

UNIVERZITA KARLOVA V PRAZE
Přírodovědecká fakulta

Studijní program Biologie
Studijní obor Molekulární biologie a biochemie organismu



Kateřina Berková

Krátkodobé sukcese měkkýších společenstev přirozených a antropických stanovišť

Short-term successions of mollusc assemblages of natural and anthropogenic habitats

Bakalářská práce

Školitel: doc. RNDr. Lucie Juříčková, Ph. D.

Praha, 2019

Prohlášení:

Prohlašuji, že jsem závěrečnou práci zpracovala samostatně a že jsem uvedla všechny použité informační zdroje a literaturu. Tato práce ani její podstatná část nebyla předložena k získání jiného nebo stejného akademického titulu.

V Praze dne 13. 8. 2019

Kateřina Berková

Poděkování: Ráda bych poděkovala svojí školitelce doc. RNDr. Lucii Juříčkové, Ph.D. za cenné rady, motivaci a ochotu při psaní této práce.

ABSTRAKT

Tato práce je literární rešerší porovnávající sukcesi měkkýších společenstev na přírodních a antropických stanovištích. Shrnuje poznatky o tom, jak se měkkýší společenstva přirozených stanovišť mění v čase, a popřípadě do jaké míry jsou stabilní v čase, a do jaké míry do přirozené sukcese zasahuje člověk. Společenstva měkkýšů na různých územích podléhají neustálým změnám.

Sukcese na přirozených stanovištích, kterými byly ve většině studovaných případů listnaté lesy, spěje k druhově bohatým společenstvům, která se v krátkodobém časovém horizontu příliš nemění. Sukcese byla studovaná také na antropických stanovištích, jako jsou lomy, městská stanoviště a hradní zříceniny, na kterých lze naleznout některé druhy charakteristické pro konkrétní typy stanoviště, resp. sukcesní stádia.

Klíčová slova: měkkýši, sukcese, klimax, disturbance, malakofauna

ABSTRACT

This work compares the succession of mollusc communities of natural and anthropic habitats. It summarizes how mollusc assemblages of natural habitats change over time, if they are stable over time, and to what extent the natural succession of mollusc communities are affected by man. Mollusc communities of different habitats are subject of constant change.

The mollusc succession of natural habitats was usually studied in deciduous forests. It leads to species-rich assemblages that do not change much in the short time-scale. The succession has also been studied at anthropic habitats such as quarries, urban habitats and castle ruins, where some species characteristic of particular habitat types or successive stages were identified.

Key words: molluscs, succession, climax, disturbance, malacofauna

OBSAH

1	ÚVOD.....	1
2	SUKCESE.....	2
2.1	Sukcese primární a sekundární.....	2
2.2	Disturbance.....	2
2.3	Klimax.....	3
3	MĚKKÝŠI.....	4
3.1	Význam měkkýšů při rekonstrukci charakteru krajiny.....	4
3.2	Limitující faktory.....	4
4	PŘIROZENÁ STANOVIŠTĚ.....	5
4.1	Lesy.....	5
4.2	Mění se lesní společenstva klimaxového pralesa?.....	6
4.3	Sekundární lesy po odlesňování.....	7
4.4	Negativní efekt řídnutí lesních porostů.....	8
4.5	Krasy jako zdroj malakofauny nejen v České republice.....	9
5	Pomezí samovolné sukcese a člověkem ovlivněné.....	10
5.1	Stanoviště zasažená požárem.....	10
6	ANTROPICKÁ STANOVIŠTĚ.....	12
6.1	Lomy.....	12
6.1.1	Faktory ovlivňující malakocenózy v lomech.....	13
6.1.2	Vápencové lomy.....	13
6.2	Městská stanoviště.....	15
6.3	Hradní zříceniny.....	17
7	Závěr.....	19
8	Seznam použité literatury.....	20

1 ÚVOD

Suchozemští plži jsou mj. výbornými bioindikátory, díky kterým lze snadno zkoumat vývoj jednotlivých ekosystémů.

Přirozená stanoviště, jakými jsou například lesní ekosystémy, jsou pro měkkýše výborným habitatem. Obsahují listový opad jako potravu a poskytují vlhký a stinný habitat. Lesní stanoviště ale podléhají vlivům různých disturbancí, které narušují složení ekosystému. Sukcese, následující po disturbanci, probíhá v přirozených ekosystémech delší dobu. Antropická stanoviště poskytují domov širokému spektru ojedinělých měkkýších druhů. Sukcesi lze studovat na některých typech antropických stanovišť najednou, jedná se například o lomy.

Cílem této práce bylo porovnat, jak probíhá sukcese měkkýšů na přirozených a člověkem ovlivněných stanovištích v krátkém časovém horizontu - tedy v měřítku jednotek let.

2 SUKCESE

2.1 Sukcese primární a sekundární

Sukcese je systém změn se specifickým pořadím a specifickou komunitou po radikální disturbanci, nebo po tzv. otevření krajiny a následné kolonizaci rostlin a živočichů (Horn, 1974). Sukcese většinou začíná disturbancí, neboli událostí v čase, která způsobí prudkou změnu v ekosystému. Vlivem této změny se odstraňuje část společenstva a vzniká tak nová plocha k obydlení novými druhy (Barbiero a spol., 1999). Mohlo by se jednat například o počáteční kácení původních lesů a vznik otevřených stanovišť. Ideální průběh sukcese se dá popsat třemi stavy – na začátku se na stanovištích vyskytuje málo pionýrských druhů, druhová diverzita je zde nízká; ve středu děje se nachází maximum druhové diverzity, neboť se na stanovištích vyskytují jak pionýrské, sukcesní, tak i klimaxové druhy; jakmile začnou klimaxové druhy vytlačovat druhy ostatní, začne klesat diverzita a sukcese se nachází na svém ideálním konci (Townsend a spol., 2010).

Existují dva typy sukcese – sukcese primární a sukcese sekundární. V prvním případě se jedná o sukcesii, ve které nově vzniklá plocha nebyla před disturbancí ovlivňována žádným společenstvem (mohlo by se jednat např. o následek sopečných erupcí). Ve druhém případě sukcese probíhá na stanovištích, na kterých došlo k částečnému, nebo úplnému odstranění druhů, zároveň se ale zachovala půda se semeny a spórami (Townsend a spol., 2010).

Oba typy sukcese mají časové trvání v horizontu několika set let. Díky tomu sukcesní stádia reflektují gradienty živočišných i rostlinných společenstev v čase a prostoru. Sukcese živočišných společenstev většinou reflektuje změny probíhající ve vegetaci, někdy je tomu ale naopak – aby se mohly rostliny správně vyvinout, je pro ně rozhodující druhová skladba živočichů (Townsend a spol., 2010).

2.2 Disturbance

Běžným jevem rostlinných i živočišných společenstev jsou disturbance, které poskytují ekosystému nově vzniklé plochy k obydlení. Tyto uvolňované plochy vznikají většinou na místech, ve kterých druhy směřují k vyhynutí (Townsend a spol., 2010). Disturbance se dá definovat jako jakákoliv diskrétní událost v čase, která dané ekosystémy narušuje a způsobuje tak změny ve struktuře (Barbiero, 1999).

Disturbance je hlavní silou formující krajinu – formuje její vývoj, strukturu a funkci (Müller a spol., 2005). Strukturálně je krajina měněna z hlediska druhového složení a druhové rozmanitosti (Manral a spol., 2017). Disturbance může být zapříčiněna přírodou, ale i člověkem (Müller a spol., 2005). Přírodní disturbance, jakými jsou například přírodní požáry, větrné

bouřky, či hmyzí epidemie, ale i antropogenní disturbance – těžba nerostných surovin, (Attiwill, 1994) jsou hnacím mechanismem dynamiky v přírodě (Manral a spol., 2017).

Jednotlivé disturbance se odlišují velikostmi, frekvencemi a intenzitami (Müller a spol., 2005). Lesní biomy podléhají několika typům přirozených disturbancí, jedná se např. o samovolné padání stromů, které způsobuje narušení jinak zapojeného lesa. Dále se může jednat o přirozené požáry, které zcela vymytí faunu i flóru (Attiwill, 1994). Nerovnoměrné rozmístění druhů je z důvodu stále probíhajících disturbancí, které ale neprobíhají všechny ve stejném časovém horizontu. Například v právě probíhající disturbanci se akumuluje vysoké množství biomasy, a tím se zvyšuje množství potravy, a s ním související nárůst živočišných druhů (Bros a spol., 2016). Po uskutečněných disturbancích se lesní habitat stává otevřeným stanovištěm, ve kterém většinou nedominují žádné dřeviny (Müller a spol., 2005).

2.3 Klimax

V pozdních fázích disturbancí se v lesích vyskytují už převážně typičtí zástupci pro lesní habitaty – klimaxové druhy. Bohužel se ale ne vždy podaří dojít až do této fáze, tzv. klimaxu, kvůli neustálému zásahu člověka (Hilmers a spol., 2018). Klimaxové stádium je ideálním koncem průběhu sukcese (Townsend a spol., 2010). Pokud se společenstvo nachází v klimaxovém stádiu, změny v druhovém složení se zcela zastaví (Horn, 1974). Klimaxového stádia lze ale dosáhnout jen velmi těžce, neboť jsou většinou frekvence disturbancí způsobené jak člověkem, tak přírodou, čím dál tím častější, a tím je efektivně bráněno klimaxovému uzavření sukcese (Townsend a spol., 2010).

3 MĚKKÝŠI

Suchozemští měkkýši hrají velice významnou roli ve složení ekosystému, ve kterém žijí – přispívají k rozkladu lesní opadanky, ovlivňují koncentraci vápníku v půdě a jsou potravou pro ostatní živočichy (Nunes a Santos, 2017). Jsou také modelem pro pochopení historie, vývoje a původu krajiny (např. Ložek, 1964, Davison, 2002). Obzvláště jsou to potom druhy reliktní, které indikují původnost a zachovalost stanovišť (Čiliak a Šteffek, 2013).

3.1 Význam měkkýšů při rekonstrukci charakteru krajiny

Suchozemští měkkýši hrají důležitou roli v chápání změn v krajině. Lze je považovat za vhodnou modelovou skupinu živočichů pro zhodnocení stupně narušení krajiny (např. Ložek, 1964, Ložek, 1988, Čiliak a Štefek, 2013). Jsou charakterističtí limitovaným pohybem, a s ním spojenou těsnou vazbou na prostředí, ve kterém žijí (Nunes a Santos, 2017). Suchozemští měkkýši jsou méně pohyblivými živočichy a mají sníženou migrační schopnost, proto změna ve struktuře malakofauny reflektuje dlouhodobější environmentální změny krajiny (např. Ložek, 1964, Čiliak a Štefek, 2013).

3.2 Limitující faktory

Suchozemští měkkýši jsou skvělými indikátory disturbance. Je tomu tak hlavně díky jejich nízké mobilitě a díky jejich unikátní stavbě těla – ulitě, která je schopná přetrvat i roky po odumření těla plže (Chris, 2013).

Důležitým faktorem pro výskyt malakofauny je pH půdy. Na kyselém substrátu bychom našli spíše nižší druhovou diverzitu (např. Juříčková a spol., 2008, Bros a spol., 2016). Zellweger a spol. (2015) tvrdí, že vzájemná korelace mezi pH půdy a dostupným vápníkem představuje pro měkkýše zásadní zdroj pro výstavbu jejich ulit. Na druhou stranu Cameron spol. (2011) tvrdí, že právě klima je jedním ze dvou nejdůležitějších determinantů pro výskyt měkkýšů.

V neposlední řadě jsou měkkýši závislí na vysoké vlhkosti. Čím vyšší je vlhkost, tím je vyšší počet jedinců na daném území (Horsák a spol., 2014). Vlhkost je podle Martina a Sommera (2004) a Müllera a spol. (2005) nejvýraznějším faktorem, který působí na druhovou diverzitu a druhové složení. Měkkýši vlhkost potřebují hlavně ke správné respiraci a reprodukci, ale také k produkci slizu, který jim umožňuje snadnou lokomoci (Nunes a Santos, 2017).

Půdní vlhkost a pH půdy jsou úzce spjaty – pokud je půda nedostatečně vlhká, tak zde pH nemá velkou roli, pokud je půda středně, až nízké vlhká, tak je vlhkost ve vzájemném vztahu k pH. Nízké pH, způsobené špatným rozkladem opadu, způsobuje pokles druhové bohatosti,

naopak podloží s bazickým pH skýtá velmi pestrou malakofaunu (Horsák a spol., 2014). Nejvhodnějším prostředím pro vysokou druhovou diverzitu měkkýšů jsou tedy staré, vlhké lesní porosty s nižší teplotou, ve kterých se nachází velké množství dobře se rozkládajícího opadu a mrtvého tlejícího dřeva, ze kterého měkkýši čerpají živiny a dřevo jim zároveň poskytuje úkryt (Zellweger a spol., 2015). S klesajícími živinami v půdě klesá druhová bohatost (Albano a spol., 2014).

Stejně tak, jako vlhkost, potřebují měkkýši k reprodukci a správnému průběhu fyziologických funkcí, jakými jsou například udržení acidobazické rovnováhy, nebo propustnosti membrán, také určitou hladinu vápníku (Müller a spol., 2005). Podle Martina a Sommera (2004) a Müllera a spol. (2005) je vápník klíčovou složkou, která určuje výskyt většiny druhů. Mnoho studií se zaměřuje na hladinu vápníku v půdě, a jak tato hodnota souvisí s výskytem jednotlivých druhů měkkýšů.

4 PŘIROZENÁ STANOVIŠTĚ

4.1 Lesy

Lesy jsou v Evropě jedním z nejbohatších prostředí z hlediska diverzity suchozemských plžů (Cameron, 2013). Jedná se zejména o lesy listnaté, které jsou pro suchozemské měkkýše nejprůzračnější. Jehličnaté lesy jsou na měkkýše chudší, na některých lokalitách až sterilní. Například na lokalitě Bachureň byla zjištěna úplná absence suchozemských ulitnatých plžů v jehličnatých porostech, vyskytovaly se zde pouze dva druhy nahých plžů (Čiliak a Štefek, 2013). Suchozemští měkkýši mají vliv na složení a fungování ekosystému, ve kterém žijí (Nunes a Santos, 2017). Lesy poskytují měkkýšům druhům dobré útočiště díky dostatku potravy v podobě opadu ze stromů. Čím tlustší je pokrývka opadu, tím je druhová bohatost i počet jednotlivých druhů vyšší (Müller a spol., 2005). Měkkýši se nacházejí v lesích téměř všech druhů, avšak druhová diverzita a abundance se liší u jednotlivých druhů lesa (Čiliak a Štefek, 2013). Studie Brose a spol. (2016) uvedla, že nejvíce jsou v lesních porostech měkkýši ovlivňováni teplotou.

Kromě listového opadu, vhodných a málo kolísajících teplot a příznivého rozmezí hodnot pH půdy, poskytují lesy měkkýšům jedincům i speciální druh útočiště. Jedná se o trouchnivějící dřevo. Množství trouchnivějícího dřeva se zvyšuje s postupujícím věkem lesa (Kappes, 2006). Podle Müllera a spol. (2005) mají rozkládající se zbytky pozitivní vliv na druhovou bohatost. Na trouchnivějícím dřevě se totiž vyskytují houby, které zadržují vodu a obzvláště v období léta,

kdy jsou srážky menší, je tento zdroj vody pro měkkýše důležitý. Na území severního Bavorska je právě trouchnivějící dřevo faktorem, který nejvíce ovlivňuje druhovou diverzitu malakofauny. Trouchnivějící dřevo je jedním z nejhlavnějších indikátorů přirozenosti lesa. Bohužel, přesný vztah mezi složením malakofauny a působením vlastností trouchnivějícího dřeva zatím není znám. Existuje celá skupina tzv. dendrofilních druhů, které jsou na padlé kmeny přímo vázané a často využívají prostory pod kůrou stromů jako úkryt (Cameron, 2013, Horsák a spol., 2014). V rámci studie Müllera a spol. (2005) bylo objeveno na území severního Bavorska několik druhů mající silný vztah k přítomnosti trouchnivějícího dřeva, jedná se o *Vertigo pusilla*, *Ena montana*, *Vitrea diaphana*, *Bulgarica cana*, *Macrogastra* spp. a *Daudebardia* spp. (Müller a spol., 2005). Trouchnivějící dřevo vyhovuje stejně tak ulitnatým plžům, pro které je to výborné útočiště s dostatečnou vlhkostí, tak i nahým plžům, pro které jsou trouchnivějící zbytky vhodným nutričním přídatkem (Kappes, 2006).

4.2 Mění se lesní společenstva klimaxového pralesa?

Naprostá většina lesů v Evropě byla více či méně ovlivněná člověkem, takže najít nějaký prales, kde bychom mohli sledovat sukcesi v klimaxovém lese, není vůbec snadné. Největší žijící relikv původního severoevropského lesa se nachází na pomezí Běloruska a Polska. Jedná se o Bělověžský les. Tím, že byl prales v minulosti pravidelně kácen, mění se i jeho původní mikroklima. Oblast Bělověžského lesa se dá rozdělit na 3 typy habitatů – první je oblast bohatá na eutrofní půdy a našli bychom zde opadavý les s výskytem habrů, líp a dubů; druhým habitatem jsou zalesněné záplavové oblasti bohaté na glejové půdy, roste zde olše, jasan a smrk; třetím habitatem jsou suchá území chudá na živiny, vyskytují se zde duby, borovice, smrky a břízy. Všechny tři habitaty Bělověžského lesa obývalo 13 ze 45 zde žijících zkoumaných druhů, je tedy jasné, že jednotlivé typy lesa mají poměrně specifickou faunu. Nejbohatší malakofaunu bychom našli v druhém mokřím habitatu, naopak nejchudší malakofauna se nachází ve třetím suchém habitatu. Toto potvrzuje v jiných pralesích i Albano a spol. (2014), Čiliak a Štefek (2013) a Martin a Sommer (2004). Čiliak a Štefek (2013) uvádějí, že kromě mokřadů jsou druhově nejbohatším habitatem aluvia v pohoří Bachureň, která díky přítomnosti vodního toku a vlhkosti skýtají i druhy citlivé a náročné - *Acicula parcelineata*, *Bulgaria cana*, *Macrogastra latestriata*, *Vertigo angustior* a *Vertigo substriata*. Mokřé lesy Bělověžského pralesa obývají *Succinea oblonga*, *Cochlicopa nitens*, *Vallonia pulchella*, *Deroceras laeve* a *Perforatella rubiginosa*, kteří jsou typičtí i pro otevřené mokřiny. Studie Camerona a Pokryszka (2004) na tomto území oproti dřívějším průzkumům objevila pouhé 4 zcela dosud neuvedené druhy, jedná se o druhy *Macrogastra tumida*, *Clausilia bidentata*, *Deroceras laeve* a *Succinea oblonga*. Nezdá se ale, že by tento klimaxový prales prodělával nějaké změny druhového složení, nález

nových druhů lze spíše odůvodnit dřívějšími nepřesnými sběry. Zdá se tedy, že Bělověžský prales má poměrně stabilní měkkýší společenstva, která jsou druhově nejbohatší v nejvlhčích partiích.

Bros a spol. (2016) studovali území rezervace v okolí Barcelony, které se dá rozdělit na 2 oblasti. První je charakteristická duby a borovicemi, nacházejícími se ve vysokých nadmořských výškách. Této oblasti dominují otevřené habitaty. Druhá oblast je spíše charakteru vyvýšenin s vysokým množstvím srážek a výskytem říček, rybníků a jezer. Druhová diverzita je vysoká v prvním popisovaném habitatu – méně druhů se vyskytovalo na území smíšených lesů dub-borovice, kolem 7 – 8 druhů. Více druhů lze najít čistě v listnatých lesích bohatých na dub letní - 8 – 9 druhů. Z celkového počtu 61 zkoumaných druhů měkkýšů mělo 48 vazbu na jednotlivé typy stanoviště, a to tak, že se na daném území vyskytovala většina těchto druhů. Jednotlivé druhy suchozemských měkkýšů odpovídaly rozdílně, biogeograficky. *Cepaea nemoralis*, typický západoevropský druh, se nejvíce nacházel ve smíšených lesích dub-borovice. *Cerutuella virgata*, typická pro mediteránní oblasti, se nejvíce vyskytovala na územích nezapojených lesů. Pyrenejský endemit, jakým je např. *Montserratina martorelli*, preferoval vysokohorské lesy.

Dá se tedy jednoznačně říci, zda se společenstvo v klimaxovém lese mění? Cameron a Pokryszko (2004) tvrdí, že měkkýší druhy jsou v temperátních lesích schopni se vypořádat se zásahy člověka, avšak jsou ovlivňovány z dlouhodobého hlediska natolik, že byl v lesích od 20. století zaznamenán celkový pokles diverzity druhů. Lesy si i tak zachovávají pre-disturbanční faunu.

Pokud mluvíme o mediteránních lesích, lze říci, že k jednotlivým vegetačním stupňům spějí různá společenstva měkkýšů, ale nelze s přesností popsat podobu klimaxového lesa z důvodu stálého obhospodařování krajiny.

4.3 Sekundární lesy po odlesňování

Lesy v dnešní době jsou pod velkým tlakem kvůli narůstající poptávce po dřevu jako palivu a dřevěným výrobkům. Mnoho rostlin a živočichů tak přichází o své habitaty kvůli odlesňování. Sekundárnost biotopů lze dokázat i přítomností synantropních druhů měkkýšů - *Arion distinctus*, *Arion lusitanicus* a *Oxychilus draparnaudi*. Když srovnáme malakofaunu v sekundárních lesích po odlesňování se starými lesy, tak je znatelně vyšší diverzita běžných i vzácných druhů měkkýšů v lesích starých. Staré lesy jsou tvořeny stabilními společenstvy, která hostí vysoký počet měkkýších druhů. Po poškození pralesů vymizelo mnoho vzácných druhů a navrátit se zvládnou pouze druhy s vysokou četností výskytu v okolí. Dramatická redukce počtu druhů v narušených pralesích narušuje i strukturu fauny, která je jednodušší na poničených územích (je zde nižší výskyt citlivých a reliktních druhů), ale také byl zjištěn pokles

dominantnosti některých druhů. Vlivem hospodářství, které narušuje charakter krajiny, se na území Slovenska v lokalitě Bachureň snižuje i výskyt citlivých a reliktních druhů (Čiliak a Štefek, 2013).

Obecně lze tedy říci, že druhová bohatost suchozemských měkkýšů je vyšší ve starých neporušených pralesech, než v přirozeně, nebo člověkem disturbovaných (Chris, 2013). S tímto souhlasí i studie Salmo a spol. (2017), která studovala dopad zavedení plantáží na vykácené stanoviště mangrovů. Tvrdí, že druhová bohatost i druhová diverzita u stromových měkkýšů je nejnižší na mladých stanovištích. Stejně je tomu tak i u epigeických měkkýšů, kteří žijí na povrchu substrátu (epifaunální), nebo v něm (infaunální). U obou je nejvyšší druhová diverzita ve starých lesích (Salmo a spol., 2017).

Existuje několik studií zabývajících se dopadem deforestace na změnu fauny a flóry. V Nigérii proběhla studie o dopadu deforestace na suchozemské plže. Na počátku 20. století zde byly vybudovány ekologické zóny spolu s několika rezervacemi, které mají znovu navrátit biodiverzitu do míst postižených deforestací. Chris (2013) porovnával území Národního parku Okomu, který je tvořen neponičeným starým lesem s ostatními rezervacemi, u kterých bohužel došlo k masivní deforestaci. Měkkýší společenstva byla v postižených oblastech jednodušší, než ve starém lese. Diverzita suchozemských plžů byla znatelně vyšší v Národním parku Okomu, kde bychom našli klimaxová měkkýší společenstva. Byla zde zjištěna i vyšší diverzita vzácných druhů na rozdíl od rezervací postižených deforestací. Plžům se lépe daří v nížinných tropických pralesech (Chris, 2013).

Podobná studie proběhla i v Thajsku, kde se několik přírodovědců zabývalo dopadem deforestace mangrovníků, následným znečištěním řek a výstavbou krevetových nádrží na složení malakofauny. Kombinací přírodních a antropogenních procesů se z území zálivu v Pak Phanang zcela vytratil jeden ze dvou majoritních druhů měkkýšů. V padesátých letech se v této oblasti dařilo třem různým měkkýším společenstvům, nyní se krajina změnila na nediferencovanou plochu, kterou obývají stejné oligotrofní druhy měkkýšů (Negri a spol., 2014).

4.4 Negativní efekt řídnutí lesních porostů

Swedish Oak Project prováděl studie o dopadu řídnutí dřívě uzavřených lesních porostů, převážně dubových, na složení měkkýší fauny. Výběrové kácení lesů změnilo charakter kdysi zapojeného lesa na prořídly les. Dle studií je potvrzeno, že řídnutí má negativní dopad na biologickou rozmanitost a snižuje celkový počet měkkýších druhů (Rancka a spol., 2015). Přerušení lesního mezoklimatu hraje významnou roli v oblasti lesní ekologie. Tím, že je souvislý porost stromů přerušen a nevyskytují se zde stromy, které by tvořily korunový zápoj, se zde

nachází prostor pro obydlení novými druhy, ať už rostlinnými, nebo živočišnými (Yang a spol., 2017).

Rancka a spol. (2015) publikovali článek o řídnutí lesního porostu v sekundárních lesích Švédska, a jeho dopadu na stavbu měkkýší fauny. Našli zde 53 druhů měkkýšů – 41 suchozemských plžů a 12 nahých plžů. Studie porovnávala dva typy stanoviště – jedním bylo stanoviště s minimálním zásahem člověka a druhé bylo otevřené stanoviště, které vzniklo řídnutím lesního porostu. Měkkýší druhy, které se vyskytovaly na obou typech stanoviště s největší frekvencí, byly *Nesovitrea hammonis*, *Euconulus fulvus* a *Punctum pygmaeum*. Sběry uskutečněné v roce 2000 ukázaly, že počty druhů měkkýšů i abundance byly na obou typech stanovišť zredukovány. Následný sběr uskutečněný roku 2004 poukázal na to, že se na stanovištích s minimálním zásahem člověk abundance i počty druhů zvýšily. Na stanovištích s minimálním zásahem člověka se abundance zvýšila na trojnásobek, na stanovištích postižených člověkem jen na dvojnásobek. Obecně bylo zvýšení abundance i počtů měkkýších druhů vyšší na stanovištích s minimálním zásahem člověka. Na postižených stanovištích se abundance zvýšila také, ovšem počty druhů poklesly. Výsledky této studie dokládají negativní efekt řídnutí lesních porostů na stavbu malakofauny.

4.5 Krasy jako zdroj malakofauny nejen v České republice

Nejen lesní stanoviště jsou výborným typem habitatu pro suchozemské plže. Podobně bohaté na měkkýše jsou i krasy. Vápencové krasy jsou v tropických ekosystémech označovány za tzv. „hotspots“ rostlinných i živočišných endemitů, obzvláště pak suchozemských měkkýšů (Clements a spol., 2008). Velmi diskutovaným tématem spojeným s antropogenním zásahem do ekosystému je ničení vápencových krasů v oblasti jihovýchodní Asie. Krajina je zde tvořena zerodovaným vápencem, který tvoří charakteristickou podobu tamější krajiny – vápencové vyvýšeniny, které skýtají ohromné podzemní jeskyně s vápencovými krasy (Schilthuizen a spol., 2005). Vědci nazývají tyto valy archami biodiverzity, neboť obsahují vysoký stupeň endemismu (Foon a spol., 2017). Vápencový kras je obecně charakterizován vysokým obsahem vápníku a nízkým pH podloží.

Na území Malajsie se vyskytují skupiny suchozemských plžů, kterým prospívá jak vápník v půdě, tak nízké pH (Schilthuizen a spol., 2005). Tento typ území je důležitým determinantem šnečí diverzity a endemismu (Foon a spol., 2017). Nejlépe se endemitům daří v rozlehlejších částech krasů (Schilthuizen a spol., 2005). Podle studie Schilthuizena a spol. (2005) a Foon a spol. (2017) suchozemští plži vykazují na tomto území nejlepší druhovou diverzitu v porovnání s ostatními částmi jihovýchodní Asie.

Krasy byly, a stále jsou, pod ničivými účinky lidí – jak uvnitř jeskyní, tak na povrchu vyvýšenin. Uvnitř je ekosystém narušován těžbou cementu a mramoru, na zalesněných oblastech obklopujících jeskyně probíhá těžba dřeva. Člověk narušuje krajinu i svou zemědělskou aktivitou. Všechny aktivity vyúsťují v narušení měkkých habitatů – ztráta lesní pokrývky, zvýšení slunečního záření a ztráta svrchní vrstvy podloží (Schilthuizen a spol., 2005). Na vápencových vyvýšeninách se nacházejí rozlehlé lesy, které poslední dekádu podléhají deforestaci. Ta způsobuje vznik otevřených stanovišť, a silně tak narušuje endemismus měkkýšů (Foon a spol., 2017). Bylo vyzvořováno, že na ovlivnění šnečí druhové diverzity má velký vliv charakter půdy vyskytující se okolo krasu (Foon a spol., 2017).

Vápencové krasy v oblasti Malajsie obývají dvě skupiny plžů, a to plži plicnatí a předožábří – podíl obou skupin na tomto území je vyrovnaný. Postupně se ale vlivem různých disturbancí dostávají do popředí plicnatí plži a vytlačují plže předožábří, zřejmě kvůli jejich lepší odolnosti vůči suchu a slunečnímu záření. Studie i přes tento pokles nezpozorovala žádnou změnu v druhové diverzitě plicnatých ani předožábřích plžů. Nejspíše proto, že si stanoviště zachovala alespoň část zapojených lesů. Na stanovištích, kde byly lesy prokáceny, a vznikl tak nezapojený les, byla druhová diverzita redukována (Schilthuizen a spol., 2005).

5 POMEZÍ SAMOVOLNÉ SUKCESE A ČLOVĚKEM OVLIVNĚNÉ

5.1 Stanoviště zasažená požárem

Jedním z nejdůležitějších typů přírodních disturbancí jsou lesní požáry (Selikhovkin, 2005). Studovat sukcesi lze i na stanovištích, která byla v minulosti zasažena požáry, nejspíše způsobenými člověkem. Někdy je ale obtížné rozeznat, jaká byla příčina požáru.

Přírodní požáry jsou hlavním zdrojem disturbancí v mediteránních oblastech – oblasti Francie, Španělska, Itálie a Řecka. Tato oblast má typické klimatické podmínky, které přispívají k tomu, aby zde vznikaly přírodní požáry. Jedná se o suchá léta a silné větry, které požár rozfoukávají na okolní území (Kiss a Magnin, 2006). Období požárů a období mezi požáry dále determinuje druhovou bohatost jak rostlin, tak složení fauny napříč ekosystémy (Thonicke a spol., 2017).

Vážné lesní požáry se vyskytují na mnoha místech na světě, některé lokality pro vznik a další šíření požáru mají ale vhodnější podmínky, než lokality jiné. Mezi lesy rozšiřující požár nejlépe patří ty v mediteránních oblastech (Mitsopoulos a spol., 2019). Tam se hojně vyskytují

borovice, které jsou náchylné k požárům (Behm a spol., 2004) a dále tvrdolistá vegetace bohatá na hořlavé silice. Mediteránní lesy mají tudíž větší sklony ke vzniku požárů. K tomu mají vysokou regenerační schopnost po disturbanci (Zozaya a spol., 2011). Jak na požáry reaguje fauna a flóra závisí převážně na tom, jaké má krajina rysy, a jakou historií prošla (Santos a spol., 2009).

Požáry mohou narušit hydrologický cyklus a chemii půdy tím, že ohřívají půdu na vysoké teploty. Například na severu Evropy, v boreálních lesích, odstranění svrchní půdní vrstvy vede právě k již zmiňovaným zahříváním půdy, které následně v době vegetačního období zvyšuje hloubku tání půdy v permafrostu a z toho důvodu zvyšuje hloubku zakořeňování stromů (Thonicke a spol., 2017). Naopak na jihu Evropy má oheň na půdu odlišné účinky – v období sucha je svrchní vrstva půdy tvořena zbytky vegetace obsahující vysoké množství vyschlého dřevěného materiálu a opadu, který je potravou pro měkkýše. Tento opad snadno vzplane. Požár se poté šíří velice snadno až do korun stromů a vzniká tak nekontrolovatelný požár ohromných rozměrů, který likviduje faunu i floru napříč celým ekosystémem (Attiwill, 1994).

Většina požárů je dnes zapříčiněna přímo antropogenním zásahem (Rodrigues a spol., 2019), nebo nepřímo přeměňováním krajiny člověkem (Thonicke a spol., 2017). Frekvence narůstání požárů se zvyšují v závislosti na osidlování a obdělávání půdy. Jako příklad lze uvést tzv. „Black Thursday bushfires“ v roce 1851, který měl za následek shoření 76 000 km² území jižní Austrálie (Attiwill, 1994).

Studie Santos a spol. (2009) došla k pozoruhodným výsledkům na území Barcelony, kde bylo dohromady přes 667 požárů mezi lety 1965 – 2003. Sběr vzorků měkkýších ulit proběhl 4 roky po posledním požáru, tj. v roce 2007. Vzorky se sbíraly ve třech etapách na třech lokalitách – na lokalitě nespálené požárem, na okraji spáleného území a poté i v oblasti spálené požárem. Výsledky poukazují, že místa se spálenou vegetací a místa s nespálenou vegetací se výrazně odlišují ve struktuře vegetace a v charakteru pokrývky země. Plži byli rozděleni do 3 skupin podle toho, kde a v jaké frekvenci se vyskytovali – výskyt pouze na spálených oblastech, výskyt pouze na nespálených oblastech a výskyt na obou z nich. Počet žijících plžů byl vyšší v oblastech nezasažených požáry. Tyto druhy lze klasifikovat jako druhy, které jsou vázány na les a na opad a následný humus. V oblastech, kde byla půda zcela spálená, se projevil negativní vliv na druhovou bohatost plžů – plžů zde bylo napočítáno daleko méně, než na nespálených územích. Přesto se celkový počet jedinců neliší od jedinců z oblastí spálených a nespálených ploch. Studie zjistila, že v oblastech, kde byl přítomný požár, se vyskytuje jeden druh plže, který se v oblastech nespálených požárem nevyskytuje vůbec. Jedná se o druh *Xerocrassa* sp. To by

mohlo znamenat, že druh, který je na těchto územích dominantní, je vázán na malé otevřené prostory, které právě díky požárům vznikají a poskytují tak vhodný habitat (Santos a spol., 2009).

Podle studií od Kisse a Magnina (2003) a Severnse (2005) má lesní požár negativní dopad na druhovou bohatost malakofauny, a zároveň má pozitivní dopad na redukci abundance některých druhů – jak druhy otevřených porostů, tak druhy živící se opadem, nebo například druhy žijící ve stínu. Obecně se po zhruba roce od požáru měkkyší druhy vrátí do stavu jako před požárem, ale druhová bohatost a abundance v předem převyšujících druzích jsou redukovány (Kiss a Magnin, 2003).

6 ANTROPICKÁ STANOVIŠTĚ

6.1 Lomy

Průběh přirozené sukcese lze studovat i na stanovištích, na kterých se vyskytují opuštěné těžební lomy. Tím, jak těžba v lomech postupně uhasíná, jsou lomy ponechány přirozené sukcesi. To má poté za následek vznik zpočátku nepřirozených ekosystémů. Lomy mají po opuštění často větší diverzitu prostředí, než měly před těžbou (Chuman, 2007).

Na jedné straně je pohled do krajiny, která je zasažena těžební činností, brán spíše jako negativní. Na druhé straně je to území, kde vznikají nové ekosystémy s nově zavlečenými druhy ale i pestré prostředí pro druhy původní (Wang a spol., 2018). Opuštěné lomy totiž poskytují nové prostředí pro kolonizátory rostlinných i živočišných druhů (Wheater a Cullen, 1997).

Kocurková (2012) popsala jednotlivá stádia sukcese v lomech - v prvotních stádiích sukcese je stanoviště charakterizováno xerothermními druhy, jakým je např. *Xerolenta obvia*, velký vliv na osidlování stanovišť v počátečních stádiích má charakter okolního porostu – ten určuje skladbu potravy pro kolonizátory (Wheater a Cullen, 1997), v pozdějších stádiích sukcese, okolo 30-40 let od ukončení těžby, se již na stanovištích vyskytuje zapojené bylinné patro. Jsou již také přítomny keře a stromy. Druhy, kterým tento typ stanoviště vyhovuje, jsou např. *Granaria frumentum* nebo *Vallonia pulchella*. Po zhruba 50 letech na stanovišti převládá stromové patro a s ním se začínají objevovat i lesní druhy. Pořád se ale nejedná o zapojený les, neboť ještě přetrvávají otevřené typy stanovišť, na kterých se daří např. *Cochlodina laminata*, *Acantinula aculeata*, *Vallonia pulchella* nebo *Euconulus fulvus*. V koncovém stádiu sukcese, po

80-100 letech od opuštění lomu, je stanoviště kontinuálním lesem, ve kterém bychom našli např. *Cepaea hortensis* a *Monachoides incarnatus* (Kocurková, 2012).

Malakofauna je podle Kupka a spol. (2017) v opuštěných lomech nejvíce ovlivňována charakterem mikroklimatu dané oblasti, stupněm vývoje vegetace v prostředí a charakterem podloží. Podle Kocurkové (2012), Hlaváče (2002) a Pfliegera (2000) je naopak malakofauna v lomech nejvíce ovlivňována dobou, kdy byl lom opuštěn a ponechán přirozené sukcesi. S narůstající dobou od ukončení těžby v lomu narůstají počty suchozemských plžů. Tento faktor negativně koreluje s výskytem světla a s teplotou. Pozitivně pak koreluje s objevením první vegetační osy, obsahem živin v půdě, pokryvností stromového patra a charakterem okolní vegetace – jako je například přítomnost přirozeného zapojeného lesa (Kocurková, 2012).

6.1.1 Faktory ovlivňující malakocenózy v lomech

Podle Kocurkové (2012) existují 3 hlavní faktory, které ovlivňují malakocenózy. Jsou jimi přítomnost světla, typ okolní vegetace a pokryvnost stromového patra. Ze zmiňovaných faktorů má na druhovou variabilitu měkkýšů v opuštěných lomech nejsilnější vliv typ okolní vegetace (Kocurková, 2012, Wheater a Cullen, 1997). Přibýváním pokryvnosti stromového patra na stanovištích ubývá světlo, tím se snižuje teplota a zároveň se zvyšuje vlhkost, zmenšuje se odpar a přibývá množství živin z listového opadu (Kocurková, 2012).

6.1.2 Vápencové lomy

Studii o ovlivnění malakofauny v lomových oblastech na území Moravy provedli Kupka a spol. (2017). V severní části Moravského krasu kolem města Líšná se nachází vápencový lom, ve kterém byla těžební činnost ukončena v roce 1997. Některé oblasti lomu byly ponechány přirozené sukcesi, některé byly technicky rekultivovány. Lomy byly nejhojněji obydleny lesními druhy následovanými stepními druhy. Přítomnost stepních druhů nebyla ale v této studii překvapivá. Od ukončení těžby uplynulo pouze 22 let; po tuto dobu se krajina přetvořila jen z části a nachází se proto zatím v raném stádiu sukcese, které je charakteristické právě přítomností otevřených stanovišť (Kupka a spol., 2017). Přírodní procesy v lomech totiž probíhají velmi pomalu, v horizontu několika desítek let, proto kolonizace probíhá také pomalu (Wheater a Cullen, 1997). Druhy na tomto území charakteristické pro otevřená stanoviště jsou *Xerolenta obvia* a *Discus rotundatus*. Předpokládá se ale, že stepní druhy během několika dekád vymizí kvůli masivnímu zarůstání lomu. Druhy nejhojněji obývající studovanou lokalitu jsou *Cepaea vindobonensis*, *Xerolenta obvia* a *Helix pomatia*.

Na stanovištích, která byla technicky rekultivována, se nyní vyskytuje velké množství keřů a stromů, které měkkýšům poskytují vhodné prostředí pro bytí – padlé dřevo a bylinný

opad. Bylo zde nalezeno celkem 6 z 26 zkoumaných druhů, jedná se např. o *Arion fuscus*, *Monachoides incarnatus* nebo *Arion rufus* (Kupka a spol., 2017). Jsou to převážně druhy lesní, kterým vyhovuje nízké pH a vlhčí podmínky (Horsák a spol., 2014). Ač by se logicky mělo vyskytovat více měkkýších druhů na technicky rekultivovaných územích díky opadance, studie Wheatera a Cullena (1997) dokazuje, že největší počet měkkýších druhů se nachází v přírodních údolích nedaleko lomů a nejméně právě na rekultivovaných částech. Obecně bylo nalezeno více druhů suchozemských plžů na přírodních stanovištích, než na stanovištích rekultivovaných (Wheater a Cullen, 1997).

Stanoviště, na kterých právě probíhá spontánní sukcese, skýtají minimální počet stromů a nespojitých pastvin. Měkkýší druhy dominující tomuto typu stanoviště jsou nejen lesní druhy – např. *Alinda biplicata* a *Merdigera obscura*, je ale také potvrzen výskyt euryvalentních druhů, jakými jsou např. *Oxychilus cellarius* nebo *Laciniaria plicata*.

Ve studii Kocurkové (2012) byl potvrzen pokles měkkýších druhů vlivem postupujícího stádia sukcese. Nejlépe se pokles měkkýších druhů reflektuje ve starších lomech. Se zvyšujícím se stářím lomu stoupá vlhkost a klesá přítomnost světla. Nejvíce na rostoucí dobu opuštění lomu reagují *Truncatella cylindrica* a *Xerolenta obvia*. Bylo zjištěno, že měkkýši lomy kolonizují od okrajů do středu, což nám umožňuje studovat různá sukcesní stádia na jednom území zároveň (Maltz, 2011).

Právě v nejstarších lomech je nejvíce znatelný trend úbytku počtu druhů měkkýšů. Děje se tak kvůli zvýšenému výskytu vzrostlého lesa a sníženému výskytu nespojitých bylinných okrsků. Tím se snižuje počet rozmanitých a různorodých biotopů, tím pádem klesá variabilita stanoviště a s ním související malakofauny.

S odstupem 15 let byly provedeny sběry na několika lomech v Českém krasu a bylo dokázáno, že už za takto krátkou dobu se změnilo zastoupení několika konkrétních druhů suchozemských plžů. Vymizel xerotermní druh *Xerolenta obvia* oproti sběrům v letech 96-98 (Kocurková, 2012). *Xerolenta obvia* je totiž typickým suchomilným stepním druhem, vyskytujícím se v počátečních fázích sukcese, kdy nejsou stanoviště příliš zarostlá vegetací (Horsák a spol., 2014). Později se nově objevily druhy *Alinda biplicata* a *Oxychilus draparnaudi*, které žijí spíše na lesních stanovištích – to reflektuje pokročilejší stádium sukcese charakteristické výskytem lesního porostu (Kocurková, 2012).

6.2 Městská stanoviště

Urbanizace, neboli soustředování obyvatel z venkova do center měst, je velmi diskutovaným tématem, obzvláště co se ochrany biodiverzity týče. Počet obyvatel neustále stoupá a města na to reagují tak, že se zvyšuje jejich plocha. Urbanizace je ekology a biology vnímána jako hrozba globální diverzity (Balbi a spol., 2018, Hodges a McKinney, 2018). Urbanizace mnoha venkovských krajín má silný dopad na biodiverzitu (Lososová a spol., 2011), vede ke dramatickým změnám v ekosystému a ovlivňuje kompozici malakofauny (Hodges a McKinney, 2018).

Urbanizace je charakterizována vysokým stupněm fragmentace krajiny – jednotlivé habitaty jsou rozmístěny na územích s různými stupni vegetace a jsou od sebe navzájem izolované cestami a dopravními tratěmi (Balbi a spol., 2018). Hodges a McKinney (2018) shrnuli dopady urbanizace na malakofaunu do 3 bodů. Nejvýraznějším dopadem urbanizace je úbytek habitatů vlivem rozvoje měst i venkovů – čím více se plochy rozšiřují, tím více přirozených ekosystémů ubývá. Negativní dopad má také výskyt nepůvodních predátorů, lidí, kteří značně přispívají k vyhlazování původních druhů. Dokonce i zavlečení nepůvodních druhů měkkýšů řadí Hodges a McKinney (2018) mezi dopady urbanizace. Suchozemští měkkýši jsou výborným subjektem pro zkoumání nejen dopadu urbanizace. Tím, že jsou měkkýši málo mobilní, snadno podléhají antropogenním vlivům (Hodges a McKinney, 2018).

Balbi a spol. (2018) provedli studii o habitatech pozměněných antropogenními disturbancemi a transformacemi na území francouzských městských aglomerací. Došli k závěru, že populační genetika měkkýšů je ovlivňována fragmentací habitatu. Urbanizace způsobující tyto fragmentace tak limituje tok genů napříč populacemi. Studie byla provedena na druhu *Cornu aspersum*, původně středomořském druhu, který nyní obývá hlavně západní Evropu. Tento druh byl zhruba 10 let zpátky zavlečen do Prahy, kde obývá okolí Vltavy (Horsák a spol., 2014).

Prostředí s menším výskytem budov a větším výskytem lesnatých částí ohraničených mezi sebou silnicemi je habitatem nejvíce zvyšujícím genetickou diferenciaci (Balbi a spol., 2018). Balbi a spol. (2018) také tvrdí, že populace měkkýšů jsou geneticky více diferencované na stanovištích s nižším výskytem silnic – silnice jsou totiž brány jako tzv. bariéry bránící disperzi šneků. Konkrétně ale v jejich studii nebyl prokázán negativní efekt silnic na disperzi šneků, naopak byl nalezen pozitivní efekt výskytu silnic na zvýšený genový tok.

Ve střední Evropě proběhl výzkum Lososové a spol. (2011) na dopad lidské činnosti na rostliny a suchozemské měkkýše. Bylo nasbíráno celkem 87 druhů suchozemských plžů ve 32 městech. Nejvíce měkkýších druhů bylo objeveno na stanovištích se středním stádiem sukcese,

jednalo se např. o druhy *Succinella oblonga* a *Monacha cartusiana*. Naopak nejméně druhů bylo identifikováno na historických náměstích, v parcích a na stanovištích s raným stádiem sukcese. Nejvariabilnější měkkýši společenstva mezi jednotlivými městy bychom našli na náměstích a na raně sukcesních stádiích, ale jen díky tomu, že zde bylo druhů nalezeno nejméně v porovnání s ostatními stanovišti. Pouze pár druhů se přizpůsobilo na vysoce disturbované habitaty, a s ním související pasivní šíření. Právě pasivní disperze umožňuje šnekům kolonizovat jinak nedostupná centra měst (Lososová a spol., 2011). Pasivní disperze je usnadňována přítomností silnic v okolí habitatů (Balbi a spol., 2018). Bylo prokázáno, že v rámci střední Evropy je variabilita ve složení měkkýších společenstev více ovlivňována lidským zásahem, než klimatickými změnami (Lososová a spol., 2011).

Historická náměstí v centrech měst jsou na nálezy měkkýšů spíše chudá, měkkýši zde nemají vhodný úkryt a dostupnou potravu (Lososová a spol., 2011). Nejenže tu měkkýši nemají vhodné podmínky pro žití, ale jsou tu kvůli přítomnosti dopravě na asfaltových cestách často decimováni (Balbi a spol., 2018). Pouze jeden druh byl pozitivně asociován s výskytem na historickém náměstí, jedná se o *Zonitoides arboreus* (Lososová a spol., 2011).

Předmětem zkoumání byly i městské parky na východě USA v okolí města Tennessee – parky přírodní, vyskytující se na okraji města, komunitní parky, sousedské parky i centrální parky. Jednotlivé typy parků se liší svou velikostí, výskytem lesní pokrývky a výstavbou budov. Nejpočetnějšími typy parků byly parky sousedské, ve kterých bylo nalezeno 5 nepůvodních zavlečených druhů - *Cochlicopa lubricella*, *Cepaea nemoralis*, *Oxychilus cellarius*, *Paralaoma servilis* a *Lamellaxis graciliti*. Podle Hodges a McKinney (2018) se mezi faktory ovlivňující výskyt šnečích společenstev ve městech řadí zejména stupeň degradace ekosystému a celková plocha parku. Dále jsou to minoritní faktory jako např. množství vápníku v půdě, hloubka listového opadu, nebo hodnota pH.

Parky charakterizovány jako přírodní a okrajové obsahovaly nejvíce spadaného dřeva. Stupeň disturbance zde nebyl tak vysoký, jako v centrech, tudíž se tyto typy parků staly pro měkkýše nejvíce atraktivními a vyskytovala se zde nejvyšší druhová diverzita (Hodges a McKinney, 2018). Nejmenší počty měkkýšů skýtaly parky centrální – bylo zde nalezeno pouze 6 druhů napříč centrálními parky v Tennessee, jedná se o *Ventridens demissus*, *Triodopsis hopetonensis*, *Zonitoides arboreus*, *Gastrocopta contracta*, *Hawaiia minuscula* a *Glyphyalinia indentata* (Hodges a McKinney, 2018).

6.3 Hradní zříceniny

Člověk započal ve středověku výstavbu nového typu obydlí, hradů. Ty byly situovány na územích s řídkým osídlením, typicky na vrcholcích hor s kamenitým podložím (Juříčková, 2005). Některé hrady jsou v dnešní době chráněnými historickými památkami, některé jsou ponechány přirozené sukcesi. Hrad ponechaný přirozené sukcesi se stává novým antropogenním refugiem. Doba, ve které byl hrad ponechán ladem, definuje stádium destrukce (Juříčková a Kučera, 2005).

Hradní zříceniny fungují jako refugia měkkýšů, lze je brát jako ekologický fenomén, neboť jsou svou charakteristikou velice specifické. Na těchto typech stanovišť se vyskytuje vysoká druhová diverzita a byl zde zaznamenán izolovaný výskyt některých druhů, např. *Lacinaria plicata* nebo *Balea perversa* (Juříčková, 2005). Právě tyto dva druhy jsou nazývány tzv. „hradními měkkýši“ – vyskytují se s větší frekvencí kolem hradních zřícenin, než na svých přirozených stanovištích (Juříčková a Kučera, 2005). Konkrétně plž *Balea perversa* má své těžiště právě na hradech, které jsou pro něj vzácným zdrojem vápníku (Juříčková, 2005).

Hradní zříceniny jsou tolik ojedinělé díky tomu, že na jejich území se vyskytuje vlivem přítomnosti vápníku z malty zvýšené množství vápníku v substrátu, který měkkýši potřebují (Alexandrowicz, 2013). Dále je zde výhodou, ve stádiu pokročilejší sukcese, výskyt keřů a stromů, které zajišťují území přirozený stín a vlhké prostředí (Juříčková a Kučera, 2005, Alexandrowicz, 2013).

Alexandrowicz (2013) definoval jednotlivá stádia osídlení hradních zřícenin do několika bodů. První stádium je doba, která předchází výstavbě hradu – kompozice i struktura malakofauny je podobná té v okolí budoucího hradu (Juříčková a Kučera, 2005), typický je výskyt přírodních komunit, dominují stínomilné druhy (např. *Vertigo pusilla* nebo *Acanthinula aculeata*). Druhým stádiem je samotné vybudování hradu – zahrnuje antropický zásah člověk v podobě odlesnění (Alexandrowicz, 2013). Okolí hradu je trvale udržováno bez přítomnosti stromů z obranných důvodů. Z tohoto důvodu se rapidně snižuje přítomnost stínomilných druhů a postupně je nahrazují druhy typické pro otevřená stanoviště (Juříčková, 2005). Jedná se např. o druhy *Truncatellina cylindrica* nebo *Vallonia pulchella*. Ve třetím stádiu je hrad již neobydlen. Na stanoviště nyní migrují druhy z okolního prostředí kvůli výskytu vápníku v půdě. Poslední stádium je samotná destrukce hradu – na území začíná sukcese, která přeměňuje hrad v přírodní útočiště nejen pro měkkýše. Vyskytují se zde nejprve keře, později i stromy. Nyní je území obydleno nejen druhy otevřených stanovišť, ale i stínomilnými druhy. Stanoviště je ponecháno přirozené sukcesi (Alexandrowicz, 2013).

Hradní zříceniny v České republice jsou malakozoologicky dobře prostudované (Juříčková a Kučera, 2005, Juříčková, 2005). Velmi dobře lze sukcesní stádia pozorovat např. na zříceninách Sion a Vízmburk, což jsou lokality zcela ojedinělé díky jejich znovuobjevení. Tyto hrady byly v minulosti zasypány zeminou a po cca 30 letech znovu vykopány, tudíž je zde možnost sledovat sukcesi přímo po vykopání.

Hrady fungují jako tzv. ekologické fenomény, které zvyšují druhovou bohatost území díky izolovanému výskytu některých druhů. Konkrétním příkladem izolovaného druhu nalezeným na lokalitě Sion je *Helicodonta obvoluta* (Juříčková a Kučera, 2005).

7 ZÁVĚR

Stanoviště měkkýších společenstev jsou hojně decimována, ať už rukou člověka, či silou přírody. Jsou ničena odlesňováním, vypalována za účelem vzniku zemědělských či jinak využitelných ploch, a příroda na to reaguje změnou ve složení společenstev. Tyto změny se dají celkem dobře studovat pomocí suchozemských plžů, neboť jsou výbornými bioindikátory. Setrvávají na jednom místě, jsou celkem choulostiví na vnější podmínky a jejich ulita zůstává v půdě mnoho let i poté, co uhynou. Najdeme je prakticky na všech typech stanovišť. Velmi dobře tak reflektují minulou i současnou podobu krajiny.

Cílem této bakalářské práce bylo porovnat 2 typy stanovišť z pohledu sukcese malakocenóz. Jednalo se o stanoviště přirozená – studovány dosud byly lesy temperátní i tropické, krasy a stanoviště antropicky ovlivněná – studovány byly lomy, městská stanoviště a hradní zříceniny.

Literatura na tuto problematiku nepostihovala příliš konkrétní studie na porovnání krátkodobých sukcesí na přírodních stanovištích, jeden z mála příkladů detailněji vypracované studie o porovnání malakofauny v lomech sepsala Kocurková (2012), jinak z krátkodobého hlediska nelze dohledat téměř nic podrobnějšího. Bylo zjištěno, že na přirozených stanovištích se skladba společenstva v krátkodobém měřítku příliš nemění – ekosystém se zdá být spíše stálý a neprobíhají v něm zásadní změny ve složení malakocenóz. Na antropicky ovlivněných stanovištích probíhá sukcese daleko rychleji, než na přirozených – v měřítku pár desítek let zde probíhají velké změny ve struktuře malakofauny.

Sukcese je velice zajímavým dějem, který se odehrává v přírodě kolem nás, a měkkýši jsou výborným prostředkem pro chápání procesů odehrávajících se během sukcese. Nejen, že díky měkkýšům jsme schopni lépe porozumět dynamice v krajině, ale právě změny v ekosystému nám pomáhají i k lepšímu poznání života a ekologie samotných měkkýšů.

Je na zváženu, zda by se do budoucna neměly studie orientovat i na krátkodobé sukcese, na které existuje velmi málo materiálu, i přesto, že je to zajímavý prostředek pro pochopení aktuálního vývoje krajiny.

8 SEZNAM POUŽITÉ LITERATURY

- Albano, P. G., D'Occhio, P., Strazzari, G., Succetti, F., a Sabelli, B. (2014). Land-mollusc forest communities along an altitudinal transect in northern Italy. *Journal of Molluscan Studies*, 80(1), 55–61. <https://doi.org/10.1093/mollus/eyt041>
- Alexandrowicz, W. P. (2013). The malacofauna of the castle ruins in Melsztyn near Tarnów (Rożnów foothills, southern Poland). *Folia Malacologica*, 21(1), 9–18. <https://doi.org/10.12657/folmal.021.002>
- Attiwill, P. M. (1994). Ecological disturbance and the conservative management of eucalypt forests in Australia. *Forest Ecology and Management*, 63(2–3), 301–346. [https://doi.org/10.1016/0378-1127\(94\)90115-5](https://doi.org/10.1016/0378-1127(94)90115-5)
- Balbi, M., Ernoult, A., Poli, P., Madec, L., Guiller, A., Martin, M. C., ... Petit, E. J. (2018). Functional connectivity in replicated urban landscapes in the land snail (*Cornu aspersum*). *Molecular Ecology*, 27(6), 1357–1370. <https://doi.org/10.1111/mec.14521>
- Barbiero. (1999). The effects of disturbance events on phytoplankton community structure in a small temperate reservoir. *Freshwater Biology*.
- Behm, A. L., Duryea, M. L., Long, A. J., a Zipperer, W. C. (2004). Flammability of native understory species in pine flatwood and hardwood hammock ecosystems and implications for the wildland - urban interface. *International Journal of Wildland Fire*, 13(3), 355. <https://doi.org/10.1071/wf03075>
- Bros, V., Torre, I., a Santos, X. (2016). Uncovering the environmental factors that influence diversity patterns of Mediterranean terrestrial Gastropod communities: a useful tool for conservation. *Ecological Research*, 31(1), 39–47. <https://doi.org/10.1007/s11284-015-1310-2>
- Cameron, R A D, a Pokryszko, B. M. (2004). Land Mollusc Faunas of Bia L Owiez a Forest (Poland), and the Character and Survival of Forest Faunas. *Natural History*, 149–164.
- Cameron, Robert A. D. (2013). The Diversity of Land Molluscs—Questions Unanswered and Questions Unasked * . *American Malacological Bulletin*, 31(1), 169–180. <https://doi.org/10.4003/006.031.0108>
- Cameron, Robert A.D., Pokryszko, B. M., Horsák, M., Sirbu, I., a Gheoca, V. (2011). Forest snail faunas from Transylvania (Romania) and Northern Europe. *Biological Journal of the Linnean Society*, 104(2), 471–479.
- Chris, O. (2013). Land snail diversity in post extraction secondary forest reserves in Edo State, Nigeria. *African Journal of Ecology*, 51(2), 244–254. <https://doi.org/10.1111/aje.12029>
- Clements, R., Ng, P. K. L., Lu, X. X., Ambu, S., Schilthuisen, M., a Bradshaw, C. J. A. (2008). Using biogeographical patterns of endemic land snails to improve conservation planning for limestone karsts. *Biological Conservation*, 141(11), 2751–2764. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2008.08.011>
- Davison, A. (2002). Land snails as a model to understand the role of history and selection in the origins of biodiversity. *Population Ecology*, 44(3), 129–136. <https://doi.org/10.1007/s101440200016>
- Ekologii-region, N. P. R. O. K., Cz-iale, O., Veronica, S. O. P., a Host, C. V. (2007). *VENKOVSKÁ KRAJINA 2007*.
- Foon, J. K., Clements, G. R., a Liew, T. S. (2017). Diversity and biogeography of land snails (Mollusca, Gastropoda) in the limestone hills of Perak, Peninsular Malaysia. *ZooKeys*, 2017(682), 1–94. <https://doi.org/10.3897/zookeys.682.12999>
- Hilmers, T., Friess, N., Bäessler, C., Heurich, M., Brandl, R., Pretzsch, H., ... Müller, J. (2018). Biodiversity along temperate forest succession. *Journal of Applied Ecology*, 55(6), 2756–2766. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.13238>
- Hlaváč, J. (2002). Malakofauna koněpruské oblasti (Český kras) – lesní, stepní a druhotná stanoviště. *Český Kras*, 28, 4–8.
- Hodges, M. N., a McKinney, M. L. (2018). Urbanization impacts on land snail community composition. *Urban Ecosystems*, 21(4), 721–735. <https://doi.org/10.1007/s11252-018-0746-x>
- Horn, H. S. (1974). *The Ecology of Secondary Succession* Author (s): Henry S . Horn Source : *Annual Review of Ecology and Systematics* , Vol . 5 (1974) , pp . 25-37 Published by : Annual Reviews Stable URL : <https://www.jstor.org/stable/2096878> REFERENCES Linked references. 5(1974), 25–37.

- Horsák, M., Zelený, D., a Hájek, M. (2014). Land snail richness and abundance along a sharp ecological gradient at two sampling scales: Disentangling relationships. *Journal of Molluscan Studies*, 80(3), 256–264. <https://doi.org/10.1093/mollus/eyu027>
- Juříčková, L. (2005). *Malacologica Bohemoslovaca* (L. Juříčková, ed.). Praha: Přírodovědecká fakulta UK.
- Juříčková, L., Horsák, M., Cameron, R., Hylander, K., Míková, A., Hlaváč, J. Č., a Rohovec, J. (2008). Land snail distribution patterns within a site: The role of different calcium sources. *European Journal of Soil Biology*, 44(2), 172–179. <https://doi.org/10.1016/j.ejsobi.2007.07.001>
- Juříčková, L., a Kučera, T. (2005). Ruins of medieval castles as refuges for endangered species of molluscs. *Journal of Molluscan Studies*, 71(3), 233–246. <https://doi.org/10.1093/mollus/eyi031>
- Kappes, H. (2006). Relations between forest management and slug assemblages (Gastropoda) of deciduous regrowth forests. *Forest Ecology and Management*, 237(1–3), 450–457. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2006.09.067>
- Kiss, L., a Magnin, F. (2003). The impact of fire on some Mediterranean land snail communities and patterns of post-fire recolonization. *Journal of Molluscan Studies*, 69(1), 43–53. <https://doi.org/10.1093/mollus/69.1.43>
- Kiss, L., a Magnin, F. (2006). High resilience of Mediterranean land snail communities to wildfires. *Biodiversity and Conservation*, 15(9), 2925–2944. <https://doi.org/10.1007/s10531-005-3430-4>
- Kocurková, A. (2012). *Sukcese měkkýších společenstev v lomech Českého krasu*.
- Kupka, J., Svehlakova, H., Beranek, J., a Lokajickova, B. (2017). The influence of reclamation to malaco - Assemblages of limestone quarry. *IOP Conference Series: Earth and Environmental Science*, 92(1). <https://doi.org/10.1088/1755-1315/92/1/012034>
- Lososová, Z., Horsák, M., Chytrý, M., Čejka, T., Danihelka, J., Fajmon, K., ... Tichý, L. (2011). Diversity of Central European urban biota: Effects of human-made habitat types on plants and land snails. *Journal of Biogeography*, 38(6), 1152–1163. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2011.02475.x>
- Ložek, V. (1964). *Quartärmollusken der Tschechoslowakei*. Praha: ČSAV.
- Ložek, V. (1988). Měkkýši a změny prostředí. *Památky a Příroda*, 13 (9), 547–553.
- Maltz, T. K. (2011). Molluscan fauna of abandoned crystalline limestone quarry in Rogózka (Lower Silesia, Krowiarki Range, Stronie Śląskie commune). *Folia Malacologica*, 19(3), 139–153. <https://doi.org/10.2478/v10125-011-0022-7>
- Manral, U., Badola, R., a Hussain, S. A. (2017). Forest Composition and Structure Under Various Disturbance Regimes in the Alaknanda River Basin, Western Himalaya. *Mountain Research and Development*, 37(3), 310–322. <https://doi.org/10.1659/mrd-journal-d-16-00109.1>
- Martin, K., a Sommer, M. (2004). Relationships between land snail assemblage patterns and soil properties in temperate-humid forest ecosystems. *Journal of Biogeography*, 31(4), 531–545. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2699.2003.01005.x>
- Mitsopoulos, I., Chrysafi, I., Bountis, D., a Mallinis, G. (2019). Assessment of factors driving high fire severity potential and classification in a Mediterranean pine ecosystem. *Journal of Environmental Management*, 235(January), 266–275. <https://doi.org/10.1016/j.jenvman.2019.01.056>
- Müller, J., Strätz, C., a Hothorn, T. (2005). Habitat factors for land snails in European beech forests with a special focus on coarse woody debris. *European Journal of Forest Research*, 124(3), 233–242. <https://doi.org/10.1007/s10342-005-0071-9>
- Negri, M. Pietro, Sanfilippo, R., Basso, D., Rosso, A., a Di Geronimo, S. I. (2014). Molluscan associations from the Pak Phanang Bay (SW Gulf of Thailand) as a record of natural and anthropogenic changes. *Continental Shelf Research*, 84, 204–218. <https://doi.org/10.1016/j.csr.2014.04.019>
- Nunes, G., a Santos, S. (2017). Environmental factors affecting the distribution of land snails in the Atlantic Rain Forest of Ilha Grande, Angra dos Reis, RJ, Brazil. *Brazilian Journal of Biology*, 72(1), 79–86. <https://doi.org/10.1590/s1519-69842012000100010>

- Pfleger, V. (2000). Měkkýši (Mollusca) modelových lokalit Českého krasu. *Český Kras* 26: 28–32.
- Rancka, B., Von Proschwitz, T., Hylander, K., a Götmark, F. (2015). Conservation thinning in secondary forest: Negative but mild effect on land molluscs in closed-canopy mixed oak forest in Sweden. *PLoS ONE*, 10(3), 1–17. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0120085>
- Rodrigues, M., Alcasena, F., a Vega-García, C. (2019). Modeling initial attack success of wildfire suppression in Catalonia, Spain. *Science of the Total Environment*, 666, 915–927. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2019.02.323>
- Santos, X., Bros, V., a Miño, À. (2009). Recolonization of a burned Mediterranean area by terrestrial gastropods. *Biodiversity and Conservation*, 18(12), 3153–3165. <https://doi.org/10.1007/s10531-009-9634-2>
- Schilthuizen, M., Liew, T. S., Elahan, B. Bin, a Lackman-Ancrenaz, I. (2005). Effects of karst forest degradation on pulmonate and prosobranch land snail communities in Sabah, Malaysian Borneo. *Conservation Biology*, 19(3), 949–954. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2005.00209.x>
- Selikhovkin, A. V. (2005). Main disturbance factors in north-west russian forests: Structure and databases. *Scandinavian Journal of Forest Research*, 20(Suppl 6), 27–32. <https://doi.org/10.1080/14004080510042146>
- Severns, P. M. (2005). Response of a terrestrial mollusc community to an autumn prescribed burn in a rare wetland prairie of western Oregon, USA. *Journal of Molluscan Studies*, 71(2), 181–187. <https://doi.org/10.1093/mollus/eyi021>
- Society, B. E., Brown, V. K., Horn, H. S., Cameron, R. A. D. D., Pokryszko, B. M., Gheoca, V., ... Cameron, R. A. D. D. (2017). Colonization and shift of mollusc assemblages as a restoration indicator in planted mangroves in the Philippines. *Journal of Molluscan Studies*, 5(3), 79–86. <https://doi.org/10.1111/bij.12498>
- Štefek, Č. (2013). VYUŽITIE INDIKAČNÝCH VLASTNOSTÍ MĚKKÝŠOV PRI HODNOTENÍ STUPŇA NARUŠENIA ÚZEMIA NA PŘÍKLADE POHORIA BACHUREŇ. 18(December 2012), 31–37.
- Thonicke, K., Venevsky, S., a Sitch, S. (2017). *The Role of Fire Disturbance for Global Vegetation Dynamics : Coupling Fire into a Dynamic Global Vegetation Model Author (s) : Kirsten Thonicke , Sergey Venevsky , Stephen Sitch and Wolfgang Cramer Source : Global Ecology and Biogeography , Vol . 10 , N. 10(6), 661–677.*
- Townsend, C. R., Begon, M., & Harper, J. L. (2010). *Základy ekologie*. Olomouc: Univerzita Palackého v Olomouci.
- Wang, H., Zhang, B., Bai, X., a Shi, L. (2018). A novel environmental restoration method for an abandoned limestone quarry with a deep open pit and steep palisades: A case study. *Royal Society Open Science*, 5(5). <https://doi.org/10.1098/rsos.180365>
- Wheater, C. P., a Cullen, W. R. (1997). The flora and invertebrate fauna of abandoned limestone quarries in Derbyshire, United Kingdom. *Restoration Ecology*, 5(1), 77–84. <https://doi.org/10.1046/j.1526-100X.1997.09708.x>
- Yang, Y., Geng, Y., Zhou, H., Zhao, G., a Wang, L. (2017). Effects of gaps in the forest canopy on soil microbial communities and enzyme activity in a Chinese pine forest. *Pedobiologia*, 61, 51–60. <https://doi.org/10.1016/j.pedobi.2017.03.001>
- Zellweger, F., Braunisch, V., Morsdorf, F., Baltensweiler, A., Abegg, M., Roth, T., ... Bollmann, K. (2015). Disentangling the effects of climate, topography, soil and vegetation on stand-scale species richness in temperate forests. *Forest Ecology and Management*, 349, 36–44. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2015.04.008>
- Zozaya, E. L., Brotons, L., a Vallecillo, S. (2011). Bird Community Responses to Vegetation Heterogeneity Following Non-Direct Regeneration of Mediterranean Forests after Fire. *Ardea*, 99(1), 73–84. <https://doi.org/10.5253/078.099.0109>