

UNIVERZITA KARLOVA V PRAZE
Přírodovědecká fakulta
katedra zoologie

ROZKLAD SCHRÁNEK SUCHOZEMSKÝCH PLŽŮ V LESNÍCH EKOSYSTÉMECH

LAND SNAIL SHELL DEGRADATION IN FOREST ENVIRONMENT



Diplomová práce

Dagmar Říhová
Školitelka RNDr. Lucie Juříčková, PhD.
Praha 2009

Prohlašuji, že jsem tuto diplomovou práci vypracovala samostatně, pod vedením školitelky RNDr. Lucie Juříčkové, PhD., a že jsem všechny použité prameny řádně citovala.

Jsem si vědoma, že případné využití výsledků uvedených v této práci mimo Univerzitu Karlovu v Praze je možné pouze po písemném souhlasu této univerzity.

Svoluji k zapůjčení práce pro studijní účely.

V Praze dne 4. září 2009

Dagmar Říhová

Abstrakt

Byl zkoumán rozklad devíti běžných střeoevropských plicnatých plžů v šesti lesních ekosystémech České republiky. Modelové schránky byly uloženy na šest, dvanáct, 24 a 36 měsíců do hrabanky na šesti místech; následně vyjmuty, usušeny a vyfotografovány. Soubor všech poškození ze schránek byl analyzován ve statistickém programu CANOCO 4.5.

Malé a velké druhy se rozkládají odlišně. Velké druhy korodují směrem zvenčí dovnitř, po narušení periostraka dochází k rozpouštění ostraka a vzniku otvorů. Malé druhy se rozkládají směrem zevnitř ven – dochází k rozpouštění uhličitanu vápenatého a vzniku okének.

Na různých lokalitách probíhá rozklad různými způsoby a různou rychlostí. Některé lokality mají charakteristické typy poškození, např. rašelinný bor rozpouštění ostraka a deformaci periostraka. Největší vliv na rozklad má pH a vlhkost lokality. Stejně tak má na průběh rozpadu vliv druh plže. Důležitým činitelem rozkladu jsou živá zvířata.

Klíčová slova: Mollusca, Gastropoda, ulita, rozklad ulit, rozlamování ulit, rozpouštění uhličitanu vápenatého, bioeroze, les, Česká republika

Abstract

Experimental shell degradation of nine common Central European pulmonate snail species in forest ecosystems in the Czech Republic was investigated. Model shells were deposited for 6, 12, 24 and 36 months in leaf litter of six different places; than removed, dried and photographed. Set of alternations was analysed by CANOCO 4.5 statistical system.

Small species degrade different from large ones. Large species corrode outwards, after periostracum disruption the ostracum dissolves and holes appear. Small species corrode out from within, calcium carbonate dissolves and small windows arise.

The shell degradation proceeds with different rate on various localities. Some localities have characteristic types of alteration, e.g. peat bog pine forest exhibits ostracum dissolution and periostracum deformation. The ultimate influence of the degradation is caused by pH value and humidity. Shell shape and size have effect on its degradation. Moreover, other important decomposition agents are living animals.

Key words: Mollusca, Gastropoda, experimental shell degradation, shell decomposition, shell breakage, calcium carbonate dissolution, bioerosion, forest, Czech Republic

OBSAH

1. Úvod	5
2. Co je známo o rozkladu prázdných schránek v terestrických ekosystémech?	7
3. Metodika	12
3.1 Krabičky	12
3.2 Fotografování schránek a zpracování fotografií	13
3.3 Sledované charakteristiky rozkladu schránek	13
3.4 Určení hub porůstajících schránky	14
3.5 Porovnávání otvorů, vzniklých predací a rozpouštěním CaCO_3	15
3.6 Speciální ošetření lokalit	15
3.7 Měření pH	16
3.8 Statistické zpracování	16
3.9 Modelové lokality	18
3.10 Modelové druhy	22
4. Výsledky	31
4.1 Základní typy poškození	31
4.1.1 Odlupování periostraka	31
4.1.2 Změny barvy	32
4.1.3 Zakalení stěny schránky	34
4.1.4 Rozpouštění vápenatých částí ulit	34
4.1.5 Fragmentace	37
4.1.6 Porostení myceliem	38
4.2 Menšinové (pozdní) typy poškození	39
4.2.1 Ztráta lesku	39
4.2.2 Tmavá slimáčkovitá stopa	40
4.3 Rozklad schránek v průběhu času	41
4.4 Vliv prostředí na rozklad ulit	46
4.5 Stav schránek v průběhu času	52
4.6 Jakým způsobem se rozkládají schránky plžů?	54
4.6.1 Rozklad velkých modelových druhů	55
4.6.2 Rozklad malých modelových druhů	55
4.7 Ztráty schránek	58

4.8 Porovnání otvorů, vzniklých rozpouštěním a při predaci dravým plžem.....	58
5. Diskuse	59
5. 1 Příčiny vzniku jednotlivých typů poškození	59
5.1.1 Odlupování periostraka	59
5.1.2 Změny barvy.....	60
5.1.3 Zakalení stěny schránky	61
5.1.4 Bílé a černé laločnaté skvrny.....	62
5.1.5 Rozpouštění	63
5.1.6 Srovnání otvorů, vzniklých rozpouštěním a při predaci dravým plžem.....	65
5.1.7 Fragmentace	65
5.1.8 Mycelium.....	66
5.1.9 Menšinové typy poškození	68
5.2 Rozklad velkých a malých modelových druhů.....	68
5.3 Vliv velikosti schránky.....	69
5.4 Vliv tvaru schránky	70
5.5 Vliv druhové příslušnosti plže na rozklad jeho schránky.....	71
5.6 Vliv ekologických charakteristik druhu na rozklad jeho schránky	73
5.7 Vliv času na druhovou specifikou rozkladu schránek.....	74
5.8 Časová posloupnost různých typů poškození.....	75
5.9 Charakteristické lokální typy poškození.....	75
5.10 Kombinovaný vliv pH a vlhkosti lokality na rozklad schránek	77
5.11 Tafonomická charakteristika lokalit.....	78
5.12 Změny rozptylu koroze v čase.....	78
5.13 Kritéria pro zařazení druhu do malakocenózy recentně obývajících lokalit.....	79
6. Závěr.....	80
7. Poděkování	82
8. Seznam citované literatury	83

1. ÚVOD

Měkkýši jsou jednou z často studovaných skupin živočichů díky specifickým ekologickým nárokům a nízké míře aktivní disperze (např. LOŽEK 1988). Složení malakocenóz je používáno pro indikaci určitých typů prostředí a jejich změn (např. WÄREBORN 1992 a RUNDELL & COWIE 2003). Jejich ulity lze sbírat prakticky kdykoli. Díky těmto pevným schránkám, které dokážou přetrvat i po smrti živého tvora, se však malakologové potýkají s těžkostí, kterou jiná odvětví zoologie neznají: s problémem prázdných ulit. Při malakologickém průzkumu, prováděném standardními metodami (ať už sbíráním za časovou jednotku nebo při odebrání půdních vzorků), jsou nalézány vedle živých jedinců i prázdné schránky. Výskyt některých druhů bývá potvrzen pouze nalezením těchto schránek (ÖRSTAN ET AL. 2005, RUNDELL & COWIE 2003). Poměr druhů, zjištěných díky prázdným schránkám oproti druhům nalezeným za živa může být velmi vysoký, kupříkladu 13-52 % za živa nepřítomných druhů v práci RUNDELLOVÉ & COWIEHO (2003), 58 % všech druhů v práci ÖRSTANA ET AL. (2005), „*samples of present bulimulid species (most of the time empty shells)*“ v práci COPPOISE (1984). Tento problém nesouží jen recentní malakology, ale také paleontology (pro přehled KIDWELL 2002).

Dosud nebyla stanovena konvence, jak postupovat při využití prázdných schránek ve statistických zpracováních. Do statistických analýz malakocenóz tak obvykle vstupují veškeré nalezené ulity, z živých i mrtvých jedinců, bez ohledu na jejich stav (např. CAMERON & POKRYSZKO 2004, COPPOIS 1984, DE WINTER & GITTENBERGER 1998, HOTTOP 2002; MILLAR & WAITE 1999, STRÖM ET AL. 2009, TATTERSFIELD ET AL. 2006, WÄREBORN 1969).

Někteří autoři používají ve statistických analýzách jen schránky získané z živých jedinců společně se schránkami s neporušeným periostrakem (*shells with entire/complete/intact periostracum*; HORSÁK & HÁJEK 2003, JUŘIČKOVÁ ET AL. 2008). DAVIES & GRIMES (1999) využili krom schránek s nedotčeným periostrakem také schránky s periostrakem částečně zachovalým, HORSÁK (2006) použil prázdné schránky s neporušeným periostrakem pouze v případě, že alespoň v jednom vzorku našel živé zástupce druhu. Někteří malakologové používají čerstvé schránky (*fresh shells* – termín odpovídá stavu schránek s nedotčeným periostrakem; CAMERON & DOWN 1980; CAMERON ET AL. 2007; LABAUNE & MAGNIN 2001; MÜLLER ET AL. 2005).

Další vytvořili i složitější klasifikaci nalezených prázdných schránek: SCHILTHUIZEN & RUTJES (2001) mimo živých jedinců uvádějí prázdné schránky a fragmenty. CAMERON & MORGAN-HUWS (1975) rozdělili prázdné schránky na čerstvé se zachovalým periostrakem,

pigmentací a průsvitnou stěnou schránky; a staré bez periostraka, s vybledlými barvami a neprůhlednou stěnou. Pro statistická zpracování tito autoři použili schránky z živých jedinců a čerstvé prázdné schránky. ČEJKA ET AL. (2007) klasifikovali schránky stejným způsobem a opět použili schránky živých jedinců a schránky s celistvým periostrakem.

Výjimkou jsou autoři, používající schránky získané pouze z živých jedinců (MARTIN & SOMMER 2004A; MARTIN & SOMMER 2004B; ONDINA ET AL. 1998; ONDINA ET AL. 2004 či HAWKINS ET AL. 1998). Další se o stavu použitých schránek nezmiňují vůbec (např. KAPPES ET AL. 2009).

Nemáme jistotu, zda druh, nalezený pouze díky přítomnosti prázdných schránek, na lokalitě stále žije či se zde vyskytují jen schránky, které přetrvaly po vymření druhu. Je pravděpodobné, že na místech s příhodnými podmínkami (nízká vlhkost, vysoké pH, vysoký obsah vápníku v půdě) se mohou prázdné schránky zachovávat velmi dlouho.

Z fosilního záznamu jsou známá suchozemská prostředí, ve kterých dochází k uchování schránek, například v různých typech spraše (LOŽEK 2001), v říčních a jezerních sedimentech, travertinu, jeskynních usazeninách (EVANS 1969), kvartérních eolických sedimentech (YANES ET AL. 2008) nebo dokonce v místech bývalých lidských sídel a současných archeologických vykopávek (REITZ & WING 2000).

Proto jsem se rozhodla řešit problém prázdných ulit pro základní typy středoevropského lesa. Les je jedním z nejrozšířenějších přirozených středoevropských typů prostředí, čemuž odpovídá i množství malakologických studií v tomto typu biotopu (CAMERON & POKRYSZKO 2004, ČEJKA ET AL. 2007, GÖTMARK ET AL. 2008, HORSÁK ET AL. 2009, HYLANDER ET AL. 2004, JUŘIČKOVÁ ET AL. 2006, JUŘIČKOVÁ ET AL. 2008, KAPPES 2005, KAPPES ET AL. 2009, MILLAR & WAITE 1999, MILLAR & WAITE 2004, MORDAN 1977, STRÖM ET AL. 2009, WÄREBORN 1992). Šest vybraných lesních typů reprezentuje různé kombinace vegetačního pokryvu, vlhkosti a půdních vlastností. Devět zvolených měkkýších druhů pokrývá základní tvary a velikosti schránek, s rozdílným typem povrchu a rozdílnými ekologickými preferencemi daných druhů (které pravděpodobně ovlivní stavbu schránky a tedy i způsob rozkladu).

Hlavním úkolem této studie je porovnat způsob rozkladu modelových druhů plžů v základních typech lesa a zjistit, zda existují některé charakteristiky rozkladu, typické pro určitá stanoviště; odhalit, rozkládají-li se ulity různých druhů plžů různými způsoby a odlišnou rychlostí, a jak ovlivňuje velikost a tvar ulity její rozklad.

2. CO JE ZNÁMO O ROZKLADU PRAZDNYCH SCHRÁNEK V TERESTRICKÝCH EKOSYSTÉMECH?

Ačkoli s problémem prázdných ulit se potýkají malakologové pracující se suchozemskými plži téměř v každé studii (výjimkou jsou experimenty, týkající se živých jedinců a jejich chování – např. pohlavní volby nebo potravních preferencí), není mu věnována dostatečná pozornost. Přitom bez schopnosti určit alespoň přibližné stáří prázdných schránek nelze použít druh zastoupený pouze prázdnými schránkami ve statistických vyhodnoceních. Na tento problém poukázali MENEZ (2002), RUNDELLOVÁ & COWIE (2003) či PEARCE (2008).

Hromadění schránek na povrchu půdy je známý jev (CAMERON ET AL. 2003, EMBERTON ET AL. 1996, SCHILTHUIZEN ET AL. 2003). V mnohých pracích autoři zmiňují faktory, ovlivňující rozklad prázdných schránek. Vysoké hodnoty pH napomáhají uchování prázdných schránek (SCHILTHUIZEN ET AL. 2003). Dále jsou to obsah vápníku v půdě (SCHILTHUIZEN & RUTJES 2001; STRÖM ET AL. 2009) společně se suchem (CAMERON & MORGAN-HUWS 1975, CAMERON ET AL. 2003), a také některé vlastnosti schránek, např. tloušťka stěny ulity (MILLAR & WAITE 1999). Dočasné hromadění schránek může být způsobeno i zcela odlišnými faktory, kupříkladu krutou zimou předchozího roku a zvýšenou aktuální úmrtností plžů (WÄREBORN 1992).

Naopak rychlý rozklad prázdných schránek v bukovém lese (pH hrabanky okolo 4,0 až 4,3) podpořený využitím schránek živými organismy předpokládají MÜLLER ET AL. (2005), stejně jako STRÖM ET AL. (2009) v lesích na svazích potoků severního Švédska. DE WINTER & GITTENBERGER (1998) se domnívají, že většina schránek se ve vlhkém a kyselém prostředí kamerunských tropů rozloží během dvou měsíců a není nutné vyřazovat prázdné schránky ze statistických analýz. HOTOPP (2002) soudí, že schránky drobných plžů (pod 3 mm, r. *Punctum* či *Carychium*) zcela zmizí během několika měsíců.

V některých pracích můžeme nalézt domněnky o vztahu vzhledu a stáří prázdné ulity. V práci CAMERONA & MORGAN-HUWSE (1975) jsou zmíněny prázdné ulity, ztrácející v prostředí pastvin mírného klimatu čerstvý vzhled do jednoho roku od smrti plže. DAVIES & GRIMES (1999) předpokládají, že prázdné schránky leží na pastvinách ve Wiltshire maximálně jeden rok, mají-li periostrakum zachované alespoň zčásti. Staré schránky zbavené periostraka popisuje také COPPOIS (1984), ovšem bez udání byť přibližného stáří. V této práci je také popsána koroze schránek dosud živých měkkýšů (dekalifikovanou schránku *Bulimulus (Naesiotus) ochsneri* (Dall, 1917) (obr. 1, str. 9) lze za živa dotykem deformovat i rozlomit).

RUNDELLOVÁ & COWIE (2003) mezi dlouho prázdné schránky (bez bližšího časového udání) řadí takové, které mají oloupané periostrakum, jsou vybledlé do běla a mohou být popraskané a polámané.

Ve všech uvedených případech, ať už ohledně dlouhodobého vytrvávání či rychlého rozkladu prázdných schránek se jedná o anekdotické zmínky či názory autorů, nepodložené jakýmkoli exaktním výzkumem. Do zkoumání rozpadu ulit se pustili nemnozí.

PEARCE (2008) zjišťoval, jak dlouho vytrvávají prázdné schránky ve třech typech lesa (smíšený borový les, tvrdý luh a smíšený lužní les). Umístil schránky osmi modelových druhů (o průměru 4-25 mm) do opadových sáčků o velikosti oka 1,6 mm, čímž odstranil vliv živočichů na rozklad schránek. V jednoletých intervalech sledoval proměny stavu ulit (váhu, plochu oloupaného periostraka a plochu otvorů). Zjistil, že rychlost rozkladu se mezi jednotlivými druhy liší, ale tenkostěnné druhy obecně nemají rychlejší relativní rozklad než druhy silnostěnné. Rychlost rozkladu se mezi smíšeným borovým lesem a tvrdým luhem nelišila a pH obou lokalit bylo 4,5. Rozdílný byl vegetační pokryv, substrát a míra vlhkosti lokalit. Překvapivé bylo zjištění, že schránky s větší plošnou ztrátou periostraka se nerozkládají rychleji než ty, u kterých periostrakum vytrvává (tuto skutečnost podporuje i zmínka v práci HUNTA & OATESE (1978), str. 419); a že neporušená schránka má poločas rozpadu jedenáct a půl roku. Pro schránky neporušené společně se schránkami rozbitými je poločas rozpadu sedm a půl roku. Ze zjištěných poznatků vyplývá, že nálezy prázdných ulit v lokalitách podobných těm z experimentu sice poukazují na výskyt určitého druhu na lokalitě v posledních několika dekádách, ale nic o jeho současném statutu. Postulát platí pouze pro větší druhy.

BARRIENTOSOVÁ (2000) provedla podobný experiment na invazním, původem japonském druhu *Ovachlamys fulgens* (Gude, 1900) v Kostarice. Umístila 23 prázdných schránek (druh je na obr. 1, str. 9) v síťové kličce volně na substrát a jednou měsíčně sledovala jejich stav. Kondice schránek byla hodnocena jednoduchou třístupňovou škálou: schránka neporušená (*intact*), vybledlá (*faded*) či rozbitá (*broken*). Mimoto bylo zaznamenáno tmavé obarvení prvního závitu. Čerstvé schránky *O. fulgens* byly průsvitné, jantarově zbarvené a neporušené vytrvávaly nejdéle tři měsíce. Vybledlé schránky postrádaly periostrakum a docházelo k odlamování vrcholu. Posléze se schránky rozpadly na kousky a zmizely. Celý proces probíhal v průměru 147 dnů, všem ulitám dohromady trvalo přes deset měsíců, než se zcela rozložily.



Obr. 1: vlevo *Ovachlamys fulgens*, vpravo *Bulimulus (N.) ochsneri*. Fotografie získány z www.invasive.org a www.iucnredlist.org.

Dalším aspektem rozpadu ulit se zabýval MENEZ (2002): prokázal vliv slunečního osvětlení na rozklad ulit osmi středozezemských měkkýšů během suché části léta v Mediteránu. Mimo obecně se zvyšující míru sešlosti (ztráta lesku, oloupávání periostraka, narušení schránky) zjistil, že ulity s menším povrchem a menším ústím se vlivem osvětlení proměňují rychleji než schránky velké; a poukázal na vliv tvaru schránky na rychlost jejího rozkladu. Kulovité ulity měly nejpomalejší rychlost rozkladu, pravděpodobně díky nižšímu relativnímu povrchu a menšímu ústí. Pro hodnocení schránek zavedl index stavu schránky (*Shell Condition Index*, SCI – viz tabulka č. 1).

Tabulka č. 1: index stavu schránky (SCI) dle MENEZE (2002).

skóre	stav schránky (lesk, periostrakum, hloubkové poškození vápenatých vrstev)
1	neporušená schránka, bez ztráty lesku, neporušené periostrakum, bez rozbití stěny ulity
2	<10% ztráty lesku, <10% ztráty periostraka, <1% plochy ulity rozbité
3	10-50%ní ztráta lesku, 10-50%ní ztráta periostraka, 1-5%ní rozbití stěny ulity
4	50-75%ní ztráta lesku, 50-75%ní ztráta periostraka, >5% plochy ulity rozbito
5	75-95%ní ztráta lesku, 75-90%ní ztráta periostraka, >5% plochy ulity rozbito
6	celková ztráta lesku i periostraka, >5% plochy ulity rozbito
7	jako stupeň šest, ale ulita celkově křehká

Schránky, které dosáhly SCI menšího než čtyři, se na lokalitě vyskytují po dobu kratší než suché období mediteránního léta a mohou být zařazeny do matice druhů a následných statistických analýz.

Odhadnout rychlost rozpadu ulit na vápenatém výchozu a v okolním primárním pralese na Borneu se pokusili porovnáním počtu živých jedinců a prázdných schránek SCHILTHUIZEN ET AL. (2003). 92 % všech nálezů na vápencovém výchozu byly prázdné schránky, mimo

výchoz 90 %. Množství prázdných schránek v hrabance neodpovídalo počtu živých jedinců, spíše odráželo rychlost rozkladu prázdných schránek. Ta může na místech s vysokým pH být nízká, s následným hromaděním schránek a nadhodnocováním početnosti populace. Schránky se však hromadily na vápenci i mimo něj a relativní rychlost rozkladu byla pro obě lokality stejná díky tomu, že v tropech je nejdůležitějším činitelem rozkladu dešťová voda.

Přehlednou klasifikaci typů poškození prázdných schránek vytvořili MILLAROVÁ & WAITE (2004). Rozlišili šest typů defektů schránek, mnohdy charakteristických pro určité druhy:

- **schránky s vylámaným kotoučem** – poškození způsobené pravděpodobně predací klepítníkem či dravými střevlíky, zasahující především svrchní stranu ulity
- **ulity s drobnými stopami a otvory** skrz periostrakum i celou tloušťku schránky, pravděpodobně způsobeno okusem bezobratlými
- **schránky olámané a rozbité** po predaci drobnými hlodavci, charakteristicky uražený vrchol
- **schránky s velkým otvorem** ve třech čtvrtinách posledního závitu, způsobeno při predaci sítkou *Aegopinella nitidula*
- **rozpouštění vápenatých částí schránky při zachování periostraka**
- **rozbité a rozmáčknuté schránky**

Mimo faktory prostředí ovlivňují rozklad prázdných schránek také živé organismy. Ulity mohou být vítaným zdrojem vápníku pro mnohé živočišné druhy. Například ptačí samičky sezobávají kousky ulit, aby doplnily vápník nutný ke stavbě vaječných skořápek (GRAVELAND ET AL. 1994; MÄND ET AL. 2000, pro rozsáhlý přehled ALLEN 2004). Jsou známy i případy, kdy si naopak mláďata páskovky *Cepaea hortensis* (O.F. Müller, 1774) doplňovala vápník ze skořápek opuštěných vajec rybáka dlouhoocasého (BOND & DIAMOND 2007).

Z měkkýšů, spotřebovávajících prázdné ulity, vynikají sítky (*Aegopinella nitidula* (Draparnaud, 1805); MILLAR & WAITE 2004) a páskovky (*Cepaea nemoralis* (Linnaeus, 1758); CADÉE 1999, CURREY 1988 a OŽGO & BOGUCKI 2006). Ulity jsou pro páskovky příhodným zdrojem vápníku a tyto plži se nerozpakují ochroustat (anglickým ekvivalentem je sloveso *radulate*) pro své vlastní potřeby schránky i dosud živých jedinců.

Biodegradaci ve své práci kvantifikoval CADÉE (1999). Na substrát umístil dvě sady schránek hlemýždě *Cornu aspersa* (O.F. Müller, 1774), jedny v ochranné síťce s velikostí ok 1 mm, druhé zcela volně; a sledoval jejich stav. Zatímco schránky ze síťky ztrácely průměrně 1 % své hmotnosti měsíčně, volně položené schránky mizely mnohem větší rychlostí –

přibližně o 10 % své hmotnosti měsíčně. Tento akcelerovaný úbytek hmotnosti nastal kvůli ochroustávání schránek živými páskovkami *C. nemoralis*. CADÉE ze svých pozorování vyvodil, že prázdné měkkýši schránky zmizí během jednoho roku díky kombinovanému efektu rozpouštění a ochroustávání, přičemž ochroustávání je podstatnějším faktorem než zvětrávání způsobené vlastnostmi klimatu a okolního abiotického prostředí.

Zvláštní jev, týkající se opět bioeroze ulit hlemýždě *C. aspersa*, popsali APPLETON & HEEG (1999). Jihoafrický predátor tohoto hlemýždě, *Natalina cafra* (Férussac, 1821), přijímá vápník z prázdných schránek jejich nasunutím na konec nohy a rozpuštěním kyselinou chlorovodíkovou. Uvolněný vápník je vstřebán a z dekalifikované schránky zůstane po několika dnech působení jen periostrakum.

Zástupci středozezemského rodu *Poiretia* Fischer, 1883 (Oleacinidae) také patří mezi dravé měkkýše, požírající jiné plže. S oblibou loví závornatky, jejichž stěnu schránky charakteristicky prostrouhají (obrázek poškození viz Příloha, str. 8). Sítovka *A. nitidula* dokáže prostrouhat schránku své kořisti také specifickým způsobem (MORDAN 1977).

Jiní predátoři ulity plžů různými způsoby mechanicky rozlamují a olamují. Klepítníci (Ischyropsalidae) chelicerami a střevlíci (Carabidae) mandibulami dokážou vylamovat vrchní část závitů schránky (pro přehled NYFFELER & SYMONDSON 2001 či SYMONDSON 2004; MILLAR & WAITE 2004). Těmto dravcům se říká *shell breakers*, narozdíl od plošáků z čeledi Trogulidae a světlušek, kteří do schránky ústím vloží prodlouženou hlavu a měkkýše sežerou bez poškození schránky (*shell intruders*). Brouci čeledi Drillidae vyvrtávají do schránek závornatek typické oválné otvory (SYMONDSON 2004, WELTER-SCHULTES 2000). Schránky své kořisti mechanicky rozbíjí drobní savci, kteří se jimi živí (ABRAMSKY ET AL. 1990, ABRAMSKY ET AL. 1992). Rozbité schránky mohou v pouštním prostředí vytrvávat dlouhou dobu i se známkami násilného rozbití.

3. METODIKA

Rozklad ulit plžů jsem studovala jednoduchým terénním experimentem, při kterém byly čerstvé prázdné schránky společně s vrstvou místní půdy a hrabanky uloženy do proděravělých krabiček a zakopány nehluboko do opadové vrstvy. Po určitém časovém úseku byly krabičky vyjmuty, jejich obsah usušen při pokojové teplotě a zaznamenány typy poškození, které se na schránkách objevily.

3.1 Krabičky

Aby bylo možné modelové ulity dohledat, byly uloženy do proděravělých plastových krabiček (velikost: 16,5 cm x 16,5 cm x 8 cm; průměr otvorů 4 mm; obr. 2). Tyto krabičky jsou vyrobeny z polypropylenu a určeny na uchovávání potravin. Dno každé krabičky bylo pokryto půdou, na ni byla nasypána vrstva hrabanky a do ní uloženy pokusné ulity v počtu pěti kusů pro každý velký modelový druh (viz kapitola Modelové druhy; obr. 2). Malé modelové druhy byly v počtu pěti kusů na každý box umístěny do sáčků ze silonových punčoch a vloženy do plastové krabičky spolu s velkými ulitami. Zbytek objemu krabiček byl doplněn hrabankou a krabičky byly zakopány do opadové vrstvy tak, aby jejich vrchní strany nevyčnívaly nad okolní terén a byly pokryty alespoň 5 cm opadu.



Obr. 2: prázdná krabička a krabička připravená k zakopání (dubohabřina, jaro 2006).

Na každou lokalitu (šest typů lesa – viz kapitola Modelové lokality, str. 18) byly umístěny čtyři krabičky. Zakopání proběhlo na jaře r. 2006. Po intervalech šest měsíců (podzim 2006), dvanáct měsíců (jaro 2007), 24 měsíců (jaro 2008) a 36 měsíců (jaro 2009) byly krabičky vykopány, jejich obsah usušen při pokojové teplotě, schránky ručně vybrány a vyfotografovány. Přesná data zakopání a vyjmutí jednotlivých krabiček jsou v tabulce č. 2.

Tabulka č. 2: datace zakopání a vyjmutí jednotlivých krabiček.

místo	zakopání	1. vykopání	2. vykopání	3. vykopání	4. vykopání
bučina Věřovka	3. 6. 2006	9. 11. 2006	26. 4. 2007	25. 4. 2008	24. 4. 2009
dubohabřina Doutnáč	22. 5. 2006	9. 11. 2006	26. 4. 2007	25. 4. 2008	-
olšina Benešův luh	3. 6. 2006	9. 11. 2006	26. 4. 2007	25. 4. 2008	24. 4. 2009
raš. bor Radostín	12. 6. 2006	18. 11. 2006	7. 5. 2007	8. 5. 2008	24. 4. 2009
smrkový les Březí	22. 5. 2006	9. 11. 2006	26. 4. 2007	25. 4. 2008	-
suťový les Věřovka	3. 6. 2006	9. 11. 2006	26. 4. 2007	25. 4. 2008	24. 4. 2009

3.2 Fotografování schránek a zpracování fotografií

Malé modelové druhy byly vyfotografovány kamerou Olympus U-eye UI-1440-C připojenou k binokulární lupě Olympus SZX 9 při zvětšení 8-10x, velké modelové druhy fotoaparátem Olympus C – 5060 Wide Zoom. Po důkladném prohlédnutí fotografií byly zaznamenány typy poškození, a kde to bylo možné, byla změřena jejich relativní plocha v programu Image Tool 3.00 (k dispozici na <http://ddsdx.uthscsa.edu/dig/itdesc.html>). Schránky byly hodnoceny ze spodní (píštělové) i svrchní (apikální) strany. Aby bylo zabráněno pseudoreplikaci, bylo poškození hodnoceno na obou stranách nezávisle, údaje byly průměrovány a výsledná hodnota použita pro statistické zpracování.

3.3 Sledované charakteristiky rozkladu schránek

Na schránkách bylo sledováno 29 proměnných. Čtyři z nich byly hodnoceny jako spojitě proměnné (v závorkách jsou uvedeny zkratky, použité při vizualizaci ve statistickém programu CANOCO 4.5): plocha otvorů (pl_diry), plocha okének (pl_d_per), plocha dolíků (pl_dolik) a plocha odloupenutého periostraka (pl_o_per). Tyto proměnné byly měřeny v programu Image Tool. Jejich hodnota byla spočítána jako plocha daného poškození v pixelech/celková plocha schránky v pixelech.

Ostatní proměnné byly hodnoceny kategoriálně dvoustavově a některé z nich byly pro statistické vyhodnocení sloučeny do souhrnné kategorie. Samostatně byly hodnoceny tyto proměnné: absolutní rozpuštění ostraka (peri_jen), deformace (deform), celistvost periostraka (peri_cel), přítomnost rozpouštění ostraka (rozp_vap), přítomnost bílých laločnatých skvrn (skv_lalo), přítomnost černých laločnatých skvrn (skv_cerl), odbarvení původní barvy (odbarv), oranžové zabarvení (zab_or), tmavé zabarvení (zab_tm), rozbití vrcholu (rozb_vr), rozbití ústí (rozb_ust) a zachování lesku (lesk).

Do souhrnných kategorií byly spojeny: všechny typy mechanického rozbití (fragmentace, malý fragment, velký fragment a rozlámání do více kousků; frag), všechny typy

zakalení stěny schránky (absolutní zákal, bodový zákal, skvrnkový zákal a celoulitový zákal; zákal) a pět morfologických skupin mycelia (bílé, tenké černé, kyjovité černé, nitkovité hnědé a intraperiostrakální šedé mycelium; mycelium).

Velký fragment byl definován jako ztráta 10 % původní velikosti schránky (schránka tedy dosahuje minimálně 90 % originální velikosti), malý fragment již na tuto hranici svou současnou velikostí nedosahuje. Klasifikace fragmentů je převzata z práce ZUSCHINA ET AL. (2003).

V analýzách nebyla použita proměnná přítomnost černé slimáčkovitě stopy.

Veškeré charakteristiky rozkladu byly sledovány nezávisle na sobě, nebyla vytvořena škála podobná SCI MENEZE (2002) (str. 9). Vzhledem k výskytu dvou základních typů rozkladu a téměř pětinasobnému množství sledovaných charakteristik nebylo možné vytvořit podobnou škálu pro použité modelové druhy plžů. Množství stupňů, potřebných k vystižení stavu schránky by bylo neúměrně vysoké i kdybych se rozhodla zahrnout jen některé ze sledovaných typů poškození.

V paleontologické literatuře, která se zabývá tzv. analýzou tafofacií (*taphofacies analysis*, obdobou tohoto výzkumu na zkamenělých skeletech) se doporučuje nezavádět stupnice s hromadnými charakteristikami (KIDWELL ET AL. 2001, PARSONS-HUBBARD 2005). Škála svádí k hodnocení podle extrémního stavu jedné vlastnosti a ostatní proměnné pozbývají přesnosti ohodnocení.

Schránky ze všech čtyř řad experimentu jsou uloženy v malakologické sbírce při oddělení zoologie bezobratlých Katedry zoologie PřF UK, Viničná 7, Praha 2.

3.4 Určení hub porůstajících schránky

Jednou ze zaznamenaných změn bylo porosteních schránek myceliem. Z několika ulit (všechny vzorky plamatka *A. arbustorum*; lokality dubohabřina, rašelinný bor a olšina) bylo mycelium semisterilně odebráno seškrabem z povrchu schránek. Materiál byl použit pro přímou PCR amplifikaci sekvence ITS1-5,8S rDNA-ITS2 (primery ITS myko F: CAAACTTGGTCATTTAGAGGAA a ITS myko R: CCTCCGCTTATTGATATGCT) při teplotě 55 °C po 30 cyklů. Amplifikát byl rozdělen elektroforézou, fragment odpovídající velikosti byl vyříznut, extrahován z gelu (Gel DNA recovery kit, Zymo research) a sekvenován (primer ITS myko F). Identifikace houby byla provedena programem BLASTN 2.2.21+ podle veřejné databáze GenBank.

Reakční směs na PCR obsahovala 40,5 µl bezmikrobní vody, 5 µl 10x koncentrovaného pufru (TopBio), 1 µl DMSO; 0,5 µl primeru F (100 µM) a 0,5 µl primeru R (100µM); 2 µl dNTP (15 mM); 0,5 µl LA NDA polymerázy (TopBio) a malé množství templátu (houby). Sekvence byla provedena ze 13 µl eluátu z gelu, smíchaným s 1 µl primeru (4 µM) v Laboratoři sekvenace DNA, Viničná 7, Praha 2 při PřF UK Praha.

Mikrofotografie houby ze skupiny Basidiomycota byla pořízena fotoaparátem Olympus E-510 připojeným k mikroskopu Olympus BX 51.

3.5 Porovnávání otvorů, vzniklých predací a rozpouštěním CaCO₃

Vzhledem k podobnosti otvorů, vzniklých na závornatce *A. biplicata* v zakopaných krabičkách, a na mediteránních závornatkách, napadených dravým plžem r. *Poiretia*, byl založen laboratorní chov těchto dravců za účelem získání srovnávacího materiálu.

Tři jedinci r. *Poiretia*, dovezení z chorvatského ostrova Hvar na začátku června r. 2009 byli umístěni do plastových boxů z polypropylenu o rozměrech 13 x 13 x 6 cm, s filtračním papírem jako podložkou a kusem platanové kůry místo úkrytu. Boxy byly pravidelně vlhčeny a kontrolovány. Každý jedinec byl zásoben šesti živými závornatkami *A. biplicata*. Všechny boxy byly umístěny do klimaboxu se světelným režimem 18:6, denní teplotou 23 °C a noční teplotou 18 °C.

Po jednom týdnu byly schránky ulovených závornatek posbírány, usušeny a vyfotografovány pod binokulární lupou Olympus SZX 9 připojenou kamerou Olympus U-eye UI-1440-C. Poté bylo provedeno srovnání otvorů vzniklých predací s otvory, které se objevily na schránkách v zakopaných krabičkách.

3.6 Speciální ošetření lokalit

Při vykopávání na podzim roku 2006 byly krabičky na některých místech (dubohabřina Doutnáč, kulturní smrkový les Březí, bučina a suťový les u vrchu Věrovka) vyhrabány a poničeny divokými prasaty. Abych zabránila dalšímu ničení pokusu, pokladla jsem na všechny lokality na jaře roku 2007 a 2008 lidské vlasy. Ošetření lidskými vlasy běžně provádí při terénních pokusech rostlinní fyziologové a šlechtitelé (např. Výzkumný a šlechtitelský ústav ovocnářský Holovousy s.r.o.), svazky vlasů se umísťují okolo vepřínů (J. BOLEČKOVÁ, VÚŽV, v.v.i.; osobní sdělení 2008) a není neznámé ani zahrádkářům. Divoká prasata odpuzuje především lidský pach, vliv mají také krátké kousky vlasů, které se při kontaktu zapichují do jemné tkáně na rypáku. I přes aplikaci vlasů byly ztraceny čtvrté krabičky na

lokalitách dubohabřina Doutnáč a kulturní smrkový les Březí. Divoká prasata se neomezila na pouhé vykopání, krabičky na obou lokalitách zcela rozkousala a ulity nebyly dohledány.

3.7 Měření pH

Měření pH a výměnného vápníku bylo provedeno v Laboratoři environmentální geologie a geochemie při Institutu geologie AV ČR, v.v.i. dle metodiky uvedené v práci JUŘIČKOVÉ ET AL. (2008).

3.8 Statistické zpracování

Ke statistickému zpracování bylo použito pět datových souborů. Všechny soubory vstupovaly do mnohorozměrných analýz v prostředí programu Canoco for Windows 4.5 (TER BRAAK 1988). Tyto datové soubory se sestávaly z jednotlivých schránek (*samples* v terminologii programu) a jejich rozkladových charakteristik (*species* v terminologii programu). Čtyři datové soubory obsahovaly data z jednotlivých vyjmutí ulit (podzim 2006, jaro 2007, jaro 2008 a jaro 2009). Poslední datový soubor vznikl spojením všech dat odběrů (dále jen soubor 2006-2009).

Vysvětlující proměnné

Ve všech analýzách mne zajímaly tyto tři hlavní skupiny proměnných:

- čas (vyjádřený v počtu měsíců od zakopání, lineární proměnná)
- druhová příslušnost (devítistavová kategoriální proměnná)
- biotop (šestistavová kategoriální proměnná)

Druh a biotop musely být v programu CANOCO, používajícím fortranové jádro z programu DECORANA, kódovány jako soustavy devíti a šesti binárních proměnných.

Postup analýzy rozpadových charakteristik jednotlivých ulit v programu CANOCO

Předběžná analýza a výběr metody

U všech datových souborů byla na počátku provedena detrendovaná korespondenční analýza (DCA) pro zjištění délky gradientů hlavních os. Na délce gradientu závisí následné rozhodnutí, zda použít techniky lineární či unimodální.

Výsledné délky gradientů se pohybovaly mezi 2-4 Gleasony (viz tabulka č. 3, pouze 1. osa). Na základě doporučeného postupu (LEPŠ & ŠMILAUER 2003) bylo přikročeno k vynesení odpovědi jednotlivých druhů (rozpadových charakteristik) na hlavní osu (tzv. *species response curves*; data nezobrazena). Vizualizace odpovědi byla provedena pomocí lokální regrese (LOESS) s parametrem rozpětí $\alpha = 0,67$. Vzhledem k tomu, že ve všech datových souborech alespoň část rozpadových charakteristik vykazovala unimodální vztah k hlavní ose, byly nadále využity pouze unimodální techniky (kanonická korespondenční analýza, CCA).

Tabulka č. 3: celkový počet schránek; hodnota *total inertia*; délka gradientu 1. osy; % vysvětlené variability první ordinační osou (% vys.var) pro DCA všech použitých datových souborů.

datový soubor	počet schránek	tot. inertia	délka gradientu 1. osy	% vys.var.
podzim 2006	215	1,912	3,136	22,8
jaro 2007	206	1,859	3,049	17,6
jaro 2008	212	1,672	2,794	22,6
jaro 2009	122	1,473	2,877	25,5
2006-2009	755	1,567	2,981	22,7

Analýza čistého vlivu jednotlivých skupin vysvětlujících proměnných

Pro tuto analýzu byla použita kanonická korespondenční analýza (CCA). U všech datových souborů jsem zkoumala čistý vliv jednotlivých vysvětlujících proměnných (čas, biotopu a roku). U každé vysvětlující proměnné byly ostatní vždy použity jako kovariáta. Čas vystupoval v analýzách pouze u souboru 2006-2009.

Pro testování signifikance vlivu proměnných byl použit permutační test první osy a posléze všech os dohromady. Používala jsem standardní počet permutací 4999, přičemž permutace byly omezeny bloky vymezenými použitými kovariátami.

Analýza interakcí hlavních faktorů

Postup analýzy interakcí se v základních rysech nelišil od postupu při analýze hlavních vlivů jednotlivých vysvětlujících proměnných. Vliv interakcí byl zkoumán pouze u celkového datového souboru 2006-2009.

Vymezení kovariát při této analýze bylo odlišné: jako kovariátu jsem použila nejen třetí vysvětlující proměnnou, která nevstupovala do interakce, ale také hlavní efekt obou vysvětlujících proměnných, jež interagovaly. Bloky kovariát byly vymezeny pouze kovariátou, která nevstupovala do interakce. Např. při analýze interakce času a druhové

příslušnosti byly kovariátami čas, druhová příslušnost a biotop; bloky kovariát byly vymezeny pouze biotopem.

Dále se lišila analýza interakce druhu a biotopu, kde bylo pro velký počet vysvětlujících proměnných (nominálně 54, efektivně 40 kvůli kolinearitě) přikročeno k využití předchozího výběru proměnných (*forward selection*). Vliv jednotlivých členů byl testován jednotlivě v průběhu výběru. Z důvodu výpočetní náročnosti jsem snížila počet permutací na 499. Testován a vybírán byl vždy člen vysvětlující nejvíce variability, výběr byl ukončen ve chvíli, kdy již nezbyval žádný signifikantní člen.

Kontingenční tabulky byly vytvořeny v statistickém prostředí R (R DEVELOPMENT CORE TEAM 2007) pomocí skriptu operujícího funkcí *tapply*. Škála obarvení buněk v souladu s hodnotami byla vytvořena funkcí *Colour scale* z doplňkového balíčku *PopTools 2.6.9* (HOOD 2005) pro aplikaci MS Excel.

3.9 Modelové lokality

Pro studii rozkladu měkkých ulit bylo vybráno šest typů lesa, které reprezentují nejběžnější lesní typy České republiky. Liší se vegetačním pokryvem, vlhkostí, pH, obsahem vápníku (tabulka č. 4, str. 21) a půdním typem. Biotopová klasifikace lokalit byla provedena dle CHYTRÉHO ET AL. (2001), názvy rostlin jsou převzaty z KUBÁTA (2002), půdní typologie dle TOMÁŠKA (1995). Poloha lokalit je vyznačena na obr. 3, str. 21.

Bučina u vrchu Věrovka (49° 55' 15 "SŠ;13° 50' 58" VD; 430 m n.m.)

Acidofilní bučina u buližnickového vrchu Věrovka se nachází 3,2 km od vesničky Kublov. Stromovému patru dominují buky (*Fagus sylvatica* L.) s malou příměsí smrku pichlavého (*Picea abies* L.). Keřové patro chybí, bylinné je ochuzené. Přímo v místě zakopání krabiček se vyskytuje pouze sasanka hajní (*Anemone nemorosa* L.), kyčelnice devítelistá (*Dentaria enneaphyllos* L.) a semenáčky buku.

Lokalita se nachází na andezitovém podloží, pH hrabanky dosahuje 4,92. Krabičky byly zakopány mezi kořeny dvou vzrostlých buků. Hnědá půda je zde pokrytá asi 3 cm silnou vrstvou polorozložených až nerozložených bukových listů, ze spodní strany porostlých bílým myceliem.

Dubohabřina u vrchu Doutnáč (49° 57' 25" SŠ, 14° 09' 06" VD, 420 m n.m.)

Vrch Doutnáč se nachází přibližně 2 km od obce Bubovice v CHKO Český kras, v NPR Karlštejn. Je pokrytý dubohabřinou, ve stromovém patře se nachází duby (*Quercus* sp.) a habry (*Carpinus betulus* L.) s příměsí lípy srdčité (*Tilia cordata* Mill.). Keřové patro je tvořeno mladými lipami. Bylinnému patru dominuje hrachor jarní (*Lathyrus vernus* L.), sléz vonný (*Galium odoratum* L.), semenáčky dubu a habru. V okolním lese jsou patrné stopy po pařezinovém hospodářství, díky němuž habr mírně převažuje.

Tato lokalita leží na vápencovém podloží a má nejvyšší hodnotu pH ze všech studovaných lokalit: 7,22. Vyskytuje se zde hnědá půda, méně kompaktní než v bučině, a drobná. Krabičky byly zakopány v prohlubni nedaleko vrcholu Doutnáče (432,8 m n.m.).

V dubohabřině byly v zakopaných krabičkách s hrabankou nalezeny autochtonní druhy měkkýšů (*Cochlodina laminata* (Montagu, 1803), *Discus rotundatus* (O.F. Müller, 1774), *Trochulus hispidus* (L., 1758)). Domníváme se, že jejich schránky se do krabiček dostaly při zakládání pokusu.

Olšina Benešův luh (50° 02' 39" SŠ, 14° 02' 00" VD, 430 m n.m.)

Tato lokalita se nachází mezi obcemi Nižbor a Bratronice, asi 3 km jižně od Bratronice (CHKO Křivoklátsko). Pro umístění krabiček byl vybrán údolní olšový les, velmi světlý, téměř bez keřového patra. Ve stromovém patře se nachází vzrostlé olše lepkavé (*Alnus glutinosa* (L.) Gaertn.), keřové patro je zastoupeno ostružiníkem (*Rubus* spp.). V bylinném patře převažují ostřice (*Carex* spp.), sasanka hajní (*Anemone nemorosa* L.), mokřýš střídavolistý (*Chrysosplenium alternifolium* L.) a zběhovec plazivý (*Ajuga reptans* L.). Místy se vyskytuje upolín nejvyšší (*Trollius (europaeus) altissimus* Crantz). Díky umístění v pramenném kotli potoka Vůznice je lokalita trvale podmáčená a půda je zde kyselá (pH 4,3). Povrch nivní půdy pokrývá množství polorozložených ostřicových listů.

Na lokalitě se mimo jiné v hojném počtu autochtonně vyskytují druhy *Perpolita hammonis* a *Cochlicopa lubrica*. Dostaly se do všech čtyř vzorků, nikdy však do silonových sáčků s malými modelovými druhy. Tito plži byli částečně uzavřeni do krabiček s hrabankou při zakládání experimentu a částečně pronikli dovnitř sami.

Rašelinný brusnicový bor Radostínské rašeliniště (49° 39' 28" SŠ, 15° 53' 12" VD; 600 m n.m.)

Rašelinný brusnicový bor u Radostínského rašeliniště se nachází nedaleko obce Radostín (12 km severně od Žďáru nad Sázavou) v CHKO Žďárské vrchy. Krabičky byly

zakopány na okraji mělkého rašelinného bazénu, který vznikl po borkování rašeliny na přechodovém rašeliništi. V současnosti je těžba zastavena.

Bazén je zarostlý rašeliníkem (*Sphagnum* spp.), rosnatkou okrouhlolistou (*Drosera rotundifolia* L.) a suchopýrem (*Eriophorum* sp.). Břeh pokrývá rozvolněný smrkovo-borový les, v keřovém patře se objevují břízy (*Betula* sp.) a mladé smrky (*Picea abies* L.). Bylinné patro je tvořeno keříky borůvek (*Vaccinium myrtillus* L.) a v menší míře brusinek (*Vaccinium vitis-idaea* L.). Lokalita je trvale zavlhčená, s tmavou rašelinnou půdou. Rašelinný bor je nejkyselější z modelových lokalit, pH hrabanaky ležící na rašelinistní půdě dosahuje hodnoty pouze 3,52. Půda je značně prokořeněná borůvčím, v hrabance převládají nerozložené jehlice borovic a větévky borůvek.

Na porostech borůvčí se autochtonně vyskytuje populace ostroústky drsné (*Columella aspera*).

Kulturní smrkový les u obce Březí (50° 01' 02" SŠ, 14° 41' 59" VD, 400 m n.m.)

Kulturní smrkový les u obce Březí se nachází v plochem terénu na proterozoických břidlicích. Stromové patro téměř výhradně tvoří smrk pichlavý (*Picea abies* L.). V keřovém patře se ojediněle vyskytuje habr (*Carpinus betulus* L.), v bylinném brusnice borůvka (*Vaccinium myrtillus* L.), šťavel kyselý (*Oxalis acetosella* L.) a pstroček dvoulistý (*Maianthemum bifolium* (L.) F.W. Schmidt), v mechovém patře bělomých sivý (*Leucobryum glaucum* (Hedw.) Angstr.). Na této lokalitě pH dosahuje hodnot 5,39; půdním typem je podzolizovaná lesní půda. V opadance převládají nerozložené jehlice smrku a části kopečkovitých porostů bělomechu.

Suťový les u vrchu Věrovka (49 ° 55'15 "SŠ;13° 50'59" VD; 450 m n.m.)

Lokalita suťový les leží přibližně 200 m západně od bukového lesa, ve kterém byla umístěna další ze sad krabiček našeho experimentu (bučina). Stromové patro suťového lesa na úpatí Věrovky je druhově nejbohatší z lokalit zahrnutých v tomto experimentu. Rostou zde buky (*Fagus sylvatica* L.), lípy (*Tilia cordata* Mill.) a javor mléč (*Acer platanoides* L.). Javory hojně zmlazují. V bylinném patru se vyskytuje kaprad' samec (*Dryopteris filix-mas* (L.) Schott), pitulník žlutý (*Galeobdolon luteum* Huds.), svízel vonný (*Galium odoratum* L.), netýkavka nedůtklivá (*Impatiens noli-tangere* L.), bažanka vytrvalá (*Mercurialis perennis* L.) a kopřiva dvoudomá (*Urtica dioica* L.).

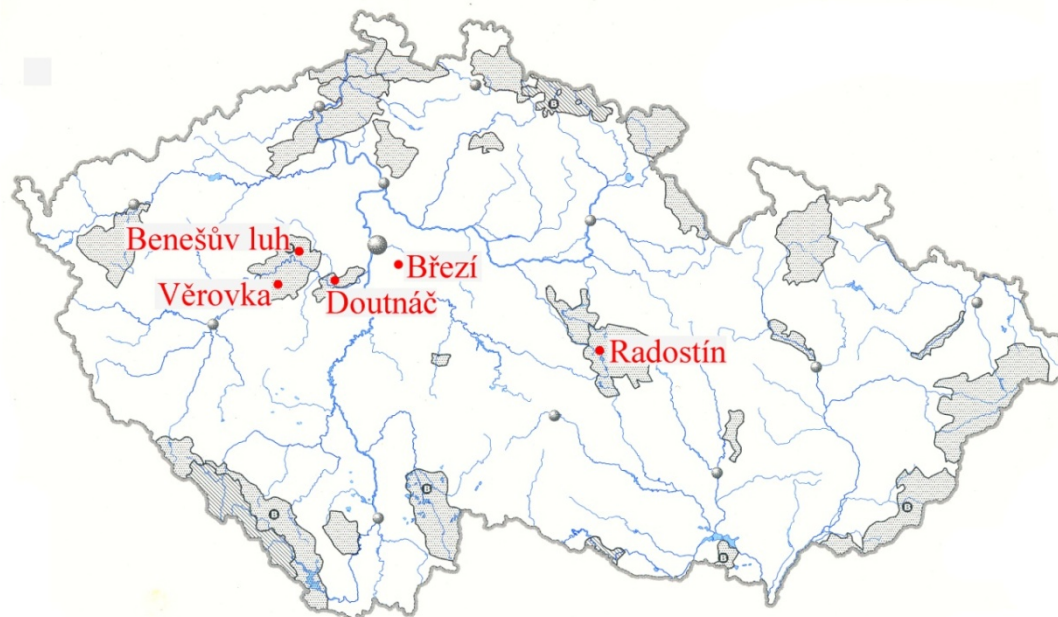
Podklad pro suťový les na Věrovce tvoří velké buližníkové balvany a půda má díky tomu vysoký obsah skeletu. Mezi balvany se drží vlhko, k trvalému zamokření půdy ale

nedochází. Hrabanka dosahuje hodnot pH 5,61. V opadance převládají lipové, bukové a javorové listy.

Tabulka č. 4: přehled hodnot pH, celkového Ca a Mg a dostupného Ca a Mg na zkoumaných lokalitách. Hodnoty Ca a Mg jsou udávány v mg/g vysušeného vzorku.

lokality	pH	cel. Ca (mg)	dost. Ca (mg)	cel. Mg (mg)	dost. Mg (mg)
bučina *	4,92	-	-	-	-
dubohabřina	7,22	209,8	10,45	9,501	0,47
kulturní smrčina	5,39	82,41	4,03	5,822	0,28
olšina	4,3	73,58	3,65	11,31	0,56
rašelinný bor	3,52	27,39	1,35	3,737	0,19
suťový les	5,61	50,92	2,54	4,305	0,22

* Vzhledem k současným technickým problémům v Laboratoři environmentální geologie a geochemie budou chybějící data doplněna později.



Obr. 3: mapa umístění lokalit, na kterých probíhá studium rozkladu měkkýších ulit.

3.10 Modelové druhy

Pro studii rozkladu ulit v lesních ekosystémech bylo vybráno devět modelových středoevropských druhů plžů. Tyto druhy se liší velikostí, tvarem schránky a její povrchovou skulpturací. Nomenklatura byla použita dle JUŘIČKOVÉ ET AL. (2001).

Použité schránky pocházely z mnoha různých lokalit. K založení experimentu bylo třeba najednou 180 kusů prázdných schránek od každého z devíti druhů. Sebrat takové množství schránek z jediné lokality je u mnoha druhů nemožné (především u *I. isognomostomos*, *A. arbustorum* a *V. pulchella*), proto byly využity veškeré dostupné prázdné schránky.

Síměnka nejmenší, *Carychium minimum* O.F. Müller, 1774; čeleď Carychiidae

Síměnka dorůstá velmi drobných rozměrů (1,6-2,2 mm délky a 0,9-1,1 mm v průměru (KERNEY ET AL. 1983)). Její schránka je vejčité kuželovitého tvaru s mírně se zužujícím posledním závitem. Počet závitů u dospělých jedinců je přibližně čtyři a půl. Pro druh je charakteristické obústí ve vnější části s centrální, ve vnitřní s kolumelární a parietální deskou. Kolumelární i parietální deska prochází po vnějším povrchu cívky hluboko do nitra ulity a spolu tvoří při pohledu zleva útvar podobný písmenu S. Píštěl je dokonale uzavřená. Schránka je křehká a tenkostěnná, za čerstva průsvitná, po smrti živočicha často mléčně zakalená a neprůhledná. Síměnky mají jediný pár krátkých kónických tykadélek a oči leží na jejich zadní bázi (LOŽEK 1956).

Síměnka nejmenší se vyskytuje na vlhkých místech v listové opadance, s oblibou obývá bažiny, měkké luhy, vlhké lesy i louky (ČEJKA ET AL. 2007; JUŘIČKOVÁ ET AL. 2006; MARTIN & SOMMER 2004B). Je to eurosibiřský druh (KERNEY ET AL. 1983).



Obr. 4: vlevo síměnka nejmenší (*Carychium minimum*), zvětšeno 10x. Vpravo oblovka hladká (*Cochlicopa lubrica*), zvětšeno 8x.

Oblovka hladká, *Cochlicopa lubrica* (O.F. Müller, 1774), čeleď Cochlicopidae

Oblovky mají vřetenovitou až kónickou protaženou schránku délky 5-7,5 mm a šířky 2,4-2,9 mm (KERNEY ET AL. 1983). Dospělí jedinci dosahují velikosti pěti a půl až šesti závitů. Obústí je mírně zesílené, bez zubů. Povrch schránky je výrazně sklovitě lesklý a ulity živých jedinců jsou průhledné, červenohnědé až rohovité. Prázdné schránky průhlednost pozbývají, jsou mléčně zakalené až neprůhledně bílé. Píštěl chybí (LOŽEK 1956).

Oblovka hladká obývá středně vlhká místa různých typů: bažiny, lužní lesy, nivy, prameniště (HORSÁK & HÁJEK 2003) i suché louky (STOLL ET AL. 2009). Holoarktický druh (KERNEY ET AL. 1983). Se zvyšujícím se obsahem vápníku v půdě se frekvence jejího výskytu zvyšuje (ONDINA ET AL. 1998, ONDINA ET AL. 2004).

Oblovky jsou schopné samooplození a zdá se, že tento způsob převažuje nad nepříbuzenským křížením (STOLL ET AL. 2009; ARMBRUSTER & SCHLEGEL 1994). Dospívají ve věku 22 měsíců a dospělci žijí déle než jeden rok (UMIŇSKÝ & FOCHT 1979).

Ostroústka drsná, *Columella aspera* Waldén, 1966; čeleď Vertiginidae

Rod *Columella* dorůstá velmi malých rozměrů (2-2,5 mm délky a 1,3-1,4 mm šířky). Ulita je kuželovitě válcovitá s tupým zaobleným vrcholem. Na rozdíl od ostatních zástupců tohoto rodu (*C. edentula*, *C. columella*) je *C. aspera* spíše kratší vůči dosahované délce (KERNEY ET AL. 1983) a díky tomu se jeví širší (HLAVÁČ & HORSÁK 2001). Dospělci dosahují šesti závitů, poslední se nerozšiřuje. Stěna schránky je průsvitná, tmavě zbarvená. Povrch je pravidelně jemně rýhovaný a matný.

Ostroústka drsná obývá pro měkkýše nezvyklé habitaty: borové a březové lesy, kyselé louky, ostřicové a borůvkové porosty na rašeliništích a vřesovištích (HLAVÁČ & HORSÁK 2001; MÜLLER ET AL. 2005; osobní pozorování). Vystupuje i do hor. Preferuje oligotrofní půdy s nižším obsahem vápníku a nižším pH (ONDINA ET AL. 1998, ONDINA ET AL. 2004). Rozšíření ostroústky je západoevropské (HLAVÁČ & HORSÁK 2001) a Česká republika se nachází na východním okraji jejího areálu.



Obr. 5: vlevo ostroústka drsná (*Columella aspera*), zvětšeno 10x. Vpravo údolníček drobný (*Vallonia pulchella*), zvětšeno 8x.

Údolníček drobný, *Vallonia pulchella* (O.F. Müller, 1774), čeleď Valloniidae

Schránka údolníčka drobného má diskovitý tvar a dosahuje šíře 2-2,5 mm při výšce 0,9-1,6 mm. Dospělci mají tři a čtvrt závitů, vinutí je velmi pravidelné a závity se postupně rozšiřují, takže celkový dojem je okrouhlý (KERNEY ET AL. 1983). Obústí je výrazně zesílené a mírně vytažené ven. Píštěl údolníčků je široce otevřená. Stěna schránky je u živých jedinců průsvitná s velmi jemným rýhováním, lesklá a často čirá nebo jemně rohově zbarvená. Prázdné schránky bývají perlově bílé.

Údolníčci obývají především otevřená stanoviště na podloží bohatém vápníkem (výrazně kalcikolní druh – HORSÁK 2006), především luční biotopy (MARTIN & SOMMER 2004B). Nevyskytují se v lesích. Holoarktický druh (KERNEY ET AL. 1983).

Blyštivka rýhovaná, *Perpolita hammonis* (Ström, 1765), čeleď Zonitidae

Blyštivka rýhovaná má stlačeně okrouhlou ulitu šíře 3,5-4,2 mm (KERNEY ET AL. 1983). Výška schránky se pohybuje v rozmezí 1-2,3 mm. Kotouč je nízký, obústí není rozšířené a díky tomu je křehké a snadno se olamuje. Píštěl je široce otevřená. Stěna ulity je průhledná, čirá až světle hnědá. Její povrch je vysoce lesklý a výrazně radiálně vroubkovaný.

Blyštivky obývají téměř jakýkoliv typ lesa, ve velkých množstvích se vyskytují v olšinách, bučinách a prameništích (HORSÁK & HÁJEK 2003). Dokážou osídlit místa s nízkým pH pro ostatní druhy měkkýšů nepříznivá (WÄREBORN 1969, MILLAR & WAITE 1999, MARTIN & SOMMER 2004A, HORSÁK 2006). Některé studie (ONDINA ET AL. 2004, KAPPES 2005) ukázaly nezávislost výskytu blyštivky na hodnotě pH, obsahu vápníku v půdě či

přítomnosti rozkládajícího se dřeva. Výskyt tohoto druhu však může být výrazně omezován predátory (*Aegopinella nitidula*, MORDAN 1977). Palearktický druh (KERNEY ET AL. 1983, LOŽEK 1956).



Obr. 6: blyštivka rýhovaná (*Perpolita hammonis*), zvětšeno 10x.

Závornatka obecná, *Alinda biplicata* (Montagu, 1803), čeleď Clausiliidae

Schránka naší nejběžnější závornatky je výrazně protažená, vřetenovitá a zašpičatělá, délky 16-18 mm a šířky 3,8-4 mm (KERNEY ET AL. 1983). Ozubení je tvořeno horní, spirální a dolní deskou. Obústí je silně ztlustlé, mírně vytočené ven, s výrazným járkem. Píštěl má závornatka zcela uzavřenou, povrch silně žebrovaný a vrcholy žeber mohou být bělavé.

Ovoviviparní druh (vlastní pozorování). Rozmnožuje se nejvýše jednou ročně (KAPPES ET AL. 2009). Tento druh nejčastěji obývá stinná místa pod kmeny a kameny nebo se vyskytuje v zídkách a skalínách. Středoevropský druh (KERNEY ET AL. 1983).



Obr. 7: závornatka obecná (*Alinda biplicata*).

Suchomilka obecná, *Xerolenta obvia* (Menke, 1828), čeleď Hygromiidae

Suchomilka má stejně jako blyštivka velmi plochou ulitu, vrchol nevyčínívá nad plochu povrchu schránky. Dospělci mají pět až šest závitů (šířka ulity 14-20 mm, výška 7-10 mm) a netvoří zesílené obústí, pouze nevýrazný návalek. Velmi široká píštěl zabírá čtvrtinu celkové šíře ulity (KERNEY ET AL. 1983, LOŽEK 1956). Stěna schránky je masivní a neprůhledná, světle zbarvená s různě výraznými tmavými pruhy. Vyskytuje se výrazný barevný polymorfismus od ulit téměř bílých bez pruhů až ke schránkám tmavohnědým (obr. 8). Povrch je velmi jemně pravidelně rýhovaný, lesklý.

Suchomilky se vyskytují na exponovaných stanovištích stepního charakteru a díky aestivaci v hojném počtu na vegetaci jsou nápadné (JENÍK 1983). Jihovýchodně evropský druh (KERNEY ET AL. 1983).

Zvláštností suchomilek je jejich životní cyklus: mláďata se líhnou buď na podzim, po přezimování na jaře začínají urychleně růst a dospívají v červenci; anebo se líhnou na jaře dalšího roku po přezimování a dospívají okolo dubna (LAZARIDOU & CHATZIOANNOU 2005). Dospělci umírají po naklazení vajíček v říjnu, někteří ve stáří jednoho roku a jiní až po dvou letech.

Tento druh je parazitologicky významný, funguje jako první mezihostitel některých druhů hlístic (GEORGIEV ET AL. 2005) a motolic (např. *Dicrocoelium dendriticum* (Rudolphi, 1819)). Slizové koule s cercáriemi ze sebe plži vypuzují v květnu a červnu, k nákaze dochází pohlcením vajíček parazita společně s trusem ovcí (SCHUSTER 1993).



Obr. 8: barevný polymorfismus suchomilky obecné (*Xerolenta obvia*). Všichni jedinci pochází ze stejné lokality (navážka slámy a plev poblíž Komárkovy lesostepi, CHKO Český kras).

Plamatka lesní, *Arianta arbustorum* (Linnaeus, 1758), čeleď Helicidae

Plamatky se vyznačují kulovitou ulitou s mělkým švem, v dospělosti dosahují pěti až šesti závitů a celkové velikosti 10-22×14-28 mm (KERNEY ET AL. 1983). Obústí mají výrazně zesílené, bělavé a hladké. Píštěl je v dospělosti dokonale zakryta (LOŽEK 1956). Stěna schránky je neprůhledná, u mladých jedinců průsvitná. Plamatky dosahují dospělosti mezi dvěma až třemi lety života (BAUR & RABOUD 1988) a dožívají se běžně pěti let.

Tento druh je barevně polymorfní a vyskytuje se množství plynulých barevných přechodů (COOK & KING 1966, PARKIN 1973). Naše nejběžnější varianta se vyznačuje tmavým periostrakem se světlým žiháním a tmavším středovým pruhem. Vápenaté vrstvy jsou často zabarvené do hnědomodra s typickým světlým žiháním. Středový pruh může chybět nebo být světlejší než okolí, žihání často plynule přechází do skvrnek, které mohou

splyvat do síťovité struktury. Tělo je zbarveno tmavě. Vyskytují se i slámově žluté formy se světlým tělem a žlutavou nohou. Objevují se ve všech populacích, častěji ve vyšších nadmořských výškách, na alpských loukách. Jedinci z vysokohorských populací dorůstají menších rozměrů (BAUR & RABOUD 1988). Jednotlivé morfy se mezi sebou liší chováním: světlé morfy se během dne méně zahřívají, nehrozí jim nebezpečí přehřátí a mohou být déle aktivní (BURLA & GOSTELI 1993). Navíc jsou aktivnější i v noci při vyšší vlhkosti vzduchu (ABDEL-REHIM 1983). Bylo popsáno velké množství fenotypů a jsou známy vztahy mezi geny, které řídí jednotlivé části fenotypového projevu (COOK & KING 1966).

Tento zástupce čeledi hlemýžďovitých dokáže obývat různé typy prostředí: louky i lesy (v lesích se vyskytují převážně tmavé morfy (PARKIN 1973)), vystupuje i do vysokých nadmořských výšek. Západo- a středoevropský druh (KERNEY ET AL. 1983).



Obr. 9: barevný polymorfismus schránek a živý jedinec plamatky lesní (*Arianta arbustorum*) z podhorské populace (610 m n.m.).

Zuboústka trojzubá, *Isognomostoma isognomostomos* (Schröter, 1784), čeleď Helicidae

Menší než předchozí druh, stlačeně kulovitěho tvaru s jemně zrnitým povrchem (KERNEY ET AL. 1983; LOŽEK 1956). Kužel nízký, vrchol nevýrazný, v dospělosti pět klenutých závitů. Výška ulity okolo 6 mm, šíře 9-10 mm. Obústí je výrazně zesílené, z vnějšku ostré. Ústí tvaru trojúhelníku s výrazně rozšířeným obústím se dvěma tupými zoubky a návalkem patrovým. Schránka zuboústek je neprůhledná, světle až tmavě hnědá, periostrakum s dlouhými vláskovitými výstupky. Dosud není přesně známo, proč mají někteří plži včetně tohoto druhu chlupaté periostrakum (cf. PFENNINGER ET AL. 2005).

Zuboústka trojzubá je druhem suťových lesů pahorkatin a hor (300-1700 m n.m.). Vyžaduje spadané dřevo jako úkryt (KAPPES ET AL. 2009). Alpský a karpatský prvek (KERNEY ET AL. 1983).

Rozmnožuje se nepříbuzenským křížením spíše než samooplozením (VAN RIEL ET AL. 2001).

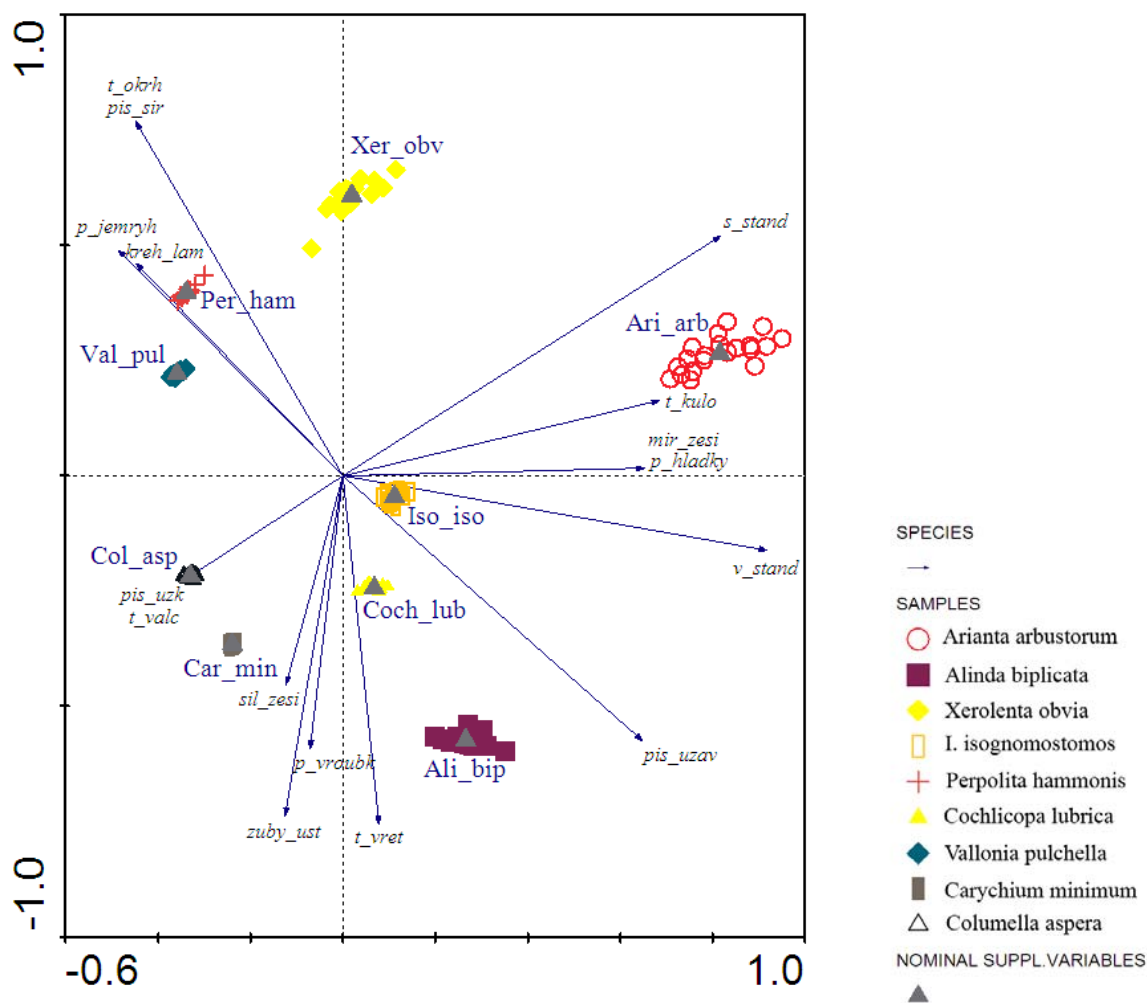


Obr. 10: zuboústka trojzubá (*Isognomostoma isognomostomos*) z píštělové strany. Vpravo detail vláskovitého periostraka (zvětšeno 12,5x).

Modelové druhy byly podle rozměrového kritéria rozděleny do dvou kategorií. Malé modelové druhy (*C. minimum*, *C. lubrica*, *C. aspera*, *V. pulchella* a *P. hammonis*) mají největší rozměr schránky pod 6 mm, velké modelové druhy (*A. arbustorum*, *A. biplicata*, *I. isognomostomos* a *X. obvia*) mají nejmenší rozměr schránky nad 6 mm.

Schránky modelových druhů jsou charakterizovány 16 znaky pěti kategorií: **výška a šířka ulity**, její **tvar** (čtyři typy: kulovitý, okrouhlý, vřetenovitý a válcovitý), **typ obústí** (čtyři typy: křehké lámavé, mírně zesílené, silně zesílené a přítomnost zubů v ústí), **stav píštěle** (tři typy: uzavřená, úzká a široká) a **povrch schránky** (tři typy: hladký, jemně rýhovaný a vroubkovaný povrch).

Vzhledem ke skutečnosti, že experiment probíhal na devíti druzích, popisovaných 16 charakteristikami, zpracovala jsem tyto charakteristiky analýzou hlavních komponent (PCA). Z analýzy byly získány souřadnice centroidů jednotlivých druhů, které sumarizují rozdíly ve vlastnostech ulit jednotlivých druhů (obr. 11). Z těchto souřadnic byla vytvořena nová proměnná, jež byla využita pro interpretaci výsledků následných analýz a jejich zpětné propojení s vlastnostmi ulit.



Obr. 11: PCA analýza tvarových a velikostních charakteristik modelových druhů plžů. 1. a 2. osa vysvětlují 43,3 %, resp. 23,7 % celkové variability. Zkratky použité pro popis tvaru schráněk, jejich obústí a povrch jsou shrnuty v tabulce č. 5.

Tabulka č. 5: PCA analýza, korelační koeficienty jednotlivých charakteristik schráněk pro první dvě osy.

charakteristika schránky	zkratka charakteristiky	1. osa	2. osa
standardizovaná výška	v_stand	0.9172	-0.1618
standardizovaná šířka	s_stand	0.8184	0.5211
kulovitý tvar	t_kulo	0.6861	0.1632
okrouhlý tvar	t_okrh	-0.4488	0.7688
vřetenovitý tvar	t_vret	0.0773	-0.7561
válcovitý tvar	t_valc	-0.3410	-0.2251
zuby v ústí	zuby_usti	-0.1254	-0.7380
křehké lámavé obústí	kreh_lam	-0.4476	0.4609
mírně zesílené obústí	mir_zesi	0.6534	0.0163
silně zesílené obústí	sil_zesi	-0.1232	-0.4528
uzavřená píštěl	pis_uzav	0.6485	-0.5755
úzká píštěl	pis_uzka	-0.3410	-0.2251
široká píštěl	pis_sir	-0.4488	0.7688
hladký povrch	p_hladky	0.6534	0.0163
jemně rýhovaný povrch	p_jemryh	-0.4867	0.4907
vroubkovaný povrch	p_vroubk	-0.0710	-0.5921

4. VÝSLEDKY

4.1 Základní typy poškození

V prostředí středoevropských lesů se na schránkách objevuje šest základních typů změn: odlupování periostraka, změny barvy, mléčné zakalení stěny schránky, rozpouštění vápenatých částí ulit, fragmentace a porostení myceliem.

4.1.1 Odlupování periostraka

Periostrakum je tenká organická vrstva, pokrývající zvnějšku ulitu (CHECA 2000, WATABE 1988), která při rozkladu praská, odděluje se od vápenatých vrstev schránky a odlupuje se ve vločkách různé velikosti (obr. 12).



Obr. 12: vlevo schránka plamatky lesní s odloupnutým periostrakem (bledší středová část); uprostřed vločka odloupnutého periostraka; vpravo naprasklé, dosud nesloupnuté periostrakum.

Odlupování periostraka bylo zaznamenáno především u velkých modelových druhů (*Arianta arbustorum*, *Isognomostoma isognomostomos*, *Alinda biplicata*), a v menší míře u druhů *Carychium minimum*, *Cochlicopa lubrica* a *Vallonia pulchella*. U malých modelových druhů a suchomilky *Xerolenta obvia* je odlupování periostraka výjimečný fenomén (obr. 13).



Obr. 13: atypické odlupování periostraka zaznamenané na malých modelových druhích – *C. lubrica* a *V. pulchella*. Zvětšeno 6,3x a 8x.

Narušení a odloupení periostraka je úvodním stádiem koroze ulit. Dochází při něm k odhalení spodních vápenatých vrstev, které se posléze začínají rozpouštět. Odloupená místa se vyznačují světlou barvou a zachovalou strukturou vápenatého povrchu.

4.1.2 Změny barvy

Dochází ke dvěma základním typům změn barevnosti ulity: původní pigment bledne a vzor (je-li přítomen) se stává nezřetelným (obr. 14). Ke ztrátě původního zbarvení dochází hlavně u druhů *A. arbustorum*, *A. biplicata* a *X. obvia*, kde je blednutí první známkou počínajícího rozkladu.



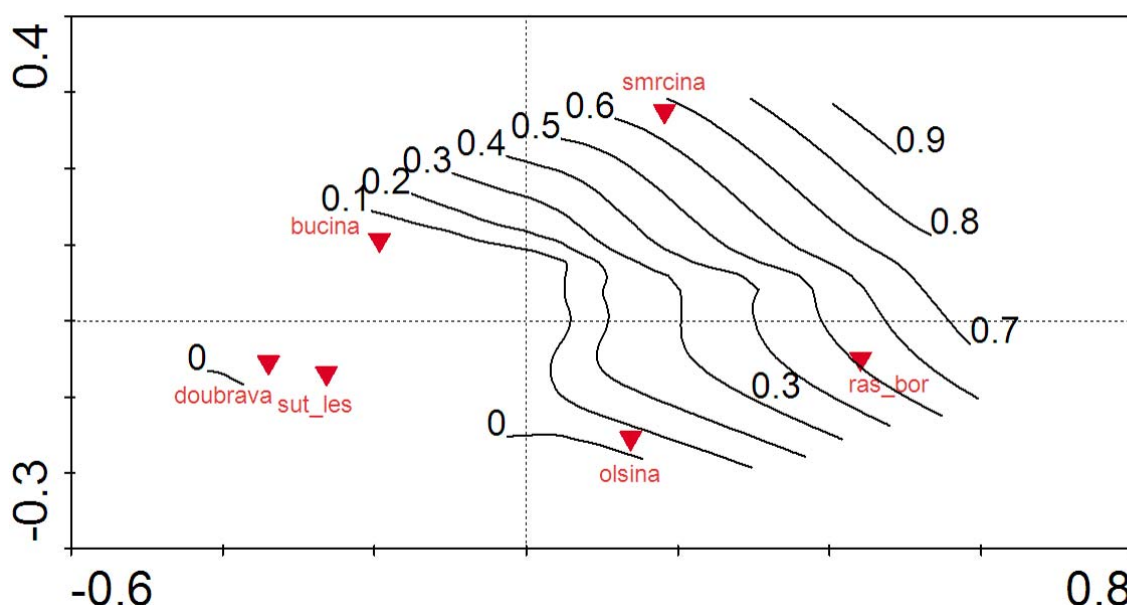
Obr. 14: ztráta barvy. Zleva: čerstvá schránka *A. arbustorum*, čerstvá schránka *X. obvia*, vybledlá schránka *A. biplicata* (světlá skvrna v horní části); vybledlá schránka *I. isognomostomos* a zesvětlené části schránky *X. obvia*.

Mimo odbarvení se objevuje umělé obarvení schránek, nejdříve na místech, kde došlo k rozpouštění vnitřních vápenatých vrstev schránky (obr. 15), v pozdějších stádiích koroze i na dalších místech. Obarvení kolísá barvou od jasně oranžové až po černou a většinou se vyskytuje na několika málo místech ulity. Málokdy dochází k obarvení větší plochy schránky (např. na tři roky staré ulitě suchomilky *X. obvia* z bučiny, obr. 15).

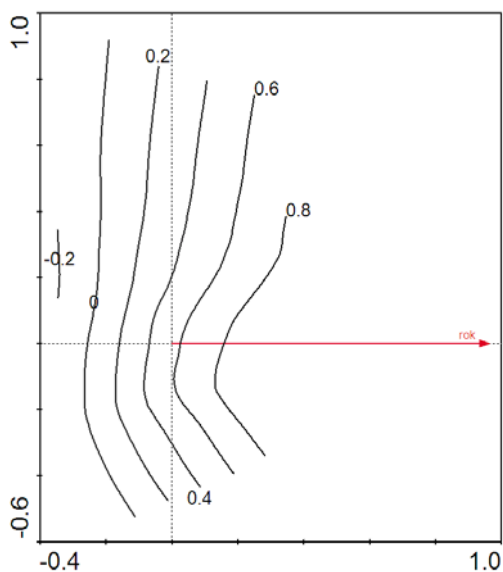


Obr. 15: různé způsoby obarvení. Zleva: oranžové obarvení v místech rozpouštění vápenatých vrstev; oranžové plošné zabarvení; atypické tmavé zabarvení. Všechny tři obrázky *X. obvia*.

Výrazné zabarvení stěny schránek je typické především pro kulturní smrkový les a rašelinný bor (obr. 16), v nižší intenzitě zasahuje schránky na všech zkoumaných lokalitách.



Obr. 16: Lokální regrese oranžového zabarvení na prvních dvou kanonických osách CCA analýzy (viz obr. 38), datový soubor podzim 2006 – jaro 2009, vysvětlující proměnná biotop, kovariáty druh a rok, $n = 755$; $\alpha = 0,67$; reziduální střední chyba (RSE) = 0,025, $R^2 = 0,201$. Červené trojúhelníčky označují lokality.



Obr. 17: Lokální regrese tmavého zabarvení na prvních dvou kanonických osách CCA analýzy (viz obr. 40), datový soubor 2006-2009, vysvětlující proměnná čas, kovariáty druh a rok, $n = 755$; $\alpha = 0,67$; reziduální střední chyba (RSE) = 0,4717; $R^2 = 0,311$.

Tmavé zabarvení schránek se objevuje především v pozdních fázích koroze (viz obr. 17), oranžové zabarvení postihuje schránky již v počátečních fázích rozpadu.

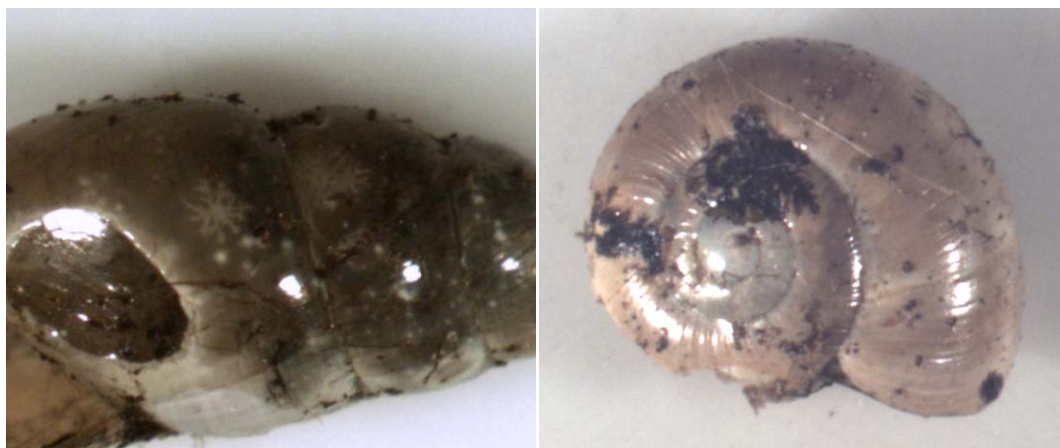
4.1.3 Zakalení stěny schránky

Tento typ poškození se objevuje výhradně u malých modelových druhů, které mají v čerstvém stavu průhlednou stěnu ulity. Nejprve dochází k bodovému zakalení, které se rozšiřuje do skvrnek, až zneprůhlední celá schránka (obr. 18). V místech, která byla zakalením postižena nejdříve, dochází k rozpouštění vápenatých částí schránky a tvorbě okének.



Obr. 18: zakalení stěny schránky. Zleva: čerstvá ulita, bodové zakalení, skvrnkové zakalení a celoulitové zakalení; na příkladech schránek *P. hammonis* a *C. lubrica*. Zvětšeno 6,3x.

Dalším typem změn, které jsou provizorně řazeny do této kategorie, je výskyt bílých a černých laločnatých skvrn (obr. 19).



Obr. 19: bílá laločnatá skvrna (*C. lubrica*) a černá laločnatá skvrna (*P. hammonis*). Zvětšeno 10x a 8x.

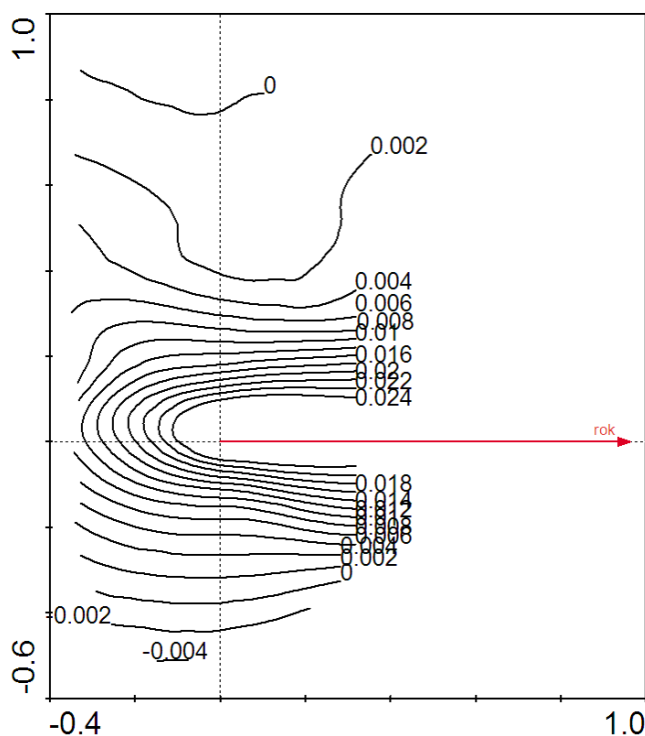
4.1.4 Rozpouštění vápenatých částí ulit

K rozpouštění vápenatých částí ulit dochází ve všech zkoumaných typech biotopů u všech modelových druhů. Má několik odlišných typů projevu: vznik dolíků, tvorba otvorů a objevení se otvorů pokrytých periostrakem (označovaných jako okénka).



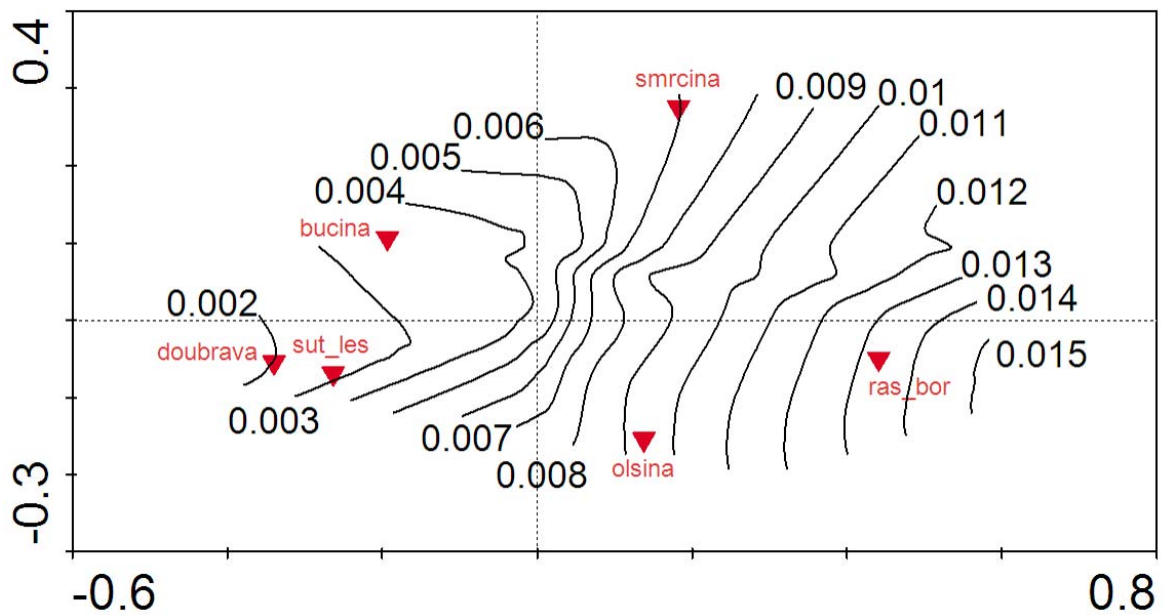
Obr. 20: rozpouštění vápenatých vrstev. Zleva: dolíky (*A. arbustorum*), plošně rozsáhlé dolíky (*X. obvia*) a tvorba otvorů (*I. isognomostomos*).

Dolíky jsou počáteční fází koroze. Tvoří se v místech narušení periostraka, často na vrcholech schránky, kde se periostrakum odřelo již za života jedince. Vnitřní povrch dolíků je hladký, někdy jsou patrné barevně odlišné vápenaté vrstvičky schránky, proutné rozpouštěním.



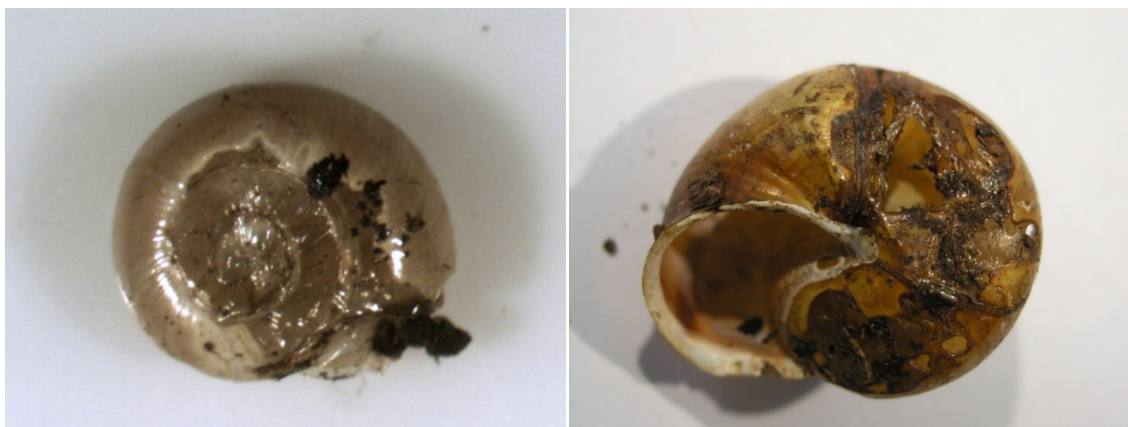
Obr. 21: Lokální regrese plochy dolíků na prvních dvou kanonických osách CCA analýzy (viz obr. 40), datový soubor 2006-2009, vysvětlující proměnná čas, kovariáty druh a rok, $n = 755$; $\alpha = 0,67$; reziduální střední chyba (RSE) = 0,0330; $R^2 = 0,136$.

Dolíky se prohlubují do otvorů skrz celou tloušťku schránky a na dosud neporušených částech ulity se tvoří dolíky nové. Množství dolíků na schránce je proto v čase stabilní (obr. 21). Tento typ poškození (dolíky a následná tvorba otvorů; obr. 20) vzniká vlivem nízkého pH v okolí schránky (obr. 22). Otvory ve schránkách mohou vznikat také po útoku predátorů.



Obr. 22: Lokální regrese plochy otvorů na prvních dvou kanonických osách CCA analýzy (viz obr. 38), datový soubor podzim 2006 – jaro 2009. Vysvětlující proměnná biotop, kovariáty druh a rok, $n = 755$; $\alpha = 0,67$; reziduální střední chyba (RSE) = 0,0112, $R^2 = 0,057$. Červené trojúhelníčky označují lokality.

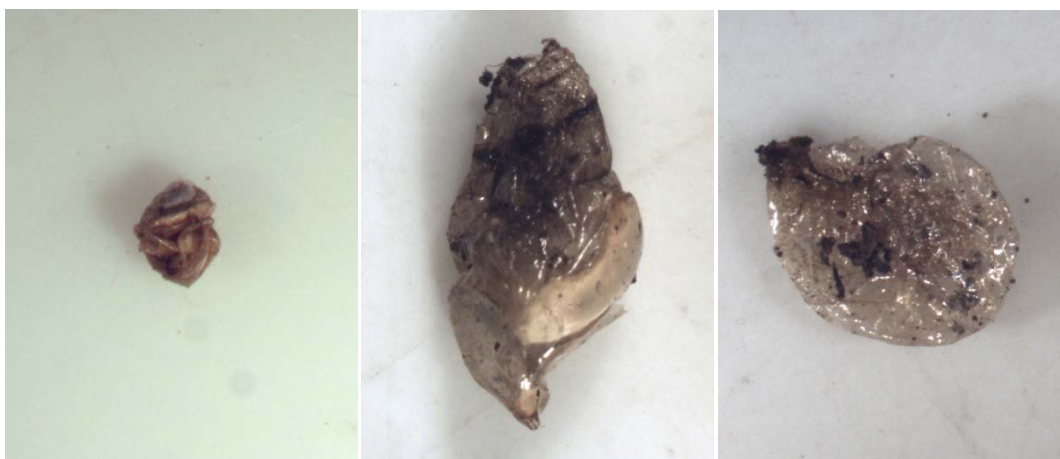
Mimo tvorbu otvorů byla zaznamenána (hlavně u malých modelových druhů, řídce u plamatky *A. arbustorum*) tvorba otvorů se zachovaným periostrakem, tzv. okének. Pojem byl nově zaveden pro účely této práce. Okénka vznikají opačným postupem rozkladu než otvory. Dochází k rozpouštění vápenatých vrstev, zatímco periostrakum zůstává nedotčené. Důsledkem je vznik okének, otvorů překrytých tenkou vrstvou průhledného periostraka (obr. 23).



Obr. 23: tvorba okének – běžně na malých druzích (*P. hammonis*, zvětšeno 6,3x) a atypicky na plamatce *A. arbustorum*. Poškození velké ulity je kombinováno s tmavým obarvením.

Rozpouštěním vápenatých vrstev bez narušení periostraka může dojít k rozpouštění veškerého uhličitanu vápenatého a zbude samotné periostrakum. Dochází k tomu u některých

malých modelových druhů (*C. aspera*, *P. hammonis* a *C. lubrica*). Periostrakum, nekryjící vápenaté vrstvy, se deformuje. Může nastat i částečná deformace (obr. 24).



Obr. 24: deformace. Zleva *C. aspera* (zvětšeno 6,3x), *C. lubrica* (částečná deformace, zvětšeno 8x) a *P. hammonis* (zvětšeno 8x).

4.1.5 Fragmentace

Fragmentace ulit je mechanické poškození. Vyznačuje se ostrými okraji lomů, čímž se odlišuje od okraje otvorů, vzniklých rozpuštěním CaCO_3 . Tyto otvory jsou po svém obvodu oblé, se zbytkem volného periostraka.



Obr. 25: fragmentace schránky plamatky *A. arbustorum*.

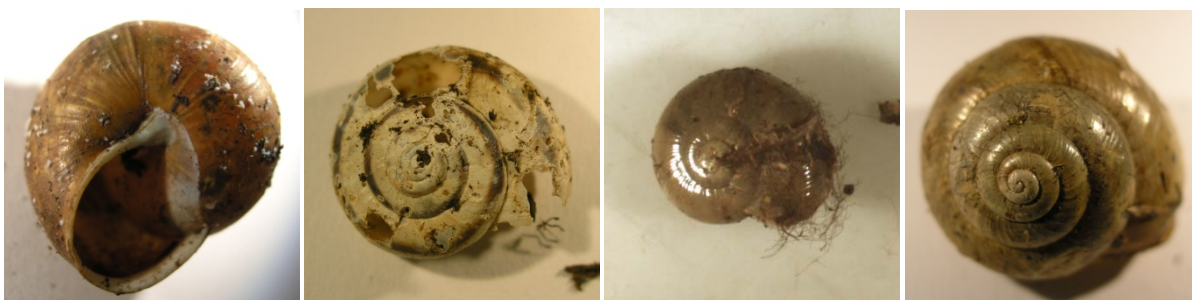
Rozlišujeme pět typů fragmentace: ulita může být rozlomena na několik stejně velkých úlomků (obr. 25). Dále mohou být ulomeny extremity schránky, vrchol a obústí. Olamuje se obústí křehké i silně rozšířené, jako je tomu u závornatky *A. biplicata* z obr. 26. Ze schránek může vzniknout velký či malý fragment.



Obr. 26: olamování extremít schránek – obústí a vrcholu (krajní obrázky); mechanické proražení stěny schránky (uprostřed). Všechny obrázky *A. biplicata*.

4.1.6 Porostení myceliem

Posledním rozeznávaným typem poškození je porostení prázdných schránek myceliem. Rozlišujeme pět morfotypů mycelia: uzlíkovité bílé, černé kyjovité, černé nitkovité, hnědé nitkovité a intraperiostrakální šedé (obr. 27). Tyto kategorie jsou morfologické.



Obr. 27: různé typy mycelia. Zleva: bílé uzlíkovité mycelium; černé kyjovité; černé nitkovité s přímýšením tenkého hnědého a intraperiostrakální šedé mycelium.

Přímou PCR amplifikací a následnou sekvenací byly zjištěn výskyt dvou taxonů hub: druhu *Arthroderma insingulare* Padhye et Carmichael 1972 (Ascomycota: Arthrodermataceae) a blíže neurčeného zástupce rodu *Geomyces* Traaen 1914 (Ascomycota: Myxotrichaceae).

Tenké černé mycelium je směs dvou typů hyf (viz obr. 28). Hyfy s přezkami patří houbě stopkovýtrusé (Basidiomycota), širší hyfy s tlustší buněčnou stěnou na povrchu jemně bradavičnatou náleží pravděpodobně houbě vřeckovýtrusé (Ascomycota).



Obr. 28: hyfy dvou neurčených druhů hub kolonizujících povrch ulity, makroskopický projev: tenké černé mycelium. Fotografie O. Koukol.

4.2 Menšinové (pozdní) typy poškození

Na schránkách se mimo výše uvedených šesti základních typů poškození vyskytují navíc některé další změny. Nejsou však časté a objevují se až po delší době strávené v hrabance (minimálně tři roky). Jsou to ztráta povrchového lesku schránky a tvorba tmavé slimáčkovité stopy.

4.2.1 Ztráta lesku

Schránky ponechané delší dobu v korozivním prostředí ztrácejí povrchový lesk. Děje se tak narušováním periostraka, svrchních vrstev ostraka (vnitřních vápenatých vrstev schránky) a blednutím obnaženého povrchu. Ztráta lesku je jednou z hlavních příčin vizuálního hodnocení schránek coby starých a ovětralých (MENEZ 2002).

4.2.2 Tmavá slimáčkovitá stopa

Na schránkách velkých modelových druhů, uložených po čtyři roky v rašelinném boru se roztroušeně vyskytuje drobná stopa, připomínající stopu po plazení slimáčka (obr. 29).

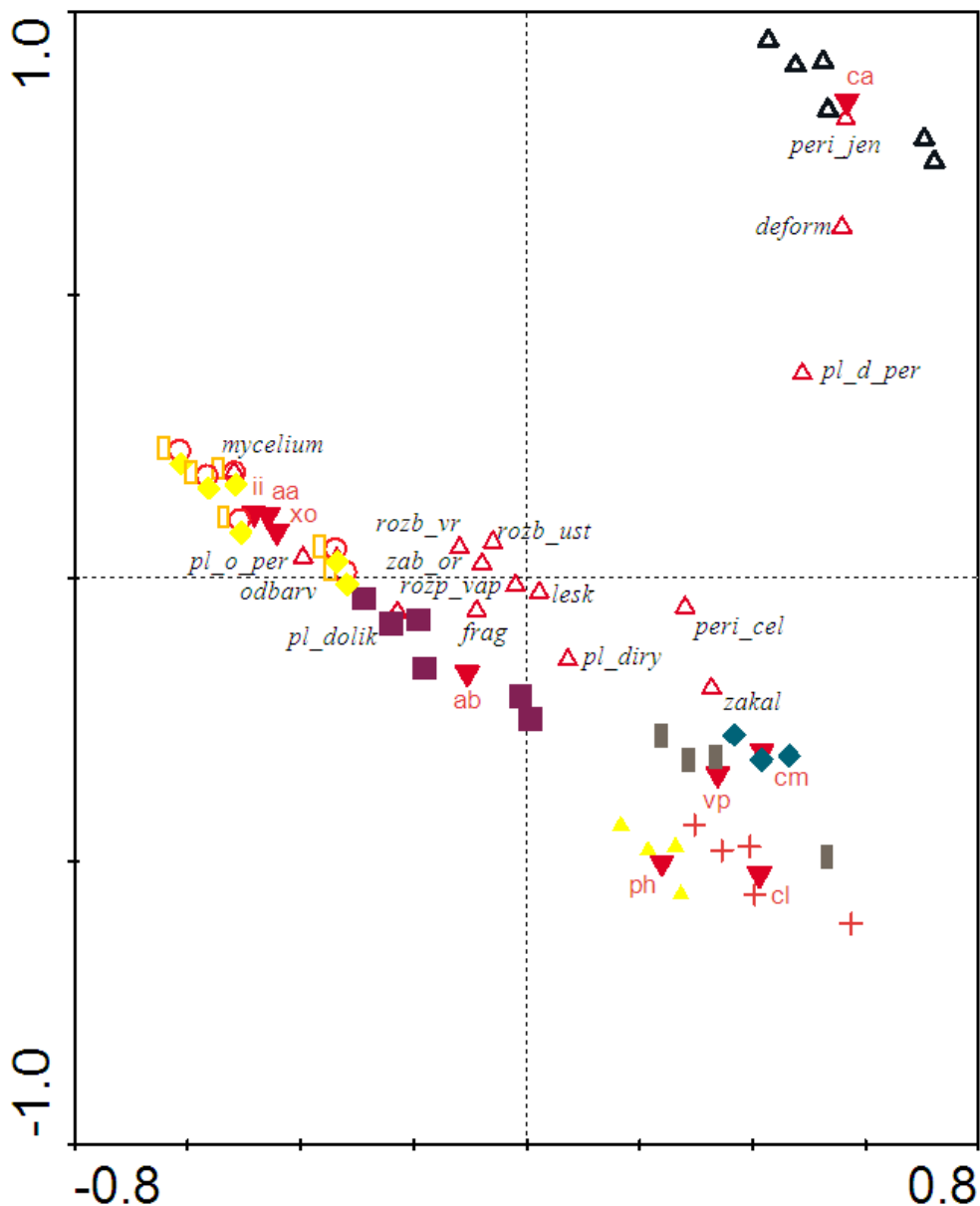
Tato stopa je povrchová, tvořená jemnými částčkami hrabanky, přichycenými na povrch periostraka. Nezasahuje vnitřní vrstvy schránky.



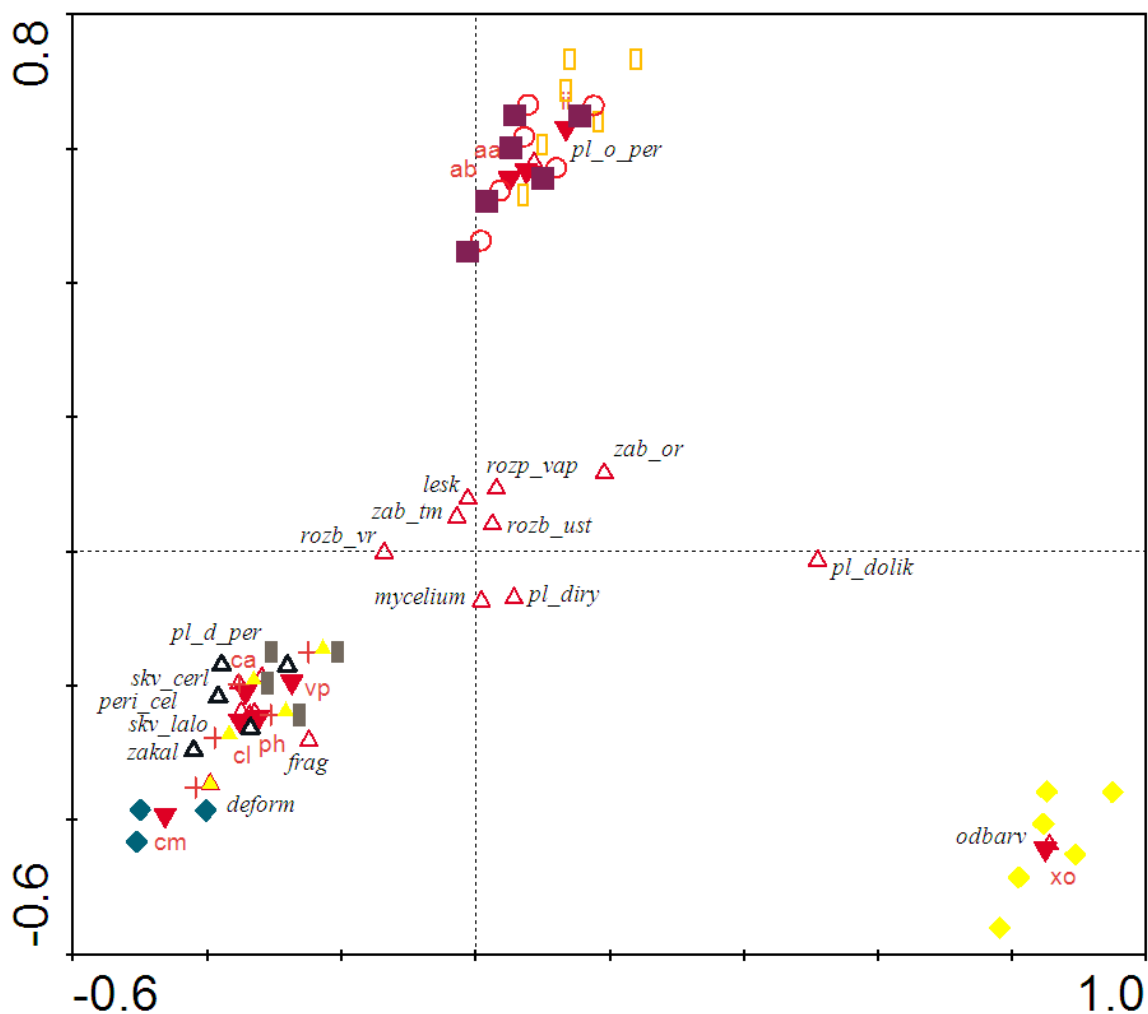
Obr. 29: v pravé části snímku jsou patrné tmavé cestičky, tmavá slimáčkovitá stopa. Rašelinný bor, jaro 2009.

4.3 Rozklad schránek v průběhu času

Po zakopání byly schránky postupně vyjímány a jejich stav byl zaznamenáván. V průběhu experimentu se výrazně měnila jejich kondice i charakteristické typy poškození.

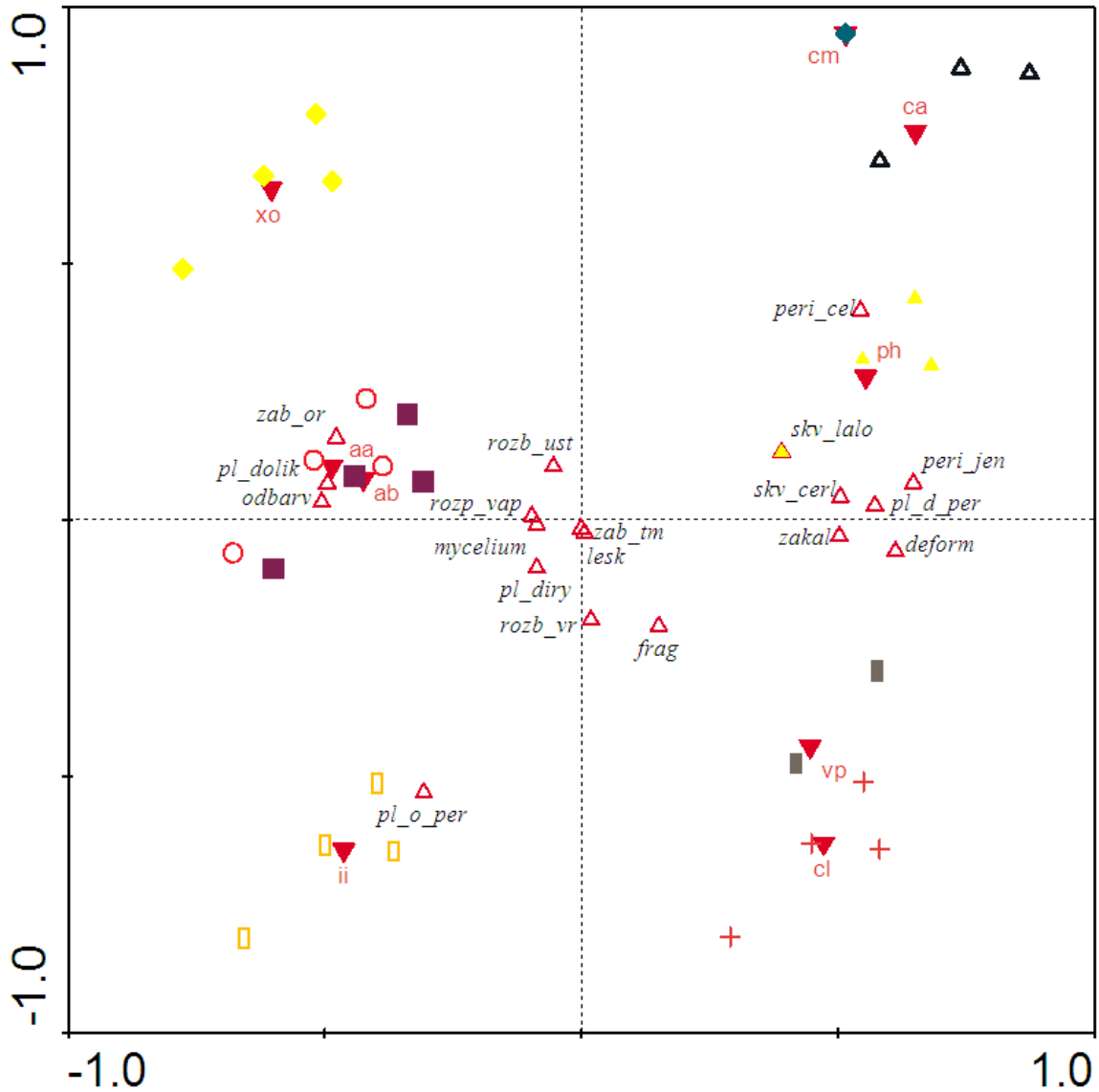


Obr. 30: CCA analýza, datový soubor podzim 2006, vysvětlující proměnná druhová příslušnost, kovariáta biotop. Test signifikance všech kanonických os, $p = 0,0002$, permutace v blocích vymezených kovariáty. Celková variabilita vysvětlená kanonickými osami: 21,08 %. Červené zkratky udávají druhovou příslušnost: aa – *A. arbustorum*, ab – *A. biplicata*, ca – *C. aspera*, cl – *C. lubrica*, cm – *C. minimum*, ii – *I. isognomostomos*, ph – *P. hammonis*, vp – *V. pulchella*, xo – *X. obvia*. Zkratky charakteristik poškození: deform – deformace, frag – fragmentace, lesk – zachování lesku, mycelium – výskyt mycelia, odbarv – blednutí, peri_cel – celistvé periostrakum, peri_jen – absolutní rozpuštění ostraka, pl_diry – plocha otvorů, pl_dolik – plocha dolíků, pl_d_per – plocha okének, pl_o_per – plocha odloupeného periostraka, rozb_ust – rozbité ústí, rozb_vr – rozbitý vrchol, rozp_vap – rozpouštění vápenatých vstev, zab_or – oranžové zbarvení, zakal – zakalení stěny schránky.



Obr. 31: CCA analýza, datový soubor jaro 2007, vysvětlující proměnná druhová příslušnost, kovariáta biotop. Test signifikance všech kanonických os, $p = 0,0002$, permutace v blocích vymezených kovariátami. Celková variabilita vysvětlená kanonickými osami: 8,84 %. Červené zkratky udávají druhovou příslušnost: aa – *A. arbustorum*, ab – *A. biplicata*, ca – *C. aspera*, cl – *C. lubrica*, cm – *C. minimum*, ii – *I. isognomostomos*, ph – *P. hammonis*, vp – *V. pulchella*, xo – *X. obvia*. Zkratky charakteristik poškození: deform – deformace, frag – fragmentace, lesk – zachování lesku, mycelium – výskyt mycelia, odbarv – blednutí, peri_cel – celistvé periostrakum, pl_diry – plocha otvorů, pl_dolik – plocha dolíků, pl_d_per – plocha okének, pl_o_per – plocha odloupenutého periostraka, rozb_ust – rozbité ústí, rozb_vr – rozbitý vrchol, rozp_vap – rozpouštění vápenatých vstev, skv_cerl – černé laločnaté skvrny, skv_lalo – bílé laločnaté skvrny, zab_or – oranžové zbarvení, zab_tm – tmavé zbarvení, zakal – zakalení stěny schránky.

Na obr. 30, 31, 32 a 33 je patrný posun charakteristik rozkladu jednotlivých druhů či skupin druhů s přibývajícím časem. Tabulka č. 6 (str. 45) shrnuje průměrné hodnoty jednotlivých rozkladových charakteristik pro všechna čtyři vykopání.



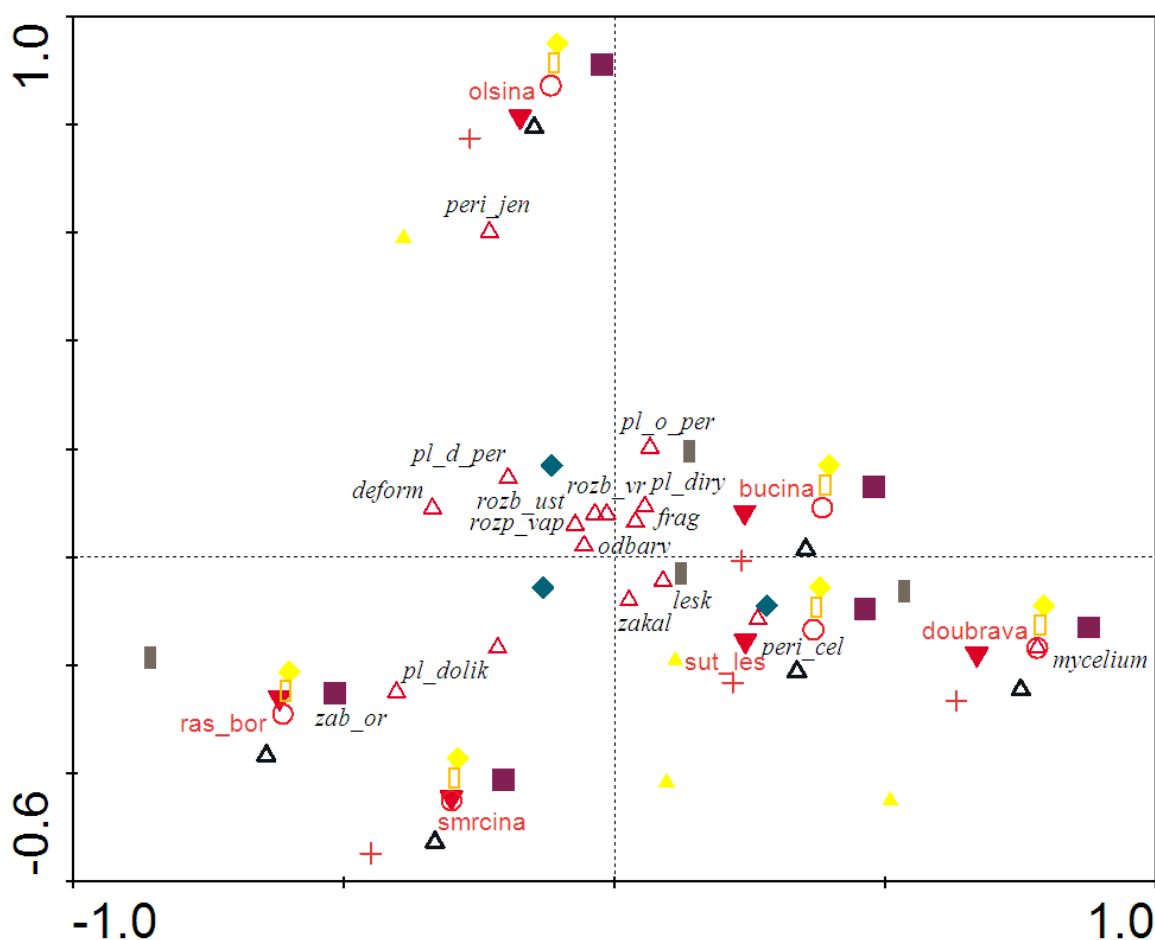
Obr. 33: CCA analýza, datový soubor jaro 2009, vysvětlující proměnná druhová příslušnost, kovariáta biotop. Test signifikance všech kanonických os, $p = 0,0002$, permutace v blocích vymezených kovariáty. Celková variabilita vysvětlená kanonickými osami: 31,43 %. Červené zkratky udávají druhovou příslušnost: aa – *A. arbustorum*, ab – *A. biplicata*, ca – *C. aspera*, cl – *C. lubrica*, cm – *C. minimum*, ii – *I. isognomostomos*, ph – *P. hammonis*, vp – *V. pulchella*, xo – *X. obvia*. Zkratky charakteristik poškození: deform – deformace, frag – fragmentace, lesk – zachování lesku, odbarv – blednutí, mycelium – výskyt mycelia, peri_cel – celistvé periostrakum, peri_jen – absolutní rozpuštění ostraka, pl_diry – plocha otvorů, pl_dolik – plocha dolíků, pl_d_per – plocha okének, pl_o_per – plocha odloupeného periostraka, rozb_ust – rozbité ústí, rozb_vr – rozbitý vrchol, rozp_vap – rozpouštění vápenatých vstev, skv_cerl – černé laločnaté skvrny, skv_lalo – bílé laločnaté skvrny, zab_or – oranžové zbarvení, zab_tm – tmavé zbarvení, zakal – zakalení stěny schránky.

Tabulka č. 6: Průměrné hodnoty jednotlivých rozpadových charakteristik pro jednotlivé odběry ze všech dostupných dat. Sytost barevného odstínu odráží velikost hodnoty v daném řádku.

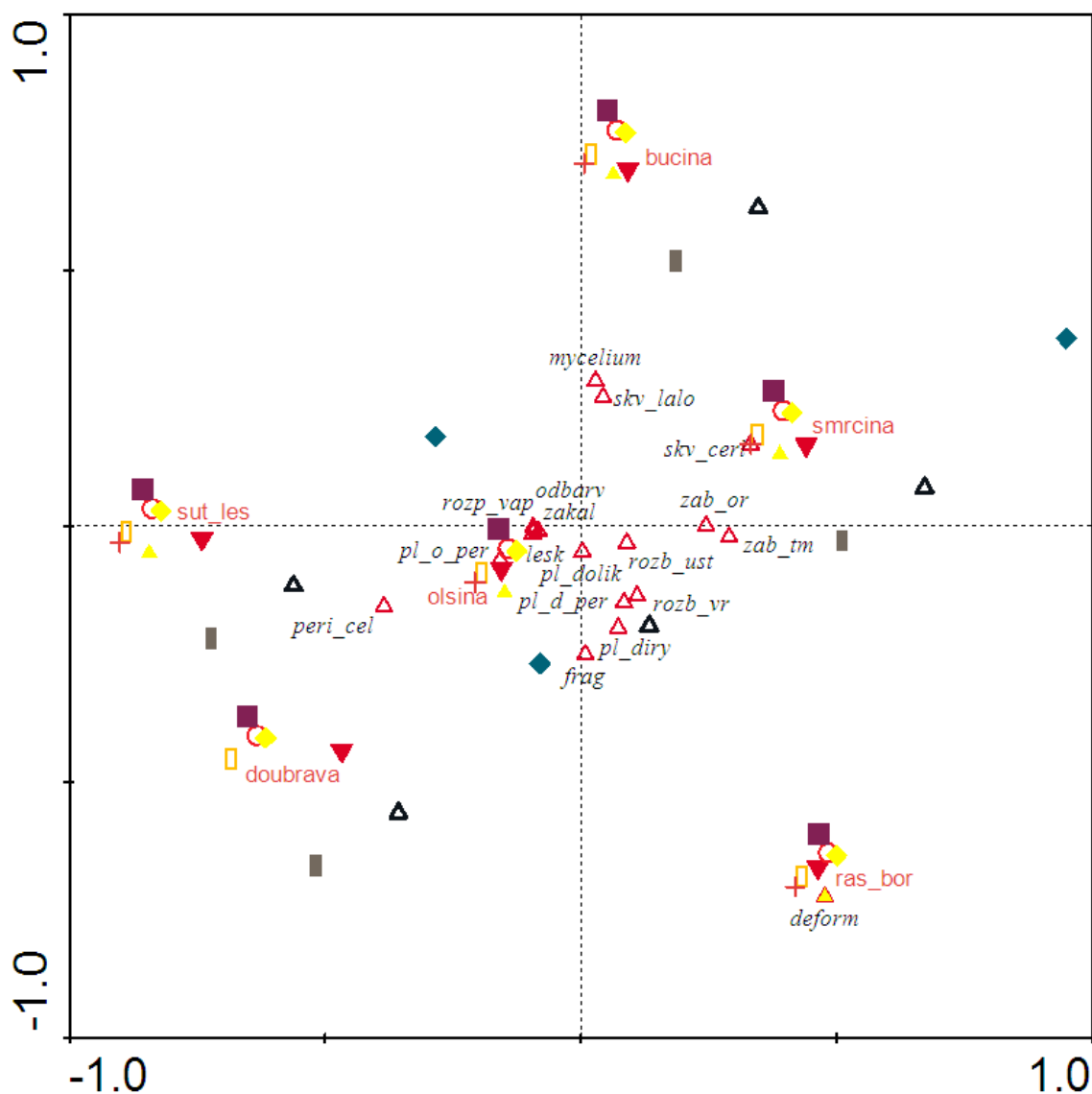
typ poškození	6 měsíců	12 měsíců	24 měsíců	36 měsíců
otvory	0,025	0,022	0,087	0,119
okénka	0,048	0,005	0,112	0,223
dolíky	0,069	0,033	0,200	0,153
olupování	0,032	0,008	0,027	0,052
fragmentace	0,205	0,049	0,217	0,254
pouze periostrakum	0,028	0	0,009	0,041
celistvé periostrakum	0,261	0,087	0,222	0,148
rozpuštění CaCO ₃	0,693	0,966	0,863	1
deformace	0,061	0,010	0,024	0,123
zakalení	0,447	0,408	0,429	0,369
bílé laločnaté skvrny	0	0,015	0,071	0,008
černé laloč. skvrny	0	0,015	0,142	0,279
odbarvení	0,470	0,146	0,410	0,582
oranžové zbarvení	0,181	0,257	0,255	0,205
tmavé zbarvení	0	0,340	0,675	0,705
mycelium	0,005	0,359	0,561	0,762
zachování lesku	0,921	0,913	0,835	0,787
rozbitý vrchol	0,474	0,209	0,316	0,328
rozbité ústí	0,400	0,530	0,580	0,566

4.4 Vliv prostředí na rozklad ulit

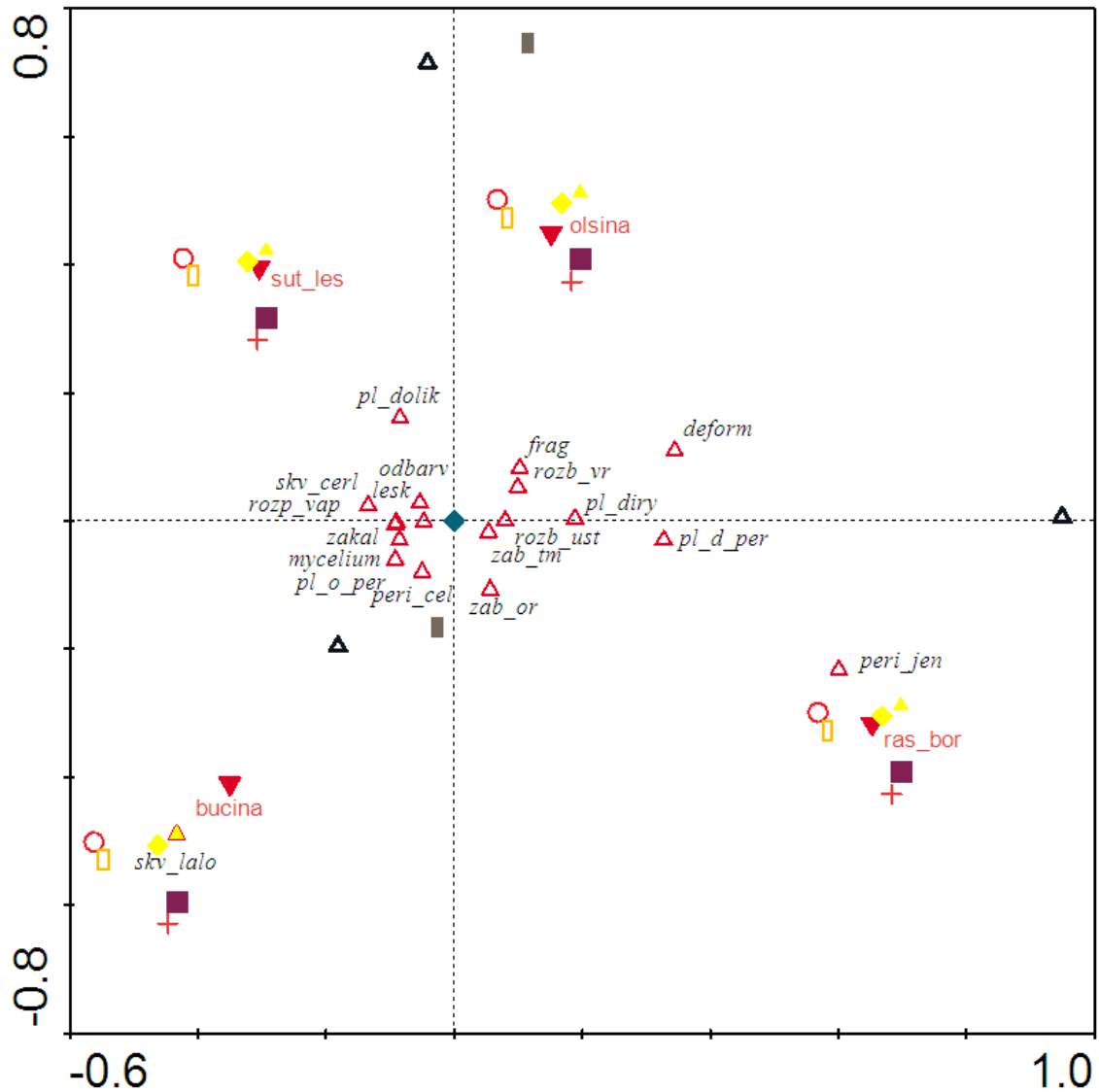
Experimentální lokality, lišící se svým vegetačním pokryvem, pH hrabanky, vlhkostí (způsobenou hladinou spodní vody) a srážkovými úhrny, působí na měkkýší schránky odlišně, vytváří tzv. tafonomické charakteristiky prostředí. Na obrázcích 34, 35, 36, 37 a 38 lze sledovat proměny stavu schránek na jednotlivých místech a vztah míst k sobě navzájem. Tabulka č. 7 (str. 51) shrnuje průměrné hodnoty rozpadových charakteristik pro jednotlivé biotopy. Obrázky 40 a 41 ukazují korelaci typů poškození s časem a rozptyl poškozených schránek v závislosti na čase.



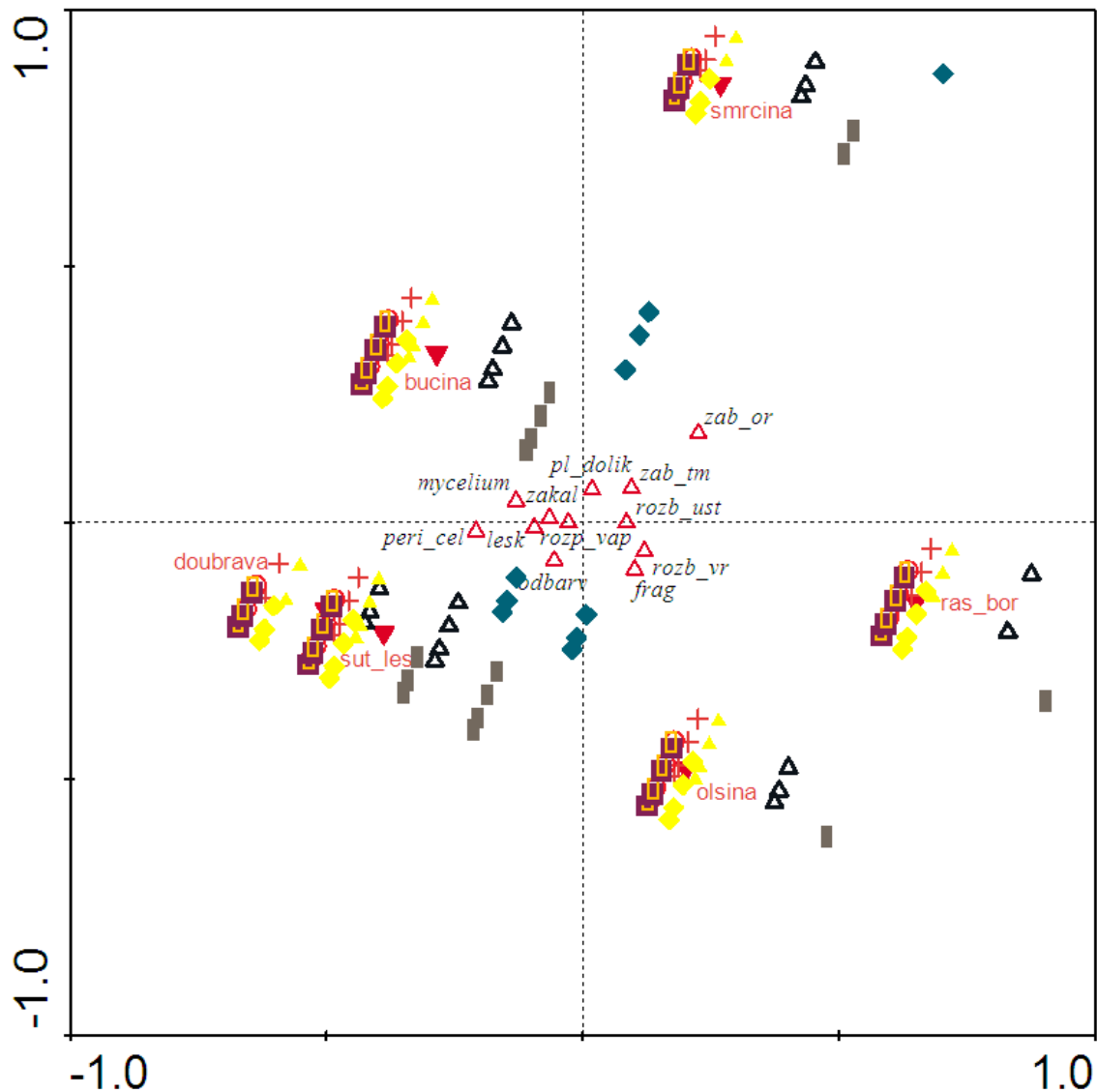
Obr. 34: CCA analýza, datový soubor podzim 2006, vysvětlující proměnná biotop, kovariáta druhová příslušnost. Test signifikance všech kanonických os, $p = 0,0002$, permutace v blocích vymezených kovariátami. Celková variabilita vysvětlená kanonickými osami: 8,84 %. Červené zkratky udávají biotop: bucina – bučina, doubrava – dubohabřina, olsina – olšina, ras_bor – rašelinný bor, smrcina – kulturní smrkový les, sut_les – suťový les. Zkratky charakteristik poškození: deform – deformace, frag – fragmentace, lesk – zachování lesku, mycelium – výskyt mycelia, odbarv – blednutí, peri_cel – celistvé periostrakum, peri_jen – absolutní rozpuštění ostraka, pl_diry – plocha otvorů, pl_dolik – plocha dolíků, pl_d_per – plocha okének, pl_o_per – plocha odloupeného periostraka, rozb_ust – rozbité ústí, rozb_vr – rozbitý vrchol, rozp_vap – rozpuštění vápenatých vstev, zab_or – oranžové zbarvení, zakal – zakalení stěny schránky.



Obr. 35: CCA analýza, datový soubor jaro 2007, vysvětlující proměnná biotop, kovariáta druhová příslušnost. Test signifikance všech kanonických os, $p = 0,0002$, permutace v blocích vymezených kovariátami. Celková variabilita vysvětlená kanonickými osami: 10,6 %. Červené zkratky udávají biotop: *bucina* – bučina, *doubrava* – dubohabřina, *olsina* – olšina, *ras_bor* – rašelinný bor, *smrcina* – kulturní smrkový les, *sut_les* – suťový les. Zkratky charakteristik poškození: *deform* – deformace, *frag* – fragmentace, *lesk* – zachování lesku, *mycelium* – výskyt mycelia, *odbarv* – blednutí, *peri_cel* – celistvé periostrakum, *pl_diry* – plocha otvorů, *pl_dolik* – plocha dolíků, *pl_d_per* – plocha okének, *pl_o_per* – plocha odloupenutého periostraka, *rozb_ust* – rozbité ústí, *rozb_vr* – rozbitý vrchol, *rozp_vap* – rozpouštění vápenatých vstev, *skv_cerl* – černé laločnaté skvrny, *skv_lalo* – bílé laločnaté skvrny, *zab_or* – oranžové zbarvení, *zab_tm* – tmavé zbarvení, *zakal* – zakalení stěny schránky.



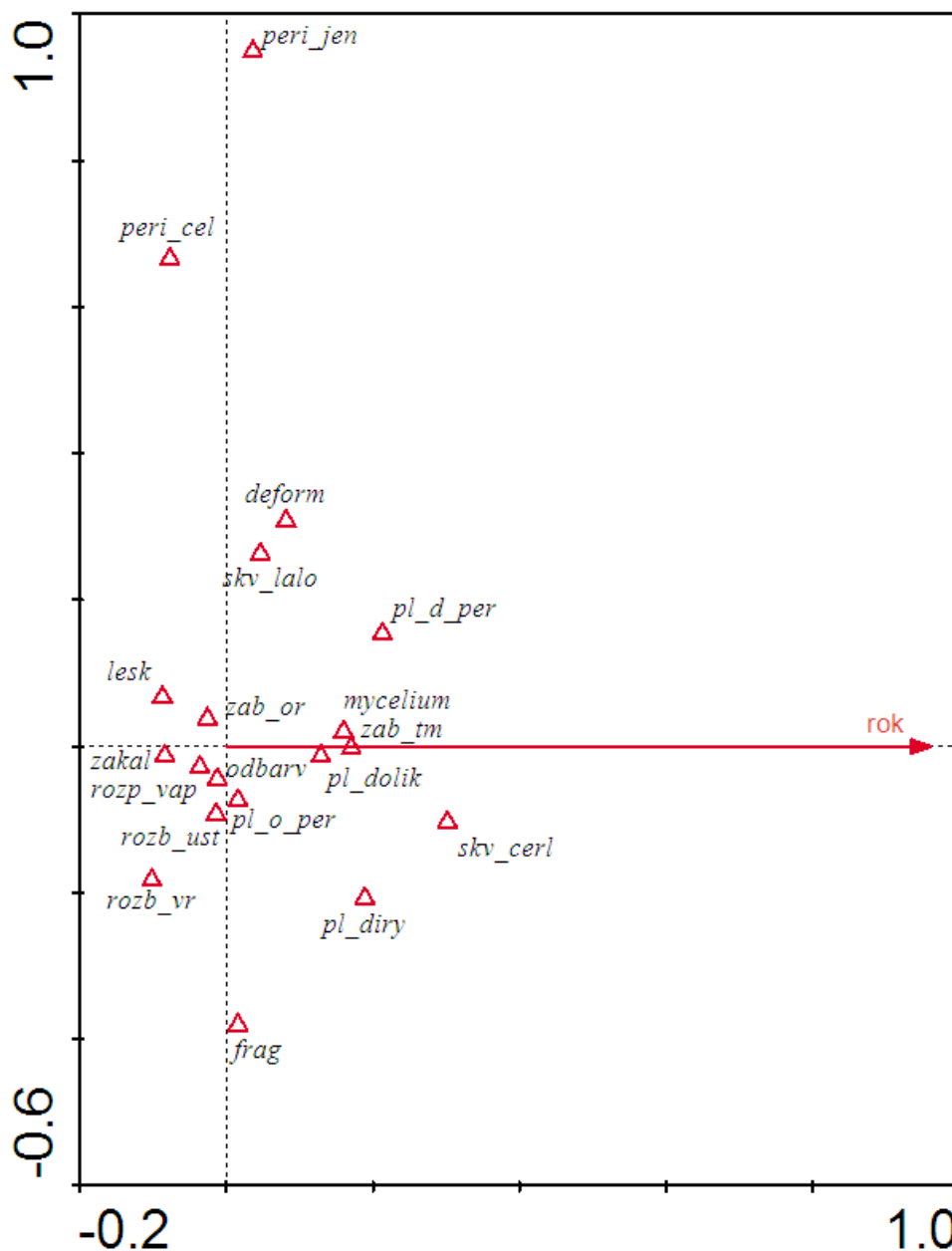
Obr. 37: CCA analýza, datový soubor jaro 2009, vysvětlující proměnná biotop, kovariáta druhová příslušnost. Test signifikance všech kanonických os, $p = 0,0002$, permutace v blocích vymezených kovariáty. Celková variabilita vysvětlená kanonickými osami: 7,13 %. Červené zkratky udávají biotop: bucina – bučina, olsina – olšina, ras_bor – rašelinný bor, sut_les – suťový les. Zkratky charakteristik poškození: deform – deformace, frag – fragmentace, lesk – zachování lesku, odbarv – blednutí, mycelium – výskyt mycelia, peri_cel – celistvé periostrakum, peri_jen – absolutní rozpuštění ostraka, pl_diry – plocha otvorů, pl_dolik – plocha dolíků, pl_d_per – plocha okének, pl_o_per – plocha odloupnutého periostraka, rozb_ust – rozbité ústí, rozb_vr – rozbitý vrchol, rozp_vap – rozpouštění vápenatých vstev, skv_cerl – černé laločnaté skvrny, skv_lalo – bílé laločnaté skvrny, zab_or – oranžové zbarvení, zab_tm – tmavé zbarvení, zakal – zakalení stěny schránky.



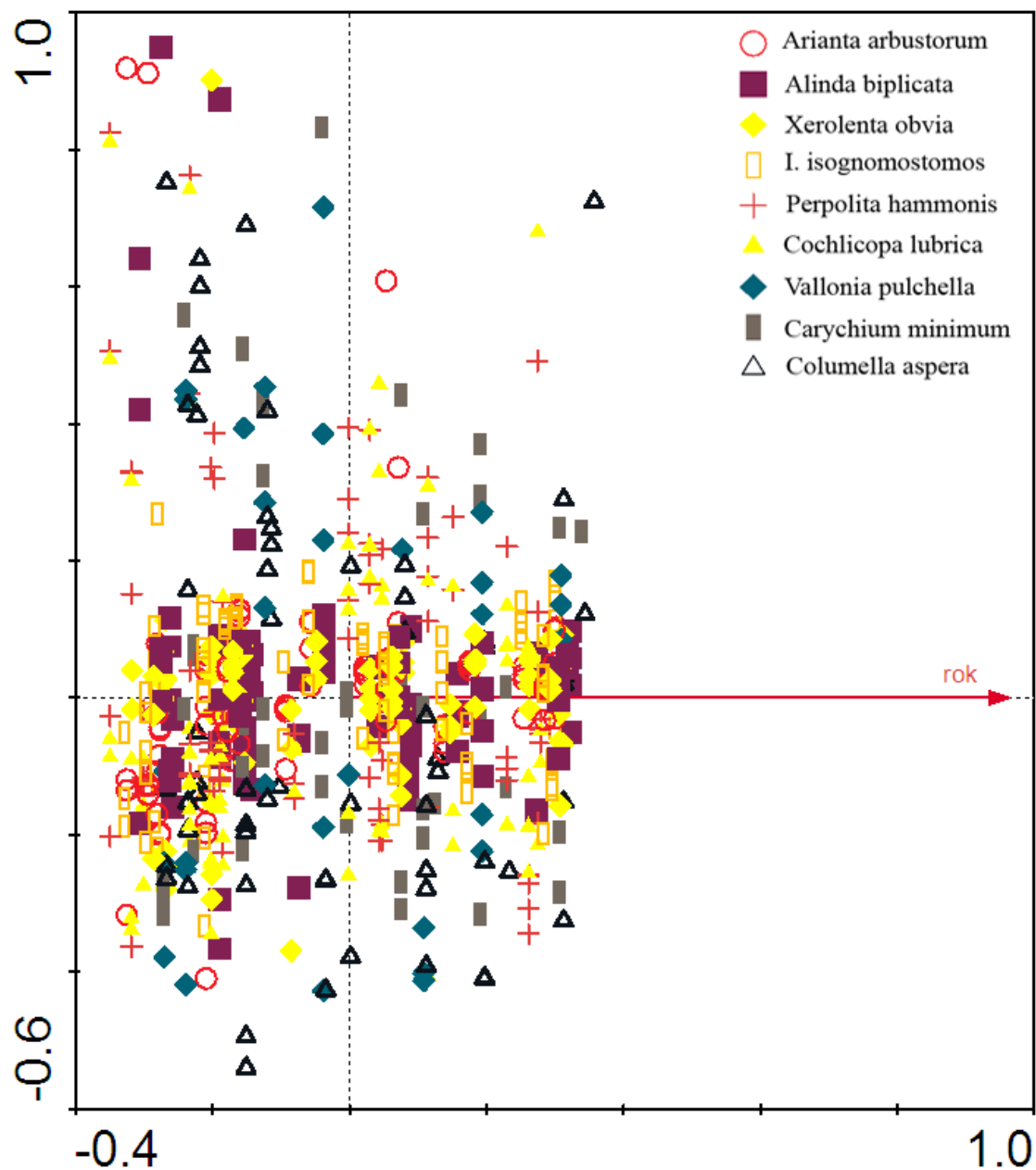
Obr. 38: CCA analýza, datový soubor jaro 2009 – podzim 2006, vysvětlující proměnná: biotop, kovariáta: druhová příslušnost a čas. Zahrnuty byly pouze ty charakteristiky rozkladu, vysvětlené 1. a 2. osou z více než 10 %. Test signifikance všech kanonických os, $p = 0,0002$, permutace v blocích vymezených kovariátami. Celková variabilita vysvětlená kanonickými osami: 6,03 %. Červené zkratky udávají biotop: bucina – bučina, doubrava – dubohabřina, smrcina – kulturní smrkový les, olsina – olšina, ras_bor – rašelinný bor, sut_les – suťový les. Zkratky charakteristik poškození (černě): frag – fragmentace, lesk – zachování lesku, odbarv – blednutí, mycelium – výskyt mycelia, peri_cel – celistvé periostakum, pl_dolik – plocha dolíků, rozb_ust – rozbité ústí, rozb_vr – rozbitý vrchol, rozp_vap – rozpouštění vápenatých vstev, zab_or – oranžové zbarvení, zab_tm – tmavé zbarvení, zakal – zakalení stěny schránky.

4.5 Stav schránek v průběhu času

Kondice schránek se s uplývajícím časem mění, schránky některé charakteristiky pozbývají a jiné získávají (viz obr. 40). S postupující dobou se ze schránek stávají trosky, sbírající na svých površích množství typů poškození a podobajících se sobě navzájem (obr. 41).



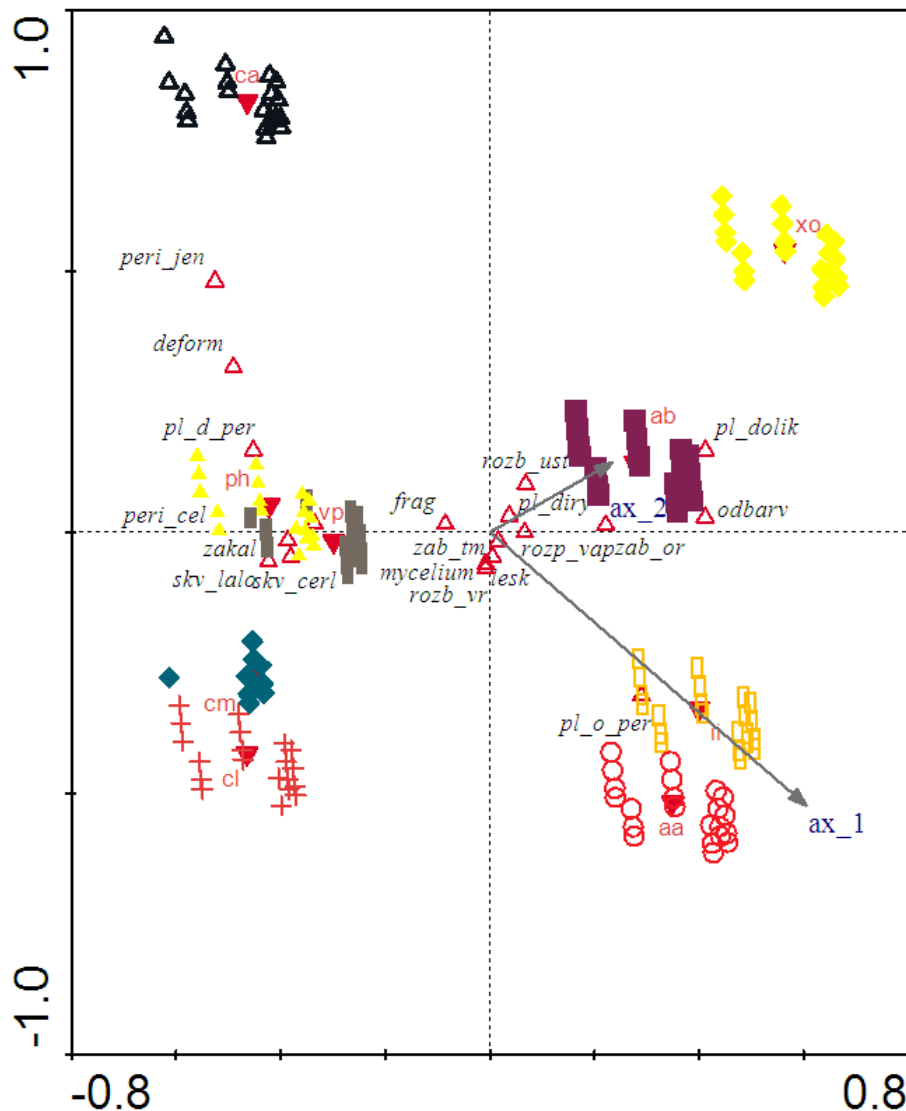
Obr. 40: CCA analýza, datový soubor jaro 2009 – podzim 2006. Vysvětlující proměnná doba od zakopání (měsíce), kovariáty druh a biotop. Test signifikance kanonické osy, $p = 0,0002$, permutace v blocích vymezených kovariátami. Celková variabilita vysvětlená kanonickou osou: 3,72 %. Zkratky charakteristik poškození: deform – deformace, frag – fragmentace, lesk – zachování lesku, mycelium – výskyt mycelia, odbarv – blednutí, peri_cel – celistvé periostrakum, pl_diry – plocha otvorů, pl_dolik – plocha dolíků, pl_d_per – plocha okének, pl_o_per – plocha odloupenutého periostraka, rozb_ust – rozbité ústí, rozb_vr – rozbitý vrchol, rozp_vap – rozpouštění vápenatých vstev, skv_cerl – černé laločnaté skvrny, skv_lalo – bílé laločnaté skvrny, zab_or – oranžové zbarvení, zab_tm – tmavé zbarvení, zakal – zakalení stěny schránky.



Obr. 41: CCA analýza, datový soubor jaro 2009 – podzim 2006. Vysvětlující proměnná doba od zakopání (měsíce), kovariáty druh a biotop. Test signifikance kanonické osy, $p = 0,0002$, permutace v blocích vymezených kovariáty. Celková variabilita vysvětlená kanonickou osou: 3,72 %.

4.6 Jakým způsobem se rozkládají schránky plžů?

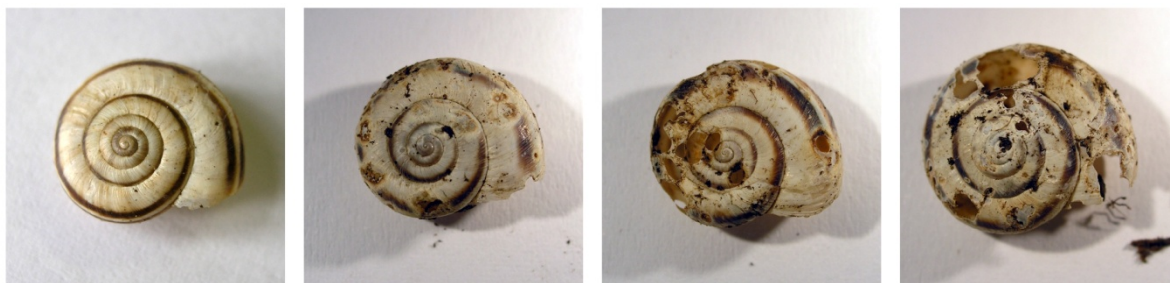
Schránky modelových druhů lze rozdělit na malé a velké (viz Metodika, str. 29) a toto rozdělení reflektuje jejich obecný způsob rozkladu, který je pro obě skupiny charakteristický (viz obr. 42 a 45).



Obr. 42: CCA analýza, datový soubor podzim 2006 – jaro 2009, vysvětlující proměnná druhová příslušnost, kovariáty biotop a rok. Test signifikance všech kanonických os, $p = 0,0002$, permutace v blocích vymezených kovariátami. Celková variabilita vysvětlená kanonickými osami: 6,03 %. Doplňkové proměnné ax_1 a ax_2 představují souřadnice druhů z analýzy PCA. Červené zkratky udávají druhovou příslušnost: aa – *A. arbustorum*, ab – *A. biplicata*, ca – *C. aspera*, cl – *C. lubrica*, cm – *C. minimum*, ii – *I. isognomostomos*, ph – *P. hammonis*, vp – *V. pulchella*, xo – *X. obvia*. Zkratky charakteristik poškození: deform – deformace, frag – fragmentace, lesk – zachování lesku, mycelium – výskyt mycelia, odbarv – blednutí, peri_cel – celistvé periostrakum, pl_diry – plocha otvorů, pl_dolik – plocha dolíků, pl_d_per – plocha okének, pl_o_per – plocha odloupeného periostraka, rozb_ust – rozbité ústí, rozb_vr – rozbitý vrchol, rozb_vap – rozpuštění vápenatých vstev, skv_cerl – černé laločnaté skvrny, skv_lalo – bílé laločnaté skvrny, zab_or – oranžové zbarvení, zab_tm – tmavé zbarvení, zakal – zakalení stěny schránky.

4.6.1 Rozklad velkých modelových druhů

Velké modelové druhy (*A. arbustorum*, *A. biplicata*, *I. isognomostomos* a *X. obvia*) podléhají rozkladu jdoucím směrem zvenčí dovnitř. Nejprve dochází k narušení periostraka. To může být narušeno bodově a vznikají drobné roztroušené dolíky (obr. 20), anebo se může odloupnout plošně. V obou případech dochází k obnažování ostraka, které se začíná rozpouštět. Vznikají zprvu mělké, později prohlubující se dolíky. Při dalším rozpouštění uhličitánu vápenatého z dolíků vznikají otvory procházející celou tloušťkou schránky. Plocha otvorů se se stárnutím schránky zvětšuje, až se ulita rozpustí. Sekvence rozkladu velkých modelových druhů na příkladu suchomilky obecné se nachází na obr. 43.



Obr. 43: suchomilka obecná (*X. obvia*) – postup rozkladu.

4.6.2 Rozklad malých modelových druhů

Malé modelové druhy (*C. aspera*, *C. lubrica*, *P. hammonis*, *V. pulchella* a *C. minimum*) se rozkládají odlišně druhům velkým: směrem zevnitř ven. Nejprve dojde k bodovému zakalení původně průsvitné schránky. Bodový zákal se rozšiřuje do mléčných skvrn, až zneprůhlední celá schránka. Poté dojde k rozpouštění ostraka, zatímco periostrakum na povrchu zůstává nedotčené. Vznikají otvory, překryté dokonale průhledným periostrakem – okénka. Plocha okének může být značná, v extrémních případech (nejčastěji u ostroústky *C. aspera*, ale také u oblovky *C. lubrica* a blyštivky *P. hammonis*) zmizí celé ostrakum a vytrvá jen organické periostrakum. Prázdňé periostrakum si neuchovává původní tvar schránky, dochází k deformaci. Na obr. 44 je sekvence rozkladu malých modelových druhů na příkladu ostroústky drsné.



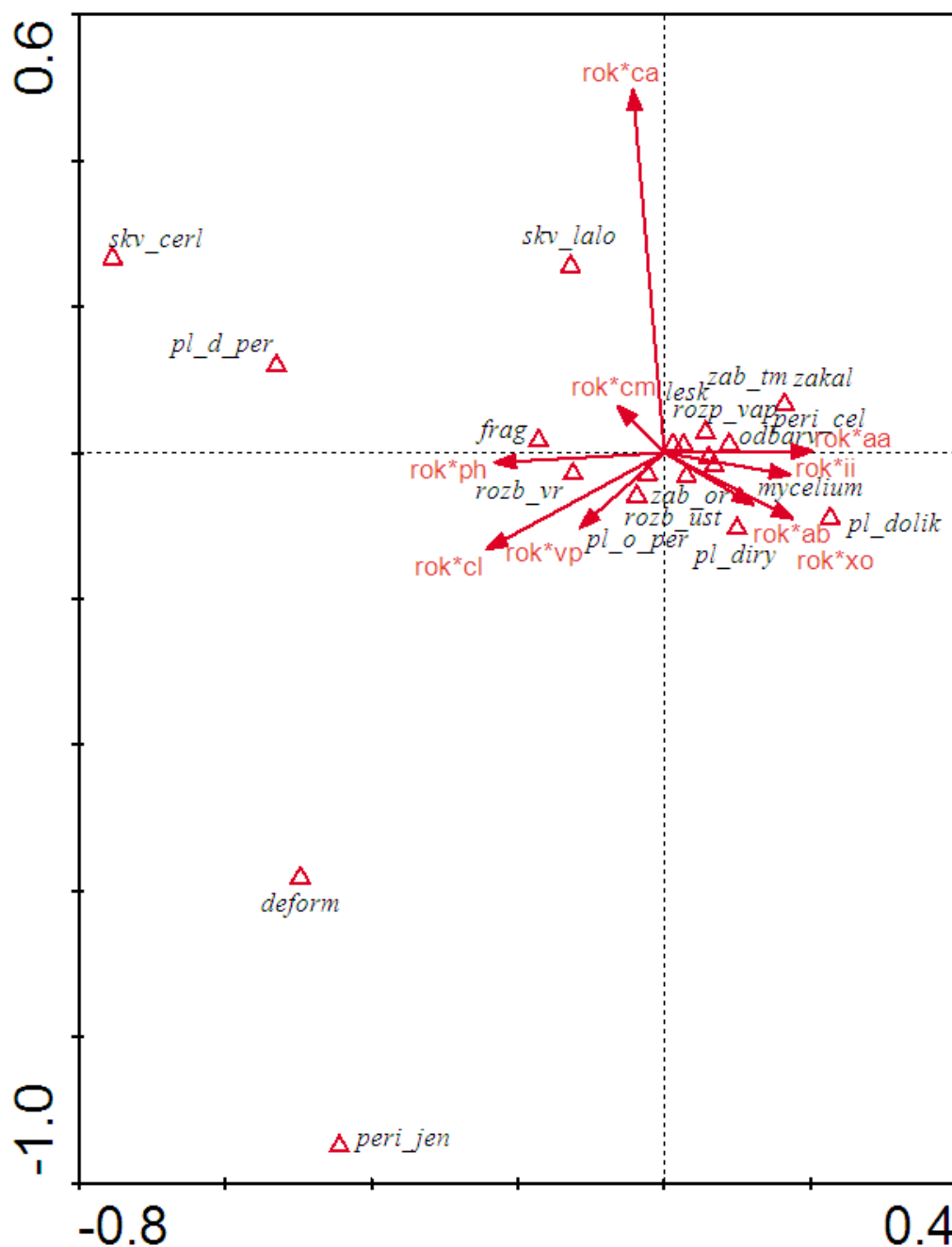
Obr. 44: ostroúška drsná (*Columella aspera*) – postup rozkladu.

I v případě rozkladu malých modelových druhů může docházet k odlupování periostraka a k vytváření dolíků, v porovnání s velkými modelovými druhy ovšem v mnohem menší míře. Stejně tak se mohou vytvořit okénka při rozkladu velkých modelových druhů (hlavě u plamatky *A. arbustorum*), nikdy však v podobném rozsahu jako u malých modelových druhů a většinou jen na okraji nepřekrytých otvorů.

Shrnutí všech typů poškození se nachází v tabulce č. 8.

Tabulka č. 8 – Průměrné hodnoty jednotlivých rozpadových charakteristik pro jednotlivé druhy ze všech dostupných dat. Sytost barevného odstínu odráží relativní velikost hodnoty v daném řádku. Zkratky druhové příslušnosti: A. a. – *A. arbustorum*, A. b. – *A. biplicata*, C. a. – *C. aspera*, C. l. – *C. lubrica*, C. m. – *C. minimum*, I. i. – *I. isognomostomos*, P. h. – *P. hammonis*, V. p. – *V. pulchella* a X. o. – *X. obvia*.

poškození	A. a.	A. b.	C. a.	C. l.	C. m.	I. i.	P. h.	V. p.	X. o.
otvory	0,012	0,067	0,022	0,039	0,031	0,092	0,042	0,151	0,064
okénka	0,009	0,013	0,265	0,180	0,063	0,011	0,221	0,068	0,000
dolíky	0,047	0,202	0,003	0,003	0,009	0,193	0,001	0,017	0,332
olupování	0,035	0,011	0,000	0,012	0,001	0,120	0,012	0,015	0,000
fragment	0,056	0,196	0,185	0,207	0,171	0,181	0,259	0,254	0,114
pouze per.	0,000	0,000	0,108	0,011	0,000	0,000	0,047	0,017	0,000
celist. per.	0,037	0,069	0,431	0,326	0,571	0,000	0,400	0,254	0,010
rozpouštění	0,841	0,922	0,892	0,815	0,629	0,914	0,824	0,763	0,981
deformace	0,000	0,010	0,231	0,087	0,000	0,000	0,106	0,034	0,000
zakalení	0,000	0,098	0,769	0,957	0,943	0,010	0,918	0,949	0,000
lal. skvrny	0,000	0,000	0,046	0,087	0,000	0,000	0,082	0,017	0,000
č.l. skvrny	0,000	0,000	0,138	0,315	0,143	0,000	0,235	0,068	0,000
odbarvení	0,607	0,471	0,031	0,033	0,000	0,590	0,047	0,017	0,990
or. zabar.	0,327	0,294	0,077	0,098	0,000	0,286	0,047	0,220	0,429
tm. zabar.	0,411	0,422	0,292	0,457	0,200	0,400	0,565	0,254	0,371
mycelium	0,393	0,176	0,262	0,576	0,314	0,305	0,541	0,390	0,429
zach. lesku	0,991	0,863	0,985	1,000	1,000	0,733	1,000	0,915	0,552
roz. vrchol	0,374	0,363	0,369	0,402	0,257	0,419	0,353	0,220	0,171
rozbité ústí	0,374	0,716	0,569	0,315	0,143	0,457	0,682	0,356	0,724



Obr. 45: CCA analýza rozkladových charakteristik, datový soubor 2006 – jaro 2009. Vysvětlující proměnná: interakce času a druhové příslušnosti, kovariáty: rok, druh, biotop; $p = 0,0002$; celková variabilita vysvětlená kanonickými osami: 3,26 %. Interakce označeny *. Červené zkratky udávají druhovou příslušnost: aa – *A. arbustorum*, ab – *A. biplicata*, ca – *C. aspera*, cl – *C. lubrica*, cm – *C. minimum*, ii – *I. isognomostomos*, ph – *P. hammonis*, vp – *V. pulchella*, xo – *X. obvia*. Zkratky charakteristik poškození (černě): deform – deformace, frag – fragmentace, lesk – zachování lesku, mycelium – výskyt mycelia, odbarv – blednutí, peri_cel – celistvé periostrakum, pl_diry – plocha otvorů, pl_dolik – plocha dolíků, pl_d_per – plocha okének, pl_o_per – plocha odloupnutého periostraka, rozb_ust – rozbité ústí, rozb_vr – rozbitý vrchol, rozp_vap – rozpouštění vápenatých vstev, skv_cerl – černé laločnaté skvrny, skv_lalo – bílé laločnaté skvrny, zab_or – oranžové zbarvení, zab_tm – tmavé zbarvení, zakal – zakalení stěny schránky.

4.7 Ztráty schránek

Schránky malých druhů se ve venkovním prostředí přirozeně rychle rozpouštějí a mizí. Kvůli poničení části experimentu divokými prasaty byly navíc ztraceny některé pokusné schránky velkých druhů, na lokalitách dubohabřina Doutnáč a kulturní smrkový les Březí dokonce celá poslední sada experimentálně zakopaných ulit. Veškeré ztráty jsou shrnuty v Příloze, str. 11.

4.8 Porovnání otvorů, vzniklých rozpouštěním a při predaci dravým plžem

Získané schránky závořnatky *A. biplicata* se stěnou prostrouhanou dravým plžem r. *Poiretia* byly při odpovídajícím zvětšení srovnány pod binokulární lupou. Na schránkách prokazatelně poničených tímto dravcem nebyly nalezeny žádné radulární stopy (zmiňované v práci CADÉEHO (1999)) ani jiná specifická charakteristika, způsobená biotickým faktorem. Otvory takto vzniklé nejsou mnohdy odlišitelné od otvorů, vzniklých rozpouštěním CaCO_3 abiotickými faktory. Výjimkou jsou schránky proražené, s charakteristickými hranami lomů.

Obrazové srovnání prostrouhaných otvorů s otvory vzniklými v zakopaných krabičkách je shrnuto v Příloze, str. 8.

5. DISKUSE

5.1 Příčiny vzniku jednotlivých typů poškození

Bylo pozorováno osm typů změn a poškození schránek, z nichž většina má pravděpodobně původ v kyselém a vlhkém prostředí, které schránku v hrabance obklopuje. Některé změny jsou navíc způsobovány živými organismy.

5.1.1 Odlupování periostraka

Periostrakum je tenká organická vrstva, pokrývající zvnějšku ulitu (WATABE 1988, CHECA 2000). Je tvořeno směsicí skleroproteinů, chitinu, sacharidů a tuků (HUNT & OATES 1978, HARPER 1997, MORTON 2006, DE PAULA & SILVEIRA 2009). Právě periostrakum dává schránkám jejich výrazné zbarvení a barevné vzory. Někdy jsou pigmentovány i další vrstvy schránky, např. u plamatky *A. arbustorum*.

Olupování periostraka je nejspíše způsobeno jeho reakcí na kolísání okolní vlhkosti. Nejčastěji se vyskytuje na schránkách, uložených ve velmi mokřích biotopech: v rašelinném boru a olšině (viz tabulka č. 7, str. 51). Bylo zjištěno, že na stav periostraka slávky *Mytilus edulis aoteanus* má vliv střídání hodnot relativní vzdušné vlhkosti (MORTON 2006). Jelikož se jedná o mlže, nemusí být toto zjištění obecně platné. Je však pravděpodobné, že při dlouhodobých a výrazných výkyvech vzdušné vlhkosti dochází k narušování periostraka i u suchozemských plžů.

K destrukci periostraka některých druhů plžů dochází již za života (např. u hlemýždě zahradního (*Helix pomatia*), plamatky lesní (*Arianta arbustorum*) či hladovky horské (*Ena montana*)); obvykle při vrcholu schránky (vlastní pozorování). U jiných schránka v průběhu života vytrvává v dokonalém stavu a teprve po smrti jedince dochází k rozkladu (především u drobných druhů). Domnívám se, že tato pozorování podporují domněnku o vlivu kolísání vzdušné vlhkosti na zachování periostraka. Vrchol schránky se při pohybu plže odírá o okolní předměty, což přispívá k mechanickému narušení periostraka za života jedince, zatímco olupování, způsobené kolísáním vlhkosti, se objevuje až na prázdných schránkách.

Periostrakum, zvláště u velkých modelových druhů, se velmi ochotně odlupuje. Tváří v tvář obecně uváděnému názoru, že periostrakum slouží jako ochranná vrstva schránky (WATABE 1988), je to překvapující jev. Je možné, že primární funkcí periostraka není krytí schránky, ale její tvorba (CHECA 2000). Periostrakum je důležitou součástí schránky, která se

vytváří první a teprve na ní dochází k zakládání vnitřních vápenatých vrstev. HUNT & OATES (1978) a PEARCE (2008) popsali, že dochází k odlupování periostraka bez zjevného narušení vnitřních vápenatých vrstev schránky. Přikláním se k názoru, že prvotní funkcí periostraka je tvorba schránky (HARPER 1997, HUNT & OATES 1978, CHECA 2000) a krycí funkce je sekundární. To platí pro robustní schránky, kde periostrakum tvoří relativně menší část tloušťky schránky, tedy především pro zástupce čeledi Helicidae nebo velké mlže. U drobných druhů (např. rody *Carychium* a *Columella*) je situace odlišná. Periostrakum je zde relativně silnější a skutečně tvoří ochranný štít pro tenké vápenaté vrstvy. Tuto domněnku podporuje pozorování způsobu rozkladu malých modelových druhů, kde celistvé periostrakum vytrvává a vápenaté části se rozpouští.

5.1.2 Změny barvy

Odbarvování/blednutí

Odbarvování povrchu je pravděpodobně způsobeno zvýšenou vlhkostí v okolí schránky. K odbarvení povrchu schránek v nejvyšší míře dochází na lokalitách olšina a rašelinný bor (viz tabulka č. 7, str. 51). Vlivem vlhkosti zřejmě dochází ke změnám mikrostruktury periostraka a vyloužení některých látek pryč.

MENEZ (2002) poukázal na vliv osvit, způsobujícího taktéž ztrátu pigmentace schránky. Odbarvování má tedy příčinu v nestabilitě pigmentu, který může být degradován různými faktory. V tomto experimentu se jako velmi účinné agens (mnohem razantnější než MENEZŮV osvit, který však působil celoplošně) projevila právě vlhkost okolní hrabanky. Dochází k místnímu odbarvení až do běla (viz obr. 14 uprostřed, str. 32), nikoli k mírnému zesvětlení celkového odstínu.

V prostředí středoevropského lesa, kde se prázdné schránky nachází v hrabance a osvitu jsou vystaveny náhodně, je mnohem důležitější ztráta barvy způsobená okolní vlhkostí.

Odbarvení se nejčastěji vyskytuje na schránkách suchomilky *X. obvia*, méně výrazně také u plamatky *A. arbustorum* a zuboústky *I. isognomostomos* (viz tabulka č. 8, str. 56). Jedná se o změnu typickou pro počínající rozklad a její častý výskyt v průběhu celého experimentu je dán odlišnou rychlostí rozkladu na lokalitách. Zatímco na některých místech se už tvoří otvory (rašelinný bor, kulturní smrkový les), jinde teprve dochází k blednutí (suťový les, dubohabřina). Díky rozdílu mezi lokalitami je tak i typ rozkladu, charakteristický pro počátky koroze, běžný vždy.

Obarvení

Obarvení se na schránkách objevuje nejprve na místech, kde proběhlo rozpouštění uhličitanu vápenatého. Nejčastěji se obarvují nově vzniklé dolíky, v pozdějších stádiích koroze (dvanáct a více měsíců) může docházet i k obarvování celých vnějších ploch schránky.

Obarvení svou barvou kolísá od jasně oranžové po téměř černou, přičemž oranžové zabarvení je charakterističtější pro počáteční stádia koroze. Tmavé zabarvení se začíná objevovat později, nejdříve po dvanácti měsících. Míra tmavého zabarvení povrchu schránky s časem stoupá (obr. 17, str. 33) a staré schránky jsou výrazně tmavé.

Výskyt oranžového zabarvení je charakteristický pro některé biotopy (obr. 22, str. 36; tabulka č. 7, str. 51). Schránky v dubohabřině a suťovém lese se téměř neobarvují, stejně jako schránky uložené v bučině. Nejvyšší míru oranžového zabarvení mají schránky z rašelinného boru a kulturního smrkového lesa. Tmavé zabarvení má obdobný průběh, s nejnižšími hodnotami v dubohabřině a suťovém lese, středními v olšině a kulturní smrčtině; nejvyšších hodnot dosahuje rašelinný bor (obrázek není zařazen).

Výskyt této charakteristiky rozkladu překvapivě souhlasí s poznatky získanými při výzkumu mořské koroze (POWELL & DAVIES 1990), kde se ukázalo, že staré schránky jsou signifikantně více tmavě zabarveny.

Pravděpodobným činitelem obarvení jsou huminové kyseliny, které se vážou na odhalené vápenaté povrchy schránek. Napovídá tomu nejvyšší míra obarvení schránek v kulturním smrkovém lese a rašelinném boru (viz tabulka č. 6, str. 45), tedy v místech s vysokým obsahem těchto kyselin v hrabance. Pozorované zabarvení není způsobeno železem: žádná z lokalit nemá dostatečně vysokou koncentraci železa, která by vedla k jeho srážení na površích ulit a tvorbě zabarvení.

5.1.3 Zakalení stěny schránky

Tento typ změny je charakteristický pro schránky malých modelových druhů, které jsou za čerstva průhledné. Zákál se šíří postupně, počíná bodově, rozšiřuje se do větších ploch, až zachvátí celou plochu schránky. Je to počáteční stádium rozkladu schránek (viz tabulka 6, str. 45), což je patrné i z tabulky č. 7, str. 51. Zakalení se jen minimálně vyskytuje na vlhkých místech, právě díky své časnosti v rozkladové řadě ulity. Na schránkách vzniká velmi brzy a na agresivních místech je přepsáno pozdními typy koroze.

Není známo, čím je zakalení způsobeno. Možná ho zapříčiňuje růst bakterií na organické matrix, která pokrývá povrch krystalků uhličitanu vápenatého. Měkkýší schránka je

kompozitní materiál, složený z CaCO_3 a různého množství organické matrix. Uhličitan vápenatý tvoří krystalky, které jsou obalené tenkou organickou membránou (LOWENSTAM 1981, CLARK II. 1999). Bakterie mohou využívat organické látky v matrix obsažené a pozvolné šíření zákalu do všech stran lze vysvětlit růstem jejich kolonie. Bylo zjištěno, že takový způsob rozkladu existuje (GLOVER & KIDWELL 1993). Přítomnost bakterií, které rozkládaly organickou matrix, značně urychlila rozklad lastur v různě saturované mořské vodě.

Dalším původcem zakalení může být rozklad anorganické fáze schránky: buď změna mineralogie (aragonit přeměňující se na kalcit) nebo rozpouštění uhličitanu vápenatého.

Třetím možným důvodem zakalení schránky je odchlípnutí organické matrix od krystalků CaCO_3 , které původně obklopovala. Odchlípnutí organické matrix může být způsobeno (stejně jako u periostraka) střídáním hodnot vlhkosti a narušováním vnitřní integrity matrix. Po odchlípnutí tenkých plátků organického materiálu od anorganické fáze opět dochází ke změně optických vlastností, což se projevuje jako zakalení. K odchlípnutí může dojít na místě mikroskopicky narušené stěny schránky. Organická matrix v tomto bodě ztrácí svou soudržnost, vlhkost se dostává do narušených míst mezi krystalky a hledá si cestu dál. Tak dochází ke vzniku zakalených skvrn.

5.1.4 Bílé a černé laločnaté skvrny

Laločnaté skvrny se na první pohled podobají skvrnám, vzniklým obyčejným zakalením. Bílé laločnaté skvrny mají stejný odstín jako mléčné zakalení, ale jejich okraje jsou výrazně zprohýbané. Svou strukturou připomínají rozlitou tuš nebo amébu. „Panožky“ této améby jsou velice tenké a větvené. Struktura se nachází pod periostrakem, uvnitř stěny schránky, nikoli na jejím povrchu. Nejvyšší prevalence dosahuje u oblovy *C. lubrica* a blyštivky *P. hammonis* (tabulka č. 8, str. 56). Celý útvar vzbuzuje dojem organického původu. Je pravděpodobné, že se jedná o výsledek růstu bakteriální kolonie nebo neznámého mycelia.

Černé laločnaté skvrny tvoří „panožky“ poněkud širší než bílé laločnaté skvrny. Také se objevují pod periostrakem ve stěně schránky. I u tohoto typu poškození se domnívám, že je způsobeno prorostením schránky bakteriemi či houbou.

Oba typy poškození se poprvé objevily na schránkách starých dvanáct měsíců, uložených v kulturním smrkovém lese. Na schránkách starých dva roky se vyskytovaly již běžně a na schránkách malých modelových druhů, starých tři roky, byl výskyt černých laločnatých skvrn jedním z nejčastějších typů změn. Bílé laločnaté skvrny se po třech letech

nejčastěji vyskytovaly v bučině a představovaly pro ni běžnou součást tafonomické charakteristiky prostředí (viz níže). Celkově nejčastěji se vyskytují v suťovém lese (tabulka č. 7, str. 51), jehož mírné prostředí favorizuje zachovávání schránek a výskyt skvrn nebyl překryt jinými typy poškození.

Je pravděpodobné, že laločnaté skvrny jsou počátečním stádiem růstu mycelia, které se na malých schránkách objeví později právě pro jejich malou velikost, menší obsah využitelných organických látek a tudíž nižší atraktivitu pro houby. Je také možné, že povrch malých schránek se při pasivní disperzi kolonizuje pomaleji a že pro kolonizaci v okolním nevápňitém prostředí víceméně platí pravidla ostrovní biogeografie v malém měřítku.

5.1.5 Rozpouštění

Vlivem okolního nízkého pH (všechny lokality mimo dubohabřinu mají kyselé prostředí) dochází k rozpouštění stěny schránky, která je vytvořena z drobných, dokonale uspořádaných krystalků uhličitanu vápenatého, obklopených tenkou vrstvou organické matrix.

Domnívám se, že vápenaté mikrostruktury schránky hrají při rozkladu podstatnou roli. Ve stěně ulity se pod periostrakem může nacházet několik vrstev (WATABE 1988), sestavených z různých typů vápenatých mikrostruktur. Dobře prozkoumané jsou mikrostruktury vyskytující se u mořských mlžů a některých plžů (HEDEGAARD & WENK 1998, CHATEIGNER ET AL. 2000, KOBAYASHI & SAMATA 2006), o strukturách suchozemských plžů existují pouze okrajové zmínky.

Zkoumána byla mikrostruktura ulity hlemýždě zahradního (*Helix pomatia*). Jeho schránka se skládá ze čtyř vrstev: vnější prismatické, dvou příčně lamelárních a vnitřní perleťové (SALEUDDIN & HARE 1970, SALEUDDIN 1971). Toto zjištění je v přímém rozporu s konstatováním, že suchozemští plži nikdy nevytváří perleťovou vrstvu (WATABE 1988). V práci APPLETONA & HEEGA (1999) jsou uváděny čtyři vápenaté vrstvy (prismatická, příčně lamelární, druhá příčně lamelární a perleťová) u hlemýždě *Cornu aspersa*. ALLGAIER (2007) ve své práci zmiňuje počet vrstev schránky hladovky *Napaeus barquini*, nikoliv však typ mikrostruktury, ze které se tyto vrstvy skládají. SLAPNIK & MEDAKOVIĆ (2007) zmiňují namísto mikrostrukturálních charakteristik mineralogické složení. Ve schránce r. *Zospeum* (rod blízké příbuzný rodu *Carychium*) našli minoritní příměs kalcitu, hlavní část objemu schránky tvořil aragonit. Tyto dvě krystalografické modifikace uhličitanu vápenatého mají odlišné mechanické a chemické vlastnosti. Kalcit se vyskytuje v hexagonální soustavě, má

stupeň tvrdosti 3 a je stabilnější než kosočtverečný aragonit, který je však tvrdší (3,5-4) a má i vyšší hustotu (PETRÁNEK 1993).

U mořských mlžů bylo zjištěno, že různé typy mikrostruktur mají odlišné mechanické vlastnosti (TAYLOR & LAYMAN 1972; pro obecný přehled CURREY 1988 a ZUSCHIN ET AL. 2003, str. 55), což ovlivňuje, jak se budou prázdné schránky uchovávat a také jak se vyrovnají se šířením prasklin. Je pravděpodobné, že vyskytuje-li se i u suchozemských plicnatých plžů více typů vápenatých mikrostruktur a obě modifikace CaCO_3 , budou ovlivňovat způsob a rychlost rozkladu.

Poté, co jsou po odloupení periostraka obnaženy vápenaté vrstvy, dochází u velkých modelových druhů k tvorbě dolíků. Uhličitan vápenatý se začíná pomalu rozpouštět a vznikají zprvu mělké, později se prohlubující dolíky. Graf na obr. 21, str. 35 ukazuje vztah tvorby dolíků k uplynulému času. Je vidět, že zpočátku dolíky poměrně rychle přibývají, ale jejich množství na schránce se posléze stabilizuje. Tato stabilita je jen zdánlivá (odpovídá pojmu dynamické rovnováhy), protože dochází ke kontinuálnímu prohlubování dolíků v otvory za současného vzniku nových dolíků na dosud neporušených místech. Plocha otvorů se dále rozšiřuje, až schránka připomíná spíše síto s velkými oky. S dalším rozpouštěním ulita zmizí docela.

Rozpouštění anorganické části schránky malých modelových druhů probíhá značně odlišně od svrchu popsaného rozkladu velkých druhů. Periostrakum zde vytrvává za současného rozpouštění ostraka. Na místech zakalení se začínají rozpouštět vápenaté vrstvy a vytváří se okénka, otvory v ostraku překryté periostrakem. Periostrakum je zpočátku zcela průhledné, později dochází k jeho zabarvování do tmava. V konečné fázi rozpouštění může dojít ke kompletnímu zmizení ostraka. Prázdné periostrakum poté podléhá deformaci (obr. 24, str. 37). Není známo, zda se deformuje vlivem částic okolní hrabanky, či kvůli vlastním chemickým změnám, následovaným změnami objemovými.

Rozdíl mezi rozpouštěním ostraka malých a velkých modelových druhů tkví v jejich rozdílném poměru šířky ostraka ku periostraku a různé úloze periostraka samého. Periostrakum malých druhů slouží jako ochranný štít proti nepříznivým vnějším podmínkám. Ústí, jediná nechráněná část schránky, je za živa vyplněna tělíčkem plže. Po jeho smrti se však ústím dovnitř dostává vlhkost a dochází ke korozi. Díky tenkosti vápenaté vrstvy tato zmizí velmi rychle, periostrakum se nestihne porušit a vytvoří se okénko.

Také u velkých druhů dochází ke korozi schránky zevnitř (na stěnách jsou patrné stopy po rozpouštění podobné dolíkům, ale s méně zřetelnou hranicí), vápenaté části jsou však tak silné, že většinou nedojde k dosažení spodní části periostraka před jeho poničením. Výjimkou

jsou schránky, korodující v agresivním prostředí rašelinného boru, kde se rychlost rozpouštění zevnitř vyrovnává s rychlostí koroze ulity zvenku a okénka tu (i když v daleko menším měřítku) vznikají i na schránkách velkých druhů. Nejvíce se tvorba okének objevuje u plamatky *A. arbustorum*, patrně díky jejímu širokému ústí, které umožňuje vlhkosti dobře vnikat dovnitř schránky.

5.1.6 Srovnání otvorů, vzniklých rozpouštěním a při predaci dravým plžem

Otvory ve schránce mohou mimo rozpouštění vznikat působením plžů. Ti schránku prostruhávají buď kvůli přístupu k potravě (dravci, např. rod oleacína (*Poiretia*)), anebo si ochroustáváním schránky doplňují chybějící vápník (rod *Cepaea*). Oba důvody lze spojit („dnes podáváme křehké závornatky ve vápenatém těstíčku“). Otvory vzniklé ochroustáváním se neodlišují od otvorů vzniklých rozpouštěním, ačkoliv CADÉE (1999) zmiňuje radulární stopy viditelné při vysokém zvětšení.

Otvory, které ve schránkách svých obětí vytváří dravé oleacíny, se nápadně podobají otvorům, vzniklým v některých z experimentálně zakopaných krabiček. Abych mohla porovnat případné rozdíly, předložila jsem živé jedince závornatky *A. biplicata* třem jedincům r. *Poiretia* v laboratorním chovu (viz Metodika, str. 15). Ani při zvětšení 50x jsem nebyla schopna postřehnout popisované radulární stopy. Celkový dojem z otvorů vytvořených oleacínami se nelišil od otvorů, které vznikly abioticky v zakopaných krabičkách.

Není tedy možné potvrdit abiotický původ otvorů ve schránkách ze zakopaných krabiček. V krabičkách sice byli zaznamenáni živí jedinci několika druhů plžů, jednalo se však o drobné druhy. Není jisté, zda do krabičky v průběhu experimentu nevnikl např. velký slimák, neponičil schránku a po doplnění vápníku zase krabičku nepozorovaně neopustil.

5.1.7 Fragmentace

Tento typ poškození je závislý na stáří schránky a vlastnostech lokality pouze částečně. Při promokření schránky křehnou a proto je fragmentace častým jevem na vlhkých lokalitách, jako jsou rašelinný bor a olšina; viz tabulka č. 7, str. 51. Starší schránky jsou křehčí než schránky nové, ale k fragmentaci může docházet i u zcela čerstvých schránek. Rozlišila jsem několik typů fragmentace, z nich každý má poněkud odlišné příčiny.

Rozbití schránky do několika stejnocenných kusů bývá nejčastěji způsobeno šlápnutím na schránku nebo jejím rozdrcením mezi zuby. Takové poškození způsobují divoká prasata a

bylo odhaleno díky nešťastné shodě náhod při zničení části experimentu jejich rytím. Prasata poničila plastové krabičky i s obsahem, ulity rozkousala a rozdupala. Tak byl dokumentován ničivý potenciál velkých obratlovců, který by jinak zůstal nepopsán, přestože má na zachování schránek všude tam, kde se podobná zvířata vyskytují, klíčový vliv. Rozbité schránky se rozpadají na malé kousky s nechráněnými hranami a dochází ke zrychlenému rozpouštění uhličitanu vápenatého. Rozbité schránky zmizí mnohem rychleji než schránky nedotčené (kvantifikaci provedl PEARCE 2008).

Dalším typem fragmentace je ulomení vrcholu. Vrchol je u plžů nejstarší součástí schránky, většinou ční nahoru a bývá už za života odřeny. Starší části schránky také mají tenčí stěnu (vlastní pozorování). Kombinace těchto vlastností tvoří z vrcholu část schránky značně náchylnou k ulomení. Vrchol se může ulomit pádem z výšky nebo posunem větších okolních částic hrabanky. Vzhledem k poměrně vysoké četnosti výskytu olomení vrcholu u všech modelových druhů (viz tabulka č. 8, str. 56) je nejpravděpodobnějším důvodem ulomení tenkost stěny schránky.

Mimo vrchol se olamuje obústí. To může být zesíleno a vůči olamování chráněno (např. u *A. arbustorum* či *V. pulchella*), ale ani zesílení není absolutní ochranou před olamováním. Závornatka *A. biplicata* má ústí výrazně zesílené, částečně povytažené ven a mírně vyčnívající z obrysu schránky. Těsně pod obústím je schránka stejně silná jako v ostatních svých částech. A jako v případě vyčnívajícího vrcholu, i toto obústí je náchylné k olamování.

Suchomilka *X. obvia* tvoří nízký vnitřní návalek, který nemá výraznější ochrannou funkci a její ústí je neztlustlé, tenké a lámavé. Často podléhá olamování (viz tabulka č. 8, str. 51).

Posledním typem fragmentace jsou otvory, vzniklé proražením části schránky. Mohou být způsobeny dopadem těžkých předmětů (pádem kamenů či větví) nebo pádem samotné schránky. I když se proražení stěny schránky vyskytla, nebyla hojná.

Ve volné přírodě mnohdy dochází k proražení schránky při predaci.

5.1.8 Mycelium

Houby, porůstající schránky, byly kategorizovány morfologicky, protože nebylo možné určit, zda se jedná o anamorfu, teleomorfu či dokonce pouhá růstová stádia jediného druhu. Teleomorfa je životní stádium houby, které se na rozdíl od anamorfy rozmnožuje pohlavně.

Nejdříve se objevilo bílé uzlíkovité mycelium na jediné schránce v dubohabřině šest měsíců po zakopání. V dalších sériích se jak množství porostlých schránek, tak počet houbových morfotypů zvýšil (viz tabulka č. 6, str. 45).

Objevilo se nenápadné šedé intraperiostrakální mycelium, tvořící geometrické vzory v periostraku plamatek. Nejběžnějším typem mycelia se stalo tenké černé mycelium, porůstající schránky bez ohledu na velikost, druhovou příslušnost a místo koroze. Množství tenkého černého mycelia s časem od počátku koroze narůstá. Bylo zjištěno (obr. 28, str. 39), že se jedná o směs stopko- a vřeckovýtrusé houby, což nebylo makroskopicky rozpoznatelné. Mycelium stopkovýtrusých hub (Basidiomycota) se vyznačuje přítomností přezek, jakýchsi „kolének“, která překlenují spoje mezi buňkami dvoujaderného mycelia a zajišťují rovnoměrné rozdělení obou typů jader v myceliu. Bližší určení obou hub nebylo možné vzhledem k absenci využitelných taxonomických znaků na vegetativním myceliu.

Dalším zjištěným morfotypem mycelia bylo tenké hnědé mycelium, které je pravděpodobně růstovým stádiem jedné z hub, která tvoří tenké černé mycelium.

Posledním pozorovaným typem mycelia bylo silné, kyjovitě tvarované černé mycelium, které se vyskytovalo pouze na schránkách starých dvanáct měsíců.

Přímou PCR amplifikací a následnou sekvenací byly zjištěny výskyt dvou hub: druhu *Arthroderma insingulare* Padhye et Carmichael 1972 (Ascomycota: Arthrodermataceae) a blíže neurčeného zástupce rodu *Geomyces* Traaen 1914 (Ascomycota: Myxotrichaceae). Obě houby pocházely ze schránky uložené tři roky v dubohabřině. Mikroskopickým určením byl potvrzen výskyt *A. insingulare* (anamorfa *Trichophyton terrestre* (DURIE & FREY 1957)).

Arthroderma insingulare je geofilní druh a nejčastěji se vyskytuje v alkalických půdách (DE HOOG ET AL. 2000). Z půdy jej lze extrahovat předložením lidských vlasů (*hair baits method*; BLYSKAL 2009, DURIE & FREY 1957), na kterých se projevuje tvorbou jemného bílého mycelia. Rod *Trichophyton* dokáže působit patogenně, je to keratofilní dermatofyt (ULFIG ET AL. 2007).

Rod *Geomyces* je běžný půdní druh. Vyskytuje se v lesích různých typů včetně rašelinných, ale napadá i ptačí peří a hnízda. Dokáže růst na vlasech (DOMSCH ET AL. 2007).

Rody *Trichophyton* a *Geomyces* patří k nejběžněji se vyskytujícím houbám, které se podílí na mikrobiálním rozkladu keratinových substrátů (BLYSKAL 2009). Proč se vyskytují na měkkých schránkách, ve kterých nebyl obsah keratinu dokumentován, není zřejmé. Nejspíše dokážou využít složité proteiny, obsažené v periostraku.

5.1.9 Menšinové typy poškození

Ztráta lesku

Ztráta lesku je komplexní poškození schránek, způsobené několika různými faktory. Periostrakum podléhá vlivům okolí (především kolísání vlhkosti, ale také slunečnímu osvětlení (MENEZ 2002)), jeho svrchní vrstva se odírá a ztrácí původní lesk. Po dalším navětrání a rozpukáním se periostrakum odlupuje a odhaluje matné podpovrchové vápenaté vrstvy periostraka (obr. 12, str. 31). Ty se začínají rozpouštět a dolíky většinou postrádají lesklou vnitřní plochu.

Vytrvání lesku je jednou z charakteristik počátečního průběhu rozkladu (viz tabulka č. 6, str. 45) a zachovává se hlavně u schránek z míst s méně kyselou půdní reakcí (suťový les, dubohabřina a bučina). Je negativně korelováno s uplynulým časem (obr. 40, str. 52).

Blednutí povrchu schránky nemusí znamenat současnou ztrátu lesku.

Tmavá slimáčkovitá stopa

Tato stopa se objevila na třech schránkách zakopaných tři roky v rašelinném boru. Nejedná se o poškození schránky zasahující hlubší vrstvy. Stopa se nalézá na povrchu periostraka a tvoří ji specificky přichycené nejjemnější částičky hrabanky.

Je pravděpodobné, že stopa byla způsobena plazivým pohybem drobného bezobratlého živočicha, nejspíše háďátka (Nematoda) či drobného zástupce kroužkoců (Anellida). Stopa připomíná vlečnou stopu, vytvořenou prolézáním jemného bahna. Bahno ze středu bylo vytlačeno masou těla k okrajům, které se díky tomu zvýraznily. Stopa připomíná kolejnici nepřerušovanou pražci (obr. 29, str. 40).

Obdobnou stopu při svém pohybu vytváří vodní plicnatí plži (vlastní pozorování). Produkují sliz, který ulpívá na podkladu a na jehož okrajích se zachycuje drobný písek. Jediným plžem, který se v brusnicovém rašelinném boru u Radostínského rašeliniště autochtonně vyskytuje, je ostroústka *C. aspera*. Tento plž obývá keříky borůvčí, stonky ostřic a větévky nízkých stromků a do hrabanky nesestupuje. Stopu nalezenou na schránkách nevytváří.

5.2 Rozklad velkých a malých modelových druhů

Velké a malé modelové druhy (hranice 6 mm nejmenší/největší rozměr) se rozkládají dvěma odlišnými způsoby.

Rozklad velkých modelových druhů (*A. arbustorum*, *A. biplicata*, *I. isognomostomos* a *X. obvia*) je charakterizován blednutím povrchu, tvorbou dolíků a otvorů, zabarvováním do oranžova i tmava a porůstáním myceliem (obr. 42, str. 54). Koroze přichází zvenčí a postupuje do nitra ulity.

Malé modelové druhy (*P. hammonis*, *C. lubrica*, *C. aspera*, *V. pulchella* a *C. minimum*) se rozkládají zevnitř. Jejich ostrakum se rozpouští mnohem rychleji než u velkých modelových druhů a to předznamenává charakteristické typy poškození korodovaných schránek. Tvoří se okénka, ostrakum kompletně mizí a prázdné periostrakum podléhá deformaci. Příznačná je i přítomnost bílých a černých laločnatých skvrn.

Tyto dva způsoby rozkladu jsou dobře patrné i z grafu na obr. 45, str. 57. Pravá polovina grafu zahrnuje změny typické pro rozklad velkých druhů, zatímco levá je charakteristická pro malé modelové druhy. Velké modelové druhy jsou ve způsobu svého rozkladu mnohem homogennější než druhy malé. Mezi zástupci malých modelových druhů jsou rozdíly výraznější (extrémní je v tomto směru ostroústka *C. aspera*), přesto je patrná obecná tendence k podobnému způsobu rozkladu.

Zdůraznění si zaslouží druhy *A. arbustorum* a *I. isognomostomos*, jejichž způsob rozkladu je velmi podobný (viz obr. 45, str. 57). Jak již bylo zmiňováno, je to způsobeno pravděpodobně tvarem, možná také mikrostrukturálními charakteristikami ulity, o nichž však neexistují žádné informace.

Podobný způsob koroze suchomilky a závornatky může být způsoben několika značně rozšířenými typy změn. Oba druhy výrazně blednou, vytváří se na nich dolíky a často se jim olamuje obústí (viz tabulka č. 8, str. 56). Jak nevýrazné tenké obústí suchomilky, tak zesílené, ven zahnuté a z obrysu schránky vyčnívající obústí závornatky je náchylné k mechanickému olamování. Mimo tyto dvě charakteristiky jistě existují i další vlastnosti, které oba druhy sdílí a které zůstaly námi nepovšimnuty (např. mikrostrukturální charakteristiky).

5.3 Vliv velikosti schránky

Velikost hraje při rozkladu velkou roli, neboť malé schránky mizí výrazně rychleji než schránky velké. Malý kousíček uhličitanu vápenatého, přestože chráněný organickým periostrakem, se rozpustí mnohem rychleji než podobně upravená částice o tři řády větší: váha jedné síměnky, nejmenšího modelového druhu, je průměrně 0,00027 g; schránka největší plamatky v průměru váží 0,43 g. HOTOPP (2002) předpokládá, že opravdu drobné schránky suchozemských plžů (pod 3 mm) se rozloží během několika měsíců (průměr malých

modelových druhů se pohybuje od 0,75 mm u *C. minimum* po 4 mm u *P. hammonis*). Ve fosilním záznamu jsou malé druhy mořských mlžů (1 cm) podhodnoceny o téměř polovinu rodů (VALENTINE ET AL. 2005), což dokazuje náchylnost schránek malých druhů měkkýšů ke zničení ve všech typech prostředí.

Vlivnost velikosti schránky pro typ rozkladu se projevuje i tvorbou velikostních gradientů, zřejmých z mnoha grafů (obr. 30, str. 41; obr. 31, str. 42; obr. 42, str. 54).

5.4 Vliv tvaru schránky

U velkých modelových druhů je na počátku koroze (obr. 30, str. 41) patrný vliv tvaru schránky. Ulity málo spiralizované, kulovitě až okrouhlého tvaru se svým způsobem rozkladu odlišují od prodloužených a vysoce spiralizovaných schránek.

Malé druhy vliv tvaru na typ rozkladu nevykazují (velmi výrazně obr. 31, str. 42; méně výrazně obr. 30, str. 41). V pozdějších stádiích koroze vliv tvaru mizí i u velkých druhů, aby se částečně objevil po třech letech (obr. 33, str. 44). Jeho vliv se v plné síle projeví až na obr. 42, str. 54; v míře vyšší než kdykoli předtím.

Z uvedeného vyplývá, že tvar je pro způsob rozkladu důležitý, ale překrývají ho jiné vlastnosti schránek či prostředí, ve kterém rozklad probíhá. U přirozených tafocenóz je vliv tvaru na způsob rozkladu velmi důležitý, protože se v nich nachází schránky různě „staré“ (podléhající korozi různou dobu). V souborných datech (obr. 42, str. 54) způsob rozkladu vyčlenil tvarově podobné dvojice: kulovité *A. arbustorum* a *I. isognomostomos*; vřetenovité *C. minimum* a *C. lubrica* a zploštělé *P. hammonis* a *V. pulchella*, což ukazuje na jeho silný vliv.

U plžů se vyskytuje množství rozmanitých tvarů schránek (pro přehled GOODFRIEND 1986 a HELLER 1987) a vliv tvaru na rozklad schránek je očekávatelný. Schránky s širokou píštělí jsou náchylnější k rozbití, protože starší závity nejsou v místě píštěle podepřeny závity mladšími a ulita ztrácí pevnost v tlaku (VERMEIJ 1993, str. 127). Protážené ulity s tenkými okraji jsou náchylné k olamování. Vrcholy či obústí, které vyčnívá z obrysu schránky, se olamují běžně, odhalují vápenaté vrstvy a urychlují rozpouštění uhličitanu vápenatého. Tuto domněnku podporuje zjištění PEARCE (2008) i mé vlastní pozorování. Na vliv tvaru schránky na rozklad poukázal i MENEZ (2002).

K překrytí vlivu tvaru může dojít kvůli různě rychlému působení jednotlivých lokalit na rozpad schránek. V místech s velmi kyselou půdní reakcí se vliv tvaru neprojeví, protože malé schránky se urychleně rozpouští a je jedno, jakou hodnotu má jejich poměr povrchu k objemu

(toto číslo má dle MENEZE (2002) na rozklad vliv). Malé druhy se rozkládají příliš rychle, než aby se jejich tvar mohl jakkoli projevit. Když se však alespoň některé malé schránky zachovají, jejich tvar se projeví: díky souborným datům ze všech čtyř odběrů se projevil vliv tvaru i na rozklad malých modelových druhů.

Vliv tvaru může být překryt jinými vlastnostmi schránek – např. vysokou odolností periostraka u acidotolerantní ostroústky nebo specifickou, na střídání abiotických vlivů celkově uvyklou schránkou suchomilky. Tyto druhy mají díky svým vlastnostem způsob rozkladu unikátní.

5.5 Vliv druhové příslušnosti plže na rozklad jeho schránky

Ukázalo se, že některé typy změn na schránkách jsou charakteristické pro určité druhy či pro užší skupiny druhů. Žádná z charakteristik však není dokonale druhově specifická, vždy se v jisté, byť sotva postřehnutelné míře vyskytuje i u dalších druhů.

Kupříkladu periostrakum ostroústky *C. aspera* je výjimečně odolné a zůstává po dlouhou dobu celistvé. Ostrakum se rozpouští a vznikají v nebývale vysoké míře okénka (tabulka č. 8, str. 56). Po kompletním rozpouštění ostraka se prázdné periostrakum deformuje.

Malé druhy všeobecně si ve zvýšené míře zachovávají celistvé periostrakum a je pro ně charakteristické zakalení a zneprůhlednění stěny schránky s následnou tvorbou okének. Projev těchto charakteristik je u ostroústky pouze doveden do extrému, jinak se z obecného schématu rozpadu malých druhů nevymyká.

Dva záhadné typy poškození – tvorba bílých a černých laločnatých skvrn – jsou také charakteristické pro všechny malé druhy, nejvíce se však vyskytují u dvou o něco větších druhů, *P. hammonis* a *C. lubrica*; a nejméně u síměnky *C. minimum* (viz tabulka č. 8, str. 56).

Všechny tyto popsané vlastnosti spolu tvoří výše zmiňovaný typ rozkladu (Výsledky, str. 54), charakteristický pro malé modelové druhy. Zakalení je charakteristické pro počátek jejich rozkladu, tvorba okének a deformace prázdného periostraka pro pozdní fáze (tabulka č. 6, str. 45; obr. 40, str. 52).

Pro schránky suchomilek (*X. obvia*) je charakteristická ztráta barvy, tvorba dolíků a následné oranžové obarvení (tabulka č. 8, str 56; ale také obr. 31, str. 42 a obr. 32, str. 43). Tyto charakteristiky (blednutí – olupování periostraka – tvorba dolíků – tvorba otvorů – obarvení odkrytých vápenatých vrstev) však provází korozi všech velkých modelových druhů (obr. 30, str. 41; obr. 42, str. 54). U suchomilky se jen projevují ve zvýšené míře.

Schránky plamatek byly jako první porosteny myceliem (obr. 30, str. 41), později se však výskyt mycelia rozšířil na veškeré modelové druhy, i malé. Obecně vysoká míra porostení houbami vyplývá z tabulky č. 8, str. 56.

Druhový rozklad lze charakterizovat i nepřítomností určitého typu změn. Např. schránky velkých modelových druhů se téměř nezakalují (tabulka č. 8, str. 56). Je to dáno neprůsvitností jejich schránky. Jediným mírně průsvitným druhem je závornatka *A. biplicata*, u které zřídka k zakalení stěny schránky dochází.

Schránky suchomilek se na rozdíl od ostatních velkých modelových druhů téměř neolupují. Pro velké modelové druhy je olupování periostraka charakteristické (např. obr. 30, str. 41; obr. 31, str. 42 a obr. 32, str. 43). Domnívám se, že olupování je způsobeno kolísáním vlhkosti na lokalitách (viz MORTON 2006). Za svého života se plži pohybují ve stabilně vlhkém prostředí. Při nižší vlhkosti dochází ke smršťování těla a od určitého množství ztráty vody plži přestávají aktivovat. Pokračují-li suché podmínky, umírají. Lze předpokládat, že stabilita vlhkosti prostředí je důležitá jak pro živočicha, tak pro jeho schránku. A skutečně, olupují se pouze druhy žijící v humidním prostředí. Stepní suchomilka, adaptovaná na sucho, osvit i kolísání teplot, se téměř neolupuje. Když je periostrakum ostatních tří velkých modelových druhů delší dobu vystaveno kolísání vnější vlhkosti (viz obr. 31, str. 42; obr. 32, str. 43 a obr. 33, str. 44), ztrácí integritu, popraská a začne se ze schránek masivně slupovat.

Přítomnost určitého počátečního typu rozkladu na některých druzích po delším časovém úseku, kdy koroze probíhala, také indikuje odlišný způsob rozkladu. Pro schránky zuboústky *I. isognomostomos* zakopané tři roky je nesmírně charakteristické odlupování periostraka (obr. 33, str. 44). Odlupování je obvykle počátečním typem rozkladu velkých modelových druhů a to, že je pro zuboústku charakteristické v tak pozdní fázi koroze, ukazuje na její nebyvalou odolnost vůči kolísání vlhkosti a celkově pomalejší rozpad schránek.

Ukázkou podobnosti rozkladu, vázanou na příbuznost, je dvojice *A. arbustorum* a *I. isognomostomos* (obr. 42, str. 54; obr. 45, str. 57). Oba druhy jsou zástupci čeledi Helicidae, mají podobný tvar a pravděpodobně také vápenaté mikrostruktury stěny schránky. Jejich způsob rozkladu si je nesmírně podobný.

Není to však pouze taxonomická příbuznost, která podporuje podobný rozklad schránek. Z grafu na obr. 45, str. 57 je jasně patrná podoba rozkladových charakteristik suchomilky *X. obvia* a závornatky *A. biplicata*, které patří do zcela odlišných čeledí. Pravděpodobným důvodem jejich podobného rozkladu jsou některé dominantní charakteristiky rozkladu, tedy výrazné blednutí, tvorba velkého množství dolíků a časté zbarvování do oranžova, stejně jako náchylnost k rozbíjení ústí (viz tabulka č. 8, str. 56).

5.6 Vliv ekologických charakteristik druhu na rozklad jeho schránky

Při paleontologických výzkumech bylo zjištěno, že v mnoha prostředích se liší složení živého společenstva od nekrocenózy (ZUSCHIN ET AL. 2000). To může být způsobeno agresivitou prostředí, více však ekologií (tedy souborem vlastností) organismu, který korozí podléhá.

V našem experimentu je analogií tohoto zjištění rozklad ostroústky *C. aspera* a síměnky *C. minimum* v rašelinném boru.

Ostroústky jsou jedny z mála druhů plžů, kteří jsou schopni žít ve výrazně kyselém prostředí. Druhem s podobnými ekologickými nároky je např. *Zoogenetes harpa* (obr. 46). Projevuje se na něm stejné poškození (rozpuštění ostraka při vytrvání periostraka) jako u ostroústky. Stavba schránky obou druhů je podobná. Mají velmi odolné periostrakum, které i ve značně kyselém prostředí vytrvává. Vápenaté části schránky nejsou příliš silné a zdá se, že hlavní význam štítu vůči nepříznivým vnějším podmínkám připadá periostraku. Takové schránky díky ochrannému periostraku vytrvávají velmi dlouho (jeden exemplář *C. aspera* vytrval tři roky) i v tak agresivním prostředí, jako je rašelinná půda. Naopak subtilní schránky síměnky, která si k životu vybírá lokality bazičtější, podobné protektivní periostrakum postrádají a rozkládají se velmi rychle. Zcela zmizí do šesti měsíců od uložení (rašelinný bor).



Obr. 46: *Zoogenetes harpa*, severský acidotolerantní druh. Nedospělý jedinec, pohled na poničené ústí (periostrakum je zvlněno dovnitř schránky a uzavírá obústí). Zvětšeno 16x.

Vlastnosti, které rozklad schránek ovlivňují, nejsou dostatečně známé a jsou shrnovány pod zavádějící termín ekologické nároky druhu. Pravděpodobně ale představují komplexní soubor vlastností schránky: její velikost a tvar, povrch, tloušťku a složení periostraka, množství organické matrix, typ vápenatých mikrostruktur a jejich mineralogii, úpravu obústí i mnohé další.

Právě konstatování „tento druh je acidotolerantní“ či „tento druh je striktně kalcifugní“ však nejlépe a nejkompexněji odpovídá tomu, jakou má ten který druh schránku, jak bude reagovat na nepříznivé vlivy prostředí, jakým způsobem se bude rozkládat. Proto můžeme prohlásit, že ekologické nároky plže dobře vysvětlují jeho způsob rozkladu a je pochopitelné, že schránky druhů acidotolerantních budou poměrně dobře vytrvávat i na místech s nízkým pH.

5.7 Vliv času na druhovou specifikou rozkladu schránek

Lze se domnívat, že každý druh (nebo alespoň čeleď) se bude rozkládat poněkud jinak díky svým odlišným vlastnostem (velikost a tvar schránky, typ periostraka a mnohé další). Zdá se ale, že tomu tak není. V počátečních stádiích rozkladu (obr. 30, str. 41) se sice vyčleňují skupiny velkých a malých druhů a samostatně ostroústka *C. aspera*, ale rozklad velkých stejně jako malých druhů mezi sebou není příliš odlišný.

Po dalších dvanácti měsících (obr. 31, str. 42) se svým typem rozkladu z velkých druhů vyštěpí suchomilka, naopak drobná ostroústka se začlení mezi ostatní malé druhy. Druhový způsob rozkladu přinejmenším v počátečních fázích koroze není ustálený.

Dva roky staré schránky začínají vykazovat druhově specifické charakteristiky rozkladu (obr. 32, str. 43). Domnívám se, že k tomu došlo díky různé rychlosti a razanci rozkladu na sledovaných lokalitách. Na těch vůči schránkám méně agresivním (suťový les, dubohabřina, bučina) ještě nedošlo k rozpadu malých druhů a vyvinuly se na nich kombinace poškození, které na lokalitách s agresivnějším působením nebyly zaznamenány, protože maličké ulitky se tam rozpustily celé a nezbylo z nich nic k pozorování. Malý druh *C. aspera* se díky odolnému periostraku zachoval déle. Naopak velké modelové druhy se nejspíše skutečně rozrůznily, protože po dvou letech ještě nezačínají přirozeně mizet rozpouštěním.

Celý jev druhové charakterizace rozkladu schránek je nejdokonaleji patrný po třech letech od počátku koroze (obr. 33, str. 44), kde se navíc projevuje vliv tvaru, předtím zastřený jinými vlivy.

5.8 Časová posloupnost různých typů poškození

Některá poškození se s přibývajícím časem vyskytují na stále větším množství schránek (viz obr. 40, str. 52). Jejich masivnější výskyt na schránce napovídá, že schránka je prázdná delší dobu. V první řadě je to výskyt černých laločnatých skvrn, velikých otvorů skrz schránku a okének. K charakteristikám, dobře dokumentujícím pokročilý věk schránky, rovněž patří porostení houbami (především tenkým černým myceliem), tmavé obarvení a u malých modelových druhů deformace prázdného periostraka (viz tabulka č. 6, str. 45). Díky začlenění relativně suchých a bazických lokalit do studie sem spadá i tvorba dolíků. To je charakteristika příznačná pro počátky koroze, ale zjistila jsem, že na mírných lokalitách rozklad probíhá pomaleji.

Na obr. 40. str. 52 je vidět, že ty typy poškození, které korelují s první (zde časovou) osou, jsou charakteristické pro počátky rozkladu schránek. V pozdějších stádiích rozkladu se téměř neobjevují. Jsou to především zachování lesku, zakalení původně průsvitné stěny schránky, vytrvání celistvého periostraka a rozbití vrcholu.

Třetím typem změn jsou takové vlastnosti, které se vyskytují nezávisle na probíhajícím čase. Jsou zobrazeny na počátku časové osy a kolmo k ní. Patří sem především fragmentace, která je částečně nezávislá na okolních abiotických podmínkách a vzniká působením živých organismů (zašlápnutí, rozkousnutí) nebo po pádu těžkého předmětu na schránku (tento faktor rozkladu v experimentu chyběl).

5.9 Charakteristické lokální typy poškození

Některá místa zanechávají na schránkách v nich uložených charakteristické kombinace změn, tafonomické charakteristiky prostředí (*taphonomic signatures*, KIDWELL ET AL. 2001). Neexistuje žádné jednotlivé poškození schránky, které by bylo vázáno výhradně na jedinou lokalitu, objevují se však typické kombinace typů poškození.

Pro olšinu je charakteristické především olamování vrcholů, odbarvení povrchu schránek, olupování periostraka a oba typy zbarvení (viz tabulka č. 7, str. 51; obr. 34, str. 46; obr. 35, str. 47, obr. 36, str. 48 a obr. 37, str. 49).

Velké schránky z bukového lesa se často olupují a v pozdějších stádiích koroze porůstají myceliem (obr. 35, str. 47 a obr. 36, str. 48). Stěna schránky malých druhů se zde výrazně zakaluje a objevují se v ní bílé laločnaté skvrny (tabulka č. 7, str. 51). Navíc dochází k zachování lesku. Tyto charakteristiky ukazují na poměrně mírný způsob rozkladu, lesk

reaguje výrazně na korozivní prostředí a zakalení je prvopočátečním stádiem rozkladu malých modelových druhů.

Stejně tak má na rozklad schránek mírný vliv dubohabřina. Ulitám zde vytrvává celistvé periostrakum, stěny schránek malých druhů podléhají zakalení stěny a dochází k zachování povrchového lesku. Poměrně charakteristická pro počáteční stádia koroze je zde přítomnost mycelia (obr. **34**, str. 46), posléze dubohabřina o tuto charakteristiku přichází ve prospěch bučiny (obr. **35**, str. 47 a obr. **36**, str. 48).

Suťový les také podporuje zachování celistvého periostraka a lesku (tabulka č. **7**, str. 51). Je to opět lokalita s velmi mírným vlivem na schránky, u malých modelových druhů se její vliv projevuje především zakalením a tvorbou laločnatých skvrn (obr. **34**, str. 46; obr. **36**, str. 48). Teprve později dochází k odbarvení, olupování a tvorbě dolíků (obr. **37**, str. 49).

Schránky v kulturním smrkovém lese získávají výrazné obarvení (oranžové i tmavé), na malých druzích se vytváří černé laločnaté skvrny. Velké druhy mají výrazně dolíkováný povrch a často rozbité ústí (tabulka č. **7**, str. 51).

Rašelinný bor zpočátku způsobuje blednutí a tvorbu dolíků na velkých modelových druzích, které se výrazně zabarvují a vytváří se v nich otvory (tabulka č. **7**, str. 51). Míra tvorby otvorů je na této lokalitě nejvyšší ze všech studovaných biotopů. Také množství dolíků zde vzniklých nemá u ostatních lokalit obdoby. Dolíky kontinuálně vznikají po celou dobu koroze na schránkách v místech, která dosud nebyla rozpouštěním zasažena (obr. **21**, str. 35). Malé modelové druhy zde podléhají deformaci (její míra je opět nejvyšší ze všech sledovaných lokalit) a zbývá z nich pouze prázdné periostrakum. Častým poničením všech schránek je rozbité ústí a rozbitý vrchol (promočení schránky vede ke křehnutí a zvýšené náchylnosti k fragmentaci).

Z tohoto přehledu je patrné, že některé lokality na schránky působí výrazně ničivěji než jiné. Vysoce korozivním prostředím, které způsobuje rychlé poničení zakopaných schránek, se vyznačují především rašelinný bor, olšina a kulturní smrkový les (tabulka č. **7**, str. 51). Zbývající tři lokality (bučina, suťový les a dubohabřina) na schránky v nich umístěné působí mnohem pomaleji a mírněji. Toto rozdělení je patrné i z obr. **16**, str. 33; obr. **22**, str. 36 a obr. **38**, str. 50; kde mírně působící lokality vytváří jeden shluk s poměrně podobným typem rozkladu, charakterizovaným především zachováním lesku, celistvého periostraka a porůstáním myceliem. Zbylé tři lokality se od sebe odlišují výrazněji, jejich společné působení na schránky se vyznačuje především fragmentací a obarvováním.

Nejagresivnějšímu postavení rašelinného boru odpovídá i průběh tvorby otvorů (obr. 22, str. 36). Otvory jsou finálním stádiem rozpouštění a jejich množství dobře dokumentuje rychlost a razanci působení prostředí této lokality na schránky.

Z obr. 39, str. 51 je vidět, že lokality mají určité charakteristické typy poškození, které se na ulitách v nich uložených projevují výrazněji než kdekoli jinde. Je to např. tvorba okének a absolutní rozpouštění ostraka v prostředí rašelinného boru, tvorba černých a bílých laločnatých skvrn v suťovém lese, oranžové zbarvení vznikajících dolíků v dubohabřině či tmavé obarvení schránek v olšině.

Z tohoto obrázku (39, str. 51) je také patrná již zmiňovaná podobnost některých lokalit, především u dvojice suťový les a bučina; a olšina s kulturním smrkovým lesem. První dvojici spojuje jejich pomalé a mírné působení na schránky: oba typy laločnatých skvrn se objevují až po delší době strávené v hrabance a toto poškození není příliš ničivé; blednutí je jedním z počátečních stádií koroze ulit. Naopak olšina a kulturní smrkový les se vyznačují vysoce korozivními podmínkami, schránky zde zakopané tmavnou. Tmavé obarvení je dobrou známkou vyššího stáří schránky (obr. 40, str. 52). Stejně tak se zde na schránkách nalézají velké množství děr. Z obr. 39, str. 51 je navíc patrná specifita působení dubohabřiny, která se poněkud odlišuje od ostatních „mírně“ působících lokalit.

5.10 Kombinovaný vliv pH a vlhkosti lokality na rozklad schránek

Nejdůležitějšími faktory, které ovlivňují rozklad měkkých schránek v prostředí středoevropského lesa, jsou vlhkost lokality a pH hrabanky. Vliv má stálá vlhkost, způsobená vysokou hladinou spodní vody i vysoký srážkový úhrn, který ale nepůsobí na schránky kontinuálně.

Kyselé prostředí výrazně přispívá k rozpouštění uhličitanu vápenatého, hlavního stavebního prvku schránek plžů. K tomu, aby vnější kyselé prostředí mohlo na schránky působit, je potřeba mediátor vlivu nízkého pH: vlhkost.

Zkoumané lokality pokrývají širokou škálu hodnot pH (od 7,22 v dubohabřině po 3,52 v rašelinném boru; viz tabulka č. 4, str. 21), stejně jako různé míry vlhkosti (stále podmáčená olšina a rašelinný bor; vysoké úhrny srážek v rašelinném boru, v kulturním smrkovém lese a v dubohabřině; viz graf průběhu srážek, Příloha str. 10).

Nejagresivnější prostředí, vytvořené kombinací vysoké vlhkosti a nízkého pH vzniká v rašelinném boru, což se projevuje nejvyšší poničeností zde zakopaných schránek (viz tabulka č. 7, str. 51). Další podmáčenou lokalitou je olšina, kde vlivem redukčních podmínek

také panuje nízké pH (4,3). I zde jsou schránky silně narušovány a koroze probíhá poměrně rychle (viz tabulka č. 7, str. 51).

Posledním z míst, kde dochází k drastickému poškozování experimentálních schránek, je kulturní smrkový les u obce Březí. pH hrabanky zde dosahuje hodnoty 5,39 a to je více než pH hrabanky bukového lesa (4,92). Přesto se schránky z bučiny rozkládají obecně méně než schránky ve smrčině. Je to proto, že srážkový úhrn je výrazně vyšší ve smrkovém lese než v bučině (kde je nejnižší ze všech lokalit).

Tato dvojice lokalit (kulturní smrkový les a bučina) poukazuje na vliv vlhkosti na rozklad schránek, který překonává vliv pH. Získaný poznatek je v rozporu se zjištěním PEARCE (2008), na jehož experimentálních lokalitách se schránky nerozkládaly signifikantně odlišně při stejné hodnotě pH pro různé vlhkosti (vlhčí lokality by se měly projevit výrazněji); zato souhlasí s poznatkem MARTINA & SOMMERA (2004A), totiž že výskyt plžů ovlivňuje v první řadě vlhkost lokality a až po ní pH. Ježto měkkýši tvoří se svými schránkami dokonalou jednotu, tak to, co platí pro celého živočicha, platí i pro samotnou prázdnou schránku.

Nejmírněji se projevující lokalita – dubohabřina – má nejvyšší pH (7,22) a její srážkové úhrny jsou průměrné, suťový les s pH okolo 5,61 má úhrn srážek nejnižší a ani zde schránky nejsou příliš poškozené (ve srovnání s opravdu razantně působícími lokalitami, jako je rašelinný bor či smrčina).

5.11 Tafonomická charakteristika lokalit

Zjistila jsem, že různá místa zanechávají na prázdných schránkách svůj otisk, tafonomickou charakteristiku prostředí. Dle vlastností prostředí tato tafonomická charakteristika může být velmi výrazná, dobře rozeznatelná a analýzou určitého množství schránek lze odpovědět na otázku, kde k rozkladu docházelo. Tafonomická charakteristika prostředí může být také téměř nerozpoznatelná, velmi subtilní. Jev je znám i paleontologům a bylo zjištěno, že v mnoha prostředích se liší složení živého společenstva od nekrocenózy (ZUSCHIN ET AL. 2000).

5.12 Změny rozptylu koroze v čase

Je patrné (obr. 41, str. 53), že na počátku rozkladu bylo poškození každé schránky trochu odlišné a vyskytovalo se množství unikátních kombinací změn, jejichž morfologický

rozptyl byl široký. I přes tento široký rozptyl si schránky byly způsobem poškození poměrně podobné a bylo možno vytvořit skupiny s podobným typem rozkladu (viz obr. 30, str. 41). S postupem času se ulity ve způsobu koroze sjednocovaly a rozdíly mezi nimi zmenšovaly. Schránky se změnilly v trosky, mezi nimiž díky obecně vysoké míře poškození (viz též tabulka č. 6, str. 45) není takové množství rozdílů jako na počátku, kdy byly schránky nové a reagovaly na vlastnosti prostředí značně rozdílně.

Prvotní značný rozptyl v poškození schránek si vysvětlují jejich možnou rozdílnou minulostí. Kupříkladu typ lokality, na které plž žil, mohl ovlivnit vlastnosti jeho schránky, i když to na ní nebylo přímo patrné. Je známo, že schránky z míst s vysokou koncentrací vápníku jsou robustnější než schránky z míst vápníkem chudých, což může vysvětlovat zachycenou variabilitu rozkladu. Experimentální schránky nebyly získány z jediné lokality a tudíž nelze vyloučit, že jejich odlišné minulosti měly vliv na počátek koroze. V dalších fázích rozkladu se vliv osobní historie stírá.

5.13 Kritéria pro zařazení druhu do malakocenózy recentně obývající lokalitu

Z dosažených výsledků nelze vytvořit pravidlo pro zařazování velkých druhů (nejmenší rozměr schránky nad 6 mm), nalezených pouze ve formě prázdných schránek, do souboru aktuálně se na lokalitě vyskytujících měkkýšů. Velké schránky podléhají abioticky působené korozi pomalu, teprve po dvou a více letech na nejagresivnějších lokalitách (rašelinný bor) začínají přirozeně mizet. Tato tři roky trvající studie nepodchytila průběh jejich dlouhodobé koroze, pouze zjistila (v souhlasu s poznatky PEARCE (2008)), že robustní schránky na lokalitách mohou vytrvat v řádu roků. Z nálezů prázdných schránek velkých druhů na lokalitě tedy nelze nic posoudit o aktuálnosti výskytu daného druhu a doporučuji je do seznamu druhů dané lokality nezařazovat.

Malé druhy (největší rozměr schránky pod 6 mm) se na rozdíl od robustních rozkládají poměrně rychle a i počáteční stádia rozkladu (zakalení stěny schránky) jsou na nich dobře patrná. Díky poměrně rychlému rozpouštění lze doporučit, aby malé druhy, nalezené ve formě prázdných schránek, byly zařazovány do seznamu aktuálně se vyskytujících druhů dané lokality.

Pro velmi pečlivé badatele doporučuji zařadit do seznamu druhů pouze ty malé druhy, jejichž stěna schránky je dokonale průsvitná, maximálně bodově zakalená. Na příhodných lokalitách s vysokým pH, nízkou zamokřeností a nízkými úhrny srážek totiž mohou vytrvat i malé schránky poměrně dlouho (viz Příloha, str. 11).

6. ZÁVĚR

Po tři roky byl sledován rozklad devíti běžných střeoevropských druhů plžů v šesti typech lesních společenstev.

Na experimentálně zakopaných schránkách bylo pozorováno osm typů změn a poškození: odlupování periostraka, změny barvy (blednutí a obarvování), zakalení stěny schránky, rozpouštění vápenatých částí ulit (tvorba dolíků, otvorů a okének), fragmentace, porostení myceliem, ztráta lesku a vytvoření tmavé slimáčkovitě stopy.

Existují dva základní typy rozkladu, jeden charakteristický pro malé modelové druhy (největší rozměr schránky < 6 mm), druhý typický pro velké modelové druhy (nejmenší rozměr > 6 mm). Malé modelové druhy se rozkládají směrem zevnitř, nejprve dojde k zakalení stěny schránky a poté k rozpouštění ostraka. Periostrakum vytrvává za vzniku okének. Velké modelové druhy se rozkládají směrem zvenku dovnitř. Nejprve dojde k narušení periostraka, které se olupuje. Obnažené ostrakum se rozpouští za vzniku dolíků, prohlubujících se do otvorů.

Některé typy poškození jsou charakteristické pro určité druhy.

V průběhu koroze se s uplynulým časem mění druhová specifita rozkladu. Velké modelové druhy mají specifitější způsob rozkladu než malé modelové druhy (vyjma podobného rozpadu u dvojice *Arianta arbustorum* a *Isognomostoma isognomostomos*). Důležitým faktorem, ovlivňujícím způsob rozkladu, je tvar schránky. Vliv tvaru schránky může být překonán jinými vlastnostmi schránky, jako je tomu u acidotolerantního druhu *Columella aspera*.

Jednotlivé lokality vytvářejí rozlišitelné tafonomické charakteristiky prostředí, které se v průběhu času proměňují. Pro schránky, uložené v rašelinném boru, je charakteristická tvorba okének; pro schránky z olšiny tmavé zbarvení; pro suťový les bílé laločnaté skvrny a pro bučinu odbarvení povrchu schránek. Na průběh koroze mají zásadní vliv pH hrabanky a vlhkost.

Nezanedbatelný vliv na rozklad měkkých ulit mají velcí obratlovci, především divoká prasata.

Výsledky této studie mohou pomoci při analýze kvartérních fosilních malakocenóz. Vyhodnocení typů poškození, způsobených na schránkách vnějšími faktory před fosilizací, může pomoci charakterizovat prostředí, ve kterém k ukládání docházelo mnohem přesněji než dosud.

Implikace pro recentní malakologické studie: do matice druhů, aktuálně žijících na dané lokalitě, lze zařadit všechny zástupce malých druhů, jejichž schránky byly nalezeny, protože tyto mizí z lokalit přirozeně rychle. Na suchých lokalitách s vysokým pH doporučuji zařadit pouze schránky dokonale průsvitné, maximálně s bodovým zakalením. Rozklad velkých druhů probíhá mnohem pomaleji než koroze druhů drobných a časový horizont této studie neumožňuje vytvářet závěry o rychlosti jejich rozpadu.

7. PODĚKOVÁNÍ

Děkuji své školitelce Lucii Juříčkové za vedení diplomové práce, odborné rady, pomoc se získáváním prázdných schránek a náročnou logistikou terénního experimentu. Můj dík patří také Zdeňkovi Janovskému, který pomohl se statistickým zpracováním výsledků. Bez jeho podpory a cenných komentářů by tato práce vznikala jen obtížně.

Dále děkuji Lukáši Bíbovi za pomoc s úpravou fotografií; Lukáši Falteiskovi za osekvenování a určení hub vyrostlých na experimentálních schránkách; Ondřeji Koukolovi za mikroskopické určení zbylých hub a jejich vyfotografování; Janu H. Ponertovi, Stanislavu Vosolsobě a Jiřímu Zemanovi za pomoc při zpracovávání schránek a s grafickou úpravou práce; Jakubovi Prokopovi za pomoc s překladem abstraktu; Radaně Říhové a Albínu Janusovi za pomoc s přípravou terénní části experimentu; Františkovi Šťáhlavskému za pomoc při práci s binokulární lupou a kamerou; Viktorii Tothové za pomoc se zpracováním vzorků a také všem dárcům vlasů.

Klimatická data byla laskavě poskytnuta oddělením klimatologie ČHMÚ. Experiment byl financován z grantů MŠMT 0021620828 a GAUK 43-259 101. Cesty na konference Molluscan Forum Londýn 2007 a 5th CEMS Ponta Delgada 2008, kde autorka prezentovala průběžné výsledky svého experimentu, byly financovány cestovním stipendiem Hlávkovy nadace.



8. SEZNAM CITOVANÉ LITERATURY

- Abdel-Rehim A.H. **1983**: The effects of temperature and humidity on the nocturnal activity of different shell colour morphs of the land snail *Arianta arbustorum*. *Biological Journal of the Linnean Society* **20**: 385-395
- Abramsky Z., Alfia H., Shachak M. et Brand S. **1990**: Predation by rodents and the distribution and abundance of the snail *Trochoidea seetzenii* in the Central Negev Desert in Israel. *Oikos* **59**: 225-234
- Abramsky Z., Shachak M., Subach A., Brand S. et Alfia H. **1992**: Predator – prey relationships: rodent – snail interaction in the Central Negev Desert of Israel. *Oikos* **65**: 128-133
- Allen J.A. **2004**: Avian and Mammalian Predators of Terrestrial Gastropods. In: Barker G.M. ed. **2004**: *Natural Enemies of Terrestrial Molluscs*. CABI Publishing Wallingford, Oxfordshire, UK. 644 pp.
- Allgaier Ch. **2007**: Active Camouflage with Lichens in a Terrestrial Snail, *Napaeus (N.) barquini* Alonso and Ibáñez, 2006 (Gastropoda, Pulmonata, Enidae). *Zoological Science* **24**: 869-876
- Appleton C.C. et Heeg J. **1999**: Removal of calcium by *Natalina cafra* (Pulmonata: Rhytidae) from the shells of its prey. *Journal of Molluscan Studies* **65**: 271-273
- Armbruster G. et Schlegel M. **1994**: The land-snail species of *Cochlicopa* (Gastropoda: Pulmonata: Cochlicopidae): presentation of taxon-specific allozyme patterns, and evidence for a high level of self-fertilisation. *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research* **32**: 282-296
- Barrientos Z. **2000**: Population dynamics and spatial distribution of the terrestrial snail *Ovachlamys fulgens* (Stylommatophora: Helicarionidae) in a tropical environment. *Revista de Biología Tropical* **48** (1): 71-87
- Baur B. et Raboud CH. **1988**: Life history of the land snail *Arianta arbustorum* along an altitudinal gradient. *Journal of Animal Ecology* **57**: 71-87
- Błyskal B. **2009**: Fungi utilizing keratinous substrates. *International Biodeterioration & Biodegradation*. In Press, doi: 10.1016/j.ibiod.2009.02.006
- Bond A.L. et Diamond A.W. **2007**: Abandoned Seabird Eggs as a Calcium Source for Terrestrial Gastropod. *Canadian Field-Naturalist* **121** (4): 433-435
- Burla H. et Gosteli M. **1993**: Thermal advantage of pale coloured morphs of the snail *Arianta arbustorum* (Helicidae, Pulmonata) in alpine habitats. *Ecography* **16**: 345-350
- Cadée G.C. **1999**: Bioerosion of shells by terrestrial gastropods. *Lethaia* **32**: 253-260
- Cameron R.A.D. et Morgan-Huws F.L.S. **1975**: Snail faunas in the early stages of a chalk grassland succession. *Biological Journal of the Linnean Society* **7**: 215-229
- Cameron R.A.D. et Down K. **1980**: Historical and environmental influences on hedgerow snail faunas. *Biological Journal of the Linnean Society* **13**: 75-87
- Cameron R.A.D., Mylonas M., Triantis K., Parmakelis A. et Vardinoyannis K. **2003**: Land-snail diversity in a square kilometre of Cretan maquis: modest species richness, high density and local homogeneity. *Journal of Molluscan Studies* **69**: 93-99
- Cameron R.A.D. et Pokryszko B.M. **2004**: Land molluscs fauna of Białowieża Forest (Poland), and the character and survival of forest faunas in the North European Plain. *Journal of Molluscan Studies* **70**: 149-164
- Cameron R.A.D., da Cunha R.M.T. et Frias Martins A.M. **2007**: Chance and necessity: Land-snail faunas of São Miguel, Azores, compared with those of Madeira. *Journal of Molluscan Studies* **73**: 10-21
- Clark II. G.R. **1999**: Organic matrix taphonomy in some molluscan shell microstructures. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* **149**: 305-312

- Cook L.M. et King J.M.B. **1966**: Some data on the genetics of shell-character polymorphism in the snail *Arianta arbustorum*. *Genetics* **53**: 415-425
- Coppois G. **1984**: Distribution of bulimulid land snails on the northern slope of Santa Cruz Island, Galapagos. *Biological Journal of the Linnean Society* **21**: 217-227
- Currey J.D. **1988**: Shell Form and Strength. In: Wilbur K.M. ed. *The Mollusca vol. 11: Form and Function*. Academic Press, Inc., pp. 183-210
- Čejka T., Horsák M. et Némethová D. **2007**: The composition and richness of Danubian floodplain forest land snail faunas in relation to forest type and flood frequency. *Journal of Molluscan Studies* **74**: 37-45
- Davies P. et Grimes C.J. **1999**: Small-scale spatial variation of pasture molluscan faunas within a relic watermeadow system at Wylye, Wiltshire, U.K. *Journal of Biogeography* **26**: 1057-1063
- de Hoog G.S., Guarro J., Gené J. et Figueras M.J. **2000**: *Atlas of Clinical Fungi, 2nd edition*. Centraalbureau voor Schimmelcultures/Universitat Rovira i Virgili. 1126 pp.
- de Paula S.M. et Silveira M. **2009**: Studies on molluscan shells: Contributions from microscopic and analytical methods. *Micron* **40**: 669-690
- de Winter A. et Gittenberger E. **1998**: The land snail fauna of a square kilometer patch of rainforest in southwestern Cameroon: high species richness, low abundance and seasonal fluctuations. *Malacologia* **40 (1-2)**: 231-250
- Domsch K.H., Gams W. et Anderson T.-H. **2007**: *Compendium of Soil Fungi, 2nd edition*. IHW-Verlag Eching. 672 pp.
- Durie E.B. et Frey D. **1957**: A new species of Trichophyton from New South Wales. *Mycologia* **49**: 401-411
- Emberton K.C., Pearce T.A. et Randalana R. **1996**: Quantitatively sampling land-snail species richness in Madagascan rainforests. *Malacologia* **38 (1-2)**: 203-212
- Evans J. G. **1969**: Land and freshwater Mollusca in archaeology: Chronological aspects. *World Archaeology* **1 (2)**: 170-183
- Georgiev D., Georgiev B. et Matev I. **2005**: Seasonal changes in morphology among population of land snail *Helicella obvia* and effects of these changes on circulation of protostrongylids in pastures of Stara Zagora, South Bulgaria. *Trakia Journal of Sciences* **3 (6)**: 41-46
- Glover C.P. et Kidwell S.M. **1993**: Influence of Organic Matrix on the Post-Mortem Destruction of Molluscan Shells. *Journal of Geology* **101**: 729-747
- Goodfriend G.A. **1986**: Variation in land-snail shell form and size and its causes: a review. *Systematic Zoology* **35 (2)**: 204-223
- Götmark F., von Proschwitz T. et Franc N. **2008**: Are small sedentary species affected by habitat fragmentation? Local vs. landscape factors predicting species richness and composition of land molluscs in Swedish conservation forests. *Journal of Biogeography* **35**: 1062-1076
- Graveland J., van der Wal R., van Balen J.H. et van Noordwijk A.J. **1994**: Poor reproduction in forest passerines from decline of snail abundance on acidified soils. *Nature* **368**: 446-448
- Harper E.M. **1997**: The molluscan periostracum: an important constraint in bivalve evolution. *Palaeontology* **40 (1)**: 71-97
- Hawkins J.W., Lankester M.W. et Nelson R.R.A. **1998**: Sampling terrestrial gastropod using cardboard sheets. *Malacologia* **39 (1-2)**: 1-9
- Hlaváč J.Č. et Horsák M. **2001**: Ostroústka drsná – záhada naší malakofauny. *Živa* **1**: 28-29

- Hedegaard C. et Wenk H.-R. **1998**: Microstructure and texture patterns of mollusc shells. *Journal of Molluscan Studies* **64**: 133-136
- Heller J. **1987**: Shell shape and land-snail habitat in a Mediterranean and desert fauna. *Biological Journal of the Linnean Society* **31**: 257-272
- Hood, G. M. **2005**: PopTools version 2.6.9. K dispozici na <http://www.cse.csiro.au/poptools>
- Horsák M. **2006**: Molluscs community patterns and species response curves along a mineral richness gradient: a case study in fens. *Journal of Biogeography* **33**: 98-107
- Horsák M. et Hájek M. **2003**: Composition and species richness of molluscan communities in relation to vegetation and water chemistry in the Western Carpathian spring fens: the poor-rich gradient. *Journal of Molluscan Studies* **69**: 349-357
- Horsák M., Chytrý M., Danihelka J., Kočí M., Kubešová S., Lososová Z., Otýpková Z. et Tichý L. **2009**: Snail faunas in the Southern Ural forests and their relations to vegetation. an analogue of the early holocene assemblages of Central Europe? *Journal of Molluscan Studies Advance Access*. K dispozici na <http://mollus.oxfordjournals.org/cgi/reprint/eyp039v1>
- Hotopp K.P. **2002**: Land snails and soil calcium in Central Appalachian Mountain forest. *Southeastern Naturalist* **1** (1): 27-44
- Hunt S. et Oates K. **1978**: Fine structure and molecular organization of the periostracum in a gastropod mollusc *Buccinum undulatum* L. and its relation to similar structural protein systems in other invertebrates. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B* **283**: 417-459
- Hylander K., Nilsson Ch. et Göther T. **2004**: Effects of Buffer-Strip Retention and Clearcutting on Land Snails in Boreal Riparian Forests. *Conservation Biology* **18** (4): 1052-1062
- Chateigner D., Hedegaard C. et Wenk H.-R. **2000**: Mollusc shell microstructures and crystallographic textures. *Journal of Structural Geology* **22**: 1723-1745
- Checa A. **2000**: A new model for periostracum and shell formation in Unionidae (Bivalvia, Mollusca). *Tissue and Cell* **32** (5): 405-416
- Chytrý M., Kučera T. et Kočí M. (eds.) **2001**: *Katalog biotopů České republiky*. Agentura ochrany přírody a krajiny ČR, Praha. 304 pp.
- Jeník M. **1983**: Příspěvek k ekologii suchomilky obecné. *Živa* **1**: 22-23
- Juříčková L., Horsák M. et Beran L. **2001**: Check-list of the molluscs (Mollusca) of the Czech Republic. *Acta Societatis Zoologicae Bohemicae* **65**: 25-40
- Juříčková L., Ložek V., Čejka T., Dvořák L., Horsák M., Hrabáková M., Míkovcová A. et Šteffek J. **2006**: Molluscs of the Bukovské vrchy Mts. in the Slovakian part of the Východné Karpaty biosphere reserve. *Folia Malacologica* **14** (4):203-215
- Juříčková L., Horsák M., Cameron R., Hylander K., Míkovcová A., Hlaváč J.Č. et Rohovec J. **2008**: Land snail distribution patterns within a site: The role of different calcium sources. *European Journal of Soil Biology* **44**: 172-179
- Kappes H. **2005**: Influence of coarse woody debris on the gastropod community of a managed calcareous beech forest in Western Europe. *Journal of Molluscan Studies* **71**: 85-91
- Kappes H., Jabin M., Kulfan J, Zach P. et Topp W. **2009**: Spatial patterns of litter-dwelling taxa in relation to the amounts of coarse woody debris in European temperate deciduous forests. *Forest Ecology and Management* **257**: 1255-1260

- Kerney M.P., Cameron R.A.D. et Jungbluth J.H. **1983**: Die *Landchnecken Nord- und Mitteleuropas*. Ein Bestimmungsbuch für Biologen und Naturfreunde. Verlag Paul Parey. Hamburg und Berlin. 384 pp.
- Kidwell S.M., Rothfus T.A. et Best M.M.R. **2001**: Sensitivity of Taphonomic Signatures to Sample Size, Sieve Size, Damage Scoring System, and Target Taxa. *Palaios* **16**: 26-52
- Kidwell S.M. **2002**: Time-averaged molluscan death assemblages: Palimpsest of richness, snapshots of abundance. *Geology* **30** (9): 803-806
- Kobayashi I. et Samata T. **2006**: Bivalve shell structure and organic matrix. *Materials Science and Engineering C* **26**: 692-698
- Kubát K. (edt.) **2002**: *Klíč ke květeně České republiky*. Academia, Praha. 927 pp.
- Labaune C. et Magnin F. **2001**: Land snail communities in mediterranean upland grasslands: the relative importance of four sets of environmental and spatial variables. *Journal of Molluscan Studies* **67**: 463-474
- Lazaridou M. et Chatziioannou M. **2005**: Differences in the life histories of *Xerolenta obvia* (Menke, 1828) (Hygromiidae) in a coastal and a mountainous area of northern Greece. *Journal of Molluscan Studies* **71**: 247-252
- Lepš J. et Šmilauer P. **2003**: *Multivariate analysis of ecological data using CANOCO*. Cambridge University Press, Cambridge. 269 pp.
- Lowenstam H.A. **1981**. Minerals Formed by Organisms. *Science* **211**: 1126-1131
- Ložek V. **1956**: *Klíč československých měkkýšů*. Bratislava: Vydavateľstvo Slovenskej Akadémie vied. 437 pp.
- Ložek V. **1988**: Měkkýši a změny prostředí. *Památky a příroda* **13**: 547-553
- Ložek V. **2001**: Molluscan fauna from the loess series of Bohemia and Moravia. *Quaternary International* **76/77**: 141-156
- Mänd R., Tilgar V. et Leivits A. **2000**: Calcium, snails, and birds: a case study. *Web Ecology* **1**: 63-69
- Martin K. et Sommer M. **2004a**: Relationship between land snail assemblages patterns and soil properties in temperate-humid forest ecosystems. *Journal of Biogeography* **31**: 531-545
- Martin K. et Sommer M. **2004b**: Effects of soil properties and land management on the structure of grassland snail assemblages in SW Germany. *Pedobiologia* **48**: 193-203
- Menez A. **2002**: The degradation of land snail shells during the annual dry period in a Mediterranean climate. *Iberus* **20** (2): 73-79
- Millar A.J. et Waite S. **1999**: Molluscs in coppice woodland. *Journal of Conchology* **36** (5): 25-48
- Millar A.J. et Waite S. **2004**: Patterns of shell damage among snails from a coppice woodland in Sussex, England. *Journal of Conchology* **38** (4): 421-440
- Mordan P.B. **1977**: Factors affecting the distribution and abundance of *Aegopinella* and *Nesovitrea* (Pulmonata: Zonitidae) at Monks Wood National Reserve, Huntingdonshire. *Biological Journal of the Linnean Society* **9**: 59-72
- Morton J. **2006**: The effect of relative humidity on mollusc periostracum and the use of coatings to prevent loss. *Collection Forum* **20** (1-2): 67-82
- Müller J., Strätz Ch. et Hothorn T. **2005**: Habitat factors for land snails in European beech forests with a special focus on coarse woody debris. *European Journal of Forest Research* **124**: 233-242

- Nyffeler M. et Symondson W.O. **2001**: Spiders and harvestmen as gastropod predators. *Ecological Entomology* **26**: 617-628
- Ondina P., Mato S., Hermida J. et Outeiro A. **1998**: Importance of soil exchangeable cations and aluminium content on land snail distribution. *Applied Soil Ecology* **9**: 229-232
- Ondina P., Hermida J., Outeiro A. et Mato S. **2004**: Relationships between terrestrial gastropod distribution and soil properties in Galicia (NW Spain). *Applied Soil Ecology* **26**: 1-9
- Örstan A., Pearce T.A. et Welter-Schultes F. **2005**: Land snail diversity in a threatened limestone district near Istanbul, Turkey. *Animal Biodiversity and Conservation* **28** (2): 181-188
- Ozgo M. et Bogucki Z. **2006**: Shell predation and cannibalism in land snails living on acid and calcium-deficient soils. *Folia Malacologica* **14** (4): 217-220
- Parkin D.T. **1973**: A further example of natural selection on phenotypes of the land snail *Arianta arbustorum* (L.). *Biological Journal of the Linnean Society* **5**: 221-233
- Parsons-Hubbard K. **2005**: Molluscan Taphofacies in Recent Carbonate Reef/Lagoon Systems and their Application to Sub-Fossil Samples from Reef Cores. *Palaio* **20**: 175-191
- Pearce T.A. **2008**: When a snail dies in the forest, how long will the shell persist? Effect of dissolution and micro-bioerosion. *American Malacological Bulletin* **26** (1/2): 111-117
- Petránek J. **1993**: *Malá encyklopedie geologie*. JIH, České Budějovice. 248 pp.
- Pfenniger M., Hrabáková M., Steinke D. et Dèpraz A. **2005**: Why do snails have hairs? A Bayesian inference of character evolution. *BMC Evolutionary Biology* **5** (59) 6 pp. K dispozici na www.biomedcentral.com/1471-2148/5/95
- Powell E.N. et Davies D.J. **1990**: When is an „old“ shell really old? *Journal of Geology* **98**: 823-844
- R Development Core Team **2007**: *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. K dispozici na <http://www.R-project.org>
- Reitz E.J et Wing E.S. **2000**: *Zooarchaeology. Cambridge Manuals in Archaeology*. Cambridge University Press, Cambridge, 455 pp.
- Rundell R.J. et Cowie R.H. **2003**: Preservation of species diversity and abundances in Pacific island land snail death assemblages. *Journal of Conchology* **38** (2): 155-163
- Saleuddin A.S.M. et Hare P.E. **1970**: Amino acid composition of normal and regenerated shell of *Helix*. *Canadian Journal of Zoology* **48**: 886-888
- Saleuddin A.S.M. **1971**: Fine structure of normal and regenerated shell of *Helix*. *Canadian Journal of Zoology* **49**: 37-41
- Schilthuizen M. et Rutjes H.A. **2001**: Land snail diversity in a square kilometre of tropical rainforest in Sabah, Malaysian Borneo. *Journal of Molluscan Studies* **67**: 417-423
- Schilthuizen M., Chai H. et Kimsin T.E. **2003**: Abundance and diversity of land-snails (Mollusca: Gastropoda) on limestone hills in Borneo. *The Raffles Bulletin of Zoology* **51** (1): 35-42
- Schuster R. **1993**: Infection patterns in the first intermediate host of *Dicrocoelium dendriticum*. *Veterinary Parasitology* **47**: 235-243
- Slapnik R. et Medaković D. **2007**: The shell mineralogy of some freshwater and subterranean snails (Gastropoda: Hydrobiidae and Carychiidae). *Mollusca* **25** (2): 125-129

- Stoll P., Oggier P. et Baur B. **2009**: Population dynamics of sic land snail species in experimentally fragmented grassland. *Journal of Animal Ecology* **78**: 236-246
- Ström L., Hylander K. et Dynesius M. **2009**: Different long-term and short-term responses of land snails to clear-cutting of boreal stream-side forests. *Biological Conservation* **142**: 1580-1587
- Symondson W.O.C. **2004**: Coleoptera (Carabidae, Staphylinidae, Lampyridae, Drilidae and Sylphidae) as Predators of Terrestrial Gastropods. In: Barker G.M. ed. **2004**: *Natural Enemies of Terrestrial Molluscs*. CABI Publishing Wallingford, Oxfordshire, UK. 644 pp.
- Tattersfield P., Seddon M.B., Ngerenza Ch. et Rowson B. **2006**: Elevational variation in diversity and composition of land-snail faunas in a Tanzanian forest. *African Journal of Ecology* **44**: 47-60
- Taylor J.D. et Layman M. **1972**: The mechanical properties of bivalve (Mollusca) shell structures. *Palaeontology* **15** (1): 73-87
- ter Braak C.J.F. **1988**: *CANOCO - A FORTRAN program for canonical correlation ordination by [partial] [detrended] [canonical] correspondence analysis, principal components analysis and redundancy analysis (version 2.1)*. Agricultural Mathematics Group Report LWA-88-02, Wagenigen, pp 95.
- Tomášek M. **1995**: *Atlas pŮd České republiky*. Vydavatelství Českého geologického ústavu, Praha, 37 pp.
- Ulfig K., Plaza G., Terakowski M. et Maňko T. **2007**: Investigation of keratinolytic and non-keratinolytic fungi grown above or below a 1-cm sewage sludge blanket. *International Biodeterioration & Biodegradation* **59**: 119-124
- Umiński T. et Focht U. **1979**: Population dynamics of some land gastropod in a forest habitat in Poland. *Malacologia* **18**: 181-184
- Valentine J. W., Jablonski D., Kidwell S. et Roy K. **2005**: Assessing the fidelity of the fossil record by using marine bivalves. *PNAS* **103** (17): 6599-6604
- Van Riel P., Jordaens K., Van Goethem J.L. et Backeljau T. **2001**: Genetic variation in the land snail *Isoenomostoma isoenomostoma* (Gastropoda: Pulmonata: Helicidae). *Malacologia* **43** (1-2): 1-11
- Vermeij G.J. **1993**: *A Natural History of Shells*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey. 207 pp.
- Wäreborn I. **1969**: Land molluscs and their environment in an oligotrophic area in southern Sweden. *Oikos* **20**: 461-479
- Wäreborn I. **1992**: Changes in the land mollusc fauna and soil chemistry in an inland district in southern Sweden. *Ecography* **15**: 62-69
- Watabe N. **1988**: Shell structure. In: Wilbur K.M. ed. *The Mollusca vol. 11: Form and Function*. Academic Press, Inc., pp. 69-104
- Welter-Schultes F.W. **2000**: The pattern of geographical and altitudinal variation in the land snail *Albinaria idaea* from Crete (Gastropoda: Clausiliidae). *Biological Journal of the Linnean Society* **71**: 237-250
- Yanes Y., Tomašových A., Kowalewski M., Castillo C., Aguirre J., Alonso M.R. et Ibáñez M. **2008**: Taphonomy and compositional fidelity of Quaternary fossil assemblages of terrestrial gastropods from carbonate-rich environments of the Canary Islands. *Lethaia* **41**: 235-256
- Zuschin M., Hohenegger J. et Steininger F.F. **2000**: A comparison of living and dead molluscs on coral reef associated hard substrata in the northern Red Sea – implications for the fossil record. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* **159**: 167-190
- Zuschin M., Stachowitsch M. et Stanton Jr. R.J. **2003**: Patterns and processes of shell fragmentation in modern and ancient marine environment. *Earth-Science Reviews* **63**: 33-82