilus*, 95(4), 162–169.
- Turnbull, B.W. 1974. Nonparametric Estimation of Survivorship Function with Doubly Censored Data. *Journal of the American Statistical Association*, 69.
- Vagvolgyi, J. 1975. Body size, aerial dispersal, and origin of the Pacific land snail fauna. *Systematic Biology*, 24(4), 465-488.
- Wickham, H. 2016. ggplot2: Elegant Graphics for Data Analysis. *Springer-Verlag*. New York.

Table 1 Test statistics and unadjusted p-values of log-rank test for three different localities. Values of Z statistics, measuring discrepancy of observed data from the null hypothesis of no differences, are increasing with water flow. For the Ohře locality, the difference between the distance travelled by two types of shells reaches statistical significance on a Bonferroni-adjusted significance level (0.05/3)

<i>Locality</i>	<i>Z statistic</i>	<i>p-value</i>
<i>Kacak, low flow</i>	<i>- 0.017</i>	<i>0.9864</i>
<i>Kacak, high flow</i>	<i>0.624</i>	<i>0.5326</i>
<i>Ohre</i>	<i>2.735</i>	<i>0.0062</i>

Fig. 1 Preparation of the shells for field experiments. The empty shells were filled with plasticine through the mouth (bottom left), and then they were sprayed with a distinctive colour (top left) and marked with a number (right). Photo by Štěpánka Podroužková.



Fig. 2 Field experiment on the Ohře River. Pink-coloured shells float in the stream. Photo by Lucie Juříčková.



Fig. 3 The estimated number of shells that floated a given distance or further on the Kačák brook at an average flow rate.

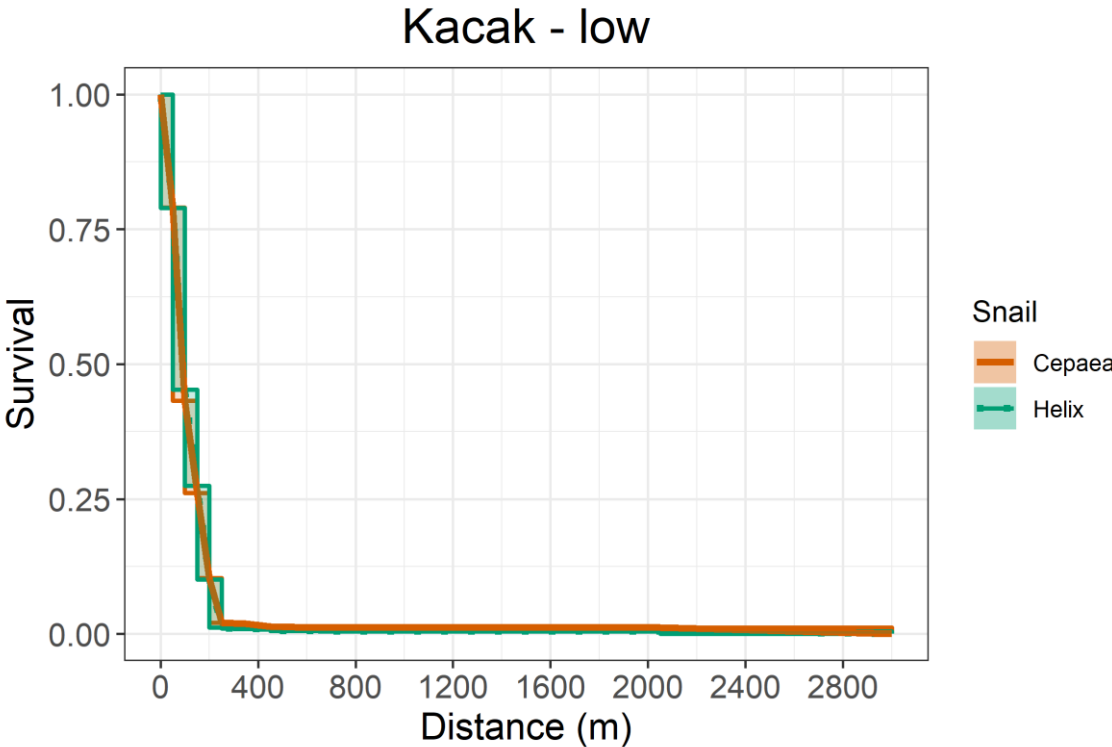


Fig. 4 The estimated number of shells that floated a given distance or further on the Kačák brook at a high flow rate. Compared to experiment attempts at a lower flow rate, the shells got further, but many more were not found.

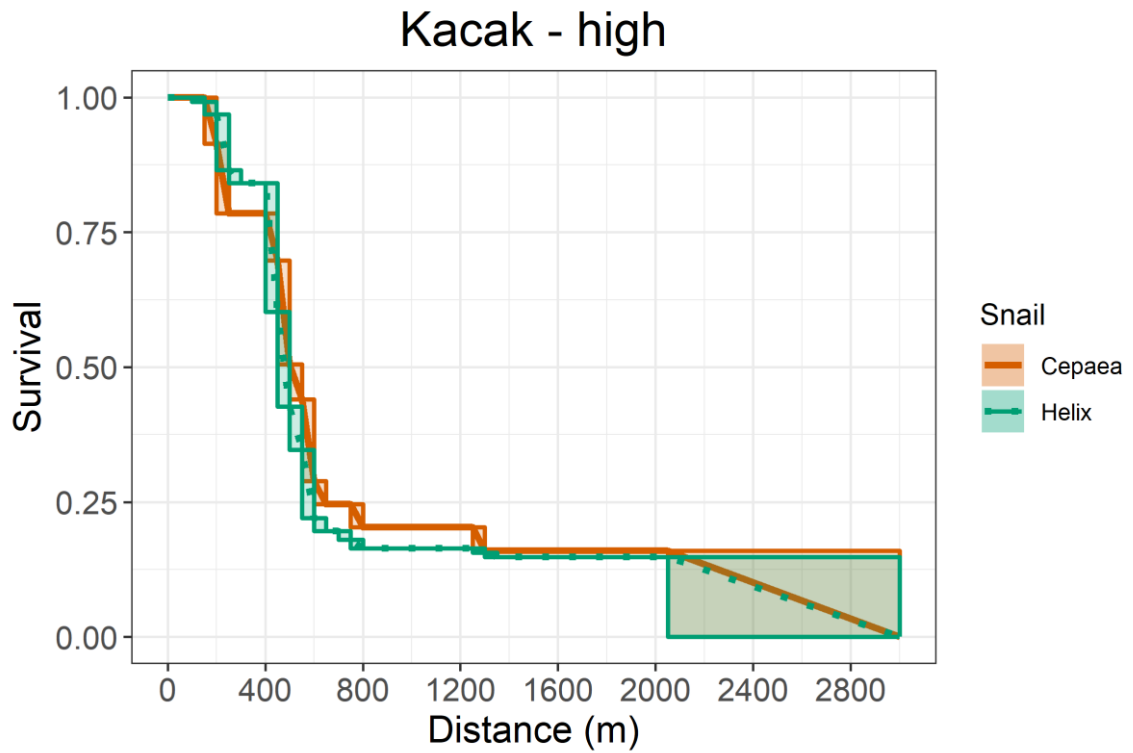


Fig. 5 The estimated number of shells that floated a given distance or further on Ohře River. The distance reached is larger on the bigger watercourse. There is a statistically significant difference between the distance travelled by the bigger shells of *Helix pomatia* and the smaller shells of *Cepaea* sp.

