

Obsah

1 Úvod	- 1 -
2 Cíle práce	- 5 -
3 Metodika	- 6 -
3.1 Úvod.....	- 6 -
3.2 Digitalizace map	- 7 -
3.3 Konstrukce grafů pro popis hranic druhových areálů.....	- 9 -
3.4 Grafy druhové bohatosti na gradientu zeměpisné šířky.....	- 11 -
4 Výsledky.....	- 13 -
4.1 Truncated limits	- 13 -
4.1.1 Severní hranice areálů výskytu druhů.....	- 13 -
4.1.2 Jižní hranice areálů výskytu druhů	- 15 -
4.2 Potential limits	- 16 -
4.3 Změny v druhové bohatosti	- 17 -
5 Diskuze.....	- 20 -
5.1 Truncated limits	- 20 -
5.1.1 Zalednění a posuny hranic areálů výskytu druhů	- 20 -
5.1.2 Severní hranice areálů výskytu druhů.....	- 21 -
5.1.3 Jižní hranice areálů výskytu druhů	- 23 -
5.2 Potential limits	- 25 -
5.3 Změny v druhové bohatosti	- 27 -
6 Závěr	- 28 -
Seznam použité literatury	- 29 -
Seznam příloh.....	- 33 -

1 Úvod

Formy života na Zemi jsou nesmírně rozmanité. Různorodost žijících organismů je výsledkem působení mnoha faktorů a jejich vzájemných kombinací, např. klimatu, terénu, extremity prostředí, možnostmi migrace apod. Stopy života byly nalezeny v nejrůznějších prostředích, např. v arktickém ledu, tropických deštných pralesech, hlubokomořských příkopech, horkých pramenech, nebo dokonce i ve skalách několik kilometrů pod zemským povrchem. Žádný živý organismus však není schopen žít na všech výše uvedených místech současně, protože každý z nich má své konkrétní nároky na prostředí výskytu. Některé organismy jsou více přizpůsobivé a schopné přežít ve vysoce variabilních podmínkách, jiným organismům vyhovují jen specifické podmínky určitého prostředí (Brown & Lomolino 1998). Vzhledem k různé dostupnosti míst a jejich vhodnosti pro vznik nových druhů organismů nebo jejich zánik, nutně dochází k nerovnoměrnému rozložení druhového bohatství na Zemi (Storch & Reif 2002). Například v tropech obecně žije více druhů organismů než v jiných klimatických pásech a směrem od rovníku k pólům, se vzrůstající zeměpisnou šířkou, druhová diverzita klesá. Tento jev, poukazující na závislost zeměpisné šířky a rozšíření druhů, se nazývá latitudinální gradient druhové diverzity (Stevens 1989).

Latitudinální gradient druhové diverzity se týká většiny skupin organismů, ale vyskytují se i výjimky: např. tučňáci (*Spheniscidae*) a tuleni (*Phocidae*), kteří dosahují své nejvyšší různorodosti ve vysokých zeměpisných šířkách. Naopak lumci (*Ichneumonidae*) a jehličnaté stromy třídy *Pinopsida* dosahují své největší různorodosti v mírném pásu a se snižující se zeměpisnou šířkou jejich různorodost klesá. Typickým příkladem početných skupin organismů, které se nacházejí na omezeném území v tropech jsou např. listonosovití netopýři v Novém světě (*Phyllostomidae*), zévy (*Tridacnidae*) a arekovité palmy (*Arecaceae*) (Brown & Lomolino 1998). Z uvedeného vyplývá, že výskyt různých skupin organismů se řídí různými zákonitostmi a je třeba je sledovat individuálně.

Rozmístění jednotlivých druhů organismů lze přesně vymežit na mapě pomocí zeměpisných souřadnic. Každý druh má areál výskytu na takovém území, které splňuje jeho základní životní požadavky, a proto velikost a tvar areálů nejsou z hlediska

výskytu jednotlivých druhů stejné. Areály určitého druhu se mění, a to tak, že se zvětšují, pokud jsou biotické i abiotické podmínky příznivé, a naopak při nepříznivých podmínkách se zmenšují a drobí, až k případnému zániku druhu (Brown & Lomolino 1998). Velikost areálu výskytu druhu bývá velmi proměnlivá. Je ovlivněna nejen přizpůsobivostí druhu, ale také jeho schopnostmi šíření, historickými podmínkami, přítomností konkurujících druhů a i náhodným zavlečením. Areál výskytu druhu může být omezen na jedinou lokalitu či ostrov, nebo naopak může pokrývat celé kontinenty (Brown et al. 1996). Ke stanovení velikosti areálu druhu se používá řada způsobů, standardní metodologie však dosud neexistuje (Rohde 1996).

Již ve druhé polovině 19. století začali přírodovědci věnovat pozornost souvislosti mezi výskytem jednotlivých druhů a zeměpisnou šířkou. Vznikla řada hypotéz zabývajících se prostorovým rozšířením organismů. V roce 1982 zveřejnil argentinský ekolog a biolog Eduardo Hugo Rapoport na základě svých studií publikaci nazvanou *Areography - Geographical Strategies of Species*. V ní uvedl, že v závislosti na zeměpisné šířce se mění velikosti areálů rozšíření jednotlivých druhů organismů tak, že se areály výskytu jednotlivých druhů s rostoucí zeměpisnou šířkou zvětšují (tzv. *Rapoportovo pravidlo*). Dřívější studie (např. Critchfield & Little 1966, Hall 1981) se také snažily ukázat vztah velikosti areálů a zeměpisné šířky, ale pouze u vybraných konkrétních skupin živočichů nebo rostlin.

Na podporu Rapoportova pravidla byla publikována řada studií, které se z něj snažily odvodit, proč je v tropech vyšší rozmanitost všech forem života než ve vyšších zeměpisných šířkách (Gaston & Chown 1999, Gaston et al. 1998, Rohde 1996). Jedním z těch, kteří se Rapoportovým pravidlem zabývali, byl např. Stevens (1989), který mj. uvedené pravidlo po Rapoportovi pojmenoval. Ve své studii dokazuje, že toto pravidlo platí obecně pro různé skupiny organismů, jako jsou např. savci, ptáci, mravenci, měkkýši, rostliny apod., a to na základě metody porovnávání průměrné velikosti areálů druhů živočichů a rostlin vyskytujících se v jednotlivých pásmech zeměpisné šířky. Předpokládal, že organismy ve stabilnějších klimatických podmínkách, např. v tropech, mají nižší ekologickou valenci, tzn. specializují se na užší škálu podmínek, a proto areály rozšíření jednotlivých druhů jsou menší než areály druhů žijících v klimaticky nestálém prostředí. Severněji žijící druhy se musí přizpůsobovat nepříznivým výkyvům klimatických podmínek daných střídáním ročních

období. V důsledku toho se jednotlivé druhy organismů ve vyšších zeměpisných šířkách příliš nesespecializují, a proto mohou mít větší areály výskytu (Stevens 1989).

Není zcela jasné, zda se rozloha areálů jednotlivých druhů také mění se zeměpisnou šířkou i v oblasti tropů. Dosavadní studie zatím nepotvrzují univerzální platnost Rapoportova pravidla pro tyto oblasti (např. Roy et al. 1994). Ani sám Stevens nezkoumal Rapoportovo pravidlo pod 25° severní zeměpisné šířky. Proto odpůrci univerzální platnosti Rapoportova pravidla uvádějí: „Toto pravidlo podle současných výzkumů platí pro zeměpisné šířky cca 40 - 50°N (Rohde 1996), nebo možná i pro nižší zeměpisnou šířku cca 20 - 30°N“ (Gaston & Chown 1999).

Je zřejmé, že na velikost areálů výskytu druhů působí řada faktorů. Nepřekonatelnou překážkou pro zvětšování areálů jsou přírodní bariéry (*truncated limits*), ve většině případů viditelně zřetelné, mezi které patří např. mořské pobřeží, pohoří, skalní masivy, velké vodní plochy apod. Překážkou zvětšování areálů výskytu jsou také civilizační faktory (velké stavby, umělé vodní plochy, znečištěné životní prostředí apod.), které však nejsou předmětem zkoumání této práce. Mezi potenciální možné limity (*potential limits*) velikosti areálů patří na prvním místě klimatické podmínky a změny klimatu, které kromě jiného závisí jak na zeměpisné šířce, tak na nadmořské výšce (Sizling et al. 2009).

V této souvislosti je možné zmínit např. Janzena (1967), který se mj. věnoval studiu významu horských přechodů pro výskyt druhů a velikost druhových areálů. Ve své studii upozornil na skutečnost omezeného rozmístění mnoha druhů v horských oblastech tropického pásma. Zdůraznil, že druhy žijící v tropech, málo tolerantní ke změnám klimatu, nedokáží překonat horské bariéry, protože v dané nadmořské výšce jsou ke změnám klimatu daleko méně tolerantní než druhy žijící v mírném pásmu, pro které vyšší nadmořská výška v létě odpovídá jejich standardním životním podmínkám v nížině v jiném ročním období (např. podzim, zima). V mírném pásmu druhy žijící v nížinách tak mohou v létě překročit např. nadmořskou výšku 2000 m.n.m., aniž by se setkávaly s horšími stresujícími abiotickými podmínkami, než s jakými se setkávají v průběhu zimy v nížinách. To však neplatí pro tropy. Bez ohledu na roční období tropické druhy v nadmořské výšce 2000 m narazí na horší podmínky a nižší teploty, než s jakými se setkaly kdykoliv předtím v nížině. Z uvedeného vyplývá,

že bariéry vytvářené horskými hřebeny a dalšími geologickými a klimatickými podmínkami podporují vytváření a přežívání endemických druhů na malých územích, tj. druhů nevyskytujících se v jiných oblastech. Janzenova hypotéza se týká způsobu, jakým abiotický stres a další podmínky spojené se zeměpisnou šířkou ovlivňují velikost a tvar areálu v tropech podle Rapoportova pravidla (Brown & Lomolino 1998).

I přes stále se zvyšující zájem vědců (např. Rosenzweig 1995, Rosenzweig & Sandlin 1997) o zákonitosti prostorového výskytu jednotlivých organismů a podmiňujících faktorů, s ohledem na geografické, geologické, klimatologické, ekologické i evolučně biologické poznatky, nebyly dosud nalezeny přesné příčiny rozložení organismů na Zemi. Rapoportovo pravidlo a otázka jeho univerzální platnosti je částí vědecké veřejnosti zpochybňována. Někteří vědci uvádějí, že toto pravidlo je spíše lokálním fenoménem vyskytujícím se jen na severní polokouli (např. Brown & Davis 1995, Rohde et al. 1993, Kolasa et al. 1998) a jen ve vymezené zeměpisné šířce.

Nicméně platí, že univerzální platnost Rapoportova pravidla je v každém případě omezena přírodními bariérami. Geografické struktury v Evropě a klimatické podmínky patří mezi významné limity velikosti areálů rozšíření jednotlivých druhů plžů. Vzhledem k tomu, že velikost areálů výskytu jednotlivých druhů značně závisí na přírodních bariérách, je vhodné určit, které z nich patří k *truncated limits* a které k *potential limits*.

Tato práce se zaměřuje na rozlišení hranic areálů suchozemských plžů Evropy. Na hranice areálů, které jsou důsledkem geografických bariér (dále jen *truncated limits*), nebo na ty, které jsou určeny fyziologickými vlastnostmi druhů (klimatická tolerance) a klimatickými podmínkami (dále jen *potential limits*). Oba druhy hranic (*limits*) omezují rozšíření jednotlivých druhů evropských suchozemských plžů. Jejich interpretací v konkrétních podmínkách severojižního gradientu Evropy chci poukázat na migrační bariéry, historické události (např. zalednění) a vliv klimatu pro recentní výskyt malakofauny v Evropě.

Rozdělení měkkýšů podle typu hranic jejich areálů bude využito pro další výzkum Rapoportova pravidla a latitudinálního gradientu. Oba výzkumy jsou však mimo rozsah této práce.

2 Cíle práce

Cílem této diplomové práce je za pomoci digitalizace map (z literatury) sledovat rozšíření jednotlivých druhů evropských suchozemských plžů a zjistit, do jaké míry jsou areály rozšíření určeny fyzickou geografí Evropy (pohoří, moře apod.), historickými událostmi (okraj zalednění) a do jaké míry mohou být okraje areálů určeny fyziologií druhů a klimatem. Jen v posledním případě by bylo možné pozorovat vliv severojižního gradientu na velikosti areálů jednotlivých druhů. Ve všech ostatních případech hraje větší roli geografie a historie.

Úkoly práce:

- vytvořit databázi areálů rozšíření jednotlivých druhů evropských plžů
- identifikovat místa, kde jsou nejčastější společné severní a jižní hranice druhových areálů
- rozlišit *truncated* a *potential limits* a interpretovat je pro jednotlivé druhy plžů
- sledovat severojižní změny v druhové bohatosti plžů

V práci se zaměřím na evropskou kontinentální biogeografii. Ostrovní biogeografie není v této práci řešena.

3 Metodika

3.1 Úvod

Na světě existuje opravdu jen málo míst, kde jsou areály výskytu jednotlivých druhů plžů (*Gastropoda*) vymapované. Jednou z výjimek je Evropa, kde máme k dispozici řadu regionálních atlasů rozšíření (např. Turner et al. 1998, Lisický 1991) v západní, střední a severní Evropě (Velká Británie, Slovensko, Maďarsko, Švýcarsko, Polsko, některé oblasti Německa atd.). Rozšíření plžů v celé této části Evropy pak shrnuje práce (Kerney et al. 1983). Mnohem hůře je na tom vymapování areálů jihoevropských druhů, kde jsou mnohá území jen velmi málo známá. Jediným jihoevropským atlasem rozšíření plžů je (Tiziano & Vincenzo Cossignani 1995). Práce (Kerney et al. 1983) mapuje pouze rozšíření suchozemských plžů, proto jsem vodní plže uváděné v atlase (Tiziano & Vincenzo Cossignani 1995) do této studie nezahrnovala a jsou uvedeni v příloze I (str. I). Na sledovaném gradientu nejsou z tohoto důvodu všechny sladkovodní druhy, v seznamu chybí druhy vyskytující se jen ve střední nebo severní Evropě. Abych pokryla celý severojižní gradient Evropy, zařadila jsem do analýzy všechny druhy plžů uvedené v publikacích Kerney et al. 1983 a Tiziano & Vincenzo Cossignani 1995, kromě plžů, jejichž areály se míjejí s 1. až 21 poledníkem (příloha II, str. II), podél kterých jsem severojižní distribuci druhů sledovala (obr. 3, str. 8). Rozdílná taxonomie obou atlasů je sjednocená podle (Turner et al. 1998). Z ostrovů jsem sledovala pouze údaje týkající se výskytu plžů na Sicílii, Sardinii a na větších baltských ostrovech. Ostatní malé ostrovy, o nichž často nemáme podrobnější informace, nebyly do analýzy zahrnuty. Zkoumaný vzorek obsahuje 589 druhů (příloha III, str. III) z celkových 725, které jsou uvedeny v citovaných dílech. Oba zvolené atlasy zahrnují drtivou většinu v současnosti známých druhů na gradientu od severního po jižní okraj kontinentu. Jen velmi málo druhů bylo nově vymezeno nebo popsáno až po vydání těchto děl. U nich však zatím obvykle nemáme bližší informace o jejich zoogeografii, a proto nebyly do analýzy zahrnuty. Vzhledem k tomu, že Kerney et al. (1983) nepracují s poddruhy, kdežto T. & V. Cossignani (1995) ano, byly v seznamu sjednoceny některé taxony na druhové úrovni z prvního díla s nominátními poddruhy z druhého díla, přičemž další poddruhy byly již počítány jako samostatné taxony.

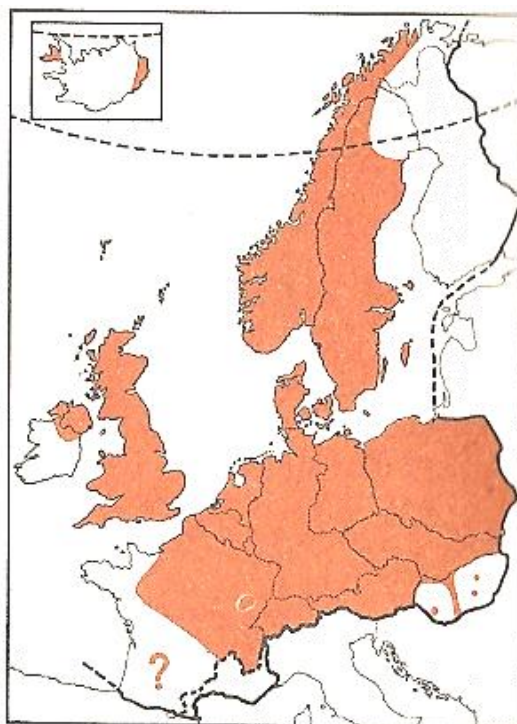
3.2 Digitalizace map

Pro digitalizaci severojižního rozšíření suchozemských plžů jsem kombinovala mapy uvedené v atlasech Tiziano & Vincenzo Cossignani (1995) a Kerney et al. (1983). Jako příklad uvádím postup zpracování map výskytu druhu *Arianta arbustorum*:

Nejprve jsem naskenovala mapy z obou uvedených publikací (obr. 1 a 2).

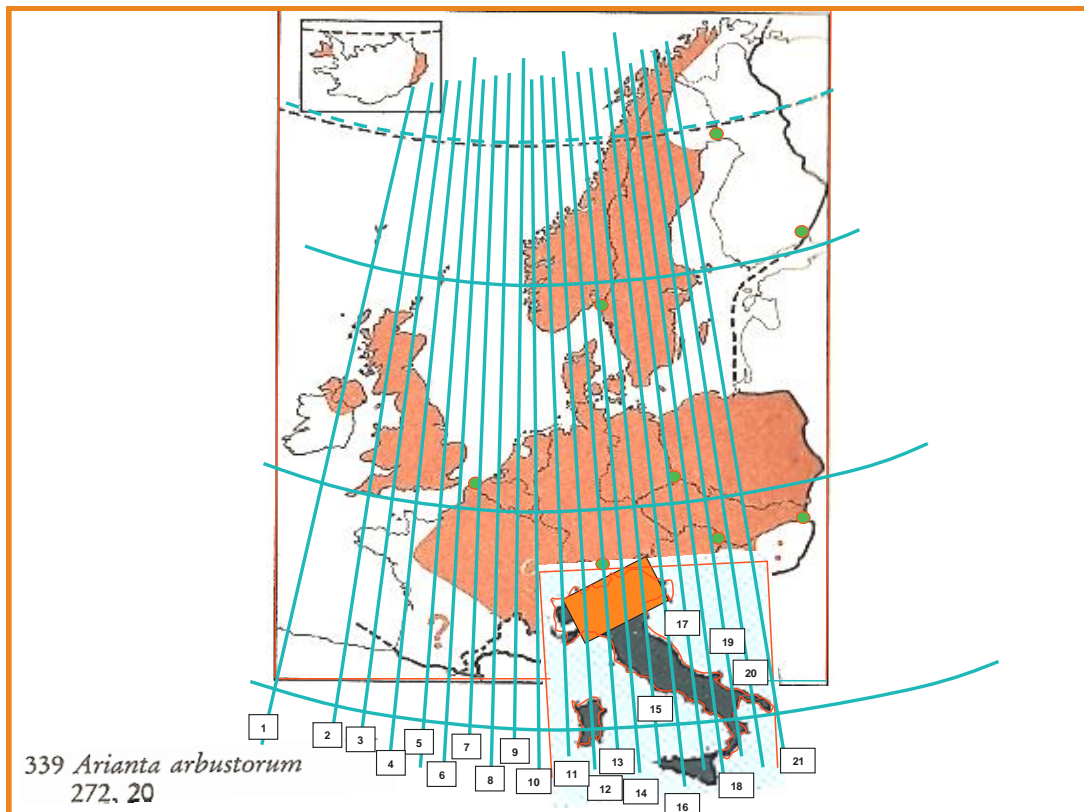


obr. 1 Výskyt *Arianta arbustorum* v Itálii (Tiziano & Vincenzo Cossignani 1995)



obr. 2 Výskyt *Arianta arbustorum* severně od Alp (Kerney et al. 1983)

Poté jsem mapy spojila dohromady (obr. 3).



obr. 3 Výskyt *Arianta arbustorum* v Evropě. Modře očíslované linie zobrazují sledované poledníky.

Následně jsem provedla digitalizaci (i) referenčních bodů se známými zeměpisnými souřadnicemi a (ii) bodů, ve kterých areál výskytu protínal jednotlivé poledníky (modré očíslované linie v obr. 3). Tím jsem získala zeměpisné souřadnice severojižních okrajů areálů podél vybraných poledníků pro každý zkoumaný druh. Software, který byl k digitalizaci použit, byl vytvořen konzultantem této práce Arnoštem L. Šizlingem v programovacím prostředí Delphi. V konečné fázi tak byly vytvořeny dva typy grafů týkající se Rapoportova pravidla (obr. 4, str.10) a druhového bohatství (obr. 7, str. 12), které jsem využila k dalšímu zpracování.

3.3 Konstrukce grafů pro popis hranic druhových areálů

Pro zkoumání Rapoportova pravidla byl pro každý z 21 poledníků (obr. 3) vytvořen graf závislosti poloviny severojižního rozsahu areálu výskytu druhu (Half-Extent; rovnice 1) na zeměpisné šířce středu distribuce druhu podél zkoumaného poledníku (Stred; rovnice 2). Half-extent a stred byly počítány jako

$$\text{Half_Extent} = \frac{L_N - L_S}{2} \quad \text{rovnice 1}$$

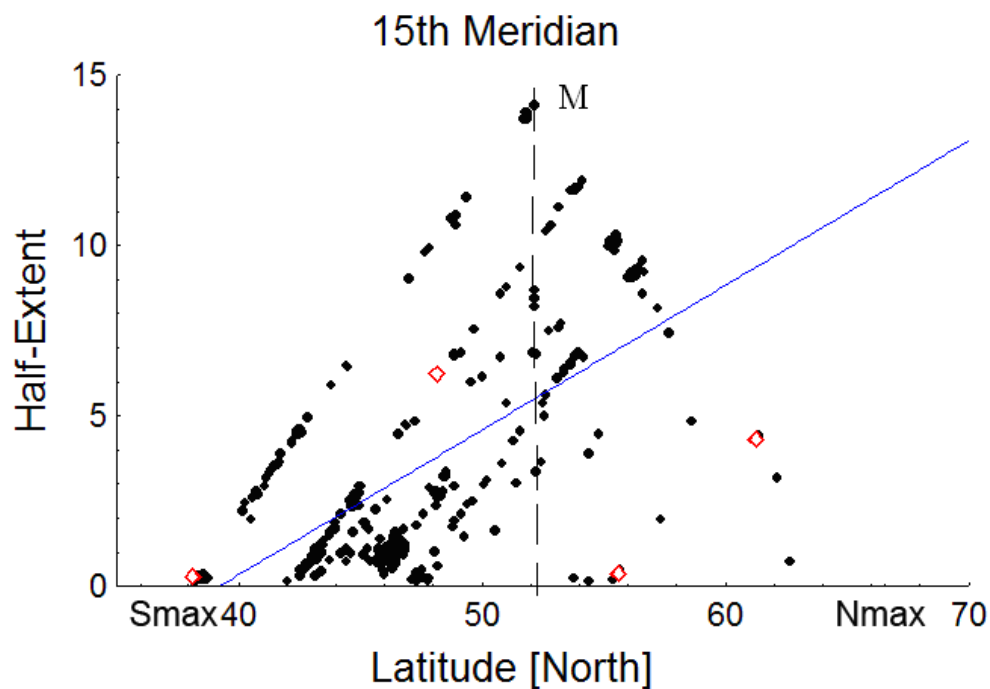
a

$$\text{Stred} = \frac{L_N + L_S}{2}, \quad \text{rovnice 2}$$

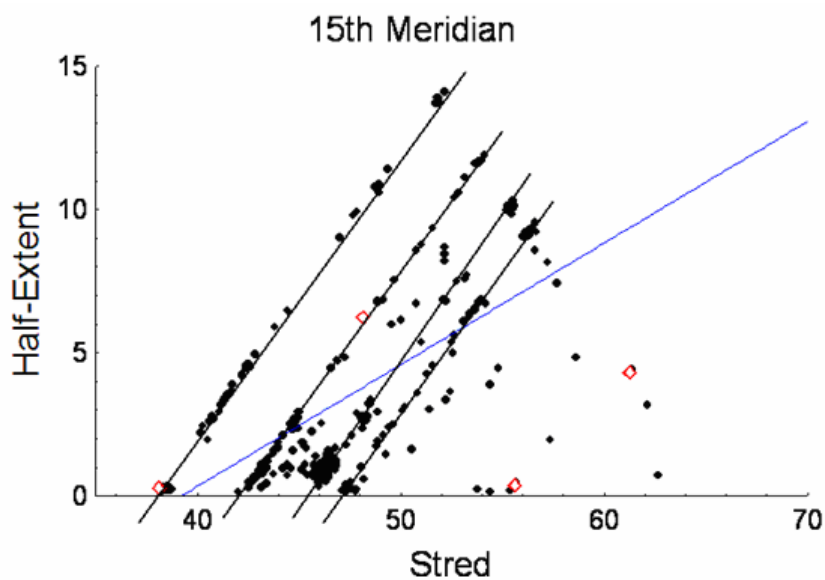
kde L_N a L_S jsou severní zeměpisné šířky (latitudy) nejsevernějšího a nejj jižnějšího okraje areálu podél zkoumaného poledníku. Jednotky všech proměnných jsou stupně zeměpisné šířky.

Vzniklo tak 21 grafů (příloha IV, str. X), které v dalším textu v souladu s literaturou budu nazývat Colwellovy trojúhelníky (Colwell & Hurtt 1994). Jako příklad uvádím Colwellův trojúhelník pro 15. poledník, který jsem dále ručně zpracovala z hlediska jižní a severní hranice druhových areálů (obr. 5 a 6). Každý bod grafu reprezentuje jeden areál.

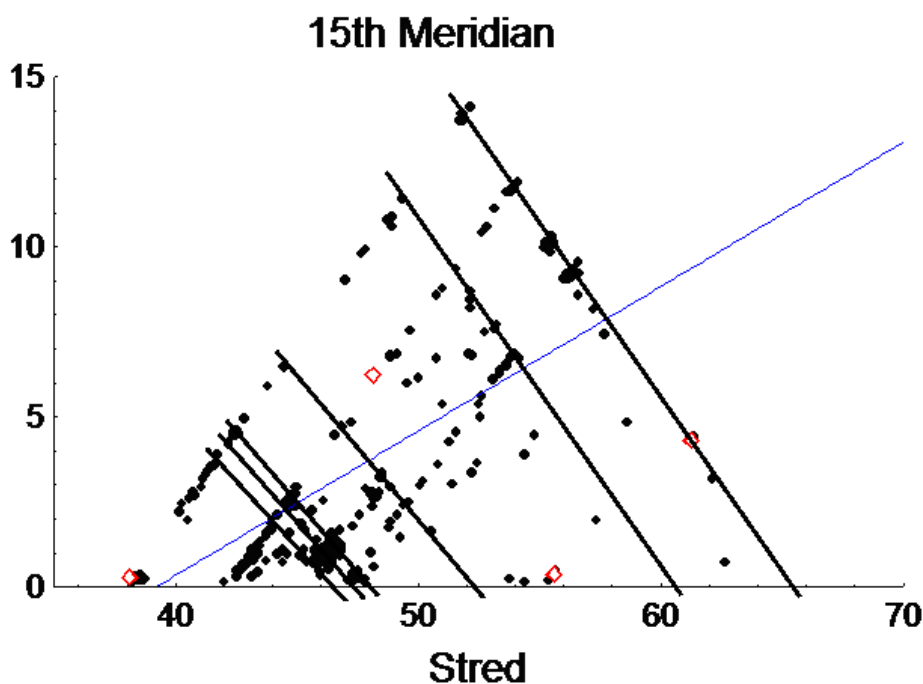
Jednotlivé body výskytu druhů uvedené v grafech jsem tam, kde se vizuálně jevíly v podobě přímky se sklonem +1, nebo -1, ručně spojila. Body ležící na přímce se sklonem +1 (rostoucí doprava), odpovídají druhům se společnou severní hranicí výskytu; body ležící na přímce se sklonem -1 (klesající doprava), odpovídají druhům se společnou jižní hranicí výskytu. V místech průniku přímky s osou jsem zjistila stupně zeměpisné šířky a následně jsem je vyznačila do fyzicko-geografické mapy kontinentu. Přitom jsem identifikovala a následně vyloučila hranice areálů výskytu, které jsou vymezeny mořským pobřežím (tj. zjevnou přírodní bariérou; červené kosočtverce v obr. 4–6), uváděné v odborné literatuře pod názvem – tzv. *truncated limits*; Sizling et al. 2009).



obr. 4 Colwellův trojúhelník pro 15. poledník. Černé kosočtverce zobrazují areály jednotlivých druhů podél 15. poledníku; červené prázdné kosočtverce představují jednotlivé souvislé kusy pevniny (zleva doprava: 1-Sicílie, 2-řez jižní a střední Evropou podél 15. poledníku, 3-ostrov Sjælland v Dánsku a 4-řez Skandinávií podél 15. poledníku). Smax – severní hranice areálu, Nmax – jižní hranice areálu, M – střední bod areálu.



obr. 5 Colwellův trojúhelník pro 15. poledník. Na liniích se sklonem +1 (černé čáry) leží druhy se společným jižním okrajem areálu.

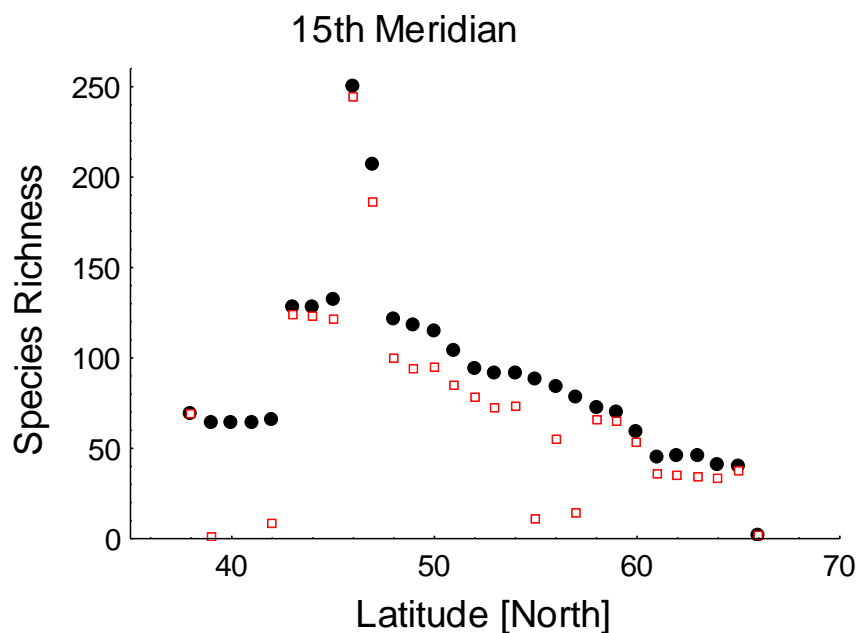


obr. 6 Colwellův trojúhelník pro 15. poledník. Na liniích se sklonem -1 (černé čáry) leží druhy se společným severním okrajem areálu.

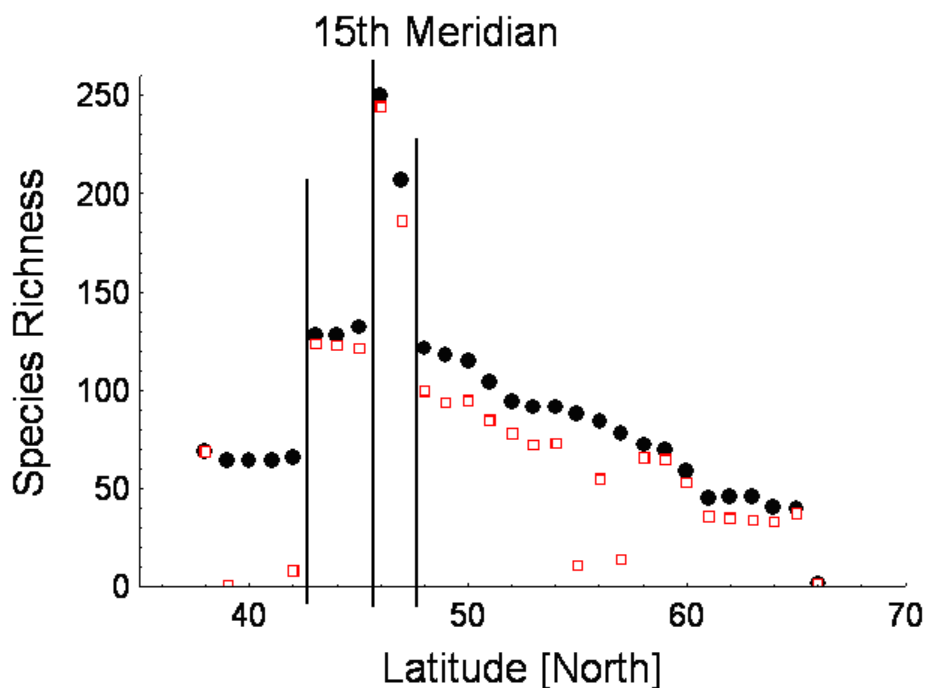
3.4 Grafy druhové bohatosti na gradientu zeměpisné šířky

Druhová bohatost (*Species Richness*) je počet druhů vyskytujících se na konkrétním poledníku. Pro zkoumání druhové bohatosti byl pro každý z 21 poledníků vytvořen graf závislosti druhové bohatosti na gradientu zeměpisné šířky (*Latitudinal Gradients in Species Richness*).

U tohoto typu grafů (obr. 7) v celkovém počtu 21 (21 poledníků; příloha V, str. XIII) jsem rovněž provedla ruční úpravu v tom smyslu, že jsem sledovala skokové změny v bohatosti výskytu druhů, a to tak, že jsem přímkami vymezila hranice mezi jednotlivými četnostmi výskytu druhů (obr. 8). Zeměpisné šířky, na kterých dochází k velkým (skokovým) změnám druhového bohatství jsem opět vyznačila do fyzicko-geografické mapy Evropy.



obr. 7 Species Richness Gradient pro 15. poledník. Černé kroužky představují počty druhů pro danou latitudu v nejhrubějším možném měřítku (počty druhů, které se vyskytují severněji i jižněji než daná latituda). Červené čtverce ukazují počty areálů, které překrývají danou latitudu v nejjemnějším rozlišení, které poskytovaly zdrojové atlasy (tj. po zohlednění „děr“ ve zobrazených areálech).



obr. 8 Species Richness Gradient pro 15. poledník ručně upravený. Černé svislé linie ukazují latitudy, kde se diverzita měnila skokem.

4 Výsledky

4.1 *Truncated limits*

Při sledování rozložení velikosti jednotlivých areálů je zřejmé, že jejich velikost je výrazně ovlivněna geografickými strukturami Evropy, které tvoří severojižní bariéry. Jedná se o pohoří, rozsáhlé nížiny a mořská pobřeží. Pro některé druhy měkkýšů jsou tyto bariéry nepřekonatelné.

Na základě použité metodiky jsem zpracovala tři mapy. Prvé dvě mapy zobrazují místa, kde má více druhů svoji severní (obr. 9, str. 14) resp. jižní (obr. 10, str. 16) hranici areálu. Severní hranice areálů výskytu druhů představuje bariéry, o které se zarazí druhy jdoucí z jihu na sever. Jižní hranice tvoří bariéry pro ty plže, kteří se šíří od severu k jihu. Poté jsem se snažila najít takové geografické struktury, které se v těchto místech nacházejí. Nejvýraznějšími geografickými strukturami jsou v tomto ohledu Alpský masiv, Skandinávské pohoří, nížiny v severním Německu a Polsku a pochopitelně vlastní hranice pevniny. Poslední mapa (obr. 11, str. 18) graficky znázorňuje skokové změny v druhové bohatosti (*Species Richness*). Místa, kde se diverzita měnila skokem, opět odpovídají Alpskému masivu, Francouzskému středohoří, Apeninám a u českých pohoří Šumavě, Jizerským horám a Krkonošům.

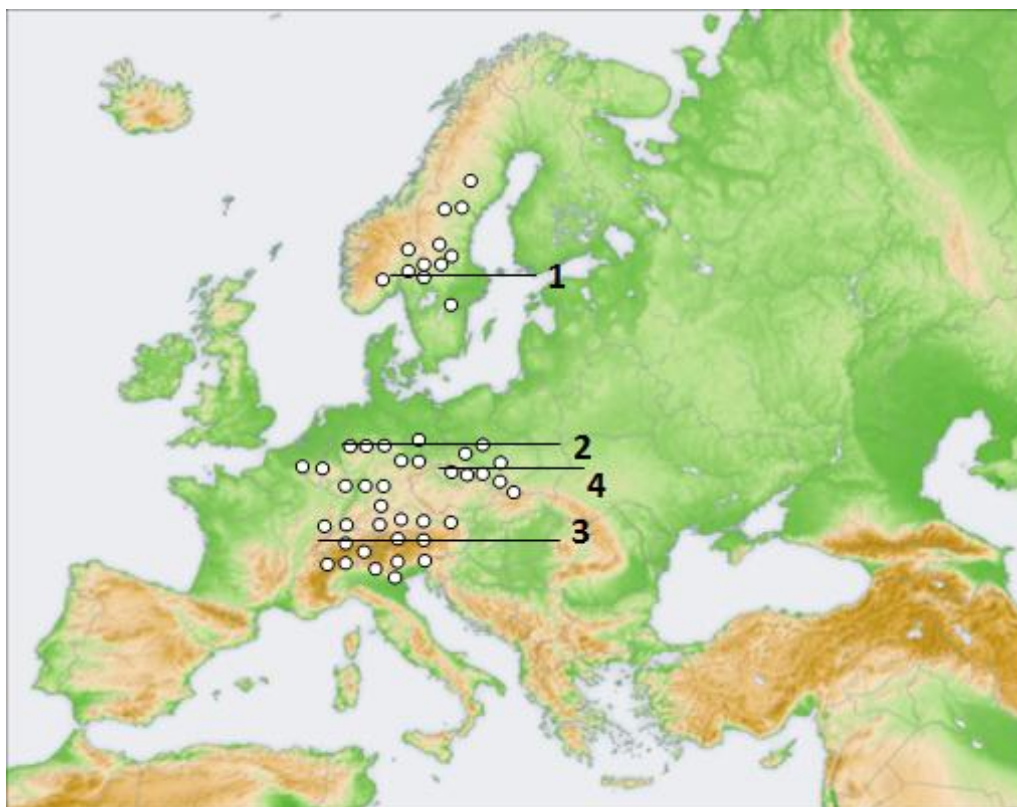
4.1.1 Severní hranice areálů výskytu druhů

Při pohledu na mapu (obr. 9) jsem zjistila několik delších společných linií, které tvoří hranice výskytu jednotlivých druhů plžů. V principu je možné vysledovat čtyři linie ohraničující výskyty plžů.

První linii (linie 1, obr. 9) tvoří jih Skandinávských hor, kde mají své severní hranice výskytu některé druhy ze dvou ekologických skupin plžů – vlhkomilní až mokřadní (např. *Carychium tridentatum*, *Succinella oblonga*, *Oxyloma elegans*, *Vertigo antivertigo*, *Vertigo angustior* apod. – viz příloha VI, str. XVI) a druhy otevřených stanovišť (např. *Euomphalia strigella*, *Vallonia costata*, *Vallonia pulchella*, *Vertigo*

pygmaea apod. – viz příloha VI). Dále zde lze vystopovat i některé lesní druhy, které nejdou dále na sever (např. *Acanthinula aculeata*, *Discus rotundatus*, *Aegopinella pura*, *Oxychilus cellarius*, *Fruticicola fruticum*, *Helicigona lapicida*, *Cepaea hortensis*, *Cepaea nemoralis* apod. – viz příloha VI).

Druhá linie (linie 2, obr. 9) probíhá podél jižní hranice Severoněmecké nížiny. Zjistila jsem, že tento okraj je významný jako limit rozšíření význačných lesních druhů plžů, které nedokázaly překonat tuto vesměs odlesněnou krajinu (např. *Sphyradium doliolum*, *Eucobresia diaphana*, *Aegopinella nitens*, *Daudebardia rufa*, *Trochulus suberectus*, *Helicodonta obvoluta*, *Isognostoma isognostomos* apod. – viz příloha VII, str. XVI). Je jasné, že se zde jedná o druhotnou, činností člověka vytvořenou hranici. V této souvislosti lze zvažovat i význam jižního okraje posledního zalednění z hlediska výskytu tří druhů plžů (*Chondrula tridens*, *Xerolenta obvia* – stepní druhy, *Perforatella bidentata* – mokřadní druh).



obr. 9 Místa, kde má více druhů severní hranici svého areálu. Očíslované linie zobrazují sledované hranice.

Třetí linii (linie 3, obr. 9) tvoří severní svahy Alp a Západních Karpat. Své severní hranice rozšíření zde mají např. náročné lesní druhy *Orcula dolium*, *Pagodulina pagodula*, *Aegopinella ressmanni*, *Macrogastra badia*, *Petasina edentula* a skalní druhy *Chondrina clienta*, *Chilostoma achates*. Další skupina vesměs lesních druhů má společnou severní hranici tvořenou linií (linie 4, obr. 9) severních Sudet a Karpat např. *Oxychilus depressus*, *Semilimax semilimax*, *Petasina unidentata*, *Vitrea subrimata* a další – příloha XIII, str. XVII).

4.1.2 Jižní hranice areálů výskytu druhů

Tato mapa (obr. 10) nám ukazuje význam geografických struktur Alp a Západních Karpat, které tvoří bariéru i pro šíření plžů opačně, tedy ze severu Evropy jižním směrem. Lze vysledovat dvě výrazné linie podél každého z obou pohoří. Na Apeninský poloostrov se ze severu nedostanou některé druhy plžů, které však Alpy obejdou z východu, takže například do Chorvatska zasahují (Stamol 2010). Jedná se o následující druhy plžů *Arianta arbustorum*, *Clausilia dubia*, *Ena montana*, *Chondrina avenacea* a další. Druhy, které se jižním směrem přes Alpy do Středozeší nedostanou vůbec, jsou např. *Arion silvaticus*, *Columella aspera*, *Discus ruderratus*, *Vertigo alpestris* a další. V oblasti Karpat jsou to např. *Aegopinella minor*, *Deroceras rodnae*, *Vallonia enniensis* a další – všechny viz příloha IX (str. XVII).

I jih Skandinávie představuje jižní hranicí areálů výskytu druhů, ta je však pravděpodobně spíše klimatická. Lze ji pozorovat pouze pro tři druhy plžů (*Vertigo ronneybyensis*, *Vertigo lilljeborgi* a *Zoogenetes harpa*).



obr. 10 Místa, kde má více druhů jižní hranici svého areálu.

4.2 Potencial limits

V této části jsem se snažila najít takové druhy, jejichž hranice areálu se nekryjí s výše uvedenými *truncated limits* a nebo jen částečně. U druhů, které nemají hranice areálů limitované pouze výše uvedenými geografickými bariérami, se dá předpokládat, že jejich severní či jižní okraje areálů nejsou přímo závislé na bariérách prostředí (*truncated limits*). Lze očekávat, že hranice areálů těchto druhů jsou určeny vlastnostmi druhů a klimatickými podmínkami. Jejich absence v zemědělsky obdělávaných nížinách pak může být druhotná. Na těchto druzích lze proto testovat platnost Rapoportova pravidla, jeho vztahu k severojižnímu gradientu druhové rozmanitosti a jejich příčin. Příkladem severní hranice areálu, která není, nebo je jen místy seříznuta (*truncated*) geografickou bariérou, mohou být druhy *Platyla polita*, *Carychium minimum*, *C. tridentatum*, *Succinea putris*, *Oxyloma elegans*, *Pupilla triplicata*, *Limax cinereoniger*, *Malacolimax tenellus*, *Cecilioides acicula*, *Cochlodina laminata*, *Monacha cartusiana*, *Helicodonta obvoluta*, severovýchodní hranice pak *Azeca godalli*,

Abida secale, *Lauria cylindracea*, *Jaminia quadridens*, *Phenacolimax major*, *Milax gagates*, *Deroceras panormitanum*, *Macrogastera rolphi*, *Clausilia bidentata*, celý rod *Testacella*, v podstatě celý rod *Cadidula*, *Helicella itala*, *Peforatella subrufescens*, severozápadní *Ruthenica filograna*, *Fruticicola fruticum*, *Xerolenta obvia*, *Cepaea vindobonensis*, severní i jižní *Vertigo substriata*, *Trochulus striolatus*, jižní hranice *Vertigo ronnebyensis*, *V. lilljeborgi*, *Zoogenetes harpa*, západní *Discus ruderratus*, jihovýchodní *Oxychiulus alliarius*, *Zonitoides excavatus*.

Na většině území Evropy se dnes vyskytují kulturní lesy nebo zemědělská či jinak antropicky ovlivněná krajina, která brání přirozenému šíření suchozemských plžů. Přirozené lesy, v nichž nacházíme nejvíce druhů plžů, se zachovaly zejména v krajinách hornatých a členitých, málo vhodných pro kultivaci a hospodářské využívání.

4.3 Změny v druhové bohatosti

Na této mapě (obr. 11) jsem sledovala geografické bariéry, na kterých se skokově změnila druhová bohatost. Při pohledu na mapu jsem zjistila, že výrazné skokové změny v druhové bohatosti se objevují u všech větších pohoří Evropy. Jako nejvýznamnější se opět jeví Alpy, v jejichž blízkosti dochází k největším změnám v druhové bohatosti. Dále lze jako příklady uvést Francouzské středohoří, Apeniny, Sicilské Apeniny, Skandinávské pohoří a z českých pohoří Šumavu, Jizerské hory a Krkonoše. Dále jsem na mapě vysledovala, že k dalším výrazným změnám v druhové bohatosti došlo v nížinných oblastech, např. na východě Evropy ve Velké uherské nížině. V horách a jejich okolí je druhů méně. V nížinných oblastech druhové bohatosti přibude.

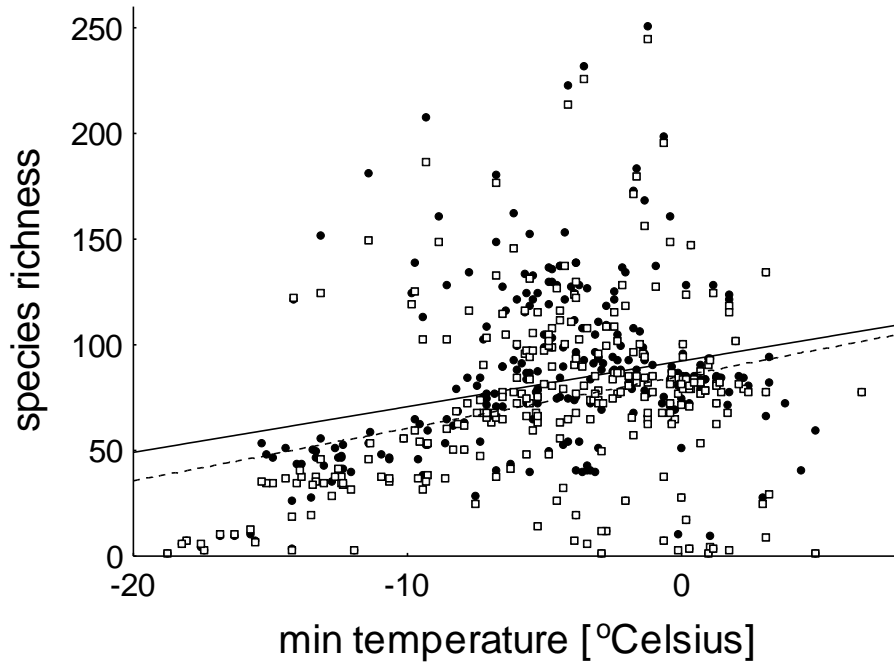
Obr. 12 a 13 (str. 19) znázorňuje vztah druhové bohatosti (*Species Richness*) a teploty (minimální a průměrné). Na první pohled je patrné, že na grafech není vidět příliš velký rozdíl mezi nejhrubším a naopak nejjemnějším mapováním areálu jednotlivých druhů. Zdá se, že i nejjemnější rozlišení, které použité atlasy umožňují, je stále ještě dost hrubé na to, aby byl vidět výraznější rozdíl mezi druhovou bohatostí (*Species*

Richness), kterou vyjadřuje jemné rozlišení po zohlednění „děr v areálech“ a hrubým mapováním, které vlastně představuje *Species Pool Richness* (potenciálně možný výskyt jednotlivých druhů plžů). Důvodem může být i obecně malá disjunktivnost (nesouvislost) areálů.

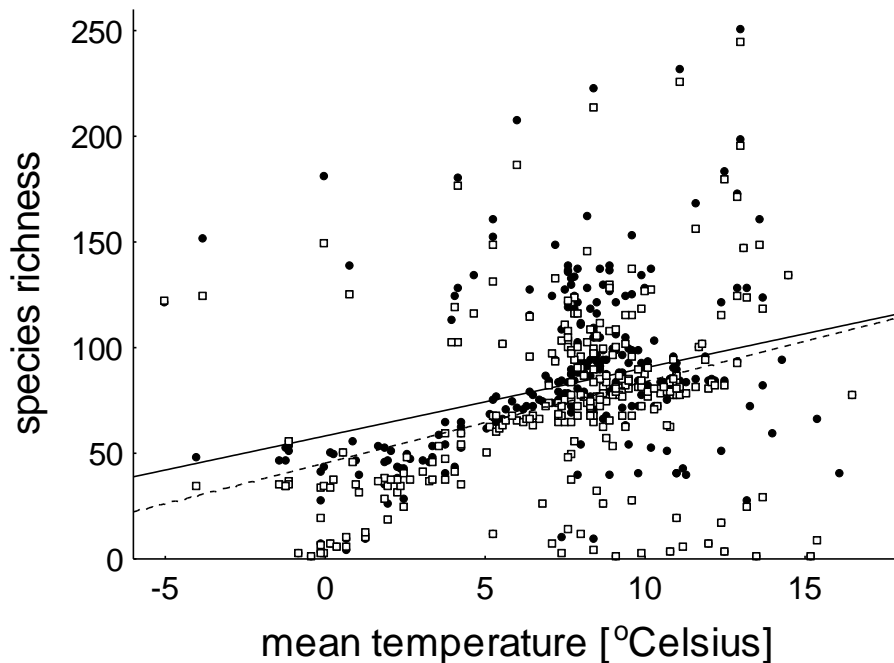
Na obou grafech můžeme vidět, že s rostoucí teplotou roste druhová bohatost. Méně zřetelně se tato závislost projevuje u minimálních teplot, zřetelněji u průměrných teplot.



obr. 11 Změny v druhové bohatosti



obr. 12 Závislost druhové rozmanitosti (*Species Richness*) na minimální roční teplotě stanoviště. Plné kroužky (plná regresní přímka) představují počty druhů v nejhrubějším možném mapování. Prázdné čtverce (čárkovaná přímka) ukazují počty druhů v nejjemnějším rozlišení, které poskytovaly zdrojové atlasy (tj. po zohlednění děr ve zobrazených areálech). Pro nejhrubší mapování ($p < 0,0001$, $r \approx 0,29$; $N=274$); pro jemnější mapování ($p < 0,0001$, $r \approx 0,3$; $N=274$).



obr. 13 Závislost druhové rozmanitosti (*Species Richness*) na průměrné roční teplotě stanoviště. Plné kroužky (plná přímka) představují počty druhů v nejhrubějším možném mapování. Prázdné čtverce (čárkovaná regresní přímka) ukazují počty druhů v nejjemnějším rozlišení, které poskytovaly zdrojové atlasy (tj. po zohlednění děr ve zobrazených areálech). Pro nejhrubší mapování ($p < 0,0001$, $r \approx 0,36$; $N=274$); pro jemnější mapování ($p < 0,0001$, $r \approx 0,36$; $N=274$).

5 Diskuze

Bylo pozorováno, že areály rozšíření jednotlivých druhů evropských suchozemských plžů jsou ovlivňovány faktory prostředí - nejen geografickými a historickými podmínkami (*truncated limits*), ale i klimatem a vlastnostmi jednotlivých druhů (*potential limits*). Ukazuje se, že vlivem nestejných klimatických podmínek se mění druhová bohatost plžů (*Species Richness*).

5.1 *Truncated limits*

5.1.1 Zalednění a posuny hranic areálů výskytu druhů

Na rozmístění areálů výskytu druhů má kromě přírodních bariér vliv i vývoj evropského kontinentu během kvartéru, charakterizovaný především celkovou změnou klimatu. Střídání dob ledových (glaciály) a meziledových (interglaciály) značně ovlivnilo faunu a floru na celé Zemi a v Evropě pak velmi drasticky (Hewitt 1996). K velkým přesunům živočichů a rostlin docházelo v dobách ledových (nejstarší již v prekambriu, poslední ve čtvrtohorách v pleistocénu), kdy se pevninské ledovce šířily ze severní Evropy do střední (okraj ledovce dosahoval během předminulého glaciálu až do severních oblastí Čech a Moravy) a na nejvyšších evropských pohořích se vytvářely ledovce horské, které jsou dodnes na mnoha místech zachovány (např. Ložek 1964).

Flora a fauna je proto po celý kvartér ovlivňována změnami klimatu, které vytvořily, či naopak přerušily předchozí migrační trasy. Díky periodickému střídání chladných a suchých úseků (glaciály) s kratšími úseky teplými a vlhkými (interglaciály, včetně postglaciálu neboli tzv. holocénu) docházelo ke změnám ve velikosti a tvaru areálů jednotlivých druhů, které byly v období největších klimatických změn pochopitelně nejrychlejší (Ložek 1964). Vegetační zóny Evropy v dobách ledových ustupovaly směrem na jih a při následujícím oteplení v meziledových dobách se vracely zpět do svých dřívějších poloh. Vlivem střídání klimatu se tak vytvářela společenstva glaciální a interglaciální. V prvním případě jde o druhy chladnomilné až suchomilné. Tyto druhy omezené jen na horské a studené oblasti se v současnosti nacházejí ve východoevropské stepní oblasti nebo v oblasti arкто-alpínské. V případě interglaciálních druhů se jedná o druhy teplomilné a lesní. Předpokládá se, že v dobách

ledových přeživaly izolovaně, především na jihu Evropy (Apeninský, Pyrenejský a Balkánský poloostrov), nebo v tzv. refugiích (ústupových oblastech) nacházejících se v méně exponovaných oblastech Evropy, ve kterých přečkávaly nepříznivé klimatické podmínky. S opětným nástupem oteplování klimatu se tyto druhy šířily zpět severním směrem (Hewitt 1996), nebo stoupaly podél horských hřebenů do vyšších nadmořských výšek za nižšími teplotami (Brown & Lomolino 1998, Janzen 1967).

Reakce rostlinných a živočišných druhů, které žily po dlouhou dobu v relativně stabilním klimatu mohla být v zásadě trojí:

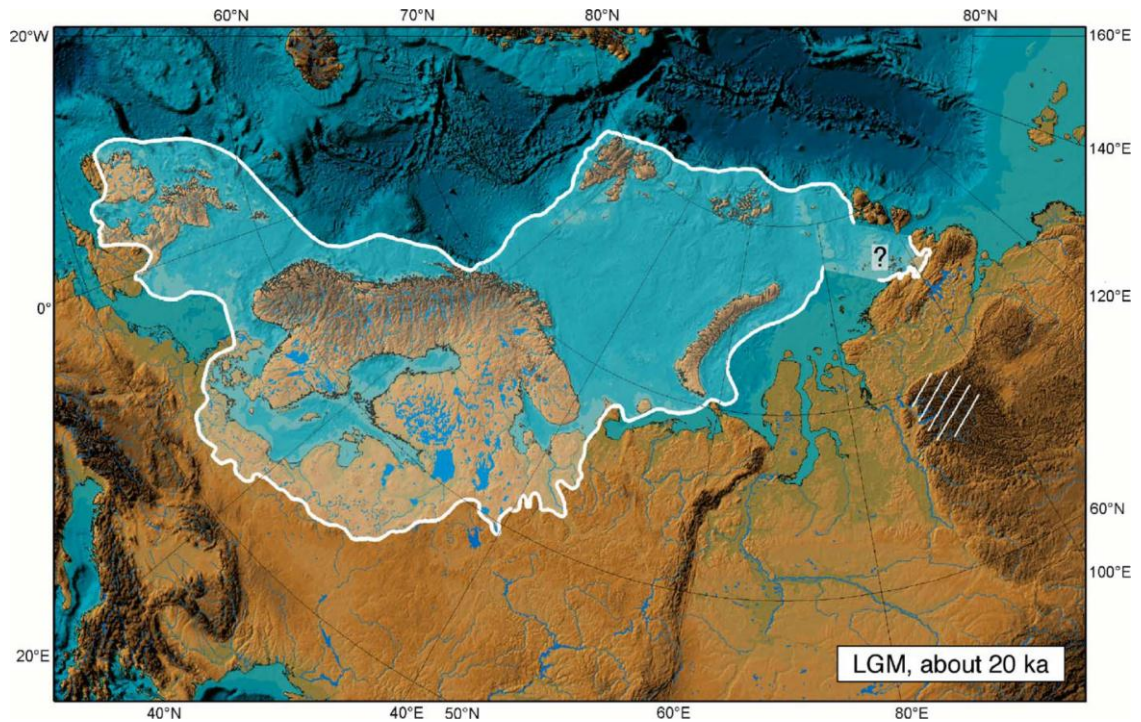
- Některé druhy ustoupily do jiné vhodné nadmořské výšky nebo zeměpisné šířky (u plžů např. arкто-alpínský druh *Columella columella* nebo boreo-montánní druh *Discus ruderatus*).
- Další druhy setrvaly v místě svého původního výskytu a přizpůsobily se změněným životním podmínkám v daném místě (např. *Trochulus hispidus* – v glaciálu sprašová step, dnes ruderály).
- U dalších druhů došlo k prudkému poklesu v počtu, a to tak, že v některých případech došlo až k vymření druhu v důsledku zalednění (např. *Helicigona capeki*) (Ložek 1964).

Z výše uvedeného vyplývá, že zalednění bylo výrazným faktorem ovlivňujícím rozmístění areálů výskytu suchozemských plžů v severojižním gradientu Evropy. Z tohoto hlediska je pak třeba vidět severní a jižní hranice areálů výskytu jednotlivých druhů v současném období – posledním interglaciálu (holocénu).

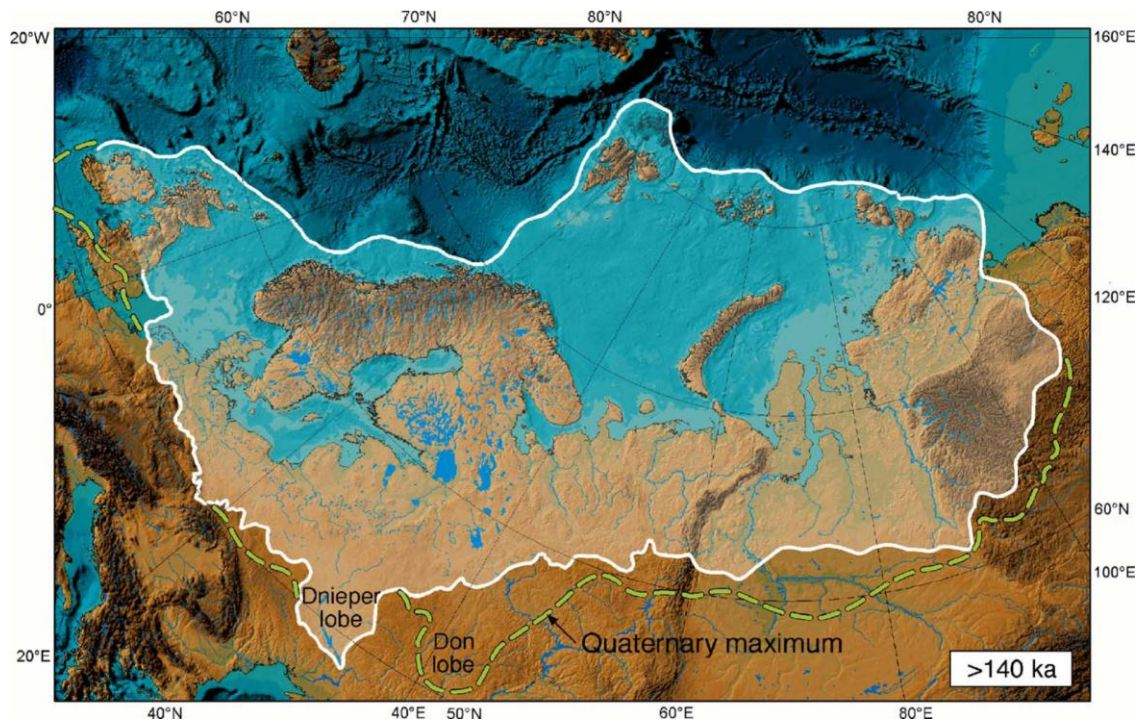
5.1.2 Severní hranice areálů výskytu druhů

Na obr. 14 vidíme rozsah posledního zalednění, ale zajímavé je i zalednění předposlední (obr. 15) (Svendsen et al. 2004). Tato zalednění měla mimořádný dopad na většinu rostlinných a živočišných druhů v Evropě z hlediska vymezení hranic areálů jejich výskytu. Jak je patrné, jižní hranice ledovce dosahovala až k jižnímu okraji Severoněmecké a Středopolské nížiny. Celá severní Evropa byla pokryta ledovcem. Dlouhodobě nepříznivé klimatické podmínky a postup ledovce směrem k jihu tak ovlivnil šíření severských druhů do jižnějších pásem Evropy. V meziledových dobách,

v jejichž průběhu se projevilo výrazné oteplení, ledovec na pevnině ustupoval směrem k severu. To mělo zřejmě hluboký dopad na rozmístění suchozemské fauny a flory, včetně měkkýšů, jejichž severní hranice areálů se po odeznění glaciálního maxima začaly posunovat k severu.



obr. 14 Poslední zalednění (LGM) (podle Svendsen et al. 2004)



obr. 15 Předposlední zalednění (podle Svendsen et al. 2004)

Z obr. 9 (str. 14) lze vypožorovat, že linie severních hranic areálů některých druhů plžů (linie 2, obr. 9) na jihu Severoněmecké nížiny prakticky kopíruje jižní okraj posledního resp. předposledního zalednění (viz obr. 14 a 15). V této souvislosti lze spekulovat o tom, jestli se u některých z těchto druhů nemůže jednat o přetrvávající nebo historicky podmíněné (např. trvalá změna substrátu) *truncated limits*, které jsou zhruba vymezeny místy, kde už se netvořil pevninský ledovec – v úvahu připadají hlavně nelesní druhy, pro které nejsou rozsáhlé nížiny geografickou bariérou (*Chondrula tridens*, *Xerolenta obvia*, *Perforatella bidentata*).

Při pohledu na evropský kontinent od jihu k severu vidíme, že první výraznou bariérou šíření suchozemských plžů jsou jižní svahy Alpského masivu a Západních Karpat. Vysoká nadmořská výška a nízké teploty jsou pro migraci plžů z jižních refugií na sever natolik nepříznivé, že nejsou schopni tuto bariéru překonat. Jak vyplývá z obr. 9, severní hranice areálů výskytu suchozemských plžů jsou poměrně hustě rozmístěny, jak na jižní, tak na severní straně Alpského masivu (linie 3). Podobnou geografickou bariéru představují i západní Karpaty (linie 4). U těchto linií se tedy jedná o *truncated limits*. V případě obou pohoří zde navíc roste i míra endemismu oproti ostatním územím na severojižním gradientu (Kerney et al. 1983), takže je možné, že právě tyto přírodní bariéry v šíření druhů způsobily, že docházelo k izolaci jednotlivých linií, šířících se v poledové době od jihu na sever, v jednotlivých údolích a poté ke speciaci, tj. vzniku nových biologických druhů.

Zajímavým výsledkem v tomto ohledu při pohledu na obr. 9 a 10 (str. 16) je skutečnost, že horské masivy obklopující českou kotlinu představují také významnou bariéru pro migraci suchozemských plžů oběma směry. Při srovnání nadmořské výšky českých hor s mohutnými horskými hřebeny v Evropě je to výsledek velmi překvapivý.

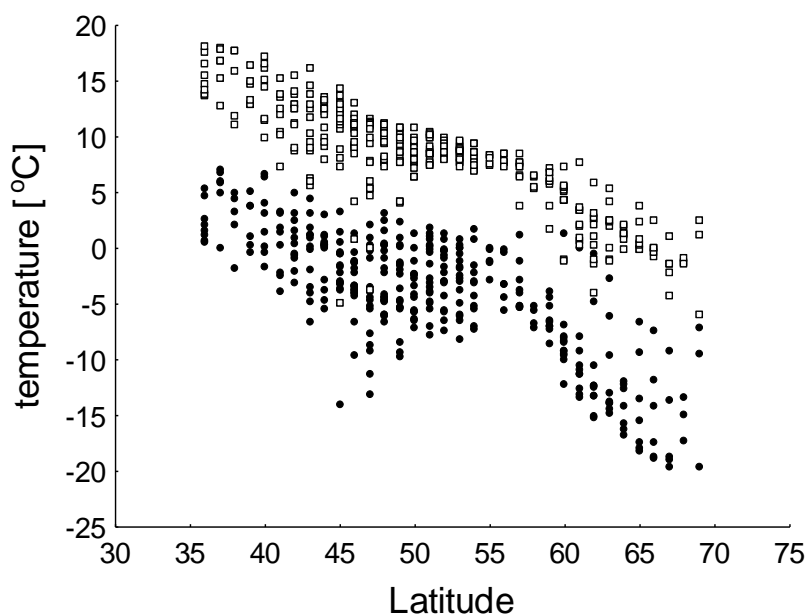
5.1.3 Jižní hranice areálů výskytu druhů

Při pohledu na evropský kontinent od severu (obr. 10) vidíme výraznou linii jižních hranic areálů suchozemských plžů táhnoucí se od Francouzského středohoří přes Alpský masiv až po pohoří Západních Karpat. Na první pohled se jedná o typickou *truncated limits*, protože tato linie se velice pěkně shoduje se severními svahy zmíněných pohoří. Nelze ale zcela vyloučit ani tu skutečnost, že pásmo hor tvoří velmi

výrazné klimatické rozhraní, které vytváří nestejně klimatické podmínky na opačných stranách pohoří. Klimatický rozdíl mezi severní a jižní stranou horských masivů může být již tak velký, že neumožní další migraci směrem k jihu v důsledku rostoucích průměrných teplot.

Přechod některých druhů plžů v jižním směru je znemožněn také v oblasti Skandinávského pohoří, táhnoucího se napříč Skandinávským poloostrovem. I zde lze očekávat, že tato hranice je přirozeně klimatická a vytváří odlišné klimatické podmínky na opačných stranách pohoří.

Na obr. 16 můžeme vidět rozložení minimálních a průměrných teplot na severojižním gradientu Evropy. Je zajímavé, že nehledě na značnou výškovou členitost povrchu průměrné teploty klesají se zvyšující se zeměpisnou šířkou, tj. směrem k severu, velmi zvolna a vytvářejí tak plynulý gradient, nikoliv *truncated limits*. Velké rozdíly se objevují až při srovnávání teplot v zimě, které jsou v některých oblastech zkoumaného gradientu velmi nízké. Od 60° severní zeměpisné šířky pak minimální teploty klesají velmi výrazně, což se v podstatě shoduje s linií 1 na obr. 9 (str. 14), kde se koncentrují severní hranice rozšíření řady druhů (viz příloha VI, str. XVI). Tyto hranice mohou mít tedy spíše příčinu klimatickou (*potential limits*), kdy zejména prudce klesající minimální teploty neumožňují šíření těchto druhů dále na sever.



obr. 16 Graf minimálních a průměrných teplot v severojižním gradientu Evropy. Plné kroužky představují teplotu minimální, prázdné čtverce teplotu průměrnou. Graf byl zpracovaný na základě dat z databáze worldclim (www.worldclim.org), hodnoty pro jednotlivé body extrahovala Irena Šimová.

5.2 Potential limits

Potential limits lze obtížně zkoumat, neznáme-li původní přírodní podmínky, v nichž se v poledové době suchozemští plži vyskytovali. Jedná se hlavně o ty oblasti Evropy, ovlivněné poměrně brzy zemědělskou činností člověka, tedy zejména o severoněmecké a polské nížiny, kde se přirozené geografické bariéry nevyskytují. Je proto třeba nalézt prostředí, které se nejvíce přibližuje tomu, jaké se vyskytovalo v době před masivní přeměnou krajiny člověkem. Přirozené lesy, které představují původní životní prostředí plžů na většině území Evropy, zde dnes nacházíme pouze v omezené míře a většinou jsou zachovány v hůře přístupných a zemědělsky méně využívaných horských oblastech, které ale představují *truncated limits*. Území v nižších polohách, která si zachovala původní skladbu lesů a nebyla změněna v kulturní krajinu, jsou dnes jen ojedinělá a chráněná. Příkladem území, které si zachovává původní biotop na rozdíl od většiny evropského území kulturně i ekonomicky ovládnutého lidskou činností, je např. Bialowiezský prales ležící uprostřed Severoevropské nížiny na hranicích Polska a Běloruska, jižně od 53° severní zeměpisné šířky. Představuje na relativně velké ploše (jeho rozloha činí 1100 km²) původní evropský prales (Cameron & Pokryszko 2004). I když i území pralesa nese známky lidské činnosti, botanické studie prokazují, že tento prales si zachoval původní přírodní strukturu a složení. Flora a fauna v pralesi nám může poskytnout poznatky o charakteru původních společenstev Severoevropské nížiny před jejími proměnami v důsledku působení lidské činnosti a může ukázat, jaké lesní druhy dosahovaly až do těchto poloh, dnes již zničených zemědělstvím. Zajímavá je v tomto směru studie (Cameron & Pokryszko 2004) týkající se suchozemských plžů a jejich výskytu v Bialowiezském pralesi.

Dnešní uměle vytvářené lesy nepředstavují původní přirozené prostředí pro život suchozemských plžů a některé druhy se nejsou schopny přizpůsobit náhradním biotopům, což může vést až k jejich zániku. Vlivem působení lidské činnosti se také zvyšuje kyselost ovzduší a půdy a její odvodňování. Tuto skutečnost lze považovat za jeden z projevů *truncated limits*, které mají vliv na migraci plžů a na velikost a četnost areálů jejich výskytu. Důkazem toho jsou některá místa v západním Polsku, která vykazují významný pokles v bohatosti druhů.

Původní suchozemští plži z nížinných oblastí severní a střední Evropy jsou zastoupeni převážně lesními a mokřadními druhy (Boycott 1934, Kerney et al. 1983). I když mnoho druhů vykazuje určitý stupeň tolerance ke změnám životního prostředí, nejbohatší přežívající faunu nacházíme v relativně zapomenutých horských lesích, zejména ve vápencových oblastech. Fosilie z preneolitického a středního holocénu z těchto oblastí ukazují, že fauna před změnami životního prostředí může zůstat nedotčena, tj. ve své původní podobě (Evans 1972, Wiktor 1974, Alexandrowicz 1997). V nížinách, v nichž nenacházíme vápenec, tudíž ani fosilie, zachované zbytky původního lesa, které se vyskytují na nejméně úrodných půdách, vykazují velice nízký výskyt měkkýšů. V těchto případech mají antropogenní vlivy větší dopad. Proto podle fauny z Bialowiezského pralesa můžeme usuzovat na vývoj kdekoliv jinde v severní Evropě a závěry použít ke srovnání lesní fauny v nížinných oblastech s faunou v podobných regionech.

Většina druhů plžů v Bialowiezském pralesu je obecně lesních, to však neznamená, že se vyskytují ve všech typech lesa. V zásadě lze rozlišit tři základní typy lesů (Cameron & Pokryszko 2004), jejichž podmínky mají na výskyt a rozšíření jednotlivých druhů plžů značný vliv.

Výskyt lesních měkkýšů v Bialowiezském pralesu je bohatý v důsledku půdy dostatečně zásobené živinami. Z prováděných výzkumů (např. Gutowski & Jaroszewicz 2001) vyplývá, že v těchto lesích nacházíme původní druhy měkkýšů navzdory nepravdělné, nárazové lidské činnosti. Vyskytují se zde některé druhy, které se nevyskytují jinde v Polsku, ani v západních a centrálních nížinách Evropy, např. *Aegopinella minor*, *Lehmannia nycetelia*, *Macrogastra tumida*, *Monachoides vicinus*, *Isognomostoma isognomostomos*. Tyto druhy zde mají své nejsevernější nebo jedny z nejsevernějších výskytů. Zajímavé jsou i další druhy, které se vyskytují v hornaté části střední Evropy a pak až v severní Evropě (*Vertigo alpestris*). Bialowiezský prales nám dokládá, že se v této oblasti Evropy mohly dříve vyskytovat také. Z tohoto příkladu lze usuzovat, že zemědělsky ovlivněné oblasti severního Polska a Německa mohou představovat rovněž *truncated limits*.

Studium zbytků lesních území v této oblasti je proto klíčové pro rozlišení *potential* a *truncated limits* řady lesních druhů.

5.3 Změny v druhové bohatosti

Podle očekávání ukázaly grafy (obr. 12 a 13, str. 19) pozitivní vliv teploty na druhovou bohatost (*Species Richness*) měkkýšů (Barker 2001). Je zajímavé, že méně výrazná je tato závislost u minimálních teplot, které asi nejsou pro většinu druhů limitujícím faktorem jejich rozšíření, protože na většině území Evropy, ovlivněné atlantickým klimatem, nedosahují kritických hodnot. Výraznější závislost se pak ukazuje při vlivu průměrných ročních teplot na druhovou bohatost. Z grafu je dobře vidět skupina teplomilnějších druhů a skupina druhů mírného pásma Evropy. Tyto závislosti bude ale ještě třeba studovat.

6 Závěr

Hranice areálů suchozemských plžů nejsou neměnné. Jsou určovány nejen klimatickými faktory a vlastnostmi jednotlivých druhů (*potential limits*), ale i geografickými a historickými podmínkami (*truncated limits*), které tvoří severojižní bariéry. Pro některé druhy plžů jsou tyto bariéry nepřekonatelné a znemožňují tak osídlit jinak příhodné oblasti.

Severní hranicí areálů řady druhů plžů jsou jižní svahy Alpského masivu, Západních Karpat a Skandinávské pohoří, a překvapivě i jižní hranice německých a polských nížin. Jižní hranicí areálů většího počtu druhů plžů je oblast táhnoucí se od Francouzského středohoří přes Alpský masiv až po pohoří Západních Karpat.

U druhů, které nemají hranice areálů limitované pouze geografickými bariérami prostředí lze očekávat, že hranice areálů těchto druhů jsou určeny vlastnostmi druhů a klimatickými podmínkami (*potential limits*).

Historický vývoj evropského kontinentu, konkrétně období zalednění, se patrně velmi výrazně odrazil na současném rozmístění areálů výskytu některých druhů suchozemských plžů, resp. na jejich severní hranici.

Skokové změny druhové bohatosti se projevují u všech větších pohoří Evropy. Jako nejvýznamnější se jeví Alpy, v jejichž blízkosti dochází k největším změnám v druhové bohatosti. Druhová bohatost evropských suchozemských plžů je pozitivně ovlivňována rostoucí teplotou.

Rozdělení měkkýšů podle typu hranic jejich areálů a ostatní výsledky této studie mohou být využity pro další výzkum Rapoportova pravidla a latitudinálního gradientu Evropy.

Seznam použité literatury

ALEXANDROWICZ P. W., 1997: Malakofauna osadów czwartorzędowych i zmiany środowiska naturalnego Podhala w młodszym wistulianie i holocenie [Malacofauna of Quaternary deposits and environmental changes of the Podhale Basin during the Late Vistulian and Holocene]. *Folia Quaternaria* 68: 7–132.

BARKER G. M. (Ed.) 2001: *The Biology of Terrestrial Molluscs*. CABI Publishing, Wallingford, 558 pp.

BOYCOTT A. E., 1934: The habitats of land Mollusca in Britain. *Journal of Ecology* 22: 1–38.

BROWN D. E. & DAVIS R., 1995: One hundred years of vicissitude: Terrestrial bird and mammal distribution changes in the American Southwest. In *Biodiversity and Management of the Madrean Archipelago: The sky Islands of Southwestern United States and Northwestern Mexico*, 231–244. USDA Forest Service, General Technical Report RM-GTR-264.

BROWN J. H. & LOMOLINO M. V., 1998: *Biogeography*. 2nd edition. Sunderland, Massachusetts. 691pp.

BROWN J. H., STEVENS G. C. & KAUFMAN D. M., 1996. The geographic range: size, shape, boundaries, and internal structure. *Annual Review of Ecology and Systematics* 27: 597–623.

CAMERON R. A. D. & POKRYSZKO B. M., 2004: Land mollusc faunas of Białowieża Forest (Poland), and the character and survival of forest faunas in the North European Plain. *Journal of Molluscan Studies* 70: 149–164.

COLWELL R. K. & HURTT G. C., 1994: Nonbiological gradients in species richness and spurious Rapoport effect. *The American Naturalist* 144: 570–595.

COSSIGNANI T. & V., 1995: Atlante Delle Conchiglie. Terrestri e Dulciacquicole Italiane. Ed. L' informatore Piceno. Ancona – Italy. 238 pp.

CRITCHFIELD W. B. & LITTLE E. J., 1966: Geographic Distributions of Pines of the World. USDA Forest Service, Miscellaneous Publication 991. 97 pp.

EVANS J. G., 1972: Land snails in archaeology. Seminar Press, London. 436 pp.

GASTON K. J. & CHOWN S. L., 1999: Why Rapoport's Rule Does Not Generalise. *Oikos* 84 (2): 309–312.

GASTON K. J., BLACKBURN T. M. & SPINCER J.I., 1998: Rapoport's rule: time for an epitaf? *Trends in Ecology & Evolution* 13 (2): 70–74.

GUTOWSKI J. M. & JAROSZEWICZ B. (eds). 2001: Katalog fauny Puszczy Białowieskiej [Catalogue of the fauna of Białowieża Primeval Forest]. IBL, Warszawa. 403 pp.

HALL E. R., 1981: The mammals of North America. 2nd edition. New York: John Wiley & Sons.

HEWITT G. M., 1996: Some genetic consequences of ice ages, and their role in divergence and speciation. *Biological Journal of the Linnean Society*, London 58: 247–276.

JANZEN D. H., 1967: Why Mountain Passes are Higher in the Tropics. *The American Naturalist* 101 (919): 233-249.

KERNEY M. P., CAMERON R. A. D. & JUNGBLUTH J. H., 1983: Die Landchnecken Nord- und Mitteleuropas. Ein Bestimmungsbuch für Biologen und Naturfreunde. Verlag Paul Parey. Hamburg und Berlin. 384 pp.

KOLASA J., HEWITT CH. L. & DRAKE J. A., 1998: Rapoport's rule: an explanation or a byproduct of the latitudinal gradient in species richness? *Biodiversity and Conservation* (7): 1447–1455.

LISICKÝ M. J., 1991: Mollusca Slovenska. Veda, Bratislava, 341 pp.

LOŽEK V., 1964: Quartärmollusken der Tschechoslowakei. Nakladatelství ČSAV, Praha. 374 pp.

RAPOPORT E. H., 1982: Areography: Geographical Strategies of Species. Pergamon Press. Oxford. 269 pp.

ROHDE K., 1996: Rapoport's rule is a local phenomenon and cannot explain latitudinal gradients in species diversity. *Biodiversity Letters* 3: 10–13.

ROHDE K., HEAP M. & HEAP D., 1993: Rapoport's rule does not apply to marine teleosts and cannot explain latitudinal gradients in species richness. *The American Naturalist* 142 (1): 1–16.

ROSENZWEIG M. L., 1995: Species diversity in Space and Time. Cambridge University Press. Cambridge, UK, 436 pp.

ROSENZWEIG M. L. & SANDLIN E. A. 1997: Species diversity and latitudes: listening to area's signal. *Oikos* 80: 172–176.

ROY K., JABLONSKI D. & VALENTINE J. W., 1994: Eastern Pacific molluscan province and latitudinal diversity gradient: no evidence for „Rapoport's rule“. *National Academy of Science* 91(19): 8871–8874.

SIZLING A. L., STORCH D. & KEIL P., 2009: Rapoport's rule, species tolerances, and the latitudinal diversity gradient: geometric considerations. *Ecology* 90 (12): 3575 – 3586.

STAMOL V., 2010: A List of the land snails (Mollusca: Gastropoda) of Croatia, with recommendations for their croatian names. *Natura Croatica* 19 (1): 1–76.

STEVENS C. G., 1989: The Latitudinal gradient in geographical range: how so many species coexist in the tropics. *The American Naturalist* 133 (2): 240–256.

STORCH D. & REIF J., 2002: Makroekologie ptáků: co všechno se lze dozvědět z velkoplošných mapování. *Sylvia* 38: 1–18.

SVENDSEN J. I., ALEXANDERSON H., ASTAKHOV V. I., DEMIDOV I., DOWDESWELL J. A., FUNDER S., GATAULLIN V., HENRIKSEN M., HJORT CH., HOUMARK-NIELSEN M., HUBBERTEN H. W., INGÓLFSSON O., JAKOBSSON M., KJAER K. H., LARSEN E., LOKRANTZ H., LUNKKA J. P., LYSA A., MANGERUD J., MATIOUCHKOV A., MURRAY A., MÖLLER P., NIESSEN F., NIKOLSKAYA O., POLYAK L., SAARNISTO M., SIEGERT CH., SIEGERT M. J., SPIELHAGEN R. F., STEIN R., 2004: Late Quaternary ice sheet history of northern Eurasia. *Quaternary Science Reviews* 23: 1229–1271.

TURNER H., KUIPER J. G. J., THEW N., BERNASCONI R., RETSCHI J., WTHRICH M. & GOSTELI M., 1998: Atlas der Mollusken der Schweiz und Liechtensteins. Fauna Helvetica 2, Neuchâtel, 527 pp.

WIKTOR A., 1974: Fauna mięczaków subfosalnych rezerwatu Muszkowicki Las Bukowy w powiecie Ząbkowickim. *Ochrona Przyrody* 40: 269–290.

Seznam příloh

Příloha I

Sladkovodní měkkýši uvádění v atlase (Tiziano & Vincenzo Cossignani 1995), kteří nebyli použiti v analýze – str. I

Příloha II

Seznam druhů uváděných v atlase (Kerney et al. 1983), jejichž areály neprotínal žádný z digitalizovaných poledníků. Tyto druhy nebyly v analýze použity – str. II

Příloha III

Celkový seznam suchozemských plžů Evropy použitých pro analýzu (obr. 3) – str. III

Příloha IV

Colwellův trojúhelník pro zkoumané poledníky – str. X

Příloha V

Severo-j jižní gradient druhové rozmanitosti pro zkoumané poledníky – str. XIII

Příloha VI

Severní hranice areálů výskytu druhů – Skandinávie (obr. 9, linie 1) – str. XVI

Příloha VII

Severní hranice areálů výskytu druhů – Severoněmecké nížiny (obr. 9, linie 2) – str. XVI

Příloha VIII

Severní hranice areálů výskytu druhů – Severní Sudety a Karpaty (obr. 9, linie 4) – str. XVII

Příloha IX

Jižní hranice areálů výskytu druhů – Alpy a Západní Karpaty (obr. 10) – str. XVII

Příloha X

Rozšíření suchozemských plžů Evropy na studovaném severojižním gradientu podle (Tiziano & Vincenzo Cossignani 1995 a Kerney et al. 1983) – str. XVIII