

Univerzita Karlova
Přírodovědecká fakulta

Studijní program: Biologie
Studijní obor: Biologie



Jana Nedvědová

Fylogenetický a ekologický vliv na mikrostruktury schránek měkkýšů

Phylogenetic and ecological impact to the microstructures of mollusc shells

BAKALÁŘSKÁ PRÁCE

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

Konzultant: Mgr. Dagmar Říhová

Praha, 2018

Poděkování:

Ráda bych poděkovala své školitelce doc. RNDr. Lucii Juříčkové, Ph.D. za vedení mé práce a za čas strávený nad její kontrolou a také Mgr. Dagmar Říhové za cenné podněty, které mi při jejím vytváření pomohly. Rovněž děkuji své mamě za podporu a pevné nervy.

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, 9. 5. 2018

Jana Nedvědová

ABSTRAKT

Tato bakalářská práce shrnuje dostupné informace o mikrostrukturách schránek měkkýšů. Cílem bylo přehledné uvedení jednotlivých typů mikrostruktur pro konkrétní zástupce z různých prostředí, a také získání co možná nejvíce informací o ekologii těchto živočichů.

Úvodní část práce shrnuje základní informace o stavbě schránek měkkýšů. Následuje kapitola s přehledem druhů mikrostruktur, které se u zkoumaných měkkýšů vyskytují. Další část se zabývá zastoupením mikrostruktur schránek jednotlivých druhů v terestrickém, sladkovodním a mořském prostředí. Podrobněji byl zmíněn vliv teplotních změn na mikrostrukturu ulity *V. viviparus*, výskyt vateritu u *C. fluminea*, extrémní prostředí hydrotermálních prúdů a studených vývěrů a také extrémní teploty na skalnatých pobřežích. V další kapitole jsou skupiny příbuzných měkkýšů porovnány z pohledu ekologie za účelem zjištění, zda je výskyt mikrostruktur v určité skupině dán příbuzností těchto živočichů, anebo jestli je možné, aby ke změnám mikrostruktur docházelo v závislosti na jejich rozdílné ekologii.

Klíčová slova:

mikrostruktury, schránky měkkýšů, vliv fylogeneze, vliv ekologie, uhličitán vápenatý, měkkýši, plži, mlži

ABSTRACT

This bachelor thesis summarizes the available information on microstructures of mollusc shells. The aim was to provide an overview of the different types of microstructures for specific specimens from different environments, as well as to obtain as much information as possible about the ecology of these animals.

The first part summarizes the basic information on the shell formation. The following chapter summarizes known microstructure types of mollusc shells. Microstructures of molluscs living in terrestrial, freshwater and marine environment are discussed. The influence of temperature changes on the shell microstructure of *V. viviparus*, the occurrence of vaterit within *C. fluminea* shells, the extreme environment of hydrothermal vents and cold seeps, as well as extreme temperatures on rocky shores, have been mentioned in more detail. The microstructures of related molluscs are compared with regard to ecology to determine whether the occurrence of microstructures in a particular group is given by the phylogeny of these animals, or if the changes in microstructures can be affected by different ecology.

Key words:

microstructures, molluscs shells, impact of phylogeny, impact of ecology, calcium carbonate, Mollusca, gastropods, bivalves

OBSAH

1 ÚVOD	6
2 DRUHY MIKROSTRUKTUR MĚKKÝŠÍCH SCHRÁNEK.....	7
2.1 Prismatické mikrostruktury	7
2.2 Příčné lamelární mikrostruktury.....	9
2.3 Konchiolinová mikrostruktura	11
2.4 Perleťové mikrostruktury	12
2.5 Homogenní mikrostruktura	13
3 ZASTOUPENÍ MIKROSTRUKTUR V RŮZNÉM PROSTŘEDÍ	13
3.1 Terestrické prostředí	13
3.2 Sladkovodní prostředí - plži	15
3.2.4.1 Vliv teplotních změn vody na mikrostrukturu ulity <i>V. viviparus</i>	19
3.3 Sladkovodní prostředí - mlži	19
3.3.1.1 Výskyt vateritu u <i>C. fluminea</i>	20
3.4 Mořské prostředí - plži	21
3.4.1.1 Extrémní prostředí hydrotermálních průduchů a studených vývěrů	22
3.4.2.1 Extrémní teploty na skalnatých pobřežích	24
3.5 Mořské prostředí - mlži	25
4 POROVNÁNÍ PŘÍBUZNÝCH SKUPIN Z POHLEDU EKOLOGIE	27
4.1 Vliv ekologie na mikrostruktury příbuzných terestrických plžů	27
4.2 Vliv ekologie na mikrostruktury příbuzných sladkovodních plžů	28
4.3 Vliv ekologie na mikrostruktury příbuzných sladkovodních mlžů	30
4.4 Vliv ekologie na mikrostruktury příbuzných mořských plžů.....	31
4.5 Vliv ekologie na mikrostruktury příbuzných mořských mlžů	34
5 ZÁVĚR	36
6 SEZNAM POUŽITÉ LITERATURY.....	37

1 ÚVOD

Schránky tří hlavních tříd měkkýšů: plžů, mlžů a hlavonožců jsou tvořeny z vrstvených struktur složených z uhličitanu vápenatého – aragonitu a/nebo kalcitu a organické složky (Dauphin a Denis, 2000). Kalcifikované vrstvy tvořené aragonitem nebo kalcitem mají různé minerální textury, které se nazývají mikrostruktury.

Schránka měkkýšů má velkou rozmanitost mikrostruktur. Jednou z nejznámějších je perleť – aragonitová vrstva pokrývající vnitřní povrch schránek některých měkkýšů, například mlžů podtřídy Pteriomorphia, plžů z čeledi Haliotidae či hlavonožec rodu *Nautilus* (Marin a Luquet, 2004).

(Boggild, 1930) popsal hlavní typy mikrostruktur a způsob rozdělení kalcitu a aragonitu. Nejvíce studovanou mikrostrukturou je právě aragonitová perleťová vrstva poskytující tak základní údaje o různých modelech procesu organické přeměny.

Aragonit a kalcit jsou dvě krystalografická uspořádání uhličitanu vápenatého. Většina měkkýšů si staví ulitu z vrstev aragonitového příčně lamelárního materiálu. V každé vrstvě jsou krystaly jinak orientované (Dauphin *et al.*, 2012).

Schránka měkkýšů je složený materiál přírodního původu. Minerální část je tvořena uhličitanem vápenatým a odpovídá 95–99 % hmotnosti. Organická část tvoří 1–5 %. Při pozorování v podélném řezu ulity lze vidět překrývající se vrstvy uhličitanu vápenatého, které jsou většinou dvě nebo tři, a externí organickou vrstvou periostrakum (Marin a Luquet, 2004).

Uhličitan vápenatý je více rozpustný v chladnějších než teplejších vodách a z jeho dvou forem je kalcit o asi 35 % méně rozpustný než aragonit (Morse, 1983; Mucci, 1983). Oba mají rozdílné tepelné vlastnosti a mohou ovlivnit množství výměny tepla směřujícího dovnitř i ven z ulity (Clauser a Huenges, 1995).

Je popsáno mnoho různých kombinací mikrostruktur charakteristických pro jednotlivé třídy. Všeobecně a zjednodušeně lze stavbu schránky popsat tak, že obě hlavní formy uhličitanu jsou v mikrostruktuře schránek měkkýšů uspořádané ve třech vrstvách. Vnější prismatická vrstva je složena z kalcitu nebo aragonitu. Vnitřní vrstva je tvořena aragonitovou perleť. Mezi nimi je často přítomná vrstva šikmo překřížených krystalů nazývaná příčně lamelární vrstva. Z vnější části celou mikrostrukturu pokrývá nekalcifikované periostrakum (de Paula a Silveira, 2009).

Existuje také třetí, raritní forma uhličitanu vápenatého – vaterit. Vaterit se zřídka nachází v přirozeném prostředí, neboť je méně stabilní než aragonit a kalcit (Lippmann, 1973). V několika málo hlášených případech výskytu vateriru u měkkýšů byla jeho přítomnost

spojena s procesy organické přeměny (Watabe, 1983), obnovou stěny ulity (Wilbur a Watabe, 1963) či tvorbou perel (Ma a Lee, 2006).

Schránky měkkýšů jsou typické složené přírodní materiály. Spojení krystalů uhličitanu vápenatého s organickou složkou vytváří lehký produkt s jedinečnými mikrostrukturálními vlastnostmi. Organická složka se vytváří v extrapaliálním prostoru živočicha (de Paula a Silveira, 2009), což je dutina vyplněná extrapaliální tekutinou nacházející se mezi vnitřní stranou stěny schránky a povrchem pláště (Cartwright a Checa, 2007), a vytváří prostředí, ve kterém anorganické krystaly tvoří jádro, orientují se a rostou. Tento krystalizační proces je celoživotní přírůstková činnost závisající na několika vnitřních i vnějších faktorech (de Paula a Silveira, 2009).

Cílem mé práce je shrnutí známých údajů o mikrostrukturách schránek měkkýšů z různých systematických skupin a zjistit, zda je pro výskyt mikrostruktur v dané linii důležitější fylogenetická příbuznost nebo zda může docházet ke změně mikrostruktur v závislosti na ekologických nárocích měkkýše.

2 DRUHY MIKROSTRUKTUR MĚKKÝŠÍCH SCHRÁNEK

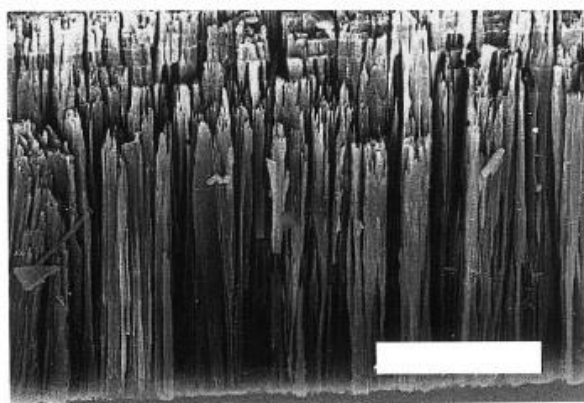
V odborných pracích zaměřených na mikrostruktury schránek je zmiňováno třináct základních druhů mikrostruktur. Jsou to: jednoduchá prismatická, nepravidelná jednoduchá prismatická, vláknitá prismatická, sférolitická prismatická, pravidelně lístkovitá, jednoduchá příčně lamelární, komplexní příčně lamelární, příčná vločkovitá, příčná jehličkovitá, příčně lístkovitá, konchiolinová, štítovitá perleťová, sloupkovitá perleťová a homogenní mikrostruktura.

2.1 Prismatické mikrostruktury

Jedná se o vnější krystalické vrstvy ulity, jejichž prismata jsou svojí nejdelší osou zarovnaná kolmo k vnějšímu povrchu ulity. Jsou vertikálně orientovaná pod periostrakem a to většinou v kompaktním uspořádání (Feng *et al.*, 2000). Prismata jsou kalcitové nebo aragonitové hranoly o různých průměrech a délkách (Marin *et al.*, 2007). Zpravidla jsou tyto krystaly polykrystalické, tvořené z podélně probíhajících jednotek (Checa, 2000; Dauphin, 2003). Aragonitová prismata mají vzhledem ke svému různému uspořádání povrchovou strukturu připomínající peří, kalcitová prismata oproti tomu připomínají nahromaděné disky (Checa, 2000).

Rozeznáváme čtyři hlavní druhy prismatických mikrostruktur: jednoduchou, vláknitou, sférolitickou a složenou prismatickou mikrostrukturou (Carter, 1980).

Jednoduchá prismatická mikrostruktura (obr. 1) je vrstva s navzájem rovnoběžnými přilehlými konstrukčními prvky (lamelami prvního řádu), které nejsou v místě svých společných hranic vzájemně silně spojeny (Carter a Clark, 1985). Vrstva může být složena buď z aragonitu, nebo kalcitu.

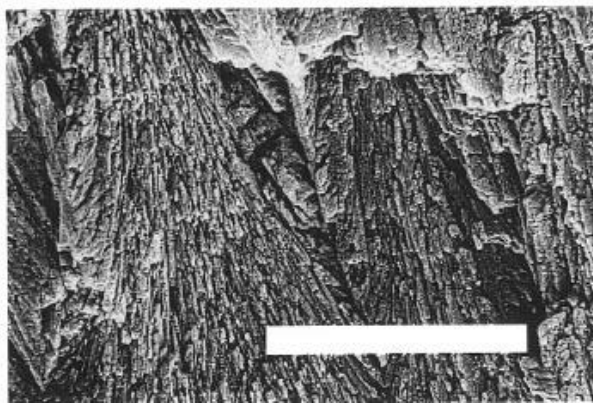


Obr. 1 - Jednoduchá prismatická mikrostruktura plže *Turbo petholatus*.
Měřítka je 15 μm . Převzato z Chateigner *et al.* (2000).

Nepravidelná jednoduchá prismatická mikrostruktura je tvořena jemnými nepravidelnými prismaty. Tyto lamely prvního řádu jsou odchýleny v malém úhlu od středu vrstvy v radiální části, ale zůstávají skoro souběžné v příčné a vodorovné části. Občas jsou prismata špatně rozeznatelná.

Vláknitá prismatická mikrostruktura je vrstva tvořená jemnými vláknitými prismaty. Bývá také nazývána jako vláknitá kompozitní prismatická mikrostruktura (Popov, 1986).

Sférolitická prismatická mikrostruktura (obr. 2) je tvořena shlukem jehličkovitých nebo lístkovitých krystalů vycházejících ze společného středu o kulovitém nebo houbovitém tvaru (de Paula a Silveira, 2009). Tyto krystaly jsou buď hladké a pravidelného vzhledu anebo zkroucené s nepravidelnými okraji, v druhém případě se pak tato mikrostruktura označuje jako nepravidelná sférolitická prismatická mikrostruktura (Verrecchia *et al.*, 1995). Sférolitická prismatická mikrostruktura se často nachází v ulitách mlžů a plžů, obvykle jsou úzce spjaty s růstem nebo obnovou ulity (de Paula a Silveira, 2009). Podle Hedegaarda (1997) se tato aragonitová mikrostruktura nachází pouze u zástupců podtřídy Vetigastropoda. Zmínky o sférolitické prismatické mikrostruktuře u měkkýšů v jiných skupinách pouze odkazují na podobnou organizaci krystalů ve vznikajících vnějších vrstvách.



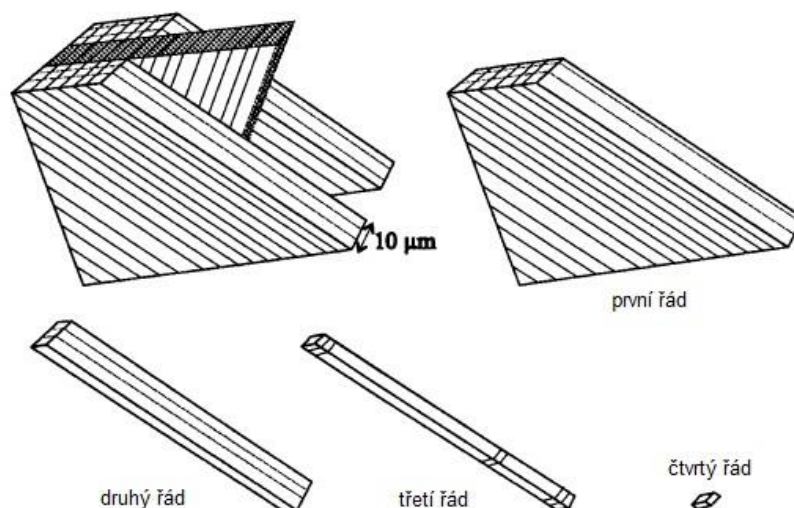
Obr. 2 - Sférolitická prismatická mikrostruktura plže *Tectus conus*.
Měřítka je 20 μm . Převzato z Chateigner *et al.* (2000).

Pravidelně lístkovitá mikrostruktura má lamely prvního řádu tvořící rovnoměrně tenké a ploché listy stejné tloušťky s jejich růstovou stranou skoro rovnou, jemně zoubkovanou. Povrch je téměř hladký se slabým žlábkováním. Lamely druhého řádu jsou čepelovité, extrémně tenké a vzájemně paralelní (Fuchigami a Sasaki, 2005). Tato mikrostruktura je vždy tvořena kalcitem (Hedegaard, 1997).

2.2 Příčné lamelární mikrostruktury

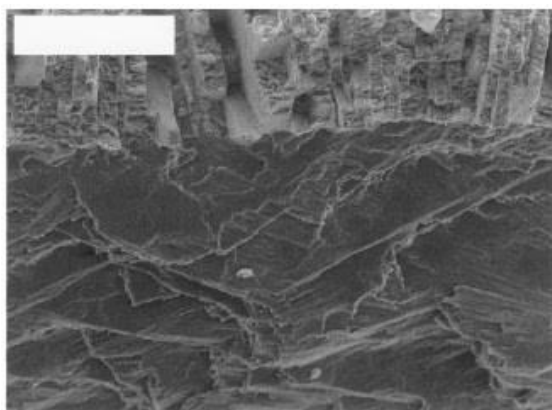
Terminologie mikrostruktur je obvykle založena na morfologii podjednotek pozorovaných v tenkých částech stěny ulity pomocí elektronového mikroskopu. Chateigner *et al.* (2000) popsal tyto mikrostruktury za použití terminologie Cartera a Clarka (1985). Výrazy pro označení lamel „první řád“ a „druhý řád“ popisují čím dál tím jemnější mikrostrukturní prvky s morfologickými rozdíly. Například jednoduchá příčně lamelární mikrostruktura (obr. 3) je složena z lamel prvního řádu, z nichž každá je složená z lamel druhého řádu a ty se zase skládají z lamel třetího řádu, které tvoří lamely čtvrtého řádu (Chateigner *et al.*, 2000). Lamely od prvního do třetího řádu jsou složité struktury, kdežto lamely čtvrtého řádu jsou složené z oblých „granulí“ podobných těm z jiných aragonitových vrstev ulit měkkýšů (Dauphin *et al.*, 2003).

Příčně lamelární mikrostruktury jsou považovány za nejčastěji se vyskytující se mikrostrukturální uspořádání u třídy plžů i mlžů (de Paula a Silveira, 2009).



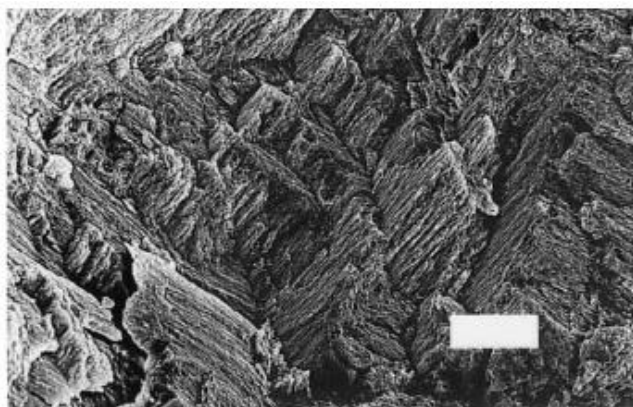
Obr. 3 – Uspořádání lamel v příčně lamelární vrstvě. Upraveno podle Dauphin *et al.* (2000).

Jednoduchá příčně lamelární mikrostruktura má lamely prvního řádu tvořené tenkými, vzájemně paralelními „laťkami“ nebo „tyčkami“. Jejich prodloužené podjednotky v přilehlých lamelách jsou vůči sobě orientované ve dvou nehorizontálních směrech. Struktura je komarginální (Hedegaard, 1990, 1997) pokud jsou lamely prvního řádu paralelní k okraji pláště, anebo je radiální, pokud jsou k němu kolmé (obr. 4). Tato mikrostruktura je mezi měkkými velmi rozšířená (MacClintock, 1967).



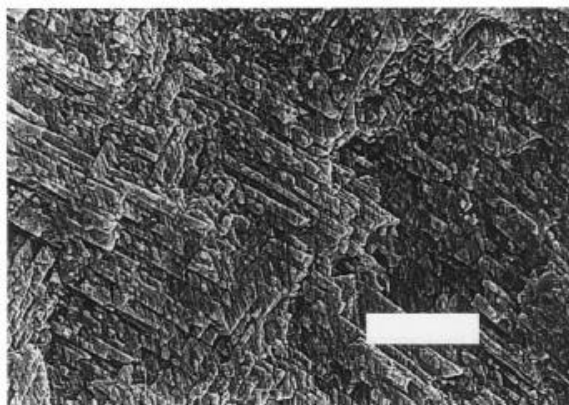
Obr. 4 – Vnější komarginální příčně lamelární mikrostruktura u plže *Euglandina* sp. je na horní části obrázku, vnitřní radiální příčně lamelární mikrostruktura je dole. Měřítka je 100 μm. Převzato z Chateigner *et al.* (2000).

Komplexní příčně lamelární mikrostruktura (obr. 5) má lamely prvního řádu orientované ve více než dvou směrech. Tyto lamely, které jsou tvořeny z nepravidelně tvarovaných shluků paralelních lamel druhého řádu (Carter a Clark, 1985) se zdají být shluky rostlých kousků jednoduché příčně lamelární mikrostruktury (Chateigner *et al.*, 2000).



Obr. 5 – Komplexní příčně lamelární mikrostruktura mlže *Fissurellidea aperta*.
Měřítko je 20 μm . Převzato z práce Chateigner *et al.* (2000).

Příčná vločkovitá (obr. 6) a **příčná jehličkovitá mikrostruktura** jsou mikrostruktury orientované ve dvou hlavních směrech, skládající se z protínajících se vločkovitých nebo jehličkovitých krystalů (Carter a Clark, 1985).



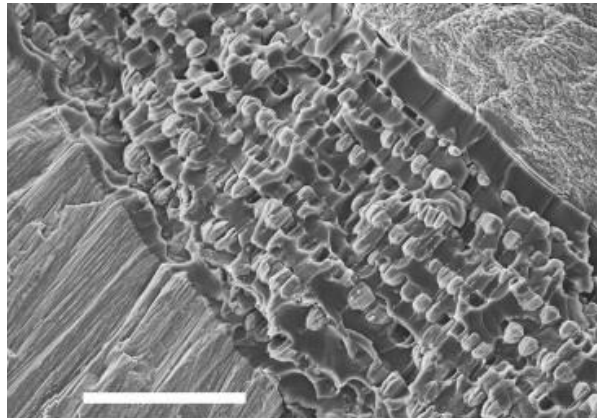
Obr. 6 - Příčná vločkovitá mikrostruktura druhu *Liota granulosa*.
Měřítko je 5 μm . Převzato z Chateigner *et al.* (2000).

Příčně lístkovitá mikrostruktura je podobná příčně lamelární mikrostrukturu, ale s tím rozdílem, že je vždy tvořená kalcitem. Prodloužené kalcitové krystaly jsou uspořádány do bloků s latěmi přilehlých bloků vyrovnanými převážně ve dvou protichůdných směrech. Tato mikrostruktura je méně uspořádaná než příčně lamelární mikrostruktura, primární lamely jsou více nepravidelné a neprochází celou tloušťkou vrstvy. Latě jsou také orientovány ve více než dvou směrech (Taylor a Reid, 1990).

2.3 Konchiolinová mikrostruktura

Konchiolinová mikrostruktura tvoří organicky bohaté vrstvy v mikrostrukturu schránky mlže (Ishikawa a Kase, 2007). Kalcifikované konchiolinové vrstvy (obr. 7) se tvoří vždy, když dojde k opakovanému zastavení sekrece vnějších, středních i vnitřních vrstev stěny

schránky. Přerušení běžné kalcifikace se projeví vytvořením zřetelného „zářezu“ na jejím povrchu. Kalcifikace se následně zase obnoví opětovnou tvorbou normálních vrstev schránky. Někteří mlži, např. rod *Pleurolocina*, mají pod konchiolinovými vrstvami navíc podvrstvy kalcifikovaných sférulitů ve tvaru tulipánových květů (Glover a Taylor, 2016). Zatímco jsou u tohoto rodu konchiolinové vrstvy tvořeny jen občasně, jsou tyto vrstvy nepřetržitě sekretovány u mlžů čeledi Corbulidae jako podvrstva normální lasturové formace (Lewy a Samtleben, 1979).

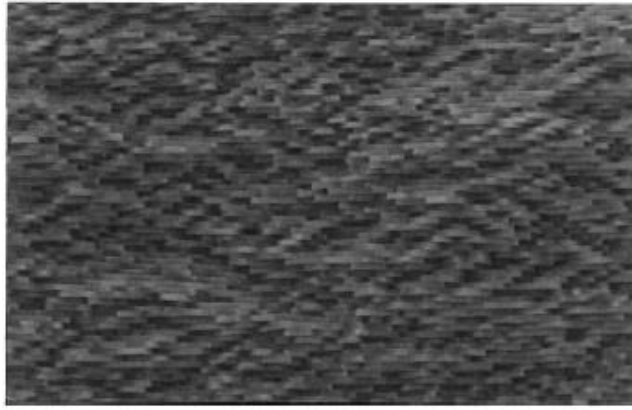


Obr. 7 – Konchiolinová vrstva s pravidelnými pásy sférulitů. Měřítko je 40 μm . Upraveno podle Glover a Taylor (2016).

2.4 Perlet'ové mikrostruktury

Nacházejí se v nejvnitřnější části stěny schránky, jsou vždy aragonitové a můžeme je najít jak u mlžů, plžů tak i u hlavonožce čeledi Nautilidae. Krystaly perleti jsou vrstvené, obvykle s ostrými hranami (Addadi *et al.*, 2006). U plžů je byly nalezeny u ušně *Haliotis rufescens* (Vetigastropoda), u kterého je stejně jako u jiných předožábřých plžů majících tuto vrstvu, jasně rozpoznatelná pouhým okem (Schäffer *et al.*, 1997). U plicnatých plžů se tato mikrostruktura nevyskytuje. Jsou známa dvě uspořádání této mikrostruktury:

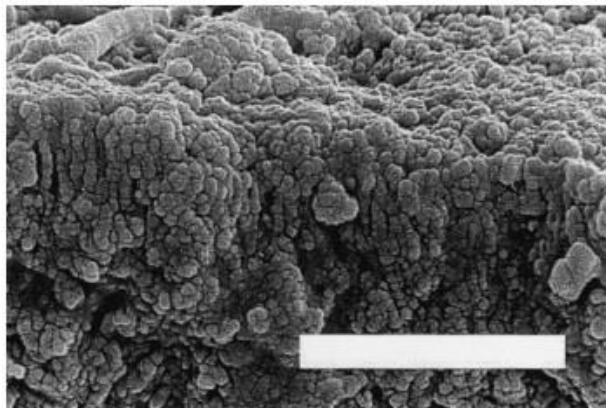
Štítovitá perleť má jednotlivé krystaly mírně posunuty v každé řadě oproti předchozí, napodobující tak cihlovou zeď (obr. 8). Toto uspořádání je charakteristické pro mlže a hlavonožce (Wilbur a Watabe, 1963).



Obr. 8 - Štítovitá perleťová mikrostruktura mlže *Pinctada margaritifera*.
Převzato z Chateigner *et al.* (2000).

2.5 Homogenní mikrostruktura

Homogenní mikrostruktura je struktura, která nemá žádné identifikační prvky některé z výše popsaných mikrostruktur. Carter a Clark (1985) ji popsali jako nepravidelně tvarované krystaly, kterým však schází jasné mikrostrukturální uspořádání prvního řádu (obr. 9).



Obr. 9 - Homogenní mikrostruktura druhu *Liota granulosa*.
Měřítko je 5 μm . Převzato z Chateigner *et al.* (2000).

3 ZASTOUPENÍ MIKROSTRUKTUR V RŮZNÉM PROSTŘEDÍ

3.1 Terestrické prostředí

Tato kapitola je souhrnem nalezených informací o popsaných mikrostrukturách jednotlivých druhů plžů žijících v různých lokalitách terestrického prostředí. Nejedná se o systematické studium, ale jen o náhodná pozorování z různých zdrojů. Z důvodu nedostatku článků o mikrostrukturách terestrických plžů zde uvádím pouze čtyři druhy plicnatých plžů a jeden druh patřící mezi předožábré.

3.1.1 Čeled' Helicidae:

Helix pomatia má aragonitovou ulitu tvořenou několika vrstvami příčně lamelární mikrostruktury (Bächle *et al.*, 2006). Lamely prvního řádu jsou zde rovnoběžné s okrajem ulity, jedná se tedy o komarginální mikrostrukturu (Hedegaard, 1990, 1997). Je široce rozšířen po Evropě a obývá několik různých typů stanovišť od lesů po trávníky a vápencové lomy (Pollard, 1975).

Cornu aspersum aspersum (dříve *Helix aspersa*), zkoumaní jedinci měli velmi tenké ulity (podle měření Ligaszewski *et al.* (2009) je to 0,31 mm u jedinců starších než rok) s pěti odlišnými mikrostrukturálními vrstvami. Z vnějšku směrem dovnitř to jsou: homogenní (velmi tenká), komarginální příčně lamelární, radiální příčně lamelární, komarginální příčně lamelární a jednoduchá prismatická mikrostruktura. Vnější komarginální příčně lamelární je z nich nejtlustší (Chateigner *et al.*, 2000). *C. aspersum aspersum* je jedním z nejvíce rozšířených terestrických plžů na světě (Ansart *et al.*, 2009).

Cornu aspersum maxima se na rozdíl od předchozího druhu a poddruhu čeledi Helicidae vyskytuje v severní Africe. Ulita tohoto poddruhu je tlustší (podle měření Ligaszewski *et al.* (2009) je to v průměru 0,43 mm u jedinců starších než rok), silnější a více mechanicky odolná, což zajišťuje efektivní ochranu proti ztrátě vody z těla plže. *C. aspersum aspersum*, z mokrého atlantského pásma, má ulitu méně mechanicky odolnou, jelikož není okolními podmínkami nucen k tvorbě silnější schránky (Ligaszewski *et al.*, 2009).

3.1.2 Čeled' Achatinidae, druh *Lissachatina fulica* (dříve *Achatina fulica*) má ulitu tvořenou z periostraka, prismatické, příčně lamelární mikrostruktury a jedné další vrstvy, která byla označena za perleťovou. Dle mého názoru se ale jedná o špatné označení, protože perleťová mikrostruktura nebyla u žádného plicnatého plže nikdy popsána.

Příčně lamelární mikrostruktura je z vrstev nejtlustší. Vnější povrch ulity je hrubý s občasnými póry, které se ve větším množství nachází i ve vnitřní stěně ulity (Chaki *et al.*, 1992). Podle De Paula a Silveira (2009) je ulita zcela tvořena aragonitem a její prismatická mikrostruktura byla popsána jako sférolitická.

Jedná se o tropického afrického plže původem z východní Afriky, který je považován za jednoho z největších škůdců na světě (Lowe *et al.*, 2000). Tento plž má širokou toleranci pro životní podmínky, ale má jisté preference pro teplé oblasti (Albuquerque *et al.*, 2009).

3.1.3 Nadčeled' Littorinoidea, druh *Pomatias elegans* má ulitu zcela aragonitovou skládající se ze čtyř vrstev. Vnější je tenká sférolitická prismatická vrstva, následovaná příčně lamelární, dále vláknitou prismatickou a vnitřní příčně jehličkovitou vrstvou (Taylor a Reid,

1990). Jedná se o plže, kterého můžeme najít v různých typech vegetací, je ale striktně vázán na substráty s obsahem vápníku. Často proniká hluboko do půdy (Kilian, 1951). Tento druh se na rozdíl od výše zmíněných neřadí mezi plicnaté, ale mezi předožábré plže *sensu stricto* (Caenogastropoda).

O mikrostrukturách dalších druhů terestrických plžů není zatím nic známo. Získáním více dat, které by se daly použít pro porovnání vlivu ekologie a fylogeneze na mikrostrukturu jejich ulit, bych se ráda zabývala v rámci diplomové práce.

3.2 Sladkovodní prostředí - plži

V této kapitole také není studium systematické. Jedná se o specifické příklady mikrostruktur ulit sladkovodních plžů, kteří byli něčím zajímaví, jako například endemické rody v jezeře Tanganika.

3.2.1 Plži z jezera Tanganika

West a Cohen (1996) řadí ve svém článku všechny plže z jezera Tanganika do čeledi Thiaridae. Až o pár let později bylo navrženo (Strong a Glaubrecht, 2002), že by mohli být přiřazeni k čeledi Paludomidae, ke které v nynější době již patří (Bank, 2017). Budu zde proto používat nové řazení těchto plžů.

Ulity plžů z tohoto tropického jezera připomínají svou vysokou kalcifikací, hrubým žebrováním, ostny, zesílením ulity v místě jejího ústí a způsobem oprav jizvami při jejím porušení, více mořské schránky než jiné jezerní ulity. Navíc se těmito vlastnostmi výrazně liší od ulit většiny sladkovodních plžů, které jsou slabě kalcifikované a nezdobené. Tato podobnost mezi tanganickými a mořskými ulitami plžů nicméně není jen povrchová.

Studie provedené elektronovou mikroskopií (West a Cohen, 1996) prokazují, že ulity endemických tanganických plžů jsou složeny převážně z vrstev aragonitové příčně lamelární jehličkovité mikrostruktury. Počet příčně lamelárních vrstev ve stěně ulity se pohybuje od jedné ke čtyřem v závislosti na druhu plže. Počet vrstev je konstantní u všech pozorovaných ulit, a stejný pro všechny jednotlivce v rámci druhu. Množství vrstev ve stěně ulity přímo souvisí s pevností ulity a odolností proti predátorům (West a Cohen, 1996).

Endemičtí plži čeledi Paludomidae v jezeře Tanganika přitahují značnou pozornost. Někteří z prvních malakologů, kteří je popsali, např. Bourguignat (1890), je zařadili mezi čeledi mořských plžů. Tento omyl je pochopitelný, podobnost s mořskými ulitami plžů je až

zarážející (West a Cohen, 1996). Studie vnitřní anatomie měkkých částí tanganičtých plžů (Leloup, 1953) dokazuje, že tyto plži patří mezi sladkovodní čeledi a nejsou blízké spřízněni s mořskými skupinami, které mají podobné ulity.

Stromer (1901), Germain (1907, 1908) a Dautzenberg *et al.* (1914) jsou toho názoru, že i když jezero Tanganika nebylo nikdy spojeno s mořem, tak se v mnoha ohledech jako moře chová – rozmanitostí geografických expozičních, substrátů, hloubek, vlnových podmínek, počasím a stářím. Protože se tanganičtí plži vyvíjejí v podobném prostředí a reagují na podobné podněty, jako mořské druhy není překvapující, že jejich ulity připomínají schránky mořských druhů.

Fuchs (1936) a Beauchamp (1946) předpokládali, že jezero Tanganika má vodu bohatou na vápník, což by vysvětlovalo vysokou kalcifikaci ulit plžů v něm. Limnologické studie však ukázaly, že žádné pozorované charakteristiky složení jezera Tanganika (včetně koncentrace vápníku) nejsou neobvyklé (Beadle, 1981). Jezero Tanganika je mírně alkalické a jeho složení vody je podobné některým sousedním jezerům, ve kterých se vyskytují plži se slabě kalcifikovanými, nezdobenými ulitami.

Leloup (1953) uvádí, že ostny některých druhů slouží ke stabilizaci plže na měkkých substrátech. Dle Yonge (1938) jsou silnostěnné ulity adaptací pro skalnaté, vlnami omílané tanganijské pobřeží. Zatímco tyto generalizace jsou v některých případech správné, mnoho morfologických charakteristik plžů vyvrací takovéto environmentálně-adaptivní vysvětlení. Například, zatímco ostny druhu *Tiphobia horei* mohou poskytovat vztlak na blátivých podkladech (West a Cohen, 1996), ostny rodu *Paramelania* jsou orientovány tak, že nemohou plže na měkkých substrátech stabilizovat. Obojí, vysoce i slabě kalcifikované ulity plžů, jsou nacházeny na různých substrátech, od klidných vegetačních písků a bahen, po vlnami omílané skalnaté pobřeží.

Kromě výše uvedené povrchové mikrostruktury a kalcifikace se zkoumala i mikrostruktura ulit šestnácti druhů zde endemických plžů a pro srovnání i dva úzce příbuzné ale kosmopolitní druhy *Melanoides tuberculata* (čeleď Thiaridae) a *Cleopatra ferruginea*, který spadá do stejné čeledi jako tanganijské plži.

Některé ulity plžů z jezera Tanganika se nemusejí skládat z plného počtu vrstev ve vnitřních a horních oblastech závitů ulity. Byla pozorována přítomnost nebo absence různých vrstev v nejnověji narostlé části ulity, což naznačuje možný vliv aktuálních ekologických faktorů na mikrostrukturu ulit.

Endemické rody plžů *Lavigeria*, *Paramelania*, *Chytra* a *Limnotrochus* vykazují nárůst ze dvou na tři nebo ze tří na čtyři příčně lamelární vrstvy. Zvýšení počtu příčně lamelárních

vrstev může být jejich adaptací na obranu proti predátorům drtících jejich ulity. Tato vlastnost poskytuje plžům selektivní výhodu a lepší fitness. Plži s pouze jednou nebo dvojitou příčně lamelární vrstvou jsou vymezení na bezpečná místa – spodní stranu kamenů nebo části pravidelně se vynořující, kde jsou predátoři vzácnější nebo slabší (West a Cohen, 1996).

Lavigeria paucicostata obývá příbřežní písčité a oblázkové substráty (Leloup, 1953). Plži rodu *Paramelania* nalezení na východním pobřeží jezera Tanganika se vyznačují extrémní variabilitou vzhledu svých ulit a to i u populací od sebe žijících v relativně krátkých vzdálenostech. Tito plži byli nalezeni na mnoha různých typech substrátů, jako je bahno, písek, ale i obnažené kameny a sutiny. V rámci tohoto rodu je zřejmá vysoká morfologická variabilita mezi různými populacemi a to za absence nějakých fyzických bariér, které by zabraňovaly interakci mezi jednotlivými populacemi (Cohen a Johnston, 1987). Vyskytují se přibližně v hloubce 0 – 100 m (Burgon *et al.*, 2014). Jedinci *Chytra kirkii* jsou široce rozšířeni po celém jezeře, žijí v písčitém, bahnitěm substrátu a v sedimentu. Nachází se v hloubce 10 – 60 m, možná i více (Ngereza a Nicayenzi, 2010). *Limnotrochus thomsoni* je možné najít v sedimentu či písku ve 4 – 30 m hloubky (Nicayenzi, 2010).

Melanoides tuberculata a *Cleopatra ferruginea* jsou jediné kosmopolitní druhy, které žijí i v jezeře Tanganyika. *M. tuberculata* má jednu příčně lamelární vrstvu (West a Cohen, 1996) a je možné ho najít v lokalitách s pomalým tokem nebo stojícími vodami. Nejvíce rozšířen je v teplých jezerech, kde preferuje bahnitě substráty a naplaveniny (Dudgeon, 1986). Také obývá substráty s pískem a vyskytuje se mezi 0 – 22 m pod vodou (Peso *et al.*, 2011).

C. ferruginea má dvě příčně lamelární vrstvy (West a Cohen, 1996), jedná se o teplomilný druh vyskytující se do 0,5 m hloubky ve vegetaci u břehů (Appleton, 1977) a preferuje pomalu tekoucí vodní toky (Tohamy a Mohamed, 2006).

3.2.2 Čeleď Pachychilidae

Pachychilidae je čeleď tropických plžů ze starověkých jezer na Sulawesi v Indonésii. Dvěma jezerními systémy na Sulawesi jsou: jezero Poso a pět jezer jezerního systému Malili, která jsou všechna spojena řekami. Jezero Poso a jezera Malili spolu nikdy nebyla propojena. Tato starobylá jezera uchovávají nejméně třicet tři endemických druhů této čeledi. Všechny endemické této čeledi druhy, které byly zkoumány, mají ulity tvořeny třemi vrstvami příčně lamelární mikrostruktury (Wilson a Moss, 1999).

Zástupce této čeledi, *Tylomelania baskasti*, je možné najít v mělké vodě do 0,5 m hloubky v méně turbulentních zónách břehu řeky (zónách s promíchávající se vodou), na měkkém substrátu. Von Rintelen a Glaubrecht (2008) však ve své studii uvádí, že kvůli silným

proudům při sběru těchto plžů nebylo možné prozkoumat i hlubší vody a je tedy možné, že se nevymezují pouze na mělkou vodu. *Tylomelania sinabartfeldi* se vyskytuje na ponořených kusech dřeva vystavených silnému proudu v hloubce do jednoho 1 m. Stejně jako u *T. baskasti* nebylo možné plže sbírat ve větších hloubkách. *Tylomelania hannelorae* obývají kameny v mělké vodě do méně než 0,5 m.

3.2.3 Čeleď Melanopsidae

Rod *Melanopsis* obývá sladké i poloslané vodní nádrže. *Melanopsis costata* obývá mělká neturbulentní a dobře provzdušněná jezera s pomalým proudem (Heller a Sivan, 2002), kde je tento druh možné najít na různých substrátech od bahnitých naplavenin po balvany (Geary, 1990). *M. costata* má aragonitovou ulitu tvořenou z jednoduché prismatické mikrostruktury a zvětší části z jednoduché příčně lamelární mikrostruktury (Pokroy *et al.*, 2006).

Zástupci tohoto rodu z doby neogénu mají svoji ulitu navíc tvořenou strukturou, která se vrací zpět ve směru růstu ulity a zvenčí obaluje poslední závit ulity a až dva závity, které ho předchází. Tato struktura je pro plže neobvyklá a je tvořená vnější příčně lamelární vrstvou. U jiných rodů této čeledi se tato struktura neobjevuje. Uлита fosilního druhu *Melanopsis impressa* se skládá ze tří vrstev příčně lamelární struktury. Její studie prokázaly (Iljina a Frolov, 2010), že vnější příčně lamelární vrstva, která se vyvíjí jako poslední, tvoří tuto strukturu částečně obalující ulitu. Nejspíše šlo o strukturu vytvořenou za účelem posílení ulity.

Geary (1990) uvádí, že tento fosilní druh byl nalezen ve sladkovodních oblastech u okrajů povodí. Do období adaptativního vývoje se tento druh nevyvíjel alespoň po 7 milionů let. Konec tohoto období odpovídá době vyhynutí posledních jedinců v povodí, což naznačuje, že nedostatek jiné fauny a/nebo nízká salinita v povodí umožnila šíření příbuzných druhů (tohoto rodu) z povodí do vlastní nádrže.

3.2.4 Čeleď Viviparidae

Viviparus viviparus, neboli bahenka říční, je evropský druh typický pro větší vodní toky i menší řeky (Beran, 2007), stejně tak obývá i jezera a silně zarostlé rybníky. Preferuje písčité, hlinité, blátivé nebo kamenité dna (Riedel, 1954). Tento plž tvoří zcela aragonitovou ulitu tvořenou třemi různými mikrostrukturami: jednoduchou příčně lamelární, nepravidelnou jednoduchou prismatickou a mikrostrukturou tvořenou prodlouženými krystaly. Nejtlustší z nich je jednoduchá příčně lamelární vrstva (Füllenbach *et al.*, 2014).

3.2.4.1 Vliv teplotních změn vody na mikrostrukturu ulity *V. viviparus*

Füllenbach *et al.* (2014) zkoumal vliv teplotních změn na mikrostrukturu ulit druhu *V. viviparus* v nastolených podmínkách v zajetí. Zajímal se o to, jak studená či často měnící se teplota vody, stejně tak jako vyšší a více stabilní teplota, ovlivní stavbu ulity.

Byla zde pozorována environmentálně podmíněná tvorba různých mikrostruktur. Režim studené a nestálé teploty měl za následek formaci neuspořádaných a nehomogenních lamel prvního řádu jednoduché příčně lamelární vrstvy (v nově narůstající části schránky).

Rychlost růstu ulity bahenky závisela na teplotě. Během vyšších teplot byl nárůst ve velikosti a tloušťce u ulity *V. viviparus* větší než během období s nízkými teplotami vody. Kromě toho měly silné změny teplot nepříznivý účinek na růst ulity a dokonce ovlivnily její morfologii. Během studeného režimu se například nevytvořila nově narostlá část ulity, ale došlo k určitému ztluštění její již existující stěny. Toto může být chápáno jako ochranný mechanismus, kdy je pro plže pravděpodobně výhodnější namísto tvoření nové, tenké a křehké schránky více stabilizovat její již existující stěnu. Alternativní interpretací je, že ulita nabrala na tloušťce spíše než na velikosti, protože nová část ulity roste pomaleji právě během nepříznivých podmínek prostředí. Jelikož během experimentu jiného ovlivňováno nic jiného (například přísun potravy), byly pozorované změny na růstu ulity připsány teplotě (Füllenbach *et al.*, 2014).

3.2.5 Nadčeleď Littorinoidea, čeleď Littorinidae

Rod *Cremnoconchus* je jediným sladkovodním rodem jinak mořské čeledi Littorinidae. Je endemickým druhem horských svahů Západních Ghát na západu Indie, kde se vyskytuje na vlhkých čedičových útesech, v potocích a vodopádech (Reid *et al.*, 2013).

Jeho ulita se skládá ze tří vrstev příčně lamelární mikrostruktury. Ve vnější vrstvě jsou lamely uspořádány koncentricky k ústí ulity a v druhé vrstvě radiálně. Orientace třetí vrstvy, která je nalezena pouze ve starších závitech ulity, je málo zřetelná (Taylor a Reid, 1990).

3.3 Sladkovodní prostředí - mlži

Následující kapitola také není založená na systematickém studiu jednotlivých mlžů ze sladkovodního prostředí. Uvádí přehled pouze několika málo druhů, jedním z nich je například *Corbicula fluminae*, který se vyznačuje obsahem vateritu v mikrostruktuře u některých svých populací.

3.3.1 Venerida, čeled' Cyrenidae

Corbicula fluminea má lasturu tvořenou z aragonitové příčně lamelární nebo komplexní příčně lamelární mikrostruktury. Tento mlž původem z jihovýchodní Asie, je invazivním druhem v řekách Velké Británie. Jedinci zde nalezení mají abnormálně zesílené stěny lastur. Tuto malformaci tvoří raritní forma uhličitanu vápenatého – vaterit. Změněné části tvořené vateritem postrádají běžné mikrostruktury a jsou místo toho vláknité mikrostruktury (Spann *et al.*, 2010).

Není snášlivý vůči slaným vodám, ani vodám s nedostatkem kyslíku, můžeme ho proto najít pouze v dobře okysličených lokalitách. Je tolerantní vůči nízkým teplotám a preferuje písčitéjší sedimenty dna společně s hlínou a bahnem. V některých případech však lze tento druh najít na různých typech sedimentů s okolní vegetací nebo i bez (Sousa *et al.*, 2008).

3.3.1.1 Výskyt vateritu u *C. fluminea*

Spann *et al.* (2010) ve své práci popsal změny v mikrostrukturu lastur rodu *Corbicula* u zástupců nalezených v řekách Velké Británie a zároveň je hledal i u exemplářů z muzea v Londýně. Tyto lastury byly od různých druhů rodu *Corbicula* a z různých lokalit (například Jihovýchodní Asie, Indie a Pákistán, Severovýchodní Afrika, Austrálie, Evropa a Jižní Amerika). Také studoval fosilní zástupce tohoto rodu z období pozdního pleistocénu ve Velké Británii. Dle výsledku výzkumu měli všichni zkoumaní mlži nalezení v řece Yare zřejmé změny v mikrostrukturu lastur, bez ohledu na jejich velikost. Tyto změny byly různě rozsáhlé. Zkoumání lastur z londýnského muzea odhalilo, že pouze schránky z jedné lokality v Egyptě vykazují podobné změny u druhu *Corbicula artini*. Ostatní lastury z různých lokalit nevykazovaly žádné neforemnosti. Ve Velké Británii jsou u některých populací *C. fluminea* tyto změny obvyklé (řeky Temže, Yare, Waveney a New Bedford), ale v jiných řekách, ve kterých se vyskytuje, nebyly dosud nalezeny žádné takové schránky (řeky Chet a Ant). U některých exemplářů z období pleistocénu byly na vnitřním povrchu schránek nalezeny často dutá vyčnívající místa.

Některé druhy mlžů si vyvíjejí silnější schránky v reakci na expozici predátorům. U rodu *Corbicula* však nedochází k zesílení pomocí větší produkce běžné lasturové mikrostruktury. Změny na mikrostrukturu schránek jsou nepravidelné, nezesilují celou lasturu a často způsobují neschopnost uzavření schránky, což je důvodem, proč se toto nezdá být obranou reakcí proti predátorům. Lomovasky *et al.*, (2005) popsal změny v mikrostrukturu schránek způsobené opravou schránky po útoku ptáků a abnormální růst lastury okolo jejích parazitů. Žádný z těchto důvodů však nezapříčinil tvorbu podobné mikrostruktury ani změnu

mineralogie jako u rodu *Corbicula*. Problém výskytu vateritu u některých populací této čeledi zatím zůstává nevyřešený.

3.3.2 Řád Unionoida

Čeď Unionidae má lastury tvořeny jednoduchou prismatickou mikrostrukturou a vrstvou štítovité perleti (Kennedy *et al.*, 1969). *Unio elongatulus* žije v tekoucích vodách nebo povodích, kde voda proudí a dochází k jejímu neustálému okysličování (Badino, 2013). *Potomida littoralis* se vyskytuje v řekách a vodních proudech (Nagel, 2004).

Callil a Mansur (2005) zkoumali lastury dvou tropických mlžů *Anodontites trapesialis* a *Anodontites elongatus* čeledi Mycetopodidae vyskytujících se v jezeře v Brazílii. *A. trapesialis* také obývá oblast Amazonky v Peru, a to v měkkých blátivých substrátech tavných vod (Loayza-Muro a Elías-Letts, 2007). Stejně tak se v řece Amazonce vyskytuje i *A. elongatus* (Pimpão *et al.*, 2008). Schránky obou druhů jsou tvořeny třemi vrstvami: periostrakem, jednoduchou prismatickou a štítovitou perleťovou vrstvou.

A. trapesialis má prismatickou vrstvu více křehkou, složenou z menších prismatických. Více robustní *A. elongatus* má silnější prismatickou vrstvu s delšími a širšími prismatickými než *A. trapesialis*. Zároveň má také skoro třikrát silnější vrstvu perleťové mikrostruktury, což mu zajišťuje lepší odolnost a ochranu před predátory (Callil a Mansur, 2005).

3.4 Mořské prostředí - plži

Kapitola o plžích z mořského prostředí přináší poměrně rozsáhlý přehled mikrostruktur ulit plžů ze stanovišť s velmi rozdílnými životními podmínkami. Nejedná se o systematické studium, ale o nahodilá pozorování.

3.4.1 Podtřída Neritaemorpha

Nerita undata (čeď Neritidae) obývá střední a vyšší vody přílivovo-odlivové zóny moře (Vermeij, 1972) a především také dolní toky pobřežních řek, potoků a ústí řek (Strong *et al.*, 2008). *N. undata* má ulitu z vnější vrstvy složené z velmi jemných, dlouhých a zvlněných kalcitových hranolů prismatické vrstvy a vnitřní aragonitové příčně lamelární vrstvy. Kalcitová vrstva je většinou velmi zbarvená pigmentem (Boggild, 1930).

Bathynnerita naticoidea (čeď Neritidae) má tři mikrostruktury: homogenní, jednoduchou příčně lamelární a jednoduchou prismatickou. Vyskytuje se ve studených vývěrech (Warén a Bouchet, 2001).

Shinkailepas briandi (čeleď Phenacolepidae) má dva druhy homogenní vrstvy (hustou a granulární), dále komplexní příčně lamelární, příčnou vločkovitou a jednoduchou prismatickou mikrostrukturu (Kiel, 2004). Vyskytuje se v hydrotermálních průduších (Warén a Bouchet, 2001).

3.4.1.1 Extrémní prostředí hydrotermálních průduchů a studených vývěrů

Studované hydrotermální průduchy se nacházejí v oceánských centrech šíření mořského dna v Atlantickém, Severním ledovém, Indickém a ve východním a západním Tichém oceánu. Hydrotermální tekutina vystupující na mořské dno v těchto místech dosahuje až k 3908 °C, je anoxická, často velmi kyselá a obohacená sirovodíkem, metanem a různými kovy. I přes svou zdánlivou toxicitu podporuje toto prostředí hydrotermálních průduchů různé a až výjimečně produktivní společenstva. Kromě jiných bezobratlých živočichů zde žijí i některé druhy plžů a mlžů (Van Dover, 2000).

Studené vývěry se nacházejí v místech, kde vyvěrá redukováná síra a metan ze sedimentů mořského dna a to bez znatelného zvýšení teploty (Paull *et al.*, 1984). Vývěry se nachází ve všech oceánech světa kromě polárních oblastí (Gibson *et al.*, 2005).

Obě lokality hydrotermálních průduchů a studených vývěr jsou svým složením podobné, jednotlivé druhy měkkýšů se však většinou vyskytují pouze v jednom z těchto prostředí. Tento ekosystém je útočištěm vysoce endemické fauny (Tunnicliffe a Mary R. Fowler, 1996), do které spadají i plži - ze zde žijících je 95-98 % druhů a 70 % rodů endemických, pět čeledí je možné nalézt výhradně jen zde. Oproti tomu fauna studených vývěrů není tolik vymezená (Warén a Bouchet, 2001). Původ a fylogenetické vztahy mnoha endemických taxonů jsou stále předmětem diskuzí (Kiel, 2004). Přesto je jasné, že takto specifické prostředí muselo v evoluci „tlačit“ na unikátní morfologické mikrostruktury měkkýších schránek.

3.4.2 Nadčeleď Littorinoidea, čeleď Littorinidae

Byla celkem zkoumána mikrostruktura ulit 30 rodů a podrodů čeledi Littorinidae. Nejvíce druhů má ulitu tvořenou vrstvami aragonitové příčně lamelární mikrostruktury.

U rodů *plžů* *Tectarius*, *Littoraria*, *Peasiella*, *Cenchritis*, *Melarhappe* a *Mainwaringia*, se ulita skládá ze tří vrstev příčně lamelární mikrostruktury. Ve vnější vrstvě jsou lamely uspořádány koncentricky k ústí ulity a v druhé vrstvě radiálně. Orientace třetí vrstvy, která je nalezena pouze ve starších závitech ulity, je málo zřetelná (Taylor a Reid, 1990).

Rod *Tectarius* se vyskytuje v tropech a severním mírném pásmu, obývá kameny a vápenec na okraji přílivové oblasti břehu. Rod *Littoraria* je většinou přichycen v tropech na dřevě na

okraji přílivové oblasti, některé druhy jsou však i na kamenech (Williams *et al.*, 2003). Rod *Peasiella* obývá nižší přílivovou zónu břehu (Ohgaki, 1981) na různých substrátech jako jsou vápencové, žulové a vulkanické kameny, korálové sutiny a kmeny mangrovů. Většina druhů toho rodu je tropická, jeden z nich *P. infracostata* obývá oblast mírného pásma (Reid, 1989). Rod *Cenchritis* se vyskytuje v tropech v řasových a dřevitých substrátech na okraji přílivové zóny (Williams *et al.*, 2003). Rod *Melarhaphe* obývá skalnaté břehy mírného pásma (Foster, 1966). Rod *Mainwaringia* tropy, dřevitý substrát přílivové zóny břehu (Williams *et al.*, 2003).

U většiny druhů rodu *Nodilittorina* (kromě *N. interrupta*) a u druhů *Littorina striata* a *Littorina keenae* je vnější vrstva ulity tvořena velmi jemnou příčně lamelární mikrostrukturou. V rámci této vrstvy dochází k přechodu na jednoduchou příčně lamelární mikrostrukturu. Dále zde jsou směrem dovnitř další dvě tyto vrstvy (Taylor a Reid, 1990). *Nodilittorina* a *L. keenae* obývají severní mírné pásmo, preferují kamenitý substrát (Williams *et al.*, 2003). *L. striata* se vyskytuje na skalnatém pobřeží přílivové oblasti (Reid, 1996) Tento druh může mít ulitu hladkou nebo s jemnými výběžky, které je možné najít v uzavřených lagunách uvnitř kráterů, zatímco ty s hladkým povrchem obývají oblasti mimo tyto vodou omílané krátery (De Wolf *et al.*, 1997).

Většina druhů rodu *Littorina* (kromě *L. striata* a *L. keenae*) ze Severního Pacifiku a Severního Atlantiku mají vnější kalcitovou vrstvu složenou z nepravidelné prismatické mikrostruktury. U mnoha druhů je tato vrstva extrémně tlustá a tvoří většinu ulity. Dále mají další dvě příčně lamelární vrstvy, které jsou naopak extrémně tenké (Taylor a Reid, 1990). Tento rod (kromě *L. striata* a *L. keenae*) se vyskytuje na kamenitých substrátech (Padilla, 1998; Williams *et al.*, 2003) v přílivové oblasti břehů a na makrořasách (Williams *et al.*, 2003).

Echinolittorina malaccana a *Echinolittorina vidua* jsou dva tropické běžně se vyskytující druhy na skalnatých pobřežích Singapur (Williams a Reid, 2004). *E. malaccana* obývají horní část pobřeží, zatímco *E. vidua* je možné nalézt trochu níže, někdy je ale možné je nalézt i v místě výskytu plžů *E. malaccana*.

Oba druhy mají schránky tvořené aragonitem a mikrostruktura je příčně lamelární se dvěma typy lamel – prvního a druhého řádu. Mezi vrstvami ulity u *E. vidua* se nachází drobné pruty připomínající pásy, také známé jako „růstové přírůstky“, které u druhu *E. malaccana* chybí. Vnitřní povrch ulit obou druhů je hladký, ale pouze u jedinců *E. vidua* je povrch pigmentován. Při vysokém rozlišení je v místech bez pigmentace možné spatřit jednotné uspořádání aragonitových krystalů.

Rod *Lacuna* má ulitu tvořenou vnější tenkou sférolitickou prismatickou vrstvou, následovanou dvěma příčně lamelárními vrstvami (Taylor a Reid, 1990). Plži rodu *Lacuna* žijí v kelpových a travních podvodních porostech. Na rozdíl od jiných rodů této čeledi se vyskytují ve větších hloubkách a nikdy se nevyskytují na kamenitých substrátech (Padilla *et al.*, 1996).

Rod *Bembicium* má ulitu složenou ze tří vrstev příčně lamelární mikrostruktury. Ve vnější vrstvě jsou primární lamely uspořádány koncentricky k ústí ulity a v druhé vrstvě radiálně. Orientace třetí vrstvy, která je nalezena pouze ve starších závitech ulity, je málo zřetelná (Taylor a Reid, 1990). Tento rod se nachází v jezerech, chráněných lagunách a na poměrně otevřených skalnatých březích (Johnson a Black, 1991) a to na různých substrátech jako je korálová suť, pak také na kolmých útesech z čistého vápence či v mangrovech (Johnson a Black, 1996).

Antarktický druh *Pellilitorina setosa* má ulitu složenou pouze z jedné vrstvy kalcitové příčně lístkovité mikrostruktury (Taylor a Reid, 1990). Obývá antarktické vody do hloubky 110 m (Morley *et al.*, 2010). V hloubce 25 – 30 m byl nalezen na substrátu bahna, písku a řasy (Troncoso *et al.*, 2001).

Malý novozélandský druh *Risellopsis varia* má třívrstevnou ulitu. Vnější vrstva je kalcitová, tvořená nepravidelnou prismatickou mikrostrukturou a následují dvě vrstvy příčně lamelární mikrostruktury (Taylor a Reid, 1990). *R. varia* obývá dutinky v balvanech a schránky uhynulých korýšů *Chamaesipho brunnea*, které zůstávají na skalách (Saies *et al.*, 1972). Vyskytuje se na skalnatých březích, balvanových plážích a písčitých plážích, kde je při odlivu odkryté písčité bahnivé dno (Butcher *et al.*, 1979).

Rod *Laevilitorina* má ulitu tvořenu vnější tenkou sférolitickou prismatickou vrstvou, následovanou dvěma příčně lamelárními vrstvami (Taylor a Reid, 1990). Tento druh obývá makrořasy v hloubce 3-12 m (Cattaneo-Vietti *et al.*, 2000).

3.4.2.1 Extrémní teploty na skalnatých pobřežích

E. malaccana a *E. vidua*, nacházející se na tropických skalnatých pobřežích, jsou během odlivu vystaveni extrémním teplotám na povrchu kamenů za slunečných dní (Vermeij, 1971). Během odlivu bylo pozorováno odlišné chování těchto dvou druhů, a to především způsob držení ulity vůči slunci. Wong a Lim (2017) se ve své studii snažil rozhodnout, zda rozdíly v morfologii, mikrostruktuře a adaptaci na tepelný stres ovlivňují příslušné behaviorální chování plžů na tepelný stres a pravděpodobně jejich adaptabilitu na skalnaté pobřeží.

Tepelná vodivost vnějšího povrchu schránek je významně větší u druhu *E. malaccana*. To značí, že světle šedé podlouhlé ulity *E. malaccana* mají efektivnější tepelný zisk (tj. vyšší množství tepla proudí z prostředí do vnitřku ulity) a nižší schopnost ztráty tepla (tj. nižší množství tepla proudí ven z ulity do prostředí). Naopak u *E. vidua* je prokázána nižší schopnost přijetí tepla a více efektivnější schopnost ztráty tepla kvůli nižší tepelné vodivosti na vnějším povrchu jejich tmavě zbarvené, kulovité ulity (Wong a Lim, 2017). Barva ulity a její textura může přispívat k rychlosti proudění tepla, neboť tmavé barvy pohlcují teplo skrze sluneční záření snadněji než světlé barvy (Phifer-Rixey *et al.*, 2008).

3.5 Mořské prostředí - mlži

Tato kapitola také není pojata jako systematické studium, ale pouze jako přehled vycházející z informací o mikrostrukturách a životním prostředí jednotlivých druhů mořských mlžů.

3.5.1 Řád Lucinida

Pleurolucina je rod sedmi tropických až subtropických druhů (Glover a Taylor, 2016), uvádím zde pouze dva, protože u ostatních nebyly popsány všechny jejich mikrostruktury.

Pleurolucina harperae (Lucinidae, Lucininae) je druh nalezený v lokalitě ostrova Curaçao v jižním Karibském moři. Je porovnán se známými druhy rodu obývajícími tropický a subtropický západní Atlantik a východní Pacifik. Jedná se o druh žijící v intertidální (přílivovo-odlivové) zóně a v zóně subtidální (pod linií odlivu), kde se vyskytuje na písčitém substrátu s oddenky mořských trav. Mikrostruktura lastury *P. harperae* je neobvyklá. Má tyto vrstvy: prismatickou, příčně lamelární, tlustou sférolitickou prismatickou, komplexní příčně lamelární s podvrstvami z nepravidelných prismatických (nepravidelná prismatická vrstva). Vrstvy lastury jsou přerušované 1-5 opakujícími se konchiolinovými vrstvami, které mají podvrstvu z vmezežených kalcifikovaných sférolitů (Glover a Taylor, 2016).

Tato mikrostruktura byla pozorována také u *Lucina pensylvanica* (Lucinidae, Lucininae) z tropických ostrovů Florida Keys (Taylor *et al.*, 2004). Dále se také vyskytuje v teplém Golském proudu Mexického zálivu (Glover a Taylor, 2016). *L. pensylvanica* bývá přílivovo-odlivové oblasti v místech se středně až hodně hrubým pískem a korálovo-kamenitým substrátem (Taylor *et al.*, 2004) a místa s mořskými travinami ve hloubce 0 – 3 m (Yanes *et al.*, 2012). Má konchiolinové vrstvy (Glover a Taylor, 2016) má lasturu tvořenou třemi aragonitovými vrstvami: sférolitickou prismatickou, příčně lamelární a v některých svých

částech i komplexní příčně lamelární mikrostrukturou s vnořenými tenkými prismaty (Taylor *et al.*, 2004).

Bathyaustriella thionipta (Lucinidae, Lucininae), který také spadá do řádu Lucinida, má aragonitovou lasturu tvořenou sférolitickou prismatickou, příčně lamelární a prismatickou vrstvou s malými částmi komplexní příčně lamelární mikrostruktury. Místo pod vrcholem lastury je tvořeno prismatickou mikrostrukturou s místy sférolitické mikrostruktury. Tento druh obývá hydrotermální průduchy v hloubce min. 300 – 504 m na substrátu ze sopečného písku, hornin a sutin nasáklých hydrotermálními kapalinami (Glover *et al.*, 2004).

Conchocele bisecta (Thyasiridae) je mlž žijící v místech se studenými proudy (Kamenev *et al.*, 2001; Fuchigami a Sasaki, 2005) v oblasti severozápadního Pacifiku ve 4 – 1400 m hloubky (Higo *et al.*, 1999). Jeho fosilní záznam sahá až do doby eocénu (Campbell, 2006). Schránka je tvořena z vnější sférolitické mikrostruktury, z prostřední komplexní příčně lamelární, příčně lamelární a nepravidelné prismatické mikrostruktury a z vnitřní komplexní příčně lamelární, nepravidelné prismatické a homogenní mikrostruktury (Nishida *et al.*, 2011). Tento druh obývá prostředí studených vývěřů bohatých na tekutiny bohaté na metan a sulfid v hloubce 750 – 804 m u ostrova Paramushir, kde je teplota asi okolo 2°C. Vyskytuje se na substrátu hrubého písku, bahna obsahující sulfid (Kamenev *et al.*, 2001).

3.5.2 Řád Veneroida

Meretrix lusoria (Veneridae) má schránku tvořenou aragonitovou příčně lamelární mikrostrukturou s lamelami čtvrtého řádu (Hayashi *et al.*, 2010). Jedná se o mlže obývajícího písčité a bahnitě přílivové oblasti v ústí řek z vnitrozemních moří na jižní části Korejského poloostrova (Nakamura *et al.*, 2010).

Dosinia ponderosa (Veneridae) má aragonitové lastury složené z příčně lamelárních vrstev (Dauphin a Denis, 2000). Žije v tropech v různých typech substrátů, od jemných po hrubé písky a štěrky (Ragaini *et al.*, 2007) a to v hlubokých vodách 50 – 80 m (Powell *et al.*, 2004).

Rod *Tridacna* (Cardiidae) má lastury složené z aragonitových příčně lamelárních vrstev (Dauphin a Denis, 2000). *Tridacna squamosa* obývá poměrně mělké vody v lagunách a mezi útesy a korály. *Tridacna crocea* se zahrabává do rozptýlených masivních korálových hlav (*Porites* sp.) a vápencové horniny. Lastury byly nalezeny v zátokách, lagunách, na útesech, převážně v mělkých vodách, v jednom případě ale i v hloubce do 8 m. *Tridacna derasa* byla nelezena převážně v lagunách, až ho hloubky 20 m. *Tridacna maxima* a *Tridacna gigas* byly velmi zřídka nalezeny v zátokách, občas v lagunách, ale hlavně v čiré vodě bariérových a okrajových útesů. U *T. gigas* byl popsán zjevný environmentální dimorfismus, kdy jedinci

obývající laguny mají poměrně tenké schránky, zatímco populace žijící v oblastech vysokého příboje, mají lastury mnohem těžší a tlustší. Ty byly nalezeny v hloubce 20 m (Hardy a Hardy, 1969).

Rod *Cardium* (Cardiidae) má lastury složené z aragonitových příčně lamelárních vrstev (Dauphin a Denis, 2000). *C. edule* obývá ústí řek, je vždy zahrabán a dobře chráněn proti okolí, obývá velmi variabilní substrát a přebývá v teplotách 3-20°C. *C. glaucum* obývá laguny, většinou je zahrabán, ale často se zachytí v travách, je velmi dobře chráněn proti okolí, obývá velmi variabilní substrát v teplotách 0-25°C (Boyden a Russell, 1972).

4 POROVNÁNÍ PŘÍBUZNÝCH SKUPIN Z POHLEDU EKOLOGIE

V této kapitole porovnáám mikrostruktury schránek jednotlivých příbuzných skupin měkkýšů a zamyslím se, jestli může být tvorba určitých mikrostruktur ovlivněná ekologií těchto živočichů. Pro lepší přehlednost jsou jednotlivé podkapitoly znovu zaměřeny na celé skupiny plžů a mlžů podle typu prostředí, ve kterém žijí (terestrickí, sladkovodní, mořští). Čeleď Littorinidae porovnáám jako celek v podkapitole zabývající se mořskými plži, jedná se totiž o čeleď, která má zástupce i mezi terestrickými a sladkovodními plži. Stejně tak pod přehledem mořských mlžů porovnáám mlže řádu Venerida, kteří mají svého zástupce i ve sladkovodním prostředí.

4.1 Vliv ekologie na mikrostruktury příbuzných terestrických plžů

Nebylo možné najít dostatečné množství informací o mikrostrukturách ulit terestrických plžů. Na základě získaných informací několika mála druhů (tab. 1) proto nejde rozhodnout, zdali by ekologie mohla mít na mikrostrukturu ulit vliv.

Do přehledu jsem uvedla i *Cornu aspersa maxima*, u kterého sice nebyly popsány jednotlivé mikrostruktury, zato u toho plže byla prokázána silnější, tlustší a více mechanicky odolná ulita než je tomu u *H. pomatia* a *C. aspersum aspersum* (Ligaszewski *et al.*, 2009). Myslím, že by toto zesílení mohlo být ovlivněno jejich rozdílnou ekologií, kdy *C. aspersa maximum* žije v tropických oblastech, kde mu zesílení zajišťuje efektivní ochranu proti ztrátě vody z těla (Ligaszewski *et al.*, 2009) a *H. pomatia* (Pollard, 1975) i *C. aspersum aspersum* (Ansart *et al.*, 2009) žijí v mírném podnebí. Nicméně i z takto fragmentárních dat je jasné, že zástupci stejné čeledi nemusí mít stejnou mikrostrukturu ulit a že se dokonce může lišit i mezi poddruhy.

Druh / poddruh	Taxonomické zařazení	Typy mikrostruktur				Ekologie
<i>Helix pomatia</i>		komarginální příčně lamelární (několik vrstev)				mírné podnebí, Evropa; obývá několik různých typů stanovišť od lesů po trávníky a vápencové lomy
<i>Cornu aspersum aspersum</i>	Helicidae	komarginální příčně lamelární (dvě vrstvy)	radiální příčně lamelární	jednoduchá prismatická	homogenní	mírné podnebí, široce rozšířen
<i>Cornu aspersum maxima</i>		ulita je silnější, tlustší a více mechanicky odolná než u <i>H. pomatia</i> a <i>C. aspersum aspersum</i>				tropy, severní Afrika
<i>Lissachatina fulica</i>	Achatinidae	příčně lamelární	sférulitická prismatická	blíže nespecifikovaná mikrostruktura, nesprávně označená za perleťovou		tropy, východní Afrika; široká tolerance pro životní podmínky, ale jistá preference pro teplé oblasti
<i>Pomatias elegans</i>	Littorinoidea, Pomatiidae	příčně lamelární	sférulitická prismatická	vláknitá prismatická	příčně jehličkovitá	různé typy vegetace, ale substrát vždy s obsahem vápníku

Tab. 1 – Přehled mikrostruktur ulit jednotlivých druhů a jejich ekologie. Veškeré údaje jsou uvedeny a ocitovány v kapitole „3.1 Terestrické prostředí“.

4.2 Vliv ekologie na mikrostruktury příbuzných sladkovodních plžů

Prvních pět zde uvedených zástupců čeledi Paludomidae je endemických v tropickém jezeře Tanganika (tab. 2). Tyto druhy byly porovnány s druhem *Cleopatra ferruginea*, který je ze stejné čeledi, a s blízce příbuzným druhem *Melanoides tuberculata* z čeledi Thiaridae (West a Cohen, 1996). Jedná se o kosmopolitní druhy, vyskytující se i v tomto jezeře. Endemičtí plži se od nich liší vyšším počtem příčně lamelárních vrstev, což může být jejich adaptací na obranu proti predátorům, a to poskytuje plžům selektivní výhodu a lepší fitness. Plži s nízkým počtem příčně lamelárních vrstev se vyskytují na bezpečnějších místech, jako je spodní strana kamenů nebo části pravidelně se vynořující, kde jsou predátoři vzácnější nebo slabší (West a Cohen, 1996). Vyšší počet vrstev této mikrostruktury mají i zástupci rodu *Tylomelania*, kteří jsou endemičtí v tropickém jezeře Sulawesi (Wilson and Moss, 1999).

U zástupců z čeledi Melanopsidae je zřejmý rozdíl v mikrostrukturu ulity mezi fosilním druhem *Melanopsis impressa*, který měl tři příčně lamelární vrstvy, zatímco recentní druh *Melanopsis costata* má kromě příčně lamelární vrstvy i vrstvu z jednoduché prismatické

mikrostruktury (Pokroy *et al.*, 2006). Je možné, že vyvinutí jiné mikrostruktury u příbuzného druhu je následkem vývoje tohoto rodu s ohledem na změny prostředí (Geary, 1990).

Druh *Viviparus viviparus* byl zkoumán (Füllenbach *et al.*, 2014) na vliv teplotních změn na mikrostrukturu ulity. Bylo prokázáno, že silné změny teplot mají nepříznivý účinek na růst ulit a dokonce dochází k ovlivnění jejich morfologie. Za nízkých teplot dochází k zesílení již narostlé stěny ulity. Tyto změny způsobené změnami v teplotách jsou zajímavé a myslím, že je to jasným příkladem toho, jak mohou plži reagovat změnou mikrostruktury na změny ve svém prostředí.

Cremnoconchus je jediným sladkovodním rodem čeledi Littorinidae (Reid *et al.*, 2013), porovnán bude až v podkapitole 4.4 s mořskými druhy.

Rod / druh	Taxonomické zařazení	Typy mikrostruktur	Ekologie
<i>Tiphobia horei</i>	Cerithioidea, Paludomidae	příčně lamelární vrstvy (počet neuveden)	měkké blátivé podklady v hluboké vodě
<i>Paramelania</i>		příčně lamelární (4 vrstvy)	různé substráty jako je bahno, písek, obnažené kameny a sutiny, v hloubce do 100m
<i>Lavigeria paucicostata</i>		příčně lamelární (3 vrstvy)	příbřežní písčité a oblázkové substráty
<i>Chytra kirkii</i>		příčně lamelární (4 vrstvy)	písčité, bahnitý substrát nebo sediment v hloubce mezi 10 – 60 m
<i>Limnotrochus thomsoni</i>		příčně lamelární (3 vrstvy)	sediment a písek, výskyt v hloubce 4 – 30 m
<i>Cleopatra ferruginea</i>		příčně lamelární (2 vrstvy)	teplé vody, výskyt do 0,5 m ve vegetaci u břehů, pomalu tekoucí vodní toky
<i>Melanoides tuberculata</i>	Cerithioidea, Thiaridae	příčně lamelární (1 vrstva)	teplé stojaté vody, lokality s pomalým tokem vody, preferují bahnité substráty a naplaveniny, také písčité substráty, výskyt v hloubce 0 – 22 m
<i>Tylomelania baskati</i>	Cerithioidea, Pachychilidae	příčně lamelární (3 vrstvy)	mělká voda do 0,5 m, málo turbulentní zóna břehu, měkký substrát, není vyloučen výskyt i v hlubších vodách
<i>Tylomelania sinabartfeldi</i>		příčně lamelární (3 vrstvy)	ve vodách do 1 m se silnějším proudem

<i>Tylomelania hannelorae</i>	Cerithioidea, Pachychilidae	příčně lamelární (3 vrstvy)		kameny mělké vody do méně než 0,5 m	
<i>Melanopsis impressa</i>	Cerithioidea, Melanopsidae	jednoduchá příčně lamelární (3 vrstvy)		fosilní druh, sladkovodní oblasti u okrajů povodí	
<i>Melanopsis costata</i>		příčně lamelární	jednoduchá prismatická	obývá mělké neturbulentní a dobře provzdušněná jezera s pomalým proudem, různé substráty od bahnitých naplavenin po balvany	
<i>Viviparus viviparus</i>	Viviparoidea, Viviparidae	jednoduchá příčně lamelární	nepravidelná jednoduchá prismatická	jehlicovité aragonitové krystaly	větší toky i menší řeky, jezera a silně zarostlé rybníky, preferuje písčité, hlinitá, blátivá nebo kamenitá dna
<i>Cremanoconchus</i>	Littorinoidea, Littorinidae, Lacuninae	koncentrická příčně lamelární	radiální příčně lamelární	příčně lamelární (orientace nezřetelná)	vlhké čedičové útesy, potoky a vodopády horských svahů Západních Ghát na západu Indie

Tab. 2 – Přehled mikrostruktur ulit jednotlivých druhů a jejich ekologie. Veškeré údaje jsou uvedeny a ocitovány v kapitole „3.2 Sladkovodní prostředí - plži“.

4.3 Vliv ekologie na mikrostruktury příbuzných sladkovodních mlžů

Některé populace *Corbicula fluminea* z různých řek ve Velké Británii vykazují jasné změny v mikrostruktuře svých lastur, kdy namísto běžných aragonitových vrstev tvoří mikrostrukturu z vateritu. Zesílení stěny schránky není rovnoměrné, a proto se tyto změny nepřisuzují reakci živočicha na expozici predátorům (Spann *et al.*, 2010). Jedná se o invazivní druh žijící pouze v dobře okysličených vodách, ale s tolerancí pro různé typy substrátů (Sousa *et al.*, 2008). Je možné, že jsou tyto změny ovlivněny specifickými podmínkami na některých stanovištích. Tento druh bude dále porovnán s mořskými mlži řádu Venerida v podkapitole 4.5.

Zástupci řádu Unionoida, spadající pod dvě různé čeledi (tab. 3), mají všichni stejné mikrostruktury. Vzhledem k jejich podobné ekologii nelze rozhodnout, jestli výskyt zde zmíněných zástupců čeledi Mycetopodidae, kteří kromě tekoucích vod (stejně jako zástupci čeledi Unionidae) obývají i jezera, kde voda neproudí, je dostatečným rozdílem v prostředí pro případné změny v jejich mikrostrukturách.

Rod / druh	Taxonomické zařazení	Typy mikrostruktur			Ekologie
<i>Corbicula fluminea</i>	Veneroidea, Cyrenidae	aragonitová jednoduchá příčně lamelární	aragonitová komplexní příčně lamelární	vaterit o vláknité struktuře (pouze u některých populací)	invazivní druh, široce rozšířen pouze v dobře okysličených lokalitách, tolerantní vůči nízkým teplotám, preferuje písek s hlínou a bahnem, ale může být na různých typech sedimentů s vegetací nebo bez
<i>Unio elongatulus</i>	Unionoidea, Unionidae	jednoduchá prismatická	štítovitá perleťová		v tekoucích vodách nebo povodích, kde voda proudí a dochází k jejímu neustálému okysličování
<i>Potomida littoralis</i>		jednoduchá prismatická	štítovitá perleťová		v řekách a vodních proudech
<i>Anodontites trapesialis</i>	Unionoidea,	jednoduchá prismatická	štítovitá perleťová		jezera, řeky, měkké blátivé substráty
<i>Anodontites elongatus</i>	Mycetopodidae	jednoduchá prismatická	štítovitá perleťová		jezera, řeky, měkké blátivé substráty

Tab. 3 - Přehled mikrostruktur schránek jednotlivých druhů a jejich ekologie. Veškeré údaje jsou uvedeny a ocitovány v kapitole „3.3 Sladkovodní prostředí - mlži“.

4.4 Vliv ekologie na mikrostruktury příbuzných mořských plžů

U druhů čeledi Neritidae je zřejmý ekologický vliv na mikrostruktury jejich schránek (tab. 4), kdy *Bathynnerita naticoidea* pochází z oblasti studených vývěřů (Warén a Bouchet, 2001) a *Nerita undata* obývá především dolní toky pobřežních řek a potoků (Strong *et al.*, 2008). Stejně tak je tomu i u blízkce příbuzného druhu *Shinkailepas briandi*, který se vyskytuje v oblasti hydrotermálních prúdů (Warén a Bouchet, 2001). Oba druhy žijící v extrémním prostřední hydrotermálních prúdů a studených vývěř, *B. naticoidea* a *S. briandi*, vytváří oproti druhu žijícímu v běžném prostředí kalcitovou homogenní mikrostrukturu. Je pravděpodobné, že tvorba této mikrostruktury je pro ně výhodná za účelem lepší adaptace na toto prostředí. U *S. briandi* je zároveň příčně lamelární mikrostruktura komplexní na rozdíl od jednoduché příčně lamelární mikrostruktury u *B. naticoidea* a zároveň má navíc příčně se protínající vložkovitou mikrostrukturu. Myslím si, že tento rozdíl v mikrostrukturách může být dán rozdílnými teplotami obou prostředí.

Ekologický vliv je vidět i u druhů rodu *Echinolittorina*, kdy *E. vidua* má ve své mikrostruktuře navíc drobné pruty připomínající pásy, také známé jako „růstové přírůstky“.

Na rozdíl od *E. malacanna* tento druh obývá nižší části skalnatého pobřeží (Taylor a Reid, 1990).

Druhy rodu *Littorina* se také vyznačují rozdílnými mikrostrukturami, kdy *L. striata* a *L. keenae* oba obývají skalnaté pobřeží přílivové oblasti (Reid, 1996; Williams *et al.*, 2003), zatímco ostatní druhy tohoto rodu obývají i oblasti s makrořasami. Tvorba silné vrstvy nepravidelné prismatické mikrostruktury u rodu *Littorina* (kromě *L. striata* a *L. keenae*) může být vzhledem k jejich výskytu v oblasti makrořas výhodná. Navíc je u druhů tohoto rodu (kromě *L. striata* a *L. keenae*) rozdíl ve složení ulity, kdy u čtyř druhů z teplejších oblastí je složená z kalcitu i aragonitu a u devíti druhů ze studenějších oblastí je složená jen z aragonitu (z toho u tří je stopové množství kalcitu).

V rámci podčeledi Lacuninae můžeme porovnat čtyři rody, u kterých jsou rozdíly v jejich mikrostrukturách velké a zároveň obývají velmi rozdílná stanoviště, je tedy zřejmý ekologický vliv na mikrostruktury těchto schránek. Rod *Lacuna* žijící v kelpových a travních podvodních porostech vyskytující se ve větších hloubkách (Padilla *et al.*, 1996) tvoří jako jediný tenkou sférolitickou vrstvou, což může být následkem toho, že se tento rod nikdy nevyskytuje na kamenitých substrátech. Rod *Bembicium* má jako jediný ulitu tvořenou pouze různými typy příčně lamelární mikrostruktury, což může být pro něj výhodné v závislosti na jeho různých místech výskytu, jako jsou jezera, chráněné laguny, mangrovy a vápencové útesy (Johnson a Black, 1996). *Pelillitorina setosa* nemá jako jediná ve své mikrostruktuře žádnou příčně lamelární mikrostrukturu. Je možné, že tvorba kalcitové příčně lístkovité mikrostruktury je pro tento druh výhodná z důvodu jeho výskytu v antarktickém prostředí do 110 m hloubky (Morley *et al.*, 2010). *Risselopsis varia*, jehož způsob života je také velmi rozdílný, žije v dutinkách z balvanů a schránkách uhynulých korýšů na skalnatých březích, ale i na plážích s bahnivým dnem při odlivu (Saies *et al.*, 1972), jako jediný tvoří nepravidelnou jednoduchou prismatickou mikrostrukturu.

Tyto rody lze také porovnat se sladkovodním rodem *Cremnoconchus* (z podkapitoly 4.2), který spadá do stejné čeledi. Tento rod má s rodem *Bembicium* naprosto shodné mikrostruktury (Taylor a Reid, 1990). I přes rozdílný způsob svého života sdílejí podobné stanoviště výskytu, u rodu *Cremnoconchus* jsou to vlhké čedičové útesy (Reid *et al.*, 2013), u rodu *Bembicium* jsou to kolmé vápencové útesy (Johnson a Black, 1996). Myslím, že v porovnání s ostatními rody nejsou jejich stanoviště natolik extrémně rozdílná a nelze tedy rozhodnout, jestli odlišnosti jsou dostatečné pro vyvinutí rozdílů mezi typy jejich mikrostruktur.

Rod / druh	Taxonomické zařazení	Typy mikrostruktur			Ekologie	
<i>Nerita undata</i>	Neretimorpha, Neritidae	kalcitová prismatická	aragonitová příčně lamelární		střední a vyšší toky intertidální zóny a především dolní toky pobřežních řek a potoků, ústí řek	
<i>Bathynerita naticoidea</i>		jednoduchá prismatická	jednoduchá příčně lamelární	kalcitová homogenní	prostředí studených vývěrů	
<i>Shinkailepas briandi</i>	Neritaemorpha, Phenacolepidae	jednoduchá prismatická	komplexní příčně lamelární	příčně se protínající vločkovitá	kalcitová homogenní (2 vrstvy)	prostředí hydrotermálních průduchů
<i>Tectarius</i>	Littorinoidea, Littorinidae, Littorininae	koncentrická příčně lamelární	radiální příčně lamelární	příčně lamelární (nezřetelná orientace vrstvy)	tropy a severní mírné pásmo, kameny a vápenec na okraji přílivové oblasti břehu	
<i>Littoraria</i>					tropy, dřevo, většinou na okraji přílivové oblasti, některé druhy i na kamenech	
<i>Peasiella</i>					tropy (jeden druh mírné pásmo), dolní části přílivové oblasti, obývá vápencové, žulové a vulkanické kameny, korálové sutiny a kmeny	
<i>Cenchritis</i>					tropy, řasové a dřevité substráty na okraji přílivové zóny	
<i>Melarhapse</i>					oblast mírného pásma, skalnaté břehy	
<i>Mainwaringia</i>					tropy, dřevitý substrát, přílivové zóny břehu	
<i>Nodilittorina (kromě N. interrupta)</i>					severní mírné pásmo, kamenitý substrát	
<i>Littorina striata</i>					skalnaté pobřeží přílivové oblasti	
<i>Littorina keenae</i>					severní mírné pásmo, kamenitý substrát	
<i>Littorina (kromě L. striata a L. keenae)</i>					severní mírné pásmo, 4 druhy (ulity z kalcitu i aragonitu) žijí v teplejších oblastech, zbylých 9 druhů žije ve studenějších oblastech na severu; kamenité substráty v přílivové oblasti břehu a makrořasy	
<i>Echinolittorina malaccana</i>	aragonitová příčně lamelární			tropy, horní část skalnatého pobřeží		
<i>Echinolittorina vidua</i>	aragonitová příčně lamelární	drobné pruty připomínající pásy		tropy, občas horní část skalnatého pobřeží, převážně ale spíše trochu níže než <i>E. malaccana</i>		
<i>Lacuna</i>	Littorinoidea, Littorinidae, Lacuninae	tenká sférolitická prismatická	příčně lamelární (2 vrstvy)		kelpové a travní podvodní porosty, výskyt ve větších hloubkách než ostatní rody z čeledi Littorinidae	

<i>Bembicium</i>		koncentrická příčně lamelární	radiální příčně lamelární	příčně lamelární (nezřetelná orientace vrstvy)		jezera, chráněné laguny a skalnaté břehy s různými substráty jako je korálová suť, pak také na kolmých útesech z čistého vápence, v mangrovech
<i>Pellilitorina setosa</i>	Littorinoidea, Littorinidae, Lacuninae	kalcitová příčně listkovitá				antarktické vody do hloubky 110 m, v hloubce 25 – 30 m na substrátu bahna, písku a řasy
<i>Risellopsis varia</i>		kalcitová nepravidelná jednoduchá prismatická	příčně lamelární (2 vrstvy)			obývá dutinky v balvanech a schránky uhynulých korýšů <i>Chamaesipho brunnea</i> , na skalnatých březích, balvanových plážích a písčitých plážích, kde je při odlivu odkryté písčité bahnívé dno
<i>Laevilitorina</i>	Littorinoidea, Littorinidae, Laevilitorininae	tenká sférolitická prismatická	příčně lamelární (2 vrstvy)			makrořasy v hlubce 3 – 12 m

Tab. 4 - Přehled mikrostruktur schránek jednotlivých druhů a jejich ekologie. Veškeré údaje jsou uvedeny a ocitovány v kapitole „3.4 Mořské prostředí - plži“.

4.5 Vliv ekologie na mikrostrukturu příbuzných mořských mlžů

Zástupci podčeledi Lucininae mají rozdílné mikrostruktury lastur (Glover a Taylor, 2016) ovlivněné svou odlišnou ekologií (tab. 5). *Conchocele bisecta*, která spadá do stejného řádu Lucinida, se svými mikrostrukturami liší (Nishida *et al.*, 2011), je možné u něj předpokládat vliv ekologie.

Ekologie *Meretrix lusoria* a *Dosinia ponderosa* je rozdílná (Nakamura *et al.*, 2010; Powell *et al.*, 2004), jejich mikrostruktury jsou však stejné (Hayashi *et al.*, 2010; Dauphin a Denis, 2000). Tyto dva druhy řádu Venerida můžeme porovnat ještě se sladkovodním druhem *Corbicula fluminea* (z podkapitoly 4.3), který má navíc komplexní příčně lamelární vrstvu (Spann *et al.*, 2010). Je u něj možné předpokládat vliv jeho rozdílné ekologie.

Druhy rodu *Tridacna* mají všichni stejnou lasturovou mikrostrukturu (Dauphin a Denis, 2000) a jejich ekologie není velmi odlišná (Hardy a Hardy, 1969). Stejně je tomu tak i u rodu *Cardium* (Dauphin a Denis, 2000), je proto nemožné vyvodit závěry.

Rod / druh	Taxonomické zařazení	Typy mikrostruktur					Ekologie
<i>Pleurolocina harperae</i>	Lucinida, Lucinidae, Lucininae	složená prismatická	příčně lamelární	sférolitická prismatická (tlustá vrstva)	komplexní příčně lamelární s podvrstvou nepravidelných prismatických	konchiolinová (1 – 5 vrstev narušujících ostatní mikrostruktury schránky s podvrstvy vymezených kalcifikovaných sférolitů)	tropy až subtropy, obývá intertidální až mělké subtidální oblasti břehů, substrát písčité s oddenky mořských trav
<i>Lucina pennsylvanica</i>	Lucinida, Lucinidae, Lucininae	konchiolinová (1 – 5 vrstev narušujících ostatní mikrostruktury schránky s podvrstvy vymezených kalcifikovaných sférolitů)	aragonitová sférolitická prismatická	příčně lamelární	komplexní příčně lamelární s vnořenými tenkými prismaty		tropy až subtropy, obývá intertidální až mělké subtidální oblasti břehů, tam kde je středně až hodně hrubý písek, korálovokamenité plochy, mořské traviny do hloubky 3 m
<i>Bathyaustriella thionipta</i>	Lucinida, Lucinidae, Lucininae	aragonitová sférolitická prismatická	aragonitová příčně lamelární	aragonitová prismatická s malými částmi komplexní příčně lamelární			hydrotermální průduchy, výskyt v hloubce min. okolo 300 – 504 m, substrát ze sopečného písku, horniny a sutiny nasáklé hydrotermálními kapalinami
<i>Conchocele bisecta</i>	Lucinida, Thyasiridae	nepravidelná prismatická (2 vrstvy)	komplexní příčně lamelární (2 vrstvy)	sférolitická prismatická	homogenní	příčně lamelární	místa se studenými vývěry s tekutinami bohatými na metan, výskyt v hloubce 4 – 1400 m, substrát hrubý písek, bahno s obsahem sulfidu, teploty i okolo 2°C
<i>Meretrix lusoria</i>	Veneroida, Veneridae	aragonitová příčně lamelární					písčité a bahnitě přílivové oblasti v ústí řek vnitrozemních moří
<i>Dosinia ponderosa</i>	Veneroida, Veneridae	aragonitová příčně lamelární					tropy, různé typy substrátů, od jemných písků po hrubé písky a štěrky v hloubce 50 – 80 m
<i>Tridacna squamosa</i>	Veneroida, Cardiidae	aragonitová příčně lamelární					poměrně mělké vody v lagunách a mezi útesy a korály
<i>Tridacna crocea</i>	Veneroida, Cardiidae	aragonitová příčně lamelární					zahrabává se do rozptýlených masivních korálových hlav (<i>Porites</i> sp.) a vápencové horniny, jsou v zátokách, lagunách, na útesech, převážně v mělkých vodách, v jednom případě ale i v hloubce do 8 m.

<i>Tridacna derasa</i>	Veneroida, Cardiidae	aragonitová příčně lamelární					převážně v lagunách, do hloubky 20 m
<i>Tridacna maxima</i>		aragonitová příčně lamelární					zřídka v zátokách, občas v lagunách, ale hlavně v čiré vodě bariérových a okrajových útesů
<i>T. gigas</i>		aragonitová příčně lamelární					zřídka v zátokách, občas v lagunách, ale hlavně v čiré vodě bariérových a okrajových útesů, hloubka asi do 20 m
<i>Cardium edule</i>		aragonitová příčně lamelární					ústí, teplota 3 – 20°C, velmi variabilní substrát, vždy zahrabán
<i>Cardium glaucum</i>		aragonitová příčně lamelární					teplota 0 – 25°C, velmi variabilní substrát, většinou zahrabán, často se ale zachytí v trávách

Tab. 5 - Přehled mikrostruktur schránek jednotlivých druhů a jejich ekologie. Veškeré údaje jsou uvedeny a ocitovány v kapitole „3.5 Mořské prostředí - mlži“.

5 ZÁVĚR

Tato bakalářská práce shrnuje dostupné informace o mikrostrukturách schránek měkkýšů. Moji snahou bylo přehledně uvedení jednotlivých typů mikrostruktur pro konkrétní zástupce z různých prostředí, a také získání co možná nejvíce informací o ekologii těchto živočichů.

Porovnáním získaných informací o blízce příbuzných měkkýších jsem zjišťovala, zda výskyt mikrostruktur v dané skupině je dána spíše jejich příbuzností anebo jestli je možné, aby ke změnám mikrostruktur docházelo v závislosti na jejich rozdílné ekologii.

Myslím si, že mikrostruktury měkkýšů jsou z velké části ovlivňovány jejich ekologií, neboť tomu napovídá většina ze získaných poznatků. Asi nejvíce o tom vypovídající skupinou jsou zástupci mořských plžů, u kterých je vliv ekologie zřejmý. Z nich je zvláště zajímavou skupinou podčeleď Lacuninae, kde je vliv ekologie na mikrostruktury nejpatrnější.

Nejméně prozkoumanou skupinou z hlediska mikrostruktur schránek jsou terestriční plži. Druhů, jejichž mikrostruktury byly zcela popsány, je jen několik.

Bližší zkoumání typů mikrostruktur u různých druhů z různých typů prostředí by pomohlo ke zjištění, nakolik jsou jednotlivé příbuzné linie v této skupině ovlivněny okolním prostředím, a jak na něj v rámci tvorby ulity reagují.

6 SEZNAM POUŽITÉ LITERATURY

* = sekundární citace

- Addadi, L., Joester, D., Nudelman, F., & Weiner, S. (2006). Mollusk shell formation: a source of new concepts for understanding biomineralization processes. *Chemistry-A European Journal*, 12(4), 980-987.
- Albuquerque, F. S. D., Peso-Aguiar, M. C., Assunção-Albuquerque, M. J. T., & Gálvez, L. (2009). Do climate variables and human density affect *Achatina fulica* (Bowditch) (Gastropoda: Pulmonata) shell length, total weight and condition factor?. *Brazilian Journal of Biology*, 69(3), 879-885.
- Ansart, A., Guiller, A., & Madec, L. (2009). Invasive Species Compendium: Cornu aspersum. FR2116. Collaboration à une Base de données, 19p.
- Appleton, C. C. (1977). The fresh-water Mollusca of Tongaland, with a note on molluscan distribution in Lake Sibaya. *Annals of the Natal Museum*, 23(1), 129-144.
- Badino, G. (2013). Genetic Variability In Freshwater Bivalves, *Monitore Zoologico Italiano – Italian Journal of Zoology*, 14:4, 199-210.
- Bächle, M., Hübner, U., Kohal, R. J., Han, J. S., & Wiedmann-Al-Ahmad, M. (2006). Structure and in vitro cytocompatibility of the gastropod shell of *Helix pomatia*. *Tissue and Cell*, 38(5), 337-344.
- Bank, R. A. (2017). MolluscaBase Classification of the Recent terrestrial Gastropoda of the World (pp. 1-96) Retrieved from:
<http://www.marinespecies.org/aphia.php?p=sourcedetails&id=289107>
- Beadle, L. C. (1974). *The inland waters of tropical Africa. An introduction to tropical limnology*. Longman Group Ltd, Publishers, 74 Grosvenor Street, London W. 1. Second edition.-475.
- Beauchamp, R. S. A. (1946). Lake Tanganyika. *Nature* 157, 183-184.
- Beran, L. (2007). Příspěvek k poznání vodních měkkýšů dolního toku Vltavy. *Bohemia centralis, Praha*, 28, 383-391.
- Boggild, O. B. (1930). The shell structure of the mollusks. *Det Kongelige Danske Videnskabernes Selskabs Skrifter. Naturvidenskabelig og Matematisk Afdeling, Raekke 9, 2*, 231-326. *
- Bourguignat, J. R. (1890). *Histoire malacologique du lac Tanganika. (Afrique équatoriale)*. Masson. Detached from Annales des sciences naturelles. Zoologie et biologie animale, v. 10. *
- Boyden, C. R., & Russell, P. J. C. (1972). The distribution and habitat range of the brackish water cockle (*Cardium* (*Cerastoderma*) *glaucum*) in the British Isles. *The Journal of Animal Ecology*, 719-734.
- Burgon, J. D., Todd, J. A., & Michel, E. (2014). Species diversity of *Paramelania* from Lake

- Tanganyika, East Africa—unifying molecular, conchological, radular and distribution data. *The Malacologist*, 63, 7-9.
- Butcher, M. R., Emberson, R. M., Scott, R. R., & Worner, S. P. (1979). Quail Island: foreshore resource assessment.
- Callil, C. T., & Mansur, M. C. (2005). Ultrastructural analysis of the shells of *Anodontites trapesialis* (Lamarck) and *Anodontites elongatus* (Swainson) (Mollusca, Bivalvia, Etherioidea) from the Mato Grosso Pantanal Region, Brazil. *Revista Brasileira de Zoologia*, 22(3), 724-734.
- Campbell, K. A. (2006). Hydrocarbon seep and hydrothermal vent paleoenvironments and paleontology: past developments and future research directions. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 232(2-4), 362-407.
- Carter, J. G. (1980). Environmental and biological controls of bivalve shell mineralogy and microstructure. *Skeletal growth of aquatic organisms.*, 69-113. *
- Carter, J. G., & Clark, G. R. (1985). Classification and phylogenetic significance of molluscan shell microstructure. *Studies in Geology, Notes for a Short Course*, 13, 50-71. *
- Cartwright, J. H., & Checa, A. G. (2007). The dynamics of nacre self-assembly. *Journal of the Royal Society Interface*, 4(14), 491-504.
- Cattaneo-Vietti, R., Chiantore, M., Gambi, M. C., Albertelli, G., Cormaci, M., & Di Geronimo, I. (2000). Spatial and vertical distribution of benthic littoral communities in Terra Nova Bay. In *Ross Sea Ecology* (pp. 503-514). Springer, Berlin, Heidelberg.
- Clauser, C., & Huenges, E. (1995). Thermal conductivity of rocks and minerals. *Rock physics & phase relations: a handbook of physical constants*, 105-126.
- Cohen, A. S., & Johnston, M. R. (1987). Speciation in brooding and poorly dispersing lacustrine organisms. *Palaios*, 426-435.
- Dauphin, Y. (2003). Soluble organic matrices of the calcitic prismatic shell layers of two pteriomorphid bivalves *Pinna nobilis* and *Pinctada margaritifera*. *Journal of Biological Chemistry*, 278(17), 15168-15177.
- Dauphin, Y., Cuif, J. P., Cotte, M., & Salomé, M. (2012). Structure and composition of the boundary zone between aragonitic crossed lamellar and calcitic prism layers in the shell of *Concholepas concholepas* (Mollusca, Gastropoda). *Invertebrate Biology*, 131(3), 165-176.
- Dauphin, Y., & Denis, A. (2000). Structure and composition of the aragonitic crossed lamellar layers in six species of Bivalvia and Gastropoda. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology*, 126(3), 367-377.
- Dauphin, Y., Guzman, N., Denis, A., Cuif, J. P., & Ortlieb, L. (2003). Microstructure, nanostructure and composition of the shell of *Concholepas concholepas* (Gastropoda, Muricidae). *Aquatic living resources*, 16(2), 95-103.
- Dautzenberg, P., Bequaert, J. C., & Germain, L. (1914). *Récoltes malacologiques du Dr. J. Bequaert dans le Congo belge*. Hayez, imprimeur. *

- De Paula, S. M., & Silveira, M. (2009). Studies on molluscan shells: contributions from microscopic and analytical methods. *Micron*, 40(7), 669-690.
- De Wolf, H., Backeljau, T., Medeiros, R., & Verhagen, R. (1997). Microgeographical shell variation in *Littorina striata*, a planktonic developing periwinkle. *Marine Biology*, 129(2), 331-342.
- Dudgeon, D. (1986). The life cycle, population dynamics and productivity of *Melanoides tuberculata* (Muller, 1774) (Gastropoda: Prosobranchia: Thiariidae) in Hong Kong. *Journal of Zoology*, 208(1), 37-53.
- Feng, Q. L., Cui, F. Z., Pu, G., Wang, R. Z., & Li, H. D. (2000). Crystal orientation, toughening mechanisms and a mimic of nacre. *Materials Science and Engineering: C*, 11(1), 19-25.
- Foster, B. A. (1966). The effects of wave exposure and aspect on the vertical shore distribution and population composition of *Melarhaphe olivieri*. *Tane*, 12, 37-44.
- Fuchigami, T., & Sasaki, T. (2005). The shell structure of the recent Patellogastropoda (Mollusca: Gastropoda). *Paleontological Research*, 9(2), 143-168.
- Fuchs, V. E. (1936). Extinct Pleistocene mollusca from Lake Edward, Uganda, and their bearing on the Tanganyika problem. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 40(269), 93-106.
- Füllenbach, C. S., Schöne, B. R., & Branscheid, R. (2014). Microstructures in shells of the freshwater gastropod *Viviparus viviparus*: a potential sensor for temperature change?. *Acta biomaterialia*, 10(9), 3911-3921.
- Geary, D. H. (1990). Patterns of evolutionary tempo and mode in the radiation of *Melanopsis* (Gastropoda; Melanopsidae). *Paleobiology*, 16(4), 492-511.
- Germain, L. (1907). Essai sur la malacographie de l'Afrique équatoriale. *Archives de Zoologie Expérimentale et Générale, Quatrième Série*, 6(4), 103-135. *
- Germain, L. (1908). Mollusques du Lac Tanganika et de ses environs.-Résultats scientifiques des voyage en Afrique d'Edouard Foa. *Bull. Mus. Hist. Nat. Paris*, 14, 612-628. *
- Gibson, R., Atkinson, R., & Gordon, J. (2005). Ecology of cold seep sediments: interactions of fauna with flow, chemistry and microbes. *Oceanography and Marine Biology: an annual review*, 43, 1-46.
- Glover, E. A., Taylor, J. D., & Rowden, A. A. (2004). *Bathyaustriella thionipta*, a new lucinid bivalve from a hydrothermal vent on the Kermadec Ridge, New Zealand and its relationship to shallow-water taxa (Bivalvia: Lucinidae). *Journal of Molluscan Studies*, 70(3), 283-295.
- Glover, E. A., & Taylor, J. D. (2016). *PleuroLucina* from the western Atlantic and eastern Pacific Oceans: a new intertidal species from Curaçao with unusual shell microstructure (Mollusca, Bivalvia, Lucinidae). *ZooKeys*, (620), 1-19.
- Hardy, J. T., & Hardy, S. A. (1969). Ecology of *Tridacna* in Palau. *Pac Sci* 23(4): 467-472.

- Hayashi, A., Watanabe, T., & Nakamura, T. (2010). Crystalline arrangement and nanostructure of aragonitic crossed lamellar layers of the *Meretrix lusoria* shell. *Zoology*, *113*(2), 125-130.
- Hedegaard, C. (1990). *Shell structures of the recent Archaeogastropoda* (Doctoral dissertation, University of Aarhus). *
- Hedegaard, C. (1997). Shell structures of the recent Vetigastropoda. *Journal of Molluscan Studies*, *63*(3), 369-377.
- Heller, J., & Sivan, N. (2002). Melanopsis from the Pleistocene site of Ubeidiya, Jordan Valley: direct evidence of early hybridization (Gastropoda: Cerithioidea). *Biological Journal of the Linnean Society*, *75*(1), 39-57.
- Higo, S., Callomon, P. & Goto, Y. (1999). Catalogue and bibliography of the marine shell-bearing Mollusca of Japan. *Gastropoda, Bivalvia, Polyplacophora, Scaphopoda*. Osaka: Elle Scientific. 749 p.
- Chaki, K. K., Misra, K. K., & Sur, R. K. (1992). The surface morphology of the shell in active and in aestivating *Achatina fulica* (Bowdich) and *Pila globosa* (Swainson). *Proc. 9th Eur. Malac. Cong*, 97-102.
- Chateigner, D., Hedegaard, C., & Wenk, H. R. (2000). Mollusc shell microstructures and crystallographic textures. *Journal of Structural Geology*, *22*(11-12), 1723-1735.
- Checa, A. (2000). A new model for periostracum and shell formation in Unionidae (Bivalvia, Mollusca). *Tissue and Cell*, *32*(5), 405-416.
- Iljina, L. B., & Frolov, P. D. (2010). Shell morphology and microstructure of Neogene *Melanopsis Ferussac* (Gastropoda). *Paleontological Journal*, *44*(5), 489-493.
- Ishikawa, M., & Kase, T. (2007). Multiple predatory drill holes in *Cardiolucina* (Bivalvia: Lucinidae): effect of conchiolin sheets in predation. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, *254*(3-4), 508-522.
- Johnson, M. S., & Black, R. (1991). Genetic subdivision of the intertidal snail *Bembicium vittatum* (Gastropoda: Littorinidae) varies with habitat in the Houtman Abrolhos Islands, Western Australia. *Heredity*, *67*(2), 205.
- Johnson, M. S., & Black, R. (1996). Geographic cohesiveness versus associations with habitat: genetic subdivision of *Bembicium vittatum* Philippi (Gastropoda: Littorinidae) in the Houtman Abrolhos Islands. *Biological Journal of the Linnean Society*, *58*(1), 57-74.
- Kamenev, G. M., Nadtochy, V. A., & Kuznetsov, A. P. (2001). *Conchocele bisecta* (Conrad, 1849) (Bivalvia: Thyasiridae) from Cold-Water. *Veliger*, *44*(1), 84-94.
- Kennedy, W. J., Taylor, J. D., & Hall, A. (1969). Environmental and biological controls on bivalve shell mineralogy. *Biological Reviews*, *44*(4), 499-530.
- Kiel, S. (2004). Shell structures of selected gastropods from hydrothermal vents and seeps. *Malacologia-Philadelphia*, *46*(1), 169-184.

- Kilian, F. (1951). Untersuchungen zur Biologie von *Pomatias elegans* (Müller) und ihrer 'Konkrementdrüse'. *Archiv für Molluskenkunde*, 80, 1-16. *
- Leloup, E. (1953). *Exploration hydrobiologique du Lac Tanganika (1946-1947): resultats scientifiques.... Gastéropodes*. Institut royal des sciences naturelles de Belgique. *
- Lewy, Z., & Samtleben, C. (1979). Functional morphology and palaeontological significance of the conchiolin layers in corbulid pelecypods. *Lethaia*, 12(4), 341-351.
- Ligaszewski, M., Surówka, K., & Stekla, J. (2009). The shell features of *Cornu aspersum* (synonym *Helix aspersa*) and *Helix pomatia*: Characteristics and comparison. *American Malacological Bulletin*, 27(1/2), 173-181.
- Lippmann, F. (1973). The Polymorphism Calcite-Aragonite. In *Sedimentary Carbonate Minerals*, Springer, Berlin, Heidelberg, pp. 97-147.
- Loayza-Muro, R., & Elías-Letts, R. (2007). Responses of the mussel *Anodontites trapesialis* (Unionidae) to environmental stressors: effect of pH, temperature and metals on filtration rate. *Environmental pollution*, 149(2), 209-215.
- Lomovasky, B. J., Gutiérrez, J. L., & Iribarne, O. O. (2005). Identifying repaired shell damage and abnormal calcification in the stout razor clam *Tagelus plebeius* as a tool to investigate its ecological interactions. *Journal of Sea Research*, 54(2), 163-175.
- Lowe, S., Browne, M., Boudjelas, S., & De Poorter, M. (2000). *100 of the world's worst invasive alien species: a selection from the global invasive species database* (Vol. 12). Auckland: Invasive Species Specialist Group.
- Ma, H. Y., & Lee, I. S. (2006). Characterization of vaterite in low quality freshwater-cultured pearls. *Materials Science and Engineering: C*, 26(4), 721-723.
- MacClintock, C. (1967). Shell structure of patelloid and bellerophonoid gastropods (Mollusca). *Yale Univ. Peabody Mus. Nat. Hist. Bull.*, 22, pls-1.
- Marin, F., & Luquet, G. (2004). Molluscan shell proteins. *Comptes Rendus Palevol*, 3(6-7), 469-492.
- Marin, F., Luquet, G., Marie, B., & Medakovic, D. (2007). Molluscan shell proteins: primary structure, origin, and evolution. *Current topics in developmental biology*, 80, 209-276.
- Morley, S. A., Griffiths, H. J., Barnes, D. K., & Peck, L. S. (2010). South Georgia: a key location for linking physiological capacity to distributional changes in response to climate change. *Antarctic Science*, 22(6), 774-781.
- Morse, J. W. (1983). The kinetics of calcium carbonate dissolution and precipitation. *Reviews in Mineralogy and Geochemistry*, 11(1), 227-264.
- Mucci, A. (1983). The solubility of calcite and aragonite in seawater at various salinities, temperatures, and one atmosphere total pressure. *American Journal of Science*, 283(7), 780-799.
- Nagel, K. O. (2004). Observations on the reproductive period of the freshwater mussel

- Potomida littoralis (Unionidae). *Iberus*, 22(2), 1-8.
- Nakamura, Y., Nakano, T., Yurimoto, T., Maeno, Y., Koizumi, T., & Tamaki, A. (2010). Reproductive cycle of the venerid clam *Meretrix lusoria* in Ariake Sound and Tokyo Bay, Japan. *Fisheries Science*, 76(6), 931-941.
- Ngereza, C. & Nicayenzi, F. (2010). *Chytra kirki*. The IUCN Red List of Threatened Species 2010: e.T4833A11099367. <http://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2010-3.RLTS.T4833A11099367.en>. Downloaded on 01 May 2018.
- Nicayenzi, F. (2010). *Limnotrochus thomsoni*. The IUCN Red List of Threatened Species 2010: e.T11982A3318355. <http://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2010-3.RLTS.T11982A3318355.en>. Downloaded on 01 May 2018.
- Nishida, K., Nakashima, R., Majima, R., & Hikida, Y. (2011). Ontogenetic changes in shell microstructures in the cold seep-associated bivalve, *Conchocele bisecta* (Bivalvia: Thyasiridae). *Paleontological Research*, 15(4), 193-212.
- Ohgaki, S. I. (1981). Spawning activity in *Nodilittorina exigua* and *Peasiella roepstorffiana* (Littorinidae, Gastropoda). Publications Of The Seto Marine Biological Laboratory (1981), 26(4-6): 437-446.
- Padilla, D. K. (1998). Inducible phenotypic plasticity of the radula in *Lacuna* (Gastropoda: Littorinidae). *VELIGER-BERKELEY*, 41, 201-204.
- Padilla, D. K., Dittman, D. E., FRANZ, J., & Sladek, R. (1996). Radular production rates in two species of *Lacuna* Turton (Gastropoda: Littorinidae). *Journal of Molluscan Studies*, 62(3), 275-280.
- Paull, C. K., Hecker, B., Commeau, R., Freeman-Lynde, R. P., Neumann, C., Corso, W. P., ... & Curray, J. (1984). Biological communities at the Florida Escarpment resemble hydrothermal vent taxa. *Science*, 226(4677), 965-967.
- Peso, J. G., Pérez, D. C., & Vogler, R. E. (2011). The invasive snail *Melanoides tuberculata* in Argentina and Paraguay. *Limnologia-Ecology and Management of Inland Waters*, 41(4), 281-284.
- Phifer-Rixey, M., Heckman, M., Trussell, G. C., & Schmidt, P. S. (2008). Maintenance of clinal variation for shell colour phenotype in the flat periwinkle *Littorina obtusata*. *Journal of Evolutionary Biology*, 21(4), 966-978.
- Pimpão, D. M., Rocha, M. S., & de Castro Fettuccia, D. (2008). Freshwater mussels of Catalão, confluence of Solimões and Negro rivers, state of Amazonas, Brazil. *Check List*, 4(4), 395-400.
- Pokroy, B., Fitch, A. N., Lee, P. L., Quintana, J. P., El'ad, N. C., & Zolotoyabko, E. (2006). Anisotropic lattice distortions in the mollusk-made aragonite: a widespread phenomenon. *Journal of structural biology*, 153(2), 145-150.
- Pollard, E. (1975). Aspects of the ecology of *Helix pomatia* L. *The Journal of Animal*

- Ecology*, 305-329.
- Popov, S. V. (1986). Composite prismatic structure in bivalve shell. *Acta Palaeontologica Polonica*, 31(1-2).
- Powell, C. L., Grant, L. B., & Conkling, S. W. (2004). Paleoecologic analysis and age of a Late Pleistocene fossil assemblage at a locality in Newport Beach, upper Newport Bay, Orange County, California. *The Veliger*, 47(3), 17-180.
- Ragaini, L., Di Celma, C., & Cantalamessa, G. (2007). First Record of A Warm-water Pliocene Shell Bed From Northern Chile.
- Reid, D. G. (1989). Systematic revision of the recent species of Peasiella Nevill 1885 (Gastropoda: Littorinidae), with notes on the Fossil species. *The Nautilus*, 103(2), 43-69.
- Reid, D. G. (1996). *Systematics and evolution of Littorina* (No. 164). Ray Society. London. 463 pp.
- Reid, D. G., Aravind, N. A., & Madhyastha, N. A. (2013). A unique radiation of marine littorinid snails in the freshwater streams of the Western Ghats of India: the genus *Cremnoconchus* WT Blanford, 1869 (Gastropoda: Littorinidae). *Zoological Journal of the Linnean Society*, 167(1), 93-135.
- Riedel, A. (1954). Mięczaki okolic Kazimierza nad Wisłą= Mollûski okrestnostej Kazimeža nad Visloj. *Fragmenta Faunistica*, 7(2), 147-186.
- Saies, A. B., Beeverf, S. E., Hay, J. R., & Woods, R. G. (1972). The Intertidal Life of Red Mercury Island.
- Schäffer, T. E., Ionescu-Zanetti, C., Proksch, R., Fritz, M., Walters, D. A., Almqvist, N.,... & Morse, D. E. (1997). Does abalone nacre form by heteroepitaxial nucleation or by growth through mineral bridges?. *Chemistry of Materials*, 9(8), 1731-1740.
- Sousa, R., Antunes, C., & Guilhermino, L. (2008). Ecology of the invasive Asian clam *Corbicula fluminea* (Müller, 1774) in aquatic ecosystems: an overview. In *Annales de Limnologie-International Journal of Limnology* (Vol. 44, No. 2, pp. 85-94). EDP Sciences.
- Spann, N., Harper, E. M., & Aldridge, D. C. (2010). The unusual mineral vaterite in shells of the freshwater bivalve *Corbicula fluminea* from the UK. *Naturwissenschaften*, 97(8), 743-751.
- Stromer, E. (1901). Ist der Tanganyika ein relikten-see. *Dr. A. Peterman's Mitteilungen Justus Perthes Geogr. Anst.*, 47. *
- Strong, E. E., Gargominy, O., Ponder, W. F., & Bouchet, P. (2008). Global diversity of gastropods (Gastropoda; Mollusca) in freshwater. *Hydrobiologia*, 595(1), 149-166.
- Strong, E. E., & Glaubrecht, M. (2002). Evidence for convergent evolution of brooding in a unique gastropod from Lake Tanganyika: anatomy and affinity of *Tanganyicia rufofilosa* (Caenogastropoda, Cerithioidea, Paludomidae). *Zoologica Scripta*, 31(2), 167-184.
- Taylor, J. D., Glover, E. A., Peharda, M., Bigatti, G., & Ball, A. (2004). Extraordinary flexible shell sculpture; the structure and formation of calcified periostracal lamellae in *Lucina pensylvanica* (Bivalvia: Lucinidae). *Malacologia*, 46(2), 277-294.

- Taylor, J. D., & Reid, D. G. (1990). Shell microstructure and mineralogy of the Littorinidae: ecological and evolutionary significance. In *Progress in Littorinid and Muricid Biology* (pp. 199-215). Springer, Dordrecht.
- Tohamy, A. A., & Mohamed, S. M. (2006). Chromosomal studies on two Egyptian freshwater snails, Cleopatra and Bithynia (Mollusca-Prosobranchiata). *Arab J. Biotech*, 9, 17-26.
- Troncoso, N., Van Goethem, J. L., & Troncoso, J. S. (2001). *Contribution to the marine molluscan fauna of Kerguelen Islands, South Indian Ocean*.
- Tunnicliffe, V., & Fowler, C. M. R. (1996). Influence of sea-floor spreading on the global hydrothermal vent fauna. *Nature*, 379(6565), 531.
- Van Dover, C. (2000). *The ecology of deep-sea hydrothermal vents*. Princeton University Press. 448 pp. *
- Vermeij, G. J. (1971). Temperature relationships of some tropical Pacific intertidal gastropods. *Marine Biology*, 10(4), 308-314.
- Vermeij, G. J. (1972). Intraspecific shore-level size gradients in intertidal molluscs. *Ecology*, 53(4), 693-700.
- Verrecchia, E. P., Freydet, P., Verrecchia, K. E., & Dumont, J. L. (1995). Spherulites in calccrete laminar crusts: biogenic CaCO₃ precipitation as a major contributor to crust formation. *Journal of Sedimentary research*, 65(4).
- Von Rintelen, T., & Glaubrecht, M. (2008). Three new species of the freshwater snail genus Tylomelania (Caenogastropoda: Pachychilidae) from the Malili lake system, Sulawesi, Indonesia. *Zootaxa*, 1852, 37-49.
- Warén, A. & Bouchet P. (2001). Gastropoda and Monoplacophora from hydrothermal vents and seeps; new taxa and records. *The Veliger*, 44, 116-231.
- Watabe, N. (1983). Shell repair. In *The Mollusca, Volume 4* (pp. 289-316). *
- West, K., & Cohen, A. (1996). Shell microstructure of gastropods from Lake Tanganyika, Africa: adaptation, convergent evolution, and escalation. *Evolution*, 50(2), 672-681.
- Wilbur, K. M., & Watabe, N. (1963). Experimental studies on calcification in molluscs and the alga *Coccolithus huxleyi*. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 109(1), 82-112.
- Williams, S. T., & Reid, D. G. (2004). Speciation and diversity on tropical rocky shores: a global phylogeny of snails of the genus *Echinolittorina*. *Evolution*, 58(10), 2227-2251.
- Williams, S. T., Reid, D. G., & Littlewood, D. T. J. (2003). A molecular phylogeny of the Littorininae (Gastropoda: Littorinidae): unequal evolutionary rates, morphological parallelism, and biogeography of the Southern Ocean. *Molecular phylogenetics and evolution*, 28(1), 60-86.
- Wilson, M. E., & Moss, S. J. (1999). Cenozoic palaeogeographic evolution of Sulawesi and Borneo. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 145(4), 303-337.
- Wong, Y. M., & Lim, S. S. (2017). Influence of shell morphometry, microstructure, and thermal

conductivity on thermoregulation in two tropical intertidal snails. *Invertebrate Biology*, 136(2), 228-238.

Yanes, Y., Kowalewski, M., & Romanek, C. S. (2012). Seasonal variation in ecological and taphonomic processes recorded in shelly death assemblages. *Palaios*, 27(6), 373-385.

Yonge, C. M. (1938). The prosobranchs of Lake Tanganyika. *Nature*, 142(3593), 464. *