

Univerzita Karlova v Praze

Přírodovědecká fakulta

Studijní program: Biologie

Studijní obor: Biologie a matematika se zaměřením na vzdělávání



Michaela Ratajová

Úloha proudových koridorů při šíření bezobratlých živočichů v krajině

The role of stream corridors for the spreading of invertebrates in the landscape

Bakalářská práce

Školitelka: RNDr. Lucie Juříčková, Ph.D.

Praha, 2013

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, 15. 5. 2013

Podpis

Poděkování:

Na tomto místě bych velmi ráda poděkovala své školitelce RNDr. Lucii Juříčkové, Ph.D. a mé obětavé konzultantce Mgr. Štěpánce Podroužkové za jejich cenné rady, trpělivost a vstřícný přístup. Poděkování patří i mé rodině za jejich nezbytnou podporu a pomoc během celého studia.

Obsah

Úvod.....	7
1 Obecná charakteristika a vymezení pojmu koridor	9
1.1 Pojem koridor a jeho funkce	9
1.2 Příklady koridorů	10
1.2.1 Proudové koridory	10
2 Prostředí říčních koridorů	11
2.1 Říční fenomén.....	11
2.2 Niva.....	11
3 Události zprostředkující šíření proudovými koridory	12
3.1 Disturbance	12
3.1.1 Povodně	13
3.1.2 Tvorba náplavů	14
4 Šíření různých skupin organismů říčními koridory	14
4.1 Aktivní a pasivní šíření měkkýšů (Mollusca).....	14
4.2 Měkkýši a proudové koridory	16
4.2.1 Přizpůsobení měkkýšů k zaplavení.....	19
4.3 Příklady šíření měkkýšů kolem řek	20
4.4 Další bezobratlí živočichové, kteří využívají vodní toky k šíření	22
4.4.1 Šíření kroužkovců (Annelida).....	26
5 Negativní dopady proudových koridorů	27
Závěr	29
Citovaná literatura.....	30

Abstrakt

Charakteristická prostředí kolem vodních toků vytváří koridory, které mohou být různými organismy využívány k šíření. Zdá se, že voda je dobrým médiem pasivního transportu především pro méně pohyblivé druhy, jako jsou kroužkovci, měkkýši nebo někteří členovci. Suchozemští živočichové vyskytující se v blízkosti vodních toků jsou různými způsoby adaptováni na vodní prostředí. Někteří jsou schopni přežít krátkodobé zaplavení, jiní se rychle rozmnožují a nahrazují tak utonulé jedince. Zdokumentovaných případů šíření jednotlivých skupin živočichů podél vodních toků je bohužel velmi málo. Nejlépe je doloženo šíření měkkýšů. Například břehy Vltavy, Berounky a Sázavy postupně osidluje vlhkomilný plž *Arianta arbustorum*. Zaznamenáno je také rozšíření kroužkovců kolem některých evropských řek. Tyto příklady spolu s různými adaptacemi k přežití zaplavení naznačují, že proudové koridory skutečně fungují jako médium pasivního transportu.

Klíčová slova: šíření, pasivní transport, měkkýši, adaptace, proudový koridor

Abstract

The characteristic environment along riverbeds forms corridors, which can be used by numerous organisms for their dispersion – stream corridors. Water is a useful medium of transportation, especially for the species with low dispersion abilities, such as annelids, molluscs and several arthropods. The terrestrial animals nearby the water flows are often adapted to the survival in the water. They are able to survive short term inundation, or reproduce very quickly to renew their abundances. However, well documented cases of the species spreading along the rivers are rather rare. Most of them are molluscs species. The banks of the Vltava, Berounka or Sázava rivers are colonized by the snail *Arianta arbustorum*. There is evidence of the spreading of annelids along some European rivers. Such examples, together with the various adaptations to survival of inundation suggest that the stream corridors really work as a spreading device.

Key words: spreading, passive transport, molluscs, adaptation, stream corridor

Úvod

Přes úsilí mnoha vědců zůstává v oblasti výzkumu šíření živočichů, především bezobratlých, stále mnoho složitých a zajímavých otázek. Jak se dostávají z jednoho místa na druhé, jak šíření závisí na mobilitě jedince, jaké cesty a prostředky využívají, jaké podmínky jsou potřebné k úspěšné kolonizaci prázdného habitatu různými druhy atd. (Dörge *et al.* 1999).

Aktuálnost tohoto tématu můžeme demonstrovat třeba na příkladu České republiky. V poslední době se na jejím území začínají objevovat druhy suchozemských bezobratlých živočichů, kteří se sem šíří především z různých oblastí Středomoří. K tomu jim napomáhají změny klimatu a ve velké míře transport zboží ze vzdálených států, díky kterému se pasivně šíří (Peltanová *et al.* 2012a). Například měkkýši se na delší vzdálenosti transportují na nákladních automobilech a vlacích. Tak se zřejmě dostaly do Prahy i druhy *Helix lucorum*, *Cornu aspersum*, *Monacha cantiana* nebo *Hygromia cinctella*. Všechny čtyři druhy byly nalezeny poblíž dálnic, železnic nebo říčních přístavů (Peltanová *et al.* 2012a). Takový způsob často využívají právě malé a málo pohyblivé druhy živočichů (Dörge *et al.* 1999).

Dále je známo, že menší suchozemští živočichové se šíří pomocí ptáků, kteří rozšiřují takové organismy buď na svém povrchu nebo v útrobach (Figuerola & Green 2002, Green *et al.* 2008).

Jednou z dalších možných cest šíření živočichů je transport pomocí tzv. stream koridorů, což jsou vlastně říční nebo potoční proudové koridory (Juříčková & Ložek 2012a). Role vodního toku při migraci a distribuci vodní fauny a flóry je zřejmá (Gallé *et al.* 1995). Otázkou zůstává, zda se proudovými koridory šíří také suchozemské organismy. Větší počet dosud zveřejněných prací zdůrazňuje význam řek při transportu spíše pro rostliny (Nilsson *et al.* 1991). Šíření suchozemských druhů organismů vodním tokem dosud nebyla věnována tak velká pozornost, a proto bych se ve své bakalářské práci ráda na toto téma zaměřila.

V práci se tedy budu zabývat tím, zda a jakí suchozemští živočichové se pomocí proudových koridorů šíří. Zmíním také vliv povodní a samozřejmě otázku přežití živočichů při transportu. Nejprve bych ráda poukázala na charakteristiky prostředí říčních koridorů, které jsou v některých ohledech naprosto specifické. Dále se budu věnovat možnostem šíření jednotlivých skupin organismů, jejich přizpůsobení k šíření a konkrétním případům studií zabývajících se touto tematikou. Na tuto rešerši bych chtěla navázat diplomovou prací, která

by se měla týkat šíření měkkýšů v povodí řeky Ohře. Z tohoto důvodu se zaměřím především na tento živočišný kmen. Práce je psána se zaměřením na měkkýše, ale obsáhne i další skupiny bezobratlých živočichů a okrajově i rostliny.

1 Obecná charakteristika a vymezení pojmu koridor

1.1 Pojem koridor a jeho funkce

Existuje několik různých definic pojmu koridor, resp. environmentální koridor. Profesor Philip Lewis téměř před padesáti lety zmapoval 220 rekreačních, kulturních a historických oblastí a zjistil, že více než 90% z nich se vyskytovalo okolo koridorů, které nazval environmentální koridory a tak jako první zavedl tento pojem (Lewis 1964 in Jongman & Pungetti 2004). Od té doby jsou koridory intenzivně zkoumány a vzniklo mnoho definic, které se snaží přesně vyjádřit, co vlastně environmentální koridor znamená. Krajinní ekologové Forman a Godron (1986) si pod tímto pojmem představují rovné pruhy v krajině, které se odlišují od okolního prostředí, které je obklopuje z obou stran. Jiní autoři mluví o koridorech jako o strukturách usměrňujících tok organismů, materiálu a energie mezi dvěma oddělenými prostory (Puth & Wilson 2001) a zvyšujících rychlost a neselektivní šíření bioty mezi regiony (Perault & Lomolino 2000). Lze říci, že koridor je lineární krajinný element, který podporuje pohyb organismů mezi habitaty, umožňuje jejich migraci a tím zvyšuje variabilitu genetické informace v populacích (Rosenberg *et al.* 1997). Koridory tedy ovlivňují stupeň biodiverzity habitatů, které spojují. Ovšem výše zmíněné neplatí pro všechny organismy stejně. Například pro většinu rostlin není fyzické propojení s dalšími stanovišti pro jejich přežití podstatné (Bennett 2004). Některé druhy totiž využívají ke svému šíření třeba vítr, který roznáší semena i na vzdálená místa (Greene 2005). V případě živočichů je však v dlouhodobém hledisku soudržnost habitatů důležitá pro druhovou rozmanitost (Bennett 2004).

Je zřejmé, že stejný pruh habitatu neslouží jako koridor zároveň pro ptáky, rostliny, brouky, atd. Proto je nutné mluvit o koridoru ve spojení s určitým ekologickým objektem jako je například populace jednoho druhu (Gallé *et al.* 1995). Každý druh využívá jiný typ koridoru, protože různé druhy mají různé schopnosti a požadavky (Hilty *et al.* 2006). Koridory se liší například velikostí. Některé mohou být dlouhé pouze několik metrů, jiné zasahují i do několika států a slouží k pohybu na dlouhé vzdálenosti.

Můžeme říci, že koridory plní několik následujících funkcí: přesuny živočichů během dne a v průběhu sezóny, šíření do nových lokalit, spojování habitatů, dlouhodobé přežívání druhu, zvyšování velikosti metapopulací, předcházení křížení mezi příbuznými jedinci, podpora genetické variability, usnadnění hledání potravy, přemísťování za účelem

reprodukce, možnost utéct z habitatu, který se rozpadá nebo kde je jedinec ohrožen (např. přírodní katastrofy) a zabezpečení integrity fyzikálních environmentálních procesů jako jsou např. periodické záplavy, které jsou nezbytné pro přežívání jistých druhů (Bennett 2004, Jongman & Punneti 2004, Hilty *et al.* 2006). Všichni autoři se shodují na tom, že koridory jsou velmi důležité pro zachování druhového bohatství a udržení biodiverzity v dnešní uměle fragmentované krajině, která se postupem času přetvořila na rozdělené části nejen vlivem přírodních procesů, ale také vlivem člověka (stavba silniční a železniční sítě, zakládání polí, ...) (Forman & Godron 1986, Rosenberg *et al.* 1997, Perault & Lomolino 2000, Puth & Wilson 2001, Bennett 2004, Hilty *et al.* 2006).

1.2 Příklady koridorů

Pod výše definovaným pojmem koridor si můžeme představit téměř jakýkoliv liniový útvar v krajině, například pásy keřů mezi dvěma poli, větrolamy v podobě řady stromů, dokonce i ploty a ohrady kolem hospodářsky využívaných ploch. Jedním z dalších příkladů mohou být pásy vegetace kolem silnic a dálnic. Tyto liniové útvary jsou některými autory považovány za cesty, kterými se šíří druhy invazivní a synantropní (Spellerberg 1998, Trombulak & Frissell 2000). Ovšem Juříčková & Kučera (2007) tento předpoklad pro šíření měkkýšů podél českých dálnic nepotvrdili. Z celkového počtu 44 druhů, které byly nalezeny kolem našich dálnic, byl pouze jeden druh invazivní – *Monacha cartusiana* a žádný druh nebyl synantropní. K velkému překvapení mnohé z druhů nalezených v této studii patří na Červený seznam měkkýšů České republiky.

1.2.1 Proudové koridory

Od počátku vzniku pojmu koridor bylo provedeno mnoho studií, které se snažily dokázat teorii o funkci koridorů jako cest, po kterých se různé organismy pohybují a migrují. Žádná ze studií však tuto teorii dostatečně nepodložila (Rosenberg *et al.* 1997) a v současnosti se dá říci, že jedinou všeobecně uznávanou cestou, kterou se organismy skutečně šíří, jsou proudové koridory (Juříčková & Ložek 2012a).

Spojitosť (kontinuita) vodního toku dává říčnímu údolí charakter biokoridoru, který je podpořen specifickými stanovištními podmínkami kolem řeky. Transport zajištěný vodním tokem, hlavně během vysokých vodních stavů, je jednosměrný a probíhá po proudu (Ložek 1995). Důkazem, že řeka plní funkci biokoridoru nejsou pouze povodně, které proudem unášejí různý materiál včetně ulit měkkýšů, ale také někdy až masivní rozšíření

některých rostlin podél vodního toku (Juříčková & Ložek 2012a). Pro úspěšné rozšíření druhu však záleží na jeho konkrétních vlastnostech, abiotických podmínkách a na celkovém prostředí, zda se v říčním koridoru nejen pohybuje, ale také uchytí a přežije (Ložek 2003a). Těmito aspekty se budu zabývat v dalších kapitolách.

2 Prostředí říčních koridorů

2.1 Říční fenomén

Kolem některých vodních toků se vyskytují úseky s jedinečným prostředím, jež je označováno pojmem říční fenomén. Říčním fenoménem rozumíme soubor ekosystémů vázaných na hluboce zaříznutá říční údolí, která byla tisíce let vytvářena erozní činností vodního toku. Tato činnost podporuje i chemismus hornin, což se odráží jak v pestrém vývoji půd, tak ve složení vegetace a fauny. Členitý reliéf kolem řek poskytuje rozmanité podmínky, například klimatické, díky nimž se zde vyskytuje mimořádné množství rostlinných i živočišných druhů, z nichž mnohé jsou vázané na extrémní stanoviště. Velké množství druhů žijících kolem řek využívá tok jako migrační cestu, a tak se říční údolí stává významným koridorem (Ložek 1988).

Je tedy nutné rozlišovat mezi říčním fenoménem, který se týká širšího území včetně výše položených partií kolem řeky a mezi vlastním proudovým koridorem, který je ovlivněn přímo činností vodního toku. Navíc říční fenomén se liší od proudového koridoru tím, že pohyb zde může být oboustranný. To znamená, že se druhy mohou šířit nejen po proudu řeky, ale také například proti proudu z pahorkatin do chladnějších vrchovin. Takto se v některých oblastech šíří i náš plicnatý plž *Cepaea vindobonensis* (Juříčková & Ložek 2012b).

Pro říční koryto a přilehlé nivní systémy je velmi typická různorodost a mnohé interakce mezi abiotickým a biotickým prostředím, ať už se na konkrétním vodním toku nachází říční fenomén či ne (Pettit & Naiman 2005).

2.2 Niva

Dalším charakteristickým rysem říčního prostředí, který je vytvářen vlastním vodním tokem, je bezpochyby říční niva. Existují různé definice nivy, které se liší tím, upřednostňujeme-li ekologické, botanické nebo geologické hledisko. Pro tuto práci je nejvhodnější definice Ložka: „Niva je ploché dno údolí, jehož stavbu, vegetaci i faunu utváří a ovlivňuje činnost vodního toku“. Naplavené sedimenty z pravidelných povodní poskytují

pestrá stanoviště pro různé typy vegetace a drobné fauny, nejen vodní, ale také druhy mokřadní, lužní a stepní (Ložek 2003b). Vodní, obojživelné i suchozemské organismy obývající nivy řek a potoků jsou na pravidelném zatopení nivy závislé a mají k němu různé adaptace (Hering *et al.* 2004). Například měkkýšům se v prostředí niv velmi dobře daří, vyskytují se zde jak druhy vlhkomilné a mezofilní, tak druhy lesní, ruderalní i druhy nepůvodní (Horáčková *et al.* 2011a). Podle Čejky *et al.* (2008) právě nivy slouží nejen jako zásobárna živin, ale také jako koridory pro šíření organismů.

Bohužel přirozené funkce nivních systémů v dnešní přírodě téměř vymizely (Bayley 1995). Velice negativní dopad na nivní společenstva měly zásahy člověka v druhé polovině 20. století (Čejka *et al.* 2008). Mezi úpravy, které byly na řekách provedeny, patří zkracování toku, budování hrází a vysoušení ploch údolních niv. Navíc jsou nivy často zvýšeny v důsledku vytvoření lánů orné půdy a odlesnění. Dalším podstatným zásahem v nivách je výsadba smrkových monokultur bez bylinného podrostu, kvůli čemuž se zrychluje odtok srážkových vod. To vše, spolu s nepochopením těchto systémů, přispívá k úbytku některých druhů vázaných na tato stanoviště a zároveň i celkové propojenosti tohoto ekosystému. V nivách, které byly zastavěny, musí lidé čelit povodním, jež jsou ovšem v přirozených nivách jevem, s nímž je nutno počítat (Ložek 1982, 2002). Všechny tyto zásahy ale nemohou zcela potlačit charakteristický život tohoto prostředí. Díky šíření pomocí vodního toku se řada druhů z původní nivy daného toku uchytily na druhotných luzích (Ložek 2003c).

3 Události zprostředkující šíření proudovými koridory

3.1 Disturbance

Šíření organismů napomáhají disturbance v říčním korytě, které mohou být způsobené zvýšením hladiny vody nebo naopak dlouhodobými suchy, ale také zásahy člověka (Resh *et al.* 1988). Povodně a sucha jsou hlavními projevy přírodních disturbancí v tekoucích vodách. Většina těchto přírodních událostí má krátkodobý efekt, některé ale mohou způsobit zásadní změny, například v druhovém složení (Lake 2000). Velké povodně, ačkoli mohou mít pro původní prostředí ničivé důsledky, fungují jako podpora pohybu směrem po proudu. Naopak sucha narušují spojitost řeky a tím brání pohybu podél vodního toku.

Během obnovování prostředí po těchto disturbancích dochází nejen ke změnám ve složení bioty, ale také ke změnám v prostorovém uspořádání (Lake 2000). Obnova

společenstva závisí na schopnosti resistance a resilience. Resistance je definována jako stupeň vychýlení (stresu), kterému je společenstvo schopné odolávat beze změn a resilience jako schopnost vrátit se k původnímu stavu. Resilience je závislá na druhovém složení společenstva (Allison 2004).

3.1.1 Povodně

Povodně jsou zásadním činitelem v udržování biodiverzity říční nivy (Adis & Junk 2002). Organismy žijící kolem řeky jsou adaptovány k pravidelným sezónním záplavám, ovšem na nepředvídatelné jednorázové povodně se nelze adaptovat, a tak dochází ke ztrátám (Resh *et al.* 1988). Je nutné poukázat na to, že ne na všech tocích vypadá situace stejně. Disturbance v podobě záplav mají jiný průběh ve střední Amazonii a jiný ve střední Evropě. Například Amazonka se nachází poblíž rovníku, tudíž záplavy nejsou spojeny se změnami ročních období, jako je tomu třeba na našich temperátních tocích (Adis & Junk 2002). Záplavy v tropech bývají pravidelné a velice dobře předvídatelné, nivy uprostřed pralesů jsou zatopeny několik měsíců každý rok, proto jsou organismy na tyto změny velmi dobře připraveny a adaptovány. Tato pravidelnost vedla ke stabilizaci suchozemských druhů organismů, které mají jistou toleranci k záplavám a vytvořily si různé reprodukční a migrační strategie (Adis & Junk 2002).

Na temperátních tocích jsou povodně méně předvídatelné. Krátká povodeň způsobená náhlým oteplením na konci zimy může způsobit velké škody, stejně tak neočekávané záplavy během léta. Klasické jarní povodně způsobené táním sněhu nejsou tak ničivé (Adis & Junk 2002). Podle studií různých autorů mají náhlé velké povodně ničivý charakter (například Rood *et al.* 1998, Yin 1998, Harmon *et al.* 1986). Ovšem takové studie je velmi obtížné provádět, jelikož u většiny neočekávaných událostí nejsou známa předpovodňová data (Hering *et al.* 2004).

Příkladem povodně, která mohla vážně narušit faunu, je povodeň z jara roku 1999 na řece Isar v Německu. Niva této řeky byla v devadesátých letech velmi intenzivně studována, takže předpovodňová data byla spolehlivě zdokumentována. Záplavy měly ničivý dopad na okolní vegetaci, ale vodní faunu téměř nezasáhly. Velmi dobře se z povodně vzpamatovali střevlíci rodu *Bembidion*. Larvy a kukly sice byly povodní zničeny, ale dospělci byli schopni uletět a po povodni se zase vrátit zpět a reprodukovat se, protože měli k dispozici dostatečný prostor bez predátorů a kompetitorů. Brouci druhu *Nebria picicornis* takové štěstí

neměli. Jelikož zimu přežívají jako larvy a na jaře se zakuklují, povodeň rapidně snížila jejich abundanci (Hering *et al.* 2004).

3.1.2 Tvorba náplavů

Každá povodeň strhává a odnáší materiál z okolních strání a přilehlých polí, který se posléze ukládá v údolních nivách (Ložek 2003b). Pojmem náplav označujeme materiál unášený vodním tokem, který se akumuluje na vhodných místech. Většinou se jedná o organický materiál, který je vytříděný vodou. Často obsahuje velké počty schránek plžů, kteří jsou povodňní vyplavení z lužních lesů (Juříčková & Ložek 2012a). Náplavy jsou velmi důležité při zjišťování druhového složení na dosud neprozkoumaném území. Neodkryjí všechny druhy, ale umožní objevit druhy vzácné nebo druhy, které na daném území dosud nebyly zjištěny (Čiliak & Šteffek 2011). Takto byla poprvé doložena na řece Nitře slepá podzemní *Alzoniella slovenica*, jejíž schránka měří pouhý milimetr. Až potom, co byla objevena v náplavech, se zjistil její výskyt v puklinových vodách východomoravských a západoslovenských Karpat. U nás byla stejným způsobem objevena *Vitrea contracta* nebo vzácný předožábří plž *Platyla polita*. Náplavy a jejich složení jsou důležitými ukazateli toho, jak se vyvíjí dynamika proudových koridorů a jak se jimi šíří druhy v krajině (Juříčková & Ložek 2012b), lze z nich také vyčíst, jakými habitaty řeka protéká (Šteffek 2007).

4 Šíření různých skupin organismů říčními koridory

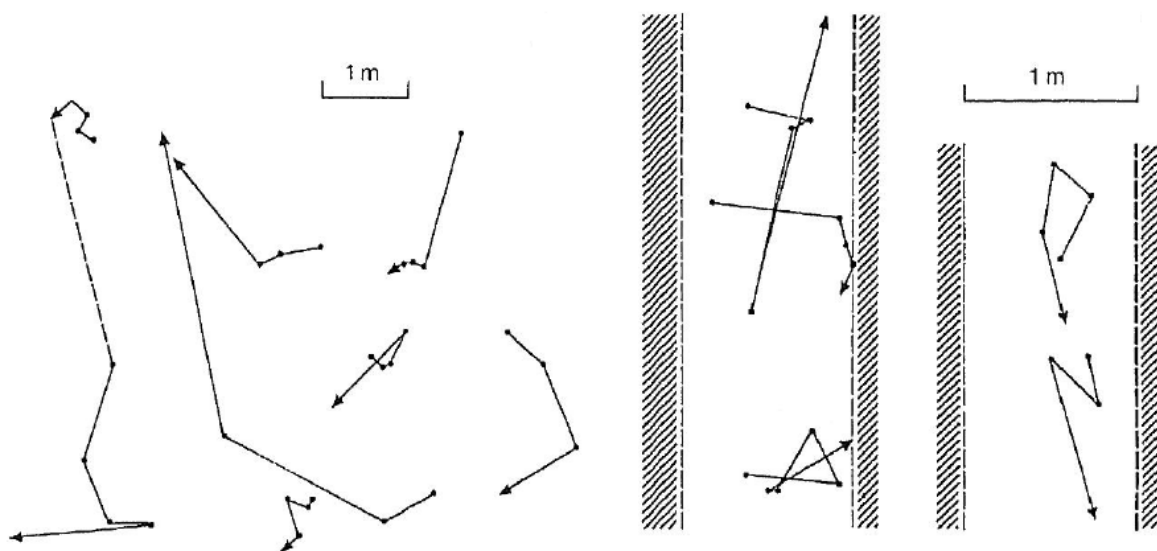
4.1 Aktivní a pasivní šíření měkkýšů (Mollusca)

Měkkýši jsou živočichové, kteří obývají téměř všechny suchozemské i vodní habitaty ve vysokých hustotách (Foeckler *et al.* 2006). Suchozemští měkkýši se vyznačují velmi nízkou pohyblivostí (Aubry *et al.* 2006), proto u nich převažuje pasivní šíření (Figuerola & Green 2002). Co se týče aktivního pohybu, jejich aktivita je závislá na vlhkosti a teplotě okolního prostředí (Beyer & Saari 1978). Pohyb měkkýšů je usnadněn produkcí slizu, k čemuž potřebují dostatek vody a dalších látek (Denny 1980), a proto aktivní šíření převažuje během vlhkých období (Aubry *et al.* 2006), především v noci, kdy teploty nedosahují tak vysokých hodnot jako přes den.

Dalším důležitým faktorem pro pohyb měkkýšů je typ habitatu. Na místech s nízkým porostem, jako třeba na kosených loukách, se výrazně projevují změny teplot během dne.

Také vlhkost zde nedosahuje požadovaných hodnot a měkkýši jsou více vystaveni slunečnímu záření. Navíc v nízkém porostu jsou dobře viditelní pro predátory, například drozdy. Proto měkkýši preferují místa s vyšším porostem, jako třeba zarostlé břehy řek, přirozené louky apod. (Baur & Baur 1993).

Pohyb měkkýšů ovlivňuje i forma habitatu. Z výzkumu Baur & Baur (1993) se zdá, že delších vzdáleností dosahují v širokých dvojdimenzionálních habitatech, například na loukách, než v lineárních a strukturovaných habitatech jako jsou říční koryta. Tento jev vysvětlují tím, že měkkýši nepreferují žádný určitý směr pohybu. Pouze, jak ukazuje obr. 1, pokud narazí na okraj jejich habitatu, změni směr zpět do vhodného prostředí. V lineárním habitatu naráží na okraj mnohem častěji, a proto musí častěji měnit směr a tak nedosáhnou stejných vzdáleností jako v širším dvojrozměrném habitatu (Baur & Baur 1992).



Obrázek 1: Dráhy pohybu plže *A. arbustorum* v širokém (vlevo) a lineárním (vpravo) habitatu (Baur & Baur 1993)

Okolí vodních toků předstává takovýto lineární typ habitatu. Jelikož aktivním pohybem v lineárním habitatu nedosahují velkých vzdáleností, dalo by se očekávat, že v tomto koridoru využívají pasivní šíření a tedy tekoucí vodu, která je dobrým zprostředkovatelem pasivního transportu pro organismy s nízkou mobilitou, jak uvažují i Myšák & Horsák (2011).

Pasivní šíření převládá za suchých a teplých měsíců (Aubry *et al.* 2006). Otázkou je, jak se v období nízké aktivity dostat na medium transportu. Jedno z možných řešení je

tzv. climbing behaviour (Figuerola & Green 2002). Znamená to, že některé druhy šplhají do výšek, nejčastěji na rostliny, aby se uchránily před vysokou teplotou povrchu půdy (pozorováno hlavně v Mediterránu). Toto chování je také chrání před pasoucím se dobyt看em. Své úkryty hledají například na rostlinách rodu *Aconitum*, který je vysoce alkalický a tudíž pro dobytek nepoživatelný (Baur 1986). Může se stát, že místo na rostlinu vyšplhají na nějakého pohyblivějšího živočicha nebo na automobil a následně se s nimi pasivně rozšíří i na velmi vzdálená místa během krátkého času. To je ovšem případ šíření spíše suchomilných druhů, jako například *Xeropicta derbentina* ve Francii (Aubry *et al.* 2006). *Monacha cartusiana* se také pasivně šíří po Evropě, ale nejen na suchá stanoviště. U nás se mimo jiné rozšířil kolem řeky Labe (Peltanová *et al.* 2012b). Obecně si ale lze představit, že vlhkomilní plži v nivách řek, pro které je climbing behavior také typické, využijí rostlinu, na níž sedí při povodni jako vor. Bohužel zatím neexistují studie, které by takové šíření přímo dokládaly.

4.2 Měkkýši a proudové koridory

Kromě četnosti událostí zajišťujících transport (třeba povodní), je pro uchycení druhu důležitá i pravděpodobnost dosažení vhodného habitatu. Velmi často dochází k tomu, že se jedinec dostane do nevhodného prostředí, vzdáleného od místa jeho původního výskytu, a potom jeho cesta může skončit uhynutím (Dörge *et al.* 1999).

Výhodou při šíření proudovými koridory je často kontinuum stejných nebo alespoň podobných habitatů v okolí řek a potoků. Díky tomu je zde velká pravděpodobnost, že jedinec doputuje na místo, které mu umožní uchycení a přežití (Dörge *et al.* 1999).

Při úvahách o šíření měkkýšů proudovým koridorem by se dala nalézt jistá podobnost mezi měkkýši a rostlinami, neboť víme, že také různé druhy rostlin využívají k pasivnímu rozšíření právě proud vody (Myšák & Horsák 2011, Fér 2013). Semena rostlin jsou unášena proudem a čekají, kde je voda vynese na břeh. Vzhledem k omezeným pohybovým schopnostem suchozemských měkkýšů by se dalo předpokládat, že měkkýši využívají stejný nebo alespoň podobný mechanismus.

Šíření pomocí tekoucí vody u rostlin je dobře známo jako tzv. hydrochorie (Nilsson *et al.* 1991). Již v roce 1891 se vědělo, že řeky slouží k transportu semen rostlin (Guppy 1891-1893). Sběry provedené na řece Temži a jejích přítocích ukázaly, že nejen na podzim, ale i v zimě a na jaře jsou semena unášena proudem a občas se zachytí na břehu v různých dutinách, kde mohou přežívat týdny i měsíce (Guppy 1891-1893). Další studie zabývající se šířením introdukovaného jasanu *Fraxinus ornus* na jihu Francie jasně ukazuje,

že role řeky při šíření tohoto druhu je velmi podstatná. Šíření semen vodou bylo hlavním mechanismem, který umožnil vysokou rychlost rozšíření tohoto druhu. Byl také potvrzen předpoklad, že tekoucí voda má vliv na pasivní šíření směrem po proudu, proti proudu bylo rozšíření minimální (Thébaud & Debussche 1991). Z toho by se dalo usuzovat, že šíření organismů proti proudu už zřejmě vyžaduje jistou míru aktivního pohybu.

Rychlost šíření směrem po proudu byla podpořena specifickými podmínkami kolem řeky. Pravidelné podzimní povodně poskytují ideální podmínky k šíření invazivních rostlin (Thébaud & Debussche 1991). Podle studie klasifikující vegetaci kolem řeky Kamajohka ve Finsku jsou povodně nejdůležitějším faktorem ovlivňujícím zde šíření druhů rostlin (Kalliola & Puhakka 1988).

Stejně jako semena rostlin jsou měkkýši občas strženi vodou a unášeni po proudu, dokud je voda nevynese na břeh. K tomu dochází obzvláště na jaře, kdy jsou zvýšené vodní hladiny v důsledku tání sněhu a měkkýši jsou po zimě ještě neaktivní, zatažení hluboko do ulity, která je tak naplněná vzduchem a plave podobně jako řada semen (Baur 1986).

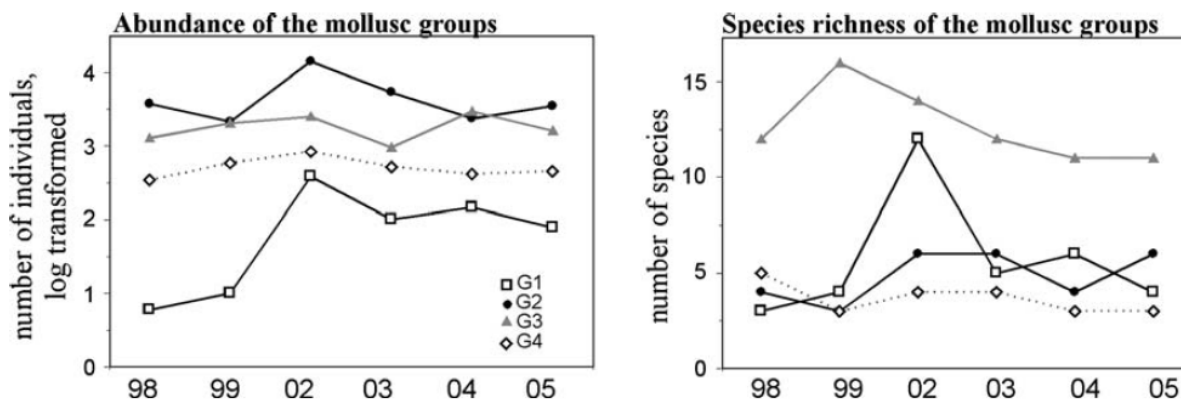
Měkkýši si k přezimování volí rozmanité způsoby (Baur 1986) – zahrabou se do půdy, schovají se pod kůru stromů nebo mezi kamení nebo přezimují pouze snůšky vajíček a dospělci hynou. Ti, kteří zimu nepřečkávají pouze ve formě vajíček, před zazimováním produkují slizovitý sekret, který ztvrdne v epifragmu (Li & Graham 2007). Tato membrána kryje ústí ulity a chrání měkkýše před vysycháním, infekcemi a možným poničením během inaktivního období (Struthers *et al.* 2002). Stejný materiál používají k tomu, aby se přilepili k substrátu, na kterém přezimují (Pawlicki *et al.* 2004).

Během jara, kdy dochází k tání sněhu, bylo pozorováno, že měkkýši přilepení na vegetaci spadají dolů a kulí se po sněhu nebo jsou odnášeni vodou. Měkkýši, kteří jsou zahrabáni v zemi, jsou odnášeni díky vodě z tajícího sněhu a lavinám, které se často utrhnou a erodují půdu. Takto mohou být přemístěni až o stovky metrů. Jedinci, kteří byli po takových přesunech nalezeni, byli živí a většina z nich byla bezpečně schována v ulitě stále uzavřené epifragmou (Baur 1986). Voda z tajícího sněhu většinou stéká do koryt potoků a řek. Po jarních událostech a prudkých deštích byli kolem horských toků nalezeni jedinci, kteří nepřežili, ale zároveň byli nalezeni i živí jedinci, kteří byli řekou odneseni několik desítek metrů níže po proudu. Některé z nich voda vynesla na opačný břeh (Baur 1986). Šíření měkkýšů vodou bylo zaznamenáno už dříve. V roce 1982 byli kolem Dunaje nasbíráni živí zástupci druhů, kteří mají přirozený výskyt v horách. Takže šíření suchozemských měkkýšů vodním tokem nemusí vždy končit jejich utopením, jak by se na první pohled mohlo zdát (Baur 1986).

Je možné, že jedince, kteří jsou strženi do proudu vody, může nést u hladiny bublinka vzduchu v ulitě (Juříčková & Ložek 2012a). Pokud je navíc jedinec stále uzavřený v ulitě epifragmou, tak se pravděpodobně zvyšuje jeho šance, že bude vynesena na břeh dřívě, než k němu pronikne voda, ve které by se utopil.

Okolí vodních toků nabízí pestrá stanoviště, která jsou bohatě osidlována různými druhy živočichů (Ilg *et al.* 2009). Zápory přináší do niv vlhkost a živiny a tím poskytují vhodné podmínky pro bohatou skupinu vlhkomilných a na vlhkost středně náročných druhů měkkýšů (Ložek 2000). Také strhávají měkkýše ze vzdálenějšího okolí toku a přenášejí je mimo areál jejich běžného výskytu (Šteffek 2007).

Jak jsem již zmínila, měkkýši patří k živočichům s nízkou mobilitou, a proto jsou schopni jen pomalu rekolonizovat habitaty, ze kterých byli vytlačeni například disturbancí v podobě povodně. To platí obecně pro většinu bezobratlých, kteří nelétají, a tudíž se pomaleji vrací na místa původního výskytu (Wallace 1990). Vzhledem k jejich omezeným pohybovým schopnostem jsou dobrými indikátory doby, po kterou trvalo zaplavení (Follner & Henle 2006). Po náhlé velké povodni v létě r. 2002 na střední části Labe v Německu nebyl kupodivu zaznamenán žádný negativní vliv na suchozemské měkkýše. Jak ukazuje obr. 2, povodeň ovlivnila pouze měkkýše vodní, a to tak, že jejich diverzita i abundance vzrostly, ale již po roce se vrátily k původním hodnotám (Ilg *et al.* 2009).



Obrázek 2: Hustoty a druhová diverzita před a po povodni v r. 2002 na Labi (G1, G2 suchozemské druhy, G3, G4 vodní druhy) (Ilg *et al.* 2009)

Na druhou stranu pravidelně se opakující povodně působí na množství přežívajících jedinců značně negativně. Plži obývající nivy jsou na povodňové disturbance adaptovány (Ilg *et al.* 2009), ale častá narušení povodněmi způsobí, že někteří jedinci jsou odneseni pryč. Proto větší množství měkkýšů žije na místech, která jsou zaplavována v menší míře. Občasné

povodně jim zajistí dostatek vláhy, ale zároveň nezpůsobí velké ztráty, takže důležité je načasování, frekvence a síla povodní (Čejka *et al.* 2008).

4.2.1 Přízpůsobení měkkýšů k zaplavení

Podle zaznamenaných případů lze usuzovat, že šíření měkkýšů vodním tokem není neobvyklý jev. Proto by se dalo předpokládat, že mají různé adaptace k tomu, aby přežili zaplavení vodou (Foeckler 2006).

Suchozemští měkkýši představují vysoce diverzifikovanou skupinu živočichů. O tom, jaká mají fyziologická či etologická přizpůsobení různým environmentálním podmínkám, se toho bohužel moc neví (Heller 2001, Ilg *et al.* 2012).

Již zmíněné zavíčkávání není typické pouze pro vlhkomilné druhy měkkýšů. V suchých habitatech brání vysychání jedinců (Struthers *et al.* 2002), naopak v zaplavovaných oblastech může poskytovat ochranu před zatopením. Stejně tak climbing behaviour, kterým se plži chrání před vysokými teplotami (Baur 1986), může alespoň částečně uchránit jedince před povodní. Také bylo vypořádáno, že některé vlastnosti měkkýšů, kteří obývají sušší stanoviště, se liší od těch, kteří mají raději místa s větší vlhkostí. Zkoumaní vlhkomilní plži se dožívali vyššího věku, byli větší a jejich ulita byla mnohem více kalcifikovaná než ulita jedinců nalezených na sušších stanovištích (Ilg *et al.* 2012). Kalcifikovaná ulita je odolnější vůči nárazům (Brodersen & Madsen 2003), což je v místech s častými disturbancemi a vyšší pravděpodobností nárazů jistě výhodné. Ovšem tento rozdíl neplatí striktně pro všechny druhy. Například *Cepaea vindobonensis* je suchomilný plž, který má ulitu silnější, což platí i pro řadu pouštních druhů (například rod *Sphincterocheila*). Naopak někteří vlhkomilní plži mají ulitu tenkou (například rody *Succinea*, *Eucobresia*). Takže opět kalcifikace ulity zřejmě není jen adaptace určená k přežívání v zaplavovaných oblastech, ale pro plže, kteří se v takových místech vyskytují, může být výhodná. Bohužel žádná studie, vyvracející výše zmýněné tvrzení (Ilg *et al.* 2012) asi neexistuje, stačí se ale podívat na ekologické nároky plžů do jakékoli monografie (například Kerney *et al.* 1983).

Jednou z možných adaptací suchozemských organismů včetně měkkýšů by mohla být schopnost přežití krátkodobého zaplavení. Kupříkladu suchozemský plicnatý plž *Arianta arbustorum* vydrží potopený pod vodou až deset hodin (Künkel 1916 in Baur 1986). Kromě toho se někteří měkkýši mohou zachytit na plovoucích objektech a nechat se unášet proudem. Po opadnutí vody pak mohou kolonizovat nové habitaty níže po proudu (Ilg *et al.* 2009). To však zřejmě opět platí hlavně pro druhy, které jsou schopné přežít krátkodobé zaplavení.

Zvýšená vlhkost vzduchu i půdy po povodních je vhodná pro rozmnožování a přežívání měkkýšů. Jedinci, kteří přečkali povodeň, proto mohou využít příznivé podmínky a rychle obnovit původní stavy díky různým reprodukčním strategiím a uvolněným nikám (Ilg *et al.* 2009, Ilg *et al.* 2012). Někteří měkkýši se mohou v extrémních podmínkách rozmnožit samooplozením (Ilg *et al.* 2012). To sice vede ke ztrátě genetické diverzity a snižuje fitness populace (Heller 2001), ale výhodou je, že jedinec, který se díky okolním vlivům ocitne sám na nějakém vhodném místě, je schopen se rozmnožit a může založit novou populaci. Sexuální rozmnožování měkkýšů převažuje v místech se střední hodnotou vlhkosti. Rozdíl mezi vlhkomilnými a suchomilnými plži lze nalézt v kalcifikaci vajíček. Zatímco v sušších místech jsou vajíčka kalcifikovaná, tam, kde je vlhko, jsou obalená pouze chitinovou kapsulí nebo slizovitou hmotou (Ilg *et al.* 2012).

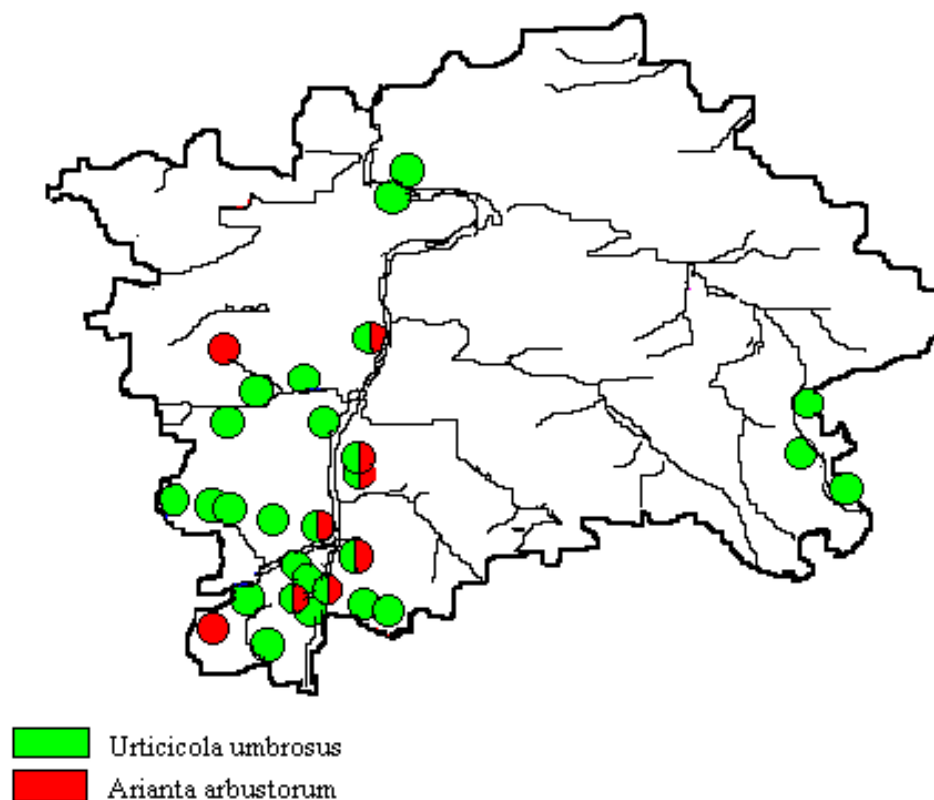
Bohužel, další informace o přežívání záplav suchozemskými plži nejsou zatím k dispozici.

4.3 Příklady šíření měkkýšů kolem řek

Důkazem toho, že suchozemští měkkýši skutečně při šíření využívají tekoucí vodu, je expanze měkkýších populací kolem řek a zavlažovacích kanálů. Konkrétní údaje o rozšíření některých populací jsou dobrým ukazatelem toho, že řeky opravdu plní funkci biokoridoru (Myšák & Horsák 2011).

Na našich řekách faunu měkkýšů zastupují v nivách především druhy mokřadní, ale také druhy luční, lesní i druhy s vyššími nároky na teplo. Například potoční luhy v zalesněných údolích kolem Berounky, střední Vltavy a Sázavy jsou osídleny vlhkomilnými lesními druhy jako *Vitrea crystallina* nebo *Urticicola umbrosus* (Ložek 2003a).

Na obr. 3 je dobře vidět, jak se v Praze kolem Vltavy v sekundárních luzích přirozeně šíří *Urticicola umbrosus* vyskytující se původně ve vyšších polohách, odkud se podél řek dostává do nížinných luhů (Ložek 2003a). Dalším příkladem může být vlhkomilný plž *Arianta arbustorum*, který postupně osidluje břehy Vltavy, Berounky a Sázavy, kolem nichž se šíří až do suchých středních Čech (Juříčková 2001, Juříčková & Ložek 2012a).



Obrázek 3: Šíření druhů *Urticicola umbrosus* a *Arianta arbustorum* podél vodních toků v Praze (Juříčková 2001)

Mezi plže, kteří se druhotně rozšířili kolem našich řek, patří *Macrogastra ventricosa* v soutokové oblasti Berounky a Vltavy nebo vzácnější *Perforatella bidentata* v Českém krasu. Návrat lužní malakofauny je spojen se zarůstáním břehů dřevinami a vysokou bylinnou vegetací (Ložek 2003a). Dalším příkladem je *Eucobresia diaphana*, převážně horský druh, který se vyskytuje na březích Vltavy a spolu s druhem *Clausilia pumila* v luzích okolo řeky Labe (Ložek 2003a). Protože nikde jinde se v této oblasti nevyskytují, je zřejmé, že byly přineseny vodou. To stejné platí i pro druhy *Arianta arbustorum*, *Macrogastra ventricosa*, *Urticicola umbrosus* nebo západokarpatského endemita *Plicuteria lubomirskii*, takže se zdá, že řeka opravdu plní funkci koridoru (Juříčková & Ložek 2012a).

Na Berounce se vytvořilo lužní společenstvo s druhy jako *Perforatella bidentata*, *Clausilia pumila* a mnoha dalšími. Protože *P. bidentata* se sem mohla dostat až z některého údolí na Křivoklátsku, zdá se, že šíření některých druhů je nečekaně rychlé (Juříčková & Ložek 2012a).

Na celém toku řeky Ohře je rozšířen invazivní druh *Arion lusitanicus* a na dolním toku se postupně šíří kavkazský druh *Boettgerilla pallens* (Horáčková *et al.* 2011b).

Na území České republiky v údolí Tiché Orlice byl v roce 2007 poprvé zaznamenán druh *Aegopinella ressmanni*. Zřejmě tam byl zavlečen lidskou činností a od té doby se kolem toku dále šíří (Horsák & Myšák 2008).

Příklady měkkýšů, kteří využívají říční koridory i jinde než v České republice, jsou plži *Trochulus striolatus* nebo *Semilimax semilimax*, kteří pronikají nivami Dunaje z Alp až do nížin Maďarska (Ložek 2003a, Juříčková & Ložek 2012a).

Zaznamenané případy šíření ukazují, že měkkýši nevyužívají proudové koridory k transportu na extrémně dlouhé vzdálenosti. Většinou se jedná o úseky několika kilometrů (například Horsák & Myšák 2008). Druhy, které obývají delší úseky toku, se na ně zřejmě dostávaly postupně.

4.4 Další bezobratlí živočichové, kteří využívají vodní toky k šíření

Kromě měkkýšů se kolem vodních toků vyskytuje velké množství dalších druhů bezobratlých živočichů. Bohužel studií o jejich šíření je velmi málo. Velká část zpracovaných materiálů se týká především různých adaptací suchozemských organismů k přežití při zatopení. Ale protože jsou tyto adaptace důležitým předpokladem k tomu, aby se živočichové mohli vodou šířit, uvedu k několika skupinám zjištěné poznatky.

Přizpůsobení k přežití pod vodou jsou známa například u pavouků (Araneida). Relativně málo druhů žije v úzkém sepětí s vodou. Avšak i druhy, které nepreferují habitaty podél vodních toků, se zde občas vyskytují. Při náhodných deštích či povodních jsou pak mnozí zaplaveni nebo spadnou do vody (Stratton *et al.* 2004). Pavouci, kteří se kolem vodních toků vyskytují běžně, jsou kupříkladu někteří zástupci rodu *Pirata* (Rovner 1989).

Některé druhy pavouků se umí pohybovat na vodní hladině nebo jsou schopny přežít krátkodobé zaplavení. Pro tyto adaptace je důležitá charakteristika povrchu jejich těla. Pavouci obývající okolí vodních toků mají většinou tělo kryté hydrofobní kutikulou a chloupky. Ti, kteří toto uzpůsobení nemají, se při styku s vodou namočí a potopí (Stratton *et al.* 2004). Druhy, jejichž tělo takto vybaveno je, využívají různé způsoby pohybu na vodní hladině. Pavouci z čeledi *Agelenidae* chodí na vodě skoro stejně jako na souši. Zástupci čeledi *Pisauridae* používají chůzi nebo veslování, což je zvláštní způsob propojení pohybu různých párů nohou. Pohyb po vodní hladině pavoukům umožňuje chytat kořist, vyhledávat si sexuální partnery a také šířit se kolem vodních toků (Stratton *et al.* 2004).

Hydrofobní povrch těla umožňuje přežít zaplavení některým pavoukům žijícím pod kameny (Rovner 1989). Chloupky zadržují na povrchu těla vrstvičku vzduchu, která

obklopuje hlavně otvory dýchacích orgánů na spodní straně zadečku. Do zachyceného vzduchu difunduje kyslík z okolní vody a umožňuje této vrstvě fungovat jako jakási dýchací bublina čili plastron. Tento mechanismus využívají i jiné druhy pavouků a některý hmyz (Flynn & Bush 2008).

Pavouk *Acanthepeira venusta* se vyskytuje na vlhčích stanovištích, jako jsou bažiny, kde se pohybuje na rostlinách. Pokud jsou jedinci náhlou disturbancí srazeni do vody, bez větších problémů se dostanou zpět na rostlinu nebo se uchytí na nějaký objekt pod vodou, kde setrvávají několik málo minut. Často se tak chrání před nárazy větru (Folkerts & Mullen 1987). Také druh *Microlinyphia impigra* je schopen přežít zatopení velmi dobře. Bohužel fyziologické nebo morfologické adaptace tohoto druhu k přežití zaplavení nejsou známy (Rothenbücher & Schaefer 2006).

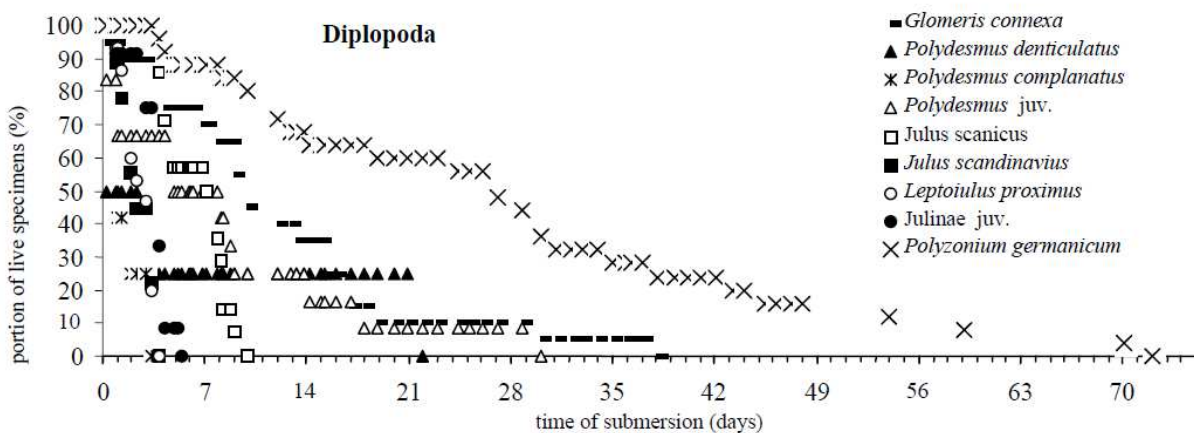
Vodní režim hraje důležitou roli v diverzitě pavouků (Bonn *et al.* 2002). Ti, kteří žijí na místech s pravidelnými povodněmi, jsou na tyto situace připraveni (Sudd 1972), ale většina druhů je na zatopení velmi citlivá (Galle *et al.* 2011). Takže pokud povrch těla není přizpůsoben vodnímu prostředí, nezbyvá než se před vodou schovat nebo utéct (Rothenbücher & Schaefer 2006). Například na neregulovaných tocích v Arizoně se pavouci uchylují na keře a kmeny stromů, kde se během povodní zachytávají rostlinné zbytky a anorganický materiál. Tyto shluky se akumulují ve výškách nad úrovní hladiny vody a pavouci jsou v nich dostatečně chráněni (Loeser *et al.* 2006).

Některé druhy staví své sítě nad vodní hladinou. Například *Argiope argintata*, *Gasteracantha cancriformis* nebo *Leucauge venusta* (Folkerts & Mullen 1987). Na Madagaskaru si dokonce druh *Caerostris darwini* staví přes řeky sítě dosahující velikosti několika metrů (Gregorič *et al.* 2011). Většina těchto pavouků ale adaptace na přežití zaplavení nemá. Z toho by se dalo usuzovat, že jsou dobře uzpůsobeni k tomu, aby se udrželi na pavučině a do vody nespadli (Rovner 1989).

Ekosystémy lužních lesů obsahují bohatá společenstva půdní makrofauny. Mezi zástupce členovců patří stonožky (Chilopoda) nebo mnohonožky (Diplopoda), které žijí v opadu, v půdě a pod kameny kolem vodních břehů. Při vyšších vodních stavech tato místa podléhají erozi a jedinci jsou unášeni vodou dolů po proudu (Tufová & Tuf 2003a).

Protože nemají schopnost rychle navýšit počty jedinců či jinak obnovit společenstvo po povodni, mají často adaptace k přežití zaplavení. Při jarních povodních je voda chladnější a tedy obsahuje více kyslíku. Toho umí některé druhy využít. Pokud jsou strženi do proudu, dokážou dýchat kyslík rozpuštěný ve vodě. Většina druhů má v té době ještě navíc nižší

úroveň metabolismu, takže vydrží pod vodou o něco déle. Jak ukazuje obr. 4, některé druhy mnohonožek přežijí zaplavení několik hodin nebo dokonce dnů (Tufová & Tuf 2003b).



Obrázek 4: Přežívání mnohonožek pod vodou v laboratorních podmínkách (Tufová & Tuf 2003a)

Některé druhy s pravidelnými povodněmi synchronizují svůj životní cyklus (Adis & Junk 2002). Stonožka *Lamyctes emarginatus* se během povodní vyskytuje pouze ve formě vajíček. Když voda opadne, z vajíček se vylíhnou jedinci, kteří rychle dospívají, na podzim nakladou vajíčka a uhynou (Zulka 1991 in Tufová & Tuf 2003b).

Stejně jako většina mediteránních organismů nejsou stonožky ani mnohonožky adaptovány na neočekávané povodně během léta (Adis & Junk 2002). V důsledku takových událostí vždy velmi klesnou počty i hustoty druhů a trvá delší dobu, než se populace obnoví (Tufová & Tuf 2003b).

Mravenci (Formicidae) patří k živočišným druhům, které se vyskytují spíše na místech bez častých disturbancí (Costa *et al.* 2010), protože většina druhů například na povodně nemá dostatečné adaptace (Lude *et al.* 1999). Přesto se kolem vodních toků některé druhy vyskytují. Fauna mravenců je v nivách sice druhově chudá, ale zato se tam nachází ve vysokých počtech (Ballinger *et al.* 2007).

Mravenci jsou na rozdíl od mnohonožek a stonožek poměrně pohybliví živočichové a zdá se, že utonutí předejdou pouze tím, že se dostanou na suché místo, kde povodeň přečkají. V Austrálii bylo pozorováno, že epigeické druhy mravenců se před povodní schovávají pod kůru na kmenech blahovičnicku (*Eucalyptus camaldulensis*) (Ballinger *et al.* 2007). Kolem řeky Isar v Německu se vyskytují mravenci druhu *Formica selysi*. Pokud jim povodeň poničí hnízdo, vyhledávají útočiště na plujících objektech. Na provizorních vorech přepravují desítky dělníků, královnu i kukly a čekají, až budou vyneseni na souš (Lude *et al.* 1999).

Creantogaster mormonum je mexický druh, který se chrání před zaplavením tím, že si svá hnízda staví v korunách stromů. V době zatopení bylo pozorováno, že mravenci tohoto druhu využívají plovoucí předměty k tomu, aby se dostali k potravě (Milford 1999). Jiné druhy z této oblasti jsou adaptovány na limitované zdroje potravy tak, že jsou schopny přežít bez příjmu potravy dlouhé období (Costa *et al.* 2010).

Mravenci jsou velmi dobří kolonizátoři, takže po opadnutí vody rychle osídlí nové habitaty (Milford 1999). Reprodukční cykly druhů žijících kolem vodních toků jsou přizpůsobeny těmto událostem a díky tomu se po povodni mohou rychle rozmnožit a nahradit ztracené jedince. K tomu jim přispívá dostatek potravy v podobě utonulého hmyzu, atd. (Ballinger *et al.* 2007).

Brouci (Coleoptera) patří mezi nejhojnější druhy, které se kolem vodních toků vyskytují (Framenau *et al.* 2002). Jak jsem se již zmínila, okřídlené druhy mají vysokou mobilitu, takže mohou před povodní snadno uletět a po opadnutí vody se vrátit zpět (Hering *et al.* 2004).

V okolí tekoucích vod se často vyskytují různé druhy střevlíků (*Carabidae*) (Lambeets *et al.* 2008). Zdá se, že tyto nelétaví brouci se na delší vzdálenosti šíří vodním tokem (Bates *et al.* 2006). Dospělci, kteří se ocitnou v proudu vody, jsou schopni plavat. Bylo pozorováno, jak se snaží dostat k nejbližšímu břehu nebo k plovoucím větvím, na kterých se zachytí a nechávají se unášet na místa níže po proudu. Schopnost plavání u brouků závisí na délce nohou. Lépe plavou druhy běžců, které mají delší končetiny (Andersen 1968).

V zaplavovaných pralesích Amazonie byl zaznamenán rozdíl ve velikosti křídel v rámci druhu *Colliuris batesi*. Jedinci, kteří se vyskytují na nepravidelně zaplavovaných místech, mají větší svalovou hmotu křídel i samotná křídla. To jim umožňuje rychle zareagovat a dostat se ze zatopeného místa. Jedinci v pravidelně zaplavovaných oblastech mají křídla menší (Adis *et al.* 1997). Některé druhy, například *Gnypeta* spp. nebo *Bledius* spp., jsou schopny vzlétnout přímo z vodní hladiny (Andersen 1968). To jim umožňuje hydrofobní povrch těla (Flynn & Bush 2008).

Ploštice druhu *Velia caprai* obývá hladiny lesních potoků Evropy, které, jako většina temperátních toků, podléhají jarním záplavám. Pravděpodobně díky tomu se šíří dolů po proudu. Musí ale nahrazovat odnesené jedince, a protože nemají křídla, tak se někteří z nich vracejí proti proudu pěšky po souši (Ditrich & Papáček 2009).

Některé druhy klíšťat jsou schopny přežít zaplavení v důsledku prudkých dešťů nebo povodní. Mechanismy, které to umožňují, ovšem nejsou zcela objasněny (Fielden *et al.* 2011). Je možné, že zaplavení jedinci mají zpomalený metabolismus nebo využívají anaerobní metabolismus. S největší pravděpodobností využívají, stejně jako pavouci, plastron. K přežití

pod vodou jsou u hmyzu obecně dobře adaptovány larvy. Ty vydrží pod vodou i několik dní (Hoback & Stanley 2001, Plum 2005). Ještě delší dobu však pod vodou vydrží vajíčka hmyzu (Andersen 1968).

4.4.1 Šíření kroužkovců (Annelida)

I přes to, že takových prací existuje velice málo, bylo podloženo, že některé žížaly z kmene kroužkovci ke svému transportu skutečně využívají stream koridory. Šíření žížal vodními toky v Evropě se podařilo dokázat v práci Terhivuo & Saura (2006). *Eiseniella tetraedra* se původně vyskytuje v horách severní Evropy. Tento druh se rozmnožuje pomocí partenogeneze, takže stačí pouze jedna propagule k tomu, aby se vytvořila velká populace jejích klonů. Při průzkumu genetické diverzity klonů bylo zjištěno, že je vyšší při ústí menších potoků do řek v nižších nadmořských výškách než v horách. Malými horskými potůčky se tedy pravděpodobně propagule šíří dolů do větších řek, speciálně během období dešťů a tání sněhu. Porovnáváním klonů žížaly obojživelné bylo navíc zjištěno, že více si byly podobné klony na místech, která byla lineárně propojena.

Dalším druhem, který využívá pasivní transport vodním tokem, je *Octolasion tyrtaeum*. Tento druh obývá vlhké půdy na březích řek a jezer v severní Evropě (Terhivuo & Saura 2006).

Šíření zavlečených druhů žížal po severní Americe popisují ve svém článku Callahan *et al.* (2006). Na kontinent se evropské druhy dostávají v substrátu mezi kořeny dovážených rostlin nebo jako návnada pro ryby (Hendrix & Bohlen 2002). Po území kontinentu se pak pravděpodobně rozšiřují také prostřednictvím vodních toků (Callahan *et al.* 2006).

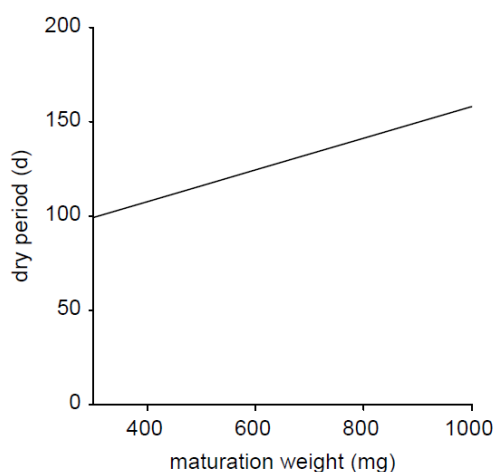
Půdní máloštětinatci mají, stejně jako měkkýši, omezené pohybové schopnosti, proto také využívají pasivních cest šíření. Podobnost s měkkýši se nachází i v závislosti na vlhkosti – jejich aktivní pohyb v substrátu je během sušších období omezen (Marinissen & Bosch 1992).

Půda v nivách a podél břehů vodních toků vyhovuje kroužkovcům právě dostatečnou vlhkostí, proto je těmito druhy bohatě osidlována (Davis *et al.* 2006). Podle Costello *et al.* (2011) dochází k rapidnímu šíření kroužkovců během povodní, kdy se dostávají do proudu spolu s erodovanou půdou, přičemž je důležité, jak hluboko pod povrchem se jedinci nacházejí. U druhů, které se nacházejí ve vyšších vrstvách, je větší

pravděpodobnost, že se díky erozi dostanou do proudu a budou odneseni (Marinissen & Bosch 1992).

Přežití povodňové události je možné díky strategiím, které se u různých druhů liší. Některé druhy jsou schopny vydržet určitý čas pod vodou, další to řeší migrací do jiných vrstev půdy nebo do míst vzdálenějších od zaplavených oblastí (Zorn *et al.* 2008) nebo rezistentním stadiem v životním cyklu.

Druh *Lumbricus rubellus* preferuje migraci ze zatopených míst. Problém je, že rychlost jeho pohybu není příliš vysoká a nezatopená místa jsou většinou dost vzdálená. Musí se tedy spolehnout na kokony, které jsou schopny přežít zatopení a po opadu vody se mohou vajíčka vylíhnout a rozmnožit. Je nutné, aby mladí jedinci měli dostatek času na obnovení populací před tím, než přijde další povodeň. Pokud by další zatopení následovalo příliš brzy, hustoty druhu by značně klesly. Aby se vyvarovali těmto situacím, dospívají jedinci tohoto druhu v zaplavovaných oblastech rychleji než jedinci stejného druhu žijící v jiných habitatech (viz obr. 5). To jim umožní se včas rozmnožit a obnovit populaci (Klok *et al.* 2006).



Obrázek 5: Dospívání druhu *Lumbricus rubellus* v závislosti na vlhkosti (Klok *et al.* 2006)

Jiný druh - *Allolobophora chlorotica* má fyziologické adaptace k přežití pod vodou. Je to vlhkomilný druh, který má toleranci ke značnému kolísání vlhkosti. Některé druhy žížal jsou schopny vydržet pod vodou i několik týdnů (Roots 1956).

5 Negativní dopady proudových koridorů

Nutno dodat, že vliv koridorů na místní faunu a flóru nemusí být nutně jen pozitivní. Koridory umožňují přístup novým silněji kompetitivním druhům, porušují izolaci, která je pro některé druhy nezbytná, zvyšují možnost šíření nemocí, plevelů a usnadňují šíření ohně či

jiných abiotických disturbancí (Noss 1987). Také zvyšují pravděpodobnost střetu živočicha s člověkem nebo s číhajícím predátorem (Baur & Baur 1992). V případě proudových koridorů dnes bohužel platí, že voda už nepřináší jen živiny spláchnuté z polí v podobě úrodného bahna, ale také mnoho nečistot a odpadu, které na mnohé živočichy nebo rostliny mají velmi negativní vliv (Juříčková & Ložek 2012a).

Obvyklým nepříjemným jevem je šíření invazivních druhů v koridorech. Nejčastější důsledky invazí jsou negativní interakce mezi novými a původními druhy. Mezi invazivními druhy se mohou vyskytovat parazité nebo patogeny, které jsou přeneseny na druhy původní. Dalším negativním jevem je kompetice původních a nepůvodních druhů o potravu a prostor (Crooks 2002).

Z různých výzkumů víme, že stream koridory velmi často napomáhají šíření invazivních druhů rostlin. Na několika místech v České republice byl studován vliv 13 invazivních druhů rostlin srovnáváním vegetace invadovaných a neinvadovaných lokalit. Ukázalo se, že každý druh má jiný vliv na druhové složení, bohatost a diverzitu celého rostlinného společenstva. Mezi rostliny mající největší vliv na společenstvo, patří křídlatky *Fallopia sachalinensis* a *F. japonica*, které se velmi často vyskytují právě podél břehů různých vodních toků (Hejda *et al.* 2009).

Závěr

Záměrem této práce bylo shrnout poznatky o tom, zda proudové koridory umožňují šíření suchozemských živočichů. Zdá se, že na rozdíl od všech ostatních koridorů, tomu tak opravdu je. Vodní toky slouží k pasivnímu šíření především živočichům s nízkou mobilitou, jako jsou například měkkýši a kroužkovci. Pasivní transport proudovým koridorem probíhá po proudu.

Prostředí kolem vodních toků vyhovuje měkkýšům dostatečným množstvím vlhkosti. To, že se skrze proudové koridory opravdu šíří, dokládají studie o expanzi jejich populací podél řek a potoků. Jak jsou přizpůsobeni tomu, aby přežili občasné zaplavení, není zcela jasně známo. Díky schopnosti samooplození mohou rychle nahradit ztracené jedince, kteří utonuli nebo byli odneseni vodou. Zdá se, že měkkýši vodní toky využívají k transportu spíše na kratší vzdálenosti.

U dalších skupin bezobratlých živočichů jsou většinou zaznamenány pouze adaptace, které jim umožňují přežít zaplavení. Práce, které by dokládaly jejich šíření vodními toky, bohužel chybí. Popsané adaptace jsou ale důležitým předpokladem k tomu, aby tito živočichové mohli ke svému transportu vodu využívat. Některé druhy, jako stonožky a mnohonožky, jsou schopné vydržet pod vodou díky schopnosti dýchat rozpuštěný kyslík. Pavouci a hmyz využívají při zatopení bublinku vzduchu, kterou udržují na povrchu svého těla. Pohyblivé druhy před zatopením migrují na sušší stanoviště. Kromě měkkýšů byl transport vodním tokem doložen u některých kroužkovců porovnáním genetické diverzity klonů, které se podél toků vyskytují. K tomu, aby se skutečně dokázalo, zda se suchozemští bezobratlí vodou úspěšně rozšiřují, by bylo potřeba provést větší množství takových studií.

Citovaná literatura

Adis, J., Amorim, M. A., Erwin, T. L. & Bauer, T. 1997. On ecology, life history and survival strategies of a wing-dimorphic ground beetle (Col.: Carabidae: Odacanthini: *Colliuris*) inhabiting central Amazonian inundation forests. *Studies on Neotropical Fauna and Environment* **32**: 174–192.

Adis, J. & Junk, W. J. 2002. Terrestrial invertebrates inhabiting lowland river floodplains of Central Amazonia and Central Europe: a review. *Freshwater Biology* **47**: 711–731.

Allison, G. 2004. The influence of diversity and stress intensity on community resistance and resilience. *Ecological Monographs* **74**: 117–134.

Andersen, J. 1968. The effect of inundation and choice of hibernation sites of Coleoptera living on river banks. *Norwegian Journal of Entomology* **15**: 115–133.

Aubry, S., Labaune, C., Magnin, F., Roche, P. & Kiss, L. 2006. Active and passive dispersal of an invading land snail in Mediterranean France. *Journal of Animal Ecology* **75**: 802–813.

Ballinger, A., Lake, P. S. & Nally, R. M. 2007. Do terrestrial invertebrates experience floodplains as landscape mosaics? Immediate and longer-term effects of flooding on ant assemblages in a floodplain forest. *Oecologia* **152**: 227–238.

Bates, A. J., Sadler, J. P. & Fowles, A. P. 2006. Condition-dependent dispersal of a patchily distributed riparian ground beetle in response to disturbance. *Oecologia* **150**: 50–60.

Baur, B. 1986. Patterns of dispersion, density and dispersal in alpine populations of the land snail *Arianta arbustorum* (L.) (Helicidae). *Holarctic Ecology* **9**: 117–125.

Baur, A. & Baur, B. 1992. Effects of corridor width on animal dispersal: a simulation study. *Global Ecology and Biogeography Letters* **2**: 52–56.

- Baur, A. & Baur, B. 1993. Daily movement patterns and dispersal in the land snail *Arianta arbustorum*. *Malacologia* **35**: 89–98.
- Bayley, P. B. 1995. Understanding large river: floodplain ecosystems. *BioScience* **45**: 153–158.
- Bennett, G. 2004. Linkages in Practice: a Review of Their Conservation Practice. IUCN, Gland (Switzerland) and Cambridge (UK). 28 pp.
- Beyer, W. N. & Saari, D. M. 1978. Activity and ecological distribution of the slug, *Arion subfuscus* (Draparnaud) (Stylommatophora, Arionidae). *American Midland Naturalist* **100**: 359–367.
- Bonn, A., Hagen, K. & Reiche, D. W. 2002. The significance of flood regimes for carabid beetle and spider communities in riparian habitats – a comparison of three major rivers in Germany. *River Research and Applications* **18**: 43–64.
- Brodersen, J. & Madsen, H. 2003. The effect of calcium concentration on the crushing resistance, weight and size of *Biomphalaria sudanka* (Gastropoda: Planorbidae). *Hydrobiologia* **490**: 181–186.
- Callaham, M. A., González, G., Hale, C. M., Heneghan, L., Lachnicht, S. L. & Zou, X. 2006. Policy and management responses to earthworm invasions in North America. *Biological Invasions* **8**: 1317–1329.
- Costa, C. B., Ribeiro, S. P. & Castro, P. T. A. 2010. Ants as bioindicators of natural succession in savanna and riparian vegetation impacted by dredging in the Jequitinhonha River Basin, Brazil. *Restoration Ecology* **18**: 148–157.
- Costello, D. M., Tiegs, S. D. & Lamberti, G. A. 2011. Do non-native earthworms in Southeast Alaska use streams as invasional corridors in watersheds harvested for timber? *Biological Invasions* **13**: 177–187.

Crooks, J. A. 2002. Characterizing ecosystem-level consequences of biological invasions: the role of ecosystem engineers. *Oikos* **97**: 153–166.

Čejka, T., Horsák, M. & Némethová, D. 2008. The composition and richness of Danubian floodplain forest land snail faunas in relation to forest type and flood frequency. *Journal of Molluscan Studies* **74**: 37–45.

Čiliak, M. & Šteffek, J. 2011. Vyhodnotenie malakofauny z náplavov Neresnice (stredné Slovensko). *Malacologica Bohemoslovaca* **10**: 73–78.

Davis, C. A., Austin, J. E. & Buhl, D. A. 2006. Factors influencing soil invertebrate communities in riparian grasslands of the central Platte river floodplain. *Wetlands* **26**: 438–454.

Denny, M. 1980. Locomotion: the cost of gastropod crawling. 1980. *Science, New Series* **208**: 1288–1290.

Ditrich, T. & Papáček, M. 2009. Correlated traits for dispersal pattern: terrestrial movement of the water cricket *Velia caprai* (Heteroptera: Gerromorpha: Veliidae). *European Journal of Entomology* **106**: 551–555.

Dörge, N., Walther, Ch., Beinlich, B. & Plachter, H. 1999. The significance of passive transport for dispersal in terrestrial snails (Gastropoda, Pulmonata). *Zeitschrift für Ökologie und Naturschutz* **8**: 1–10.

Fér, T. 2013. Šíření rostlin říčními koridory – co se dozvíme ze studia DNA. *Živa* **1**: 11–13.

Fielden, L. J., Knolhoff, L. M., Villarreal, S. M. & Ryan, P. 2011. Underwater survival in the dog tick *Dermacentor variabilis* (Acari: Ixodidae). *Journal of Insect Physiology* **57**: 21–26.

Figuerola, J. & Green, A. J. 2002. Dispersal of aquatic organism by waterbirds: a review of past research and priorities for future studies. *Freshwater Biology* **47**: 483–494.

- Flynn, M. R. & Bush, W. M. 2008. Underwater breathing: the mechanics of plastron respiration. *Journal of Fluid Mechanics* **608**: 275-296.
- Foekler, F., Deichner, O., Schmidt, H. & Castella, E. 2006. Suitability of molluscs as bioindicators for meadow- and flood-channels of the Elbe-floodplains. *International Review of Hydrobiology* **91**: 314–325.
- Folkerts, D. R. & Mullen, G. R. 1987. Aquatic submergence of *Acanthepeira venusta* (Banks) (Araneae, Araneidae). *Journal of Arachnology* **15**: 137–138.
- Follner, K. & Henle, K. 2006. The performance of plants, molluscs, and carabid beetles as indicators of hydrological conditions in floodplain grasslands. *International Review of Hydrobiology* **91**: 364–379.
- Forman, R. T. T. & Godron, M. 1986. *Landscape ecology*. New York: John Wiley & Sons.
- Framenau, V. W., Manderbach, R. & Baehr, M. 2002. Riparian gravel banks of upland and lowland rivers in Victoria (south-east Australia): arthropod community structure and life-history patterns along a longitudinal gradient. *Australian Journal of Zoology* **50**: 103–123.
- Gallé, L., Margóczy, K., Kovács, É., Györffy, Gy., Körmöczy, L. & Németh, L. 1995. River valleys: are they ecological corridors? *Tiscia* **29**: 53–58.
- Gallé, R., Vesztergom, N. & Somogyi, T. 2011. Environmental conditions affecting spiders in grasslands at the Loir reach of the River Tisza in Hungary. *Entomologica Fennica* **22**: 29–38.
- Green, A. J., Jenkins, K. M., Bell, D., Morris, P. J. & Kingsford, R. T. 2008. The potential role of waterbirds in dispersing invertebrates and plants in arid Australia. *Freshwater Biology* **53**: 380–392.
- Greene, D. F. 2005. The role of abscission in long-distance seed dispersal by the wind. *Ecology* **86**: 3105–3110.

Gregorič, M., Agnarsson, I., Blackledge, T. A. & Kuntner, M. 2011. How did the spider cross the river? Behavioral adaptations for river-bridging webs in *Caerostris darwini* (Araneae: Araneidae). PLoS ONE **6**(10): e26847. Doi:10.1371/journal.pone.0026847

Guppy, H. B. 1891-1893. The river Thames as an agent in plant dispersal. Botanical Journal of the Linnean Society, London, 29: 333–346.

Harmon, M. E., Franklin, J. F., Swanson, F. J., Sollins, P., Gregory, S. V., Lattin, J. D., Anderson, N. H., Cline, S. P., Aumen, N. G., Sedell, J. R., Lienkaemper, G. W., Cromack, K. & Cummins, K. W. 1986. Ecology of coarse woody debris in temperate ecosystems. *Advances in Ecological Research* **15**: 133–302.

Hejda, M., Pyšek, P. & Jarošík, V. 2009. Impact of invasive plants on the species richness, diversity and composition of invaded communities. *Journal of Ecology* **97**: 393–403.

Heller, J. 2001. Life history strategies. In: Barker, G. M. (ed.). 2001. *The Biology of Terrestrial Molluscs*, CABI Publishing: Wallingford, 413–445.

Hendrix, P. F. & Bohlen, P. J. 2002. Exotic earthworm invasions in North America: ecological and policy implications. *BioScience* **52**: 801–811.

Hering, D., Gerhard, M., Manderbach, R. & Reich, M. 2004. Impact of a 100 – year flood on vegetation, benthic invertebrates, riparian fauna and large woody debris standing stock in an alpine floodplain. *River Research & Applications* **20**: 445–457

Hilty, J., Jr, W. Z. L. & Merenlender, A. M. 2006. *Corridor ecology: the science and practise of linking landscapes for biodiversity conservation* (1st ed.). Island Press.

Hoback, W. W. & Stanley, D. W. 2001. Insect in hypoxia. *Journal of Insect Physiology* **47**: 533–542.

Horáčková, J., Ložek, V. & Juříčková, L. 2011a. Měkkýši v nivě Milešovského potoka. *Malacologica Bohemoslovaca* **10**: 24–34.

Horáčková, J., Ložek, V. & Juříčková, L. 2011b. Nivní malakofauna řeky Ohře – její minulost a současnost. *Malacologica Bohemoslovaca* **10**: 51–64.

Horsák, M. & Myšák, J. 2008. The first records of *Aegopinella ressmanni* (Westerlund, 1883) in the Czech Republic extends its distribution range northwards. *Malacologica Bohemoslovaca* **7**: 47–50.

Ilg, C., Foeckler, F., Deichner, O. & Henle, K. 2009. Extreme flood events favour floodplain mollusc diversity. *Hydrobiologia* **621**: 63–73.

Ilg, C., Foeckler, F., Deichner, O. & Henle, K. 2012. Hydrological gradient and species trans explain gastropod diversity in floodplain grasslands. *River Research and Applications* **28**: 1620–1629.

Jongman, R. & Pungetti, G. (eds). 2004. *Ecological Networks and Greenways: Concept, Design, Implementation*. Cambridge University Press, xxi + 345 p., ISBN 0-521-53502-6.

Juříčková, L. 2001. Měkkýší společenstva měst a hradů jako modelový příklad vlivů člověka na společenstva bezobratlých živočichů. Doktorská disertační práce. Ms. dep. in: Biologická knihovna PřF UK. Praha.

Juříčková, L. & Kučera, T. 2007. Land snail assemblage pattern along motorways in relation to environmental variables. *Contributions to Soil Zoology in Central Europe II*. Tajovský, K., Schlaghamerský, J. & Pižl, V. (eds.): 75–78. ISB BC AS CR, v. v. i., České Budějovice, 2007. ISBN 978-80-86525-08-2

Juříčková, L. & Ložek, V. 2012a. Proudové koridory, náplavy a měkkýši I. Pojem náplav, jeho vymezení a postavení v nivním ekosystému. *Živa* **5**: 218–220.

Juříčková, L. & Ložek, V. 2012b. Proudové koridory, náplavy a měkkýši II. Co vyčteme z náplavů. *Živa* **6**: 269–271.

Kalliola, R. & Puhakka, M. 1988. River dynamics and vegetation mosaicism: A case study of the river Kamajohka, northernmost Finland. *Journal of Biogeography* **15**: 703–719.

Kerney, M. P., Cameron, R. D. A. & Jungbluth, J. H. 1983. Die Landschnecken Nord- und Mitteleuropas. Paul Parey Verlag, Hamburg and Berlin. 384 pp.

Klok, C., Zorn, M., Koolhaas, J. E., Eijsackers, H. J. P. & Gestel, C. A. M. 2006. Does reproductive plasticity in *Lumbricus rubellus* improve the recovery of populations in frequently inundated river floodplains? *Soil Biology & Biochemistry* **38**: 611–618.

Künkel, K. 1916. Zur Biologie der Lungenschnecken. – Heidelberg. In: Baur, B. 1986. Patterns of dispersion, density and dispersal in alpine populations of the land snail *Arianta arbustorum* (L.) (Helicidae). *Holarctic Ecology* **9**: 117–125.

Lake, P. S. 2000. Disturbance, patchiness, and diversity in streams. *Journal of the North American Benthological Society* **19**: 573–592.

Lambeets, K., Hendrickx, F., Vanacker, S., Looy, K. V., Maelfait, J. P. & Bonte, D. 2008. Assemblage structure and conservation value of spiders and carabid beetles from restored lowland river banks. *Biodiversity and Conservation* **17**: 3133–3148.

Lewis, P. H. J. 1964. Quality corridors for Wisconsin. *Landscape Architecture* **2**: 100–108. In: Jongman, R. & Pungetti, G. (eds). 2004. *Ecological Networks and Greenways: Concept, Design, Implementation*. Cambridge University Press, xxi + 345 p., ISBN 0-521-53502-6.

Li, D. & Graham, L. D. 2007. Epiphragmin, the major protein of epiphragm mucus from the vineyard snail, *Ceratomyxa virgata*. *Comparative Biochemistry and Physiology, Part B* **148**: 192–200.

Loeser, M. R., McRae, B. H., Howe, M. M. & Whitham, T. G. 2006. Litter hovels as havens for riparian spiders in an unregulated river. *Wetlands* **26**: 13–19.

Ložek, V. 1982. Osudy našich vod v nedávné geologické minulosti. *Vesmír* **61**: 170–174.

Ložek, V. 1988. Říční fenomén a přehrady. *Vesmír* **67**: 318–326.

- Ložek, V. 1995. Litavka biokoridor i hranice krajinných celků. S. 157162 in: NĚMEC, J. (Ed.): Krajínovotvorné programy. Consult. Praha: 157–162.
- Ložek, V. 2000. Proměny niv našich potoků a měkkýši. Zpravodaj ochránců přírody okresu Praha-západ, Praha, **20–21**: 29–32.
- Ložek, V. 2002. Tajemství ukrytá v nivách. Kde hledat klíč k pochopení povodní. Respekt, Praha, 2.–8. 9. 2002, **36**: 18.
- Ložek, V. 2003a. Povodně a život nivy. Bohemia centralis, Praha, **26**: 9–24.
- Ložek, V. 2003b. Naše nivy v proměnách času. I. Vznik a vývoj dnešních niv. Ochrana přírody **58**, č. 4: 101–106.
- Ložek, V. 2003c. Naše nivy v proměnách času. II. Osud niv v dnešní době. Ochrana přírody **58**, č. 5: 131–136.
- Lude, A., Reich, M. & Plachter, H. 1999. Life strategies of ants in unpredictable floodplain habitats of Alpine rivers (Hymenoptera: Formicidae). Entomologia Generalis **24**: 75–91.
- Marinissen, J. C. Y. & Bosch, F. 1992. Colonization of new habitats by earthworms. Oecologia **91**: 371–376.
- Milford, E. R. 1999. Ant communities in flooded and unflooded riparian forest of the middle Rio Grande. The Southwestern Naturalist **44**: 278–286.
- Myšák, J. & Horsák, M. 2011. Floodplain corridor and slope effects on land mollusc distribution patterns in a riverine valley. Acta Oecologica **37**: 146–154.
- Nilsson, C., Gardfjell, M. & Grelsson, G. 1991. Importance of hydrochory in structuring plant communities along rivers. Canadian Journal of Botany – Revue canadienne de botanique **69**: 2631–2633.

- Noss, R. F. 1987. Corridors in real landscapes: a reply to Simberloff and Cox. *Conservation Biology* **1**: 159–164.
- Pawlicki, J. M., Pease, L. B., Pierce, C. M., Startz, T. P., Zhang, Y. & Smith, A. M. 2004. The effect of molluscan glue proteins on gel mechanics. *The Journal of Experimental Biology* **207**: 1127–1135.
- Peltanová, A., Petrušek, A., Kment, P. & Juříčková, L. 2012a. A fast snail's pace: colonization of Central Europe by Mediterranean gastropods. *Biological Invasions* **14**: 759–764.
- Peltanová, A., Dvořák, L. & Juříčková, L. 2012b. The spread of non-native *Cepaea nemoralis* and *Monacha cartusiana* (Gastropoda: Pulmonata) in the Czech Republic with comments on other land snail immigrants. *Biologia* **67**: 384–389.
- Perault, D. R. & Lomolino, M. V. 2000. Corridors and mammal community structure across a fragmented, old-growth forest landscape. *Ecological Monographs* **70**: 401–422.
- Pettit, N. E. & Naiman, R. J. 2005. Flood-deposited wood debris and its contribution to heterogeneity and regeneration in a semi-arid riparian landscape. *Oecologia* **145**: 434–444.
- Plum, N. 2005. Terrestrial invertebrates in flooded grassland: a literature review. *Wetlands* **25**: 721–737.
- Puth, L. M. & Wilson, K. A. 2001. Boundaries and corridors as a continuum of ecological flow control: lessons from rivers and streams. *Conservation Biology* **15**: 21–30.
- Resh, V. H., Brown, A. V., Covich, A. P., Gurtz, M. E., Li, H. W., Minshall, G. W., Reice, S. R., Sheldon, A. L., Wallace, J. B. & Wissmar, R. 1988. The role of disturbance in stream ecology. *Journal of the North American Benthological Society* **7**: 433–455.
- Rood, S. B., Kalischuk, A. R. & Mahoney, J. M. 1998. Initial cottonwood seedling recruitment following the flood of the century of the Oldman River, Alberta, Canada. *Wetlands* **18**: 557–570.

- Roots, B. I. 1956. The water relations of earthworms. II. Resistance to desiccation and immersion and behaviour when submerged and when allowed choice of environment. *Journal Experimental Biology* **33**: 29–44.
- Rosenberg, D. K., Noon, B. R. & Meslow, E. Ch. 1997. Biological corridors: form, function, and efficacy. *Biological Science* **47**: 677–687.
- Rothenbücher, J. & Schaefer, M. 2006. Submersion tolerance in floodplain arthropod communities. *Basic and Applied Ecology* **7**: 398–408.
- Rovner, J. S. 1989. Submersion survival in aerial web-weaving spiders from a tropical wet forest. *The Journal of Arachnology* **17**: 242–245.
- Spellerberg, I. F. 1998. Ecological effects of roads and traffic: a literature review. *Global Ecology and Biogeography*, **7**, **5**: 317–333.
- Stratton, G. E., Suter, R. B. & Miller, P. R. 2004. Evolution of water surface locomotion by spiders: a comparative approach. *Biological Journal of the Linnean Society* **81**: 63–78.
- Struthers, M., Rosair, G., Buckman, J. & Viney, C. 2002. The physical and chemical microstructure of the *Achatina fulica* epiphragm. *Journal of Molluscan Studies* **68**: 165–171.
- Sudd, J. H. 1972. The distribution of spiders at Spurn Head (E. Yorkshire) in relation to flooding. *Journal of Animal Ecology* **41**: 63–70.
- Šteffek, J. 2007. Rieka, médium šírenia sa zástupcov biodiverzity s akcentom na mäkkýše (Mollusca). *Ekológia a environmentalistika*, pp. 214–222.
- Terhivuo, J. & Saura, A. 2006. Dispersal and clonal diversity of North-European partenogenetic earthworms. *Biological Invasions* **8**: 1205–1218.
- Thébaud, Ch. & Debussche, M. 1991. Rapid invasion of *Fraxinus ornus* L. along the Hérault river system in southern France: the importance of seed dispersal by water. *Journal of Biogeography* **18**: 7–12.

Trombulak, S. C. & Frissel, C. A. 2000. Review of ecological effects of roads on terrestrial and aquatic communities. *Conservation Biology*, 14, 1: 18–30.

Tufová, J. & Tuf I. H. 2003a. Survival under water – comparative study of millipedes (Diplopoda), centipedes (Chilopoda) and terrestrial isopods (Oniscidea). Presented at the 7th central European Workshop on Soil Zoology, České Budějovice, April 14–16.

Tufová, J. & Tuf I. H. 2003b. Půdní fauna zaplavovaných oblastí. In: Měkotová, J., Štěrba, O. (eds.). Říční krajina. Sborník příspěvků z konference, Olomouc, 67–74, ISBN 80-244-0751-5.

Wallace, J. B. 1990. Recovery of lotic macroinvertebrate communities from disturbance. *Environmental Management* 14: 605–620.

Yin, Y. 1998. Flooding and forest succession in a modified stretch along the upper Mississippi River. *Regulated Rivers: Research and Management* 14: 217–225.

Zorn, M. I., Gestel, C. A. M., Morrien, E., Wagenaar, M. & Eijsackers, H. 2008. Flooding response of three earthworm species, *Allolobophora chlorotica*, *Aporrectodea caliginosa* and *Lumbricus rubellus*, in a laboratory-controlled environment. *Soil Biology & Biochemistry* 40: 587–593.

Zulka, K. P. 1991. Überflutung als ökologischer Faktor: Verteilung, Phänologie und Anpassungen der Diplopoda, Lithobiomorpha und Isopoda in den Flussauen der March. Dissertation, FNF Universität Wien, Ms. In: Tufová, J. & Tuf I. H. 2003b. Půdní fauna zaplavovaných oblastí. Měkotová, J., Štěrba, O. (eds.). Říční krajina. Sborník příspěvků z konference, Olomouc, 67–74, ISBN 80-244-0751-5.