

Univerzita Karlova v Praze
Přírodovědecká fakulta

Studijní program:

Biologie

Studijní obor:

Biologie



Anna Holubová

Tvar, povrchová struktura a mikrostruktura schránek suchozemských plžů a jejich funkce.

Bakalářská práce

Školitel: RNDr. Lucie Juříčková, PhD.

Praha, 2013

Prohlášení:

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

V Praze: 21.8.2013

Podpis:

Poděkování:

Děkuji RNDr. Lucie Juříčková, Ph.D. za trpělivé vedení, laskavý přístup a cenné rady, díky kterým tato práce vznikla.

Dále děkuji Mgr. Dagmar Říhové za velikou pomoc, za rady i korekturu při vytváření této práce.

Za jazykové korektury celé práce a za korektury anglického abstraktu děkuji svému příteli Karlovi Tejkalovi.

Celé své rodině a přátelům pak za podporu při vytváření této bakalářské práce

1. Abstrakt

Plži jsou populární skupinou bezobratlých a člověka přitahují na těchto měkkýších nejvíce jejich schránky neboli ulity.

Schránky suchozemských plžů nabývají nejrůznějších tvarů a zbarvení, jejich povrch pokrývají rozličné povrchové struktury. Tvar schránky je často ovlivněn prostředím, ve kterém plži žijí. Podlouhlé schránky nalzáme u plžů lezoucích po vertikálních površích, zploštělé naopak u plžů, kteří lezou především po horizontálním podkladu. Plži s kýlem nejčastěji zalézají do skulin ve skalách a pod kameny.

Tak jako je prostředím ovlivněn tvar schránky, může jí být ovlivněna i povrchová struktura nebo mikrostruktura schránky. Ve vlhkém prostředí tak můžeme najít plže s ulitou, která je pokryta chloupky a v kyselém prostředí ulity se silnou vrstvou periostraka.

Poznatky shrnuté v této bakalářské práci mohou být nápomocné jak při paleontologických rekonstrukcích prostředí, tak při morfologickém určování recentních druhů podle ulit.

Klíčová slova

Mollusca, Gastropoda, suchozemský plž, ulita, tvar schránky, povrch schránky, vápenatá mikrostruktura

Abstract

Snails are popular group of invertebrates which intrigues people with their shell.

Land snail shells take a variety of shapes and colors, their surface is covered by various surface structures. Shape of the shell is often affected by the environment in which snails live. Elongated shells are found on snails crawling along vertical surfaces, however snails with flattened shells crawl primarily on a horizontal surface. Keeled snails often hide in cracks in the rocks and under stones.

Just as the shape is affected by the environment, so can the environment affect the surface structure and microstructure of the shell. We can find a snail with a shell that is covered with hairs in a humid environment and snails with thick periostracal layer in acidic one.

The findings summarized in this thesis can be helpful to paleontological reconstructions of the environment, and in morphological identification of recent species by their shells.

Key words

Mollusca, Gastropoda, land snail, shell, shell shape, shell surface, Calcitic microstructure

Obsah

1. Abstrakt	4
2. Úvod	7
3. Základní popisné charakteristiky schránky	9
4. Tvar schránky v závislosti na životním prostředí	11
4.1 Vliv prostředí na relativní výšku	12
4.2 Zaoblenost	14
4.3 Vliv prostředí na píštěl a cívku	16
4.4 Chiralita	17
5. Periostrakální struktury, skulptura povrchu.	19
5.1 Periostrakální chloupky	19
5.2 Žebra	21
6. Mikrostrukturní charakteristiky schránky suchozemských plžů	25
6.1 Základní vrstvy schránky	25
6.2 Periostrakum	26
6.3 Ostrakum	27
7. Závěr	29
8. Seznam literatury	31

2. Úvod

Suchozemští plži jsou velice různorodí živočichové nabývající široké škály tvarů schránek, typů jejich povrchů i barevnosti. Mnoho studií dokumentuje právě variabilitu v morfologii a barvě jejich ulit, především u rodu *Cepaea* (např. Ožgo a Schilthuizen 2012). Zatímco zbarvení je hojně studováno, studium tvarů tak rozšířené není. Dříve se různorodost tvarových forem schránek interpretovala jako reakce na životní prostředí. Posléze však několik studií ukázalo silný vliv genetických dispozic na tvarovou variabilitu ulity (Jones et al. 1977).

V první části práce (strany 9 až 18) je věnována pozornost především tvarové variabilitě schránek suchozemských plžů. V poslední době se zvýšil zájem právě o tvarovou variabilitu ulit a to především co se týče adaptivní funkce tvaru. Je všeobecný předpoklad, že tvar ulity plže je ovlivněn způsobem jeho života (Okajima a Chiba 2011). Mým cílem je shrnout, zda existují studie, které to skutečně dokládají a v jakých případech to platí. Různé faktory prostředí či způsob života totiž nemusejí ovlivňovat všechny charakteristiky schránky najednou.

V druhé části práce (strany 19 až 24) je na schránku plžů nahlíženo blíže, zde toho pouhým okem na schránkách moc nevidíme, ale musíme si pomoci světelným či elektronovým mikroskopem. Píši zde o strukturách, které můžeme nalézt na povrchu schránek suchozemských plžů a k čemu tyto struktury pravděpodobně plžům slouží a proč se od sebe u různých zástupců liší. Odlišnost struktur na schránkách plžů není nutně adaptivní a spíše se při vzniku těchto struktur uplatňuje neadaptivní radiace (Gittenberger 1988). Neznamena to ale, že samotné struktury na ulitách nejsou adaptivní.

Poslední kapitola je věnována zatím málo probádané mikrostruktuře schránky, jejímu popisu a různorodosti, která je vysvětlována mimo jiné i prostředím ve kterém plži žijí (Dauphin et al. 2012; Říhová, nepublikovaná data).

Suchozemští plži jsou vhodnými modelovými organismy ke zkoumání vlivu prostředí na morfologii schránky. Vzhledem k nízké mobilitě suchozemských druhů, mají jejich populace tendenci odrážet mikogeografickou různorodost prostředí, v němž žijí (Gould 1984a). Ulity plžů jsou také lehce získatelné a mají několik přesně měřitelných vlastností jako výšku, šířku a další rozměry používané v morfometrii. Plži mají obvykle ukončený růst a po dosažení definitivní velikosti vytvoří ztloustlé nebo

jinak výrazné obústí a už více nerostou (Gould et al. 1974). Tvar ulity suchozemských plžů je také dobrým modelem pro vysvětlení selekčních tlaků, kterým se museli suchozemští tvorové přizpůsobit (Okajima a Chiba 2011).

Studium schránek plžů je velice důležité i proto, že determinace jednotlivých druhů plžů je ve většině případů založena na znacích, které nacházíme na ulitách, a molekulární analýzy do značné míry potvrdily klasifikace získané morfologickými metodami (Welter-Schultes 1992).

Cílem této práce je tedy shrnutí dosavadních poznatků o působení prostředí na tvar, povrchovou strukturu a vnitřní mikrostrukturu schránek suchozemských plžů.

Výsledky této práce by mimo jiné mohly napomoci paleontologickým rekonstrukcím prostředí, tak jak je to nastíněno v práci Goodfrienda (1986).

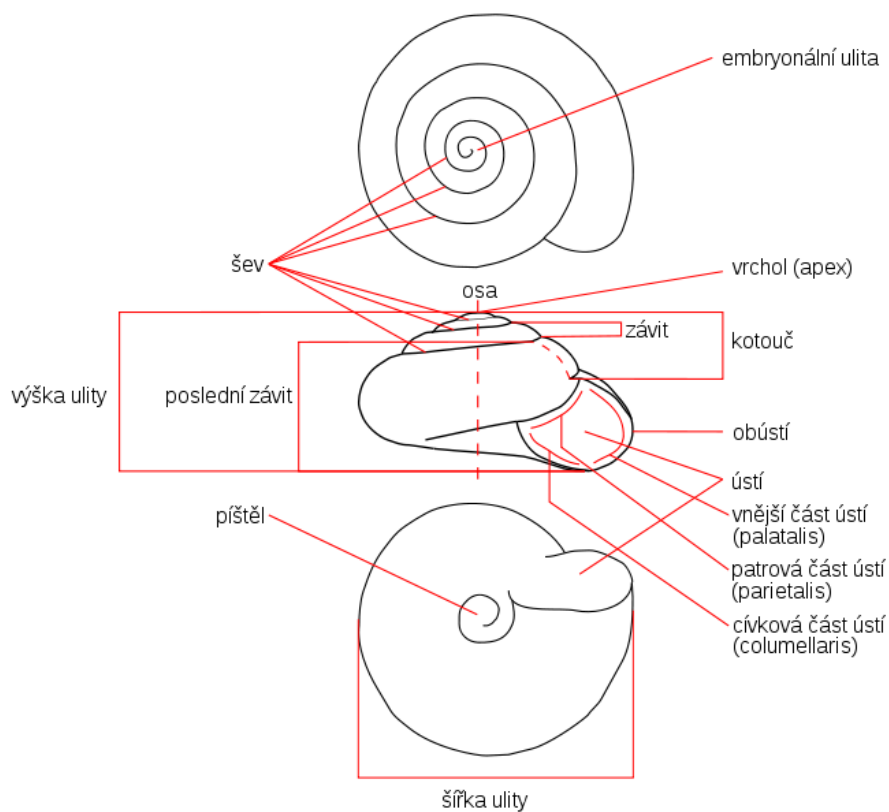
3. Základní popisné charakteristiky schránky

Mladý čerstvě vylíhlý plž má droboučkou schránku nazývanou embryonální ulita. Ta postupně dorůstá spolu s rostoucím tělem plže, až dosáhne své konečné velikosti. Na dospělých ulitách vidíme znaky, které ukazují, že růst byl dokončen. Takovými znaky je například ohnuté či ztloustlé obústí.

Ulita je obvykle kuželovitá trubice vinoucí se kolem středové osy. Každé otočení kolem osy tvoří jeden závit. Nejužší částí této trubice je vrchol ulity neboli apex. Naopak nejširší část trubice představuje otvor, jímž plž vylézá z ulity. Tento otvor se nazývá ústí, jeho okraj pak obústí.

Při měření se na ulitu díváme v její základní poloze, tedy v poloze, kdy vrchol schránky směřuje nahoru a ústí schránky směrem k pozorovateli (obr. 1). V této poloze zjišťujeme hlavní rozměry ulity. Výška je největší vzdálenost apexu a nejnižšího bodu ústí, měřená rovnoběžně s osou vinutí. Šířka je vzdálenost mezi nejvíce do stran vysunutými body ulity, měřená kolmo k ose. Obvykle je nejširší část ulity na nejmladším (posledním) závitě celé schránky. Jednotlivé závity schránky se k sobě přikládají v prohloubené čáře, zvané šev. Závity se k sobě přikládají těsně a tvoří tak skutečnou osu ulity neboli cívku, nebo mezi nimi zbývá různě široký prostor tvaru dutého kužele, ústící na povrchu otvorem uprostřed ulity. Tomuto otvoru se říká píštěl. Píštěl může být různě široká, uzavřená nebo překrytá.

Další důležitou charakteristikou schránky je relativní výška, která popisuje základní tvar ulity. Relativní výška je výška ulity v poměru s její velikostí, tedy výška dělená šířkou. Podle relativní výšky můžeme rozlišit ulity **ploché**, u kterých je poměr dvou základních rozměrů zřetelně vyšší než jedna; **vysoké**, kde je poměr znatelně nižší než jedna a **kulovité**, u kterých tento poměr kolísá právě kolem jedné (obr. 2) (Ložek 1956).



Obrázek 1: Základní morfologické struktury ulity (Podle Maňas 2006)



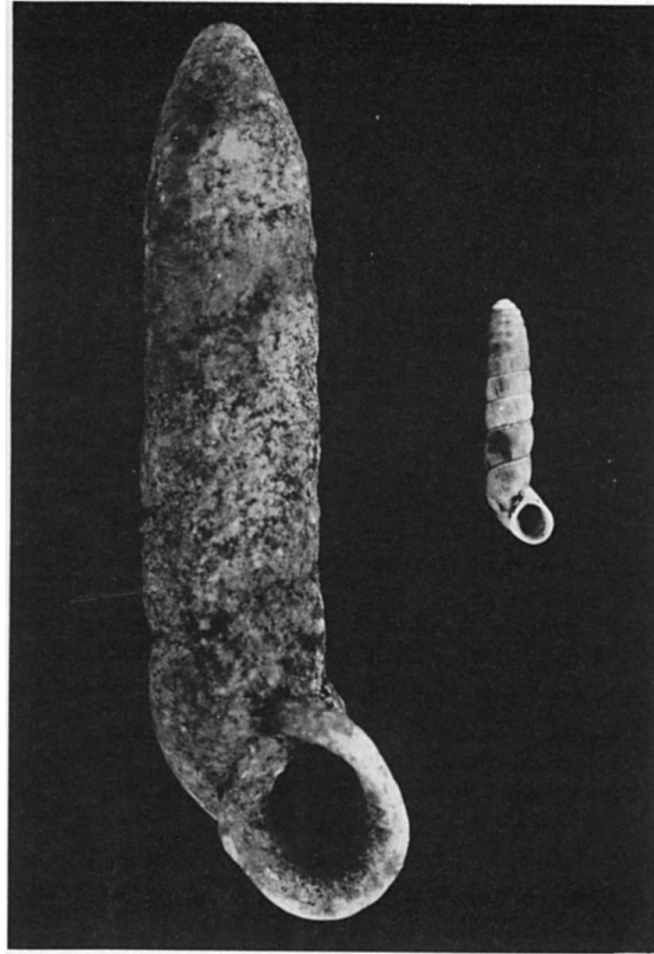
Obrázek 2: Různé tvarové formy ulit plžů; 1–4,6 kulovité; 7–9 protáhlé; 5, 10 a 11 zploštělé (převzato z práce Ložek1956)

4. Tvar schránky v závislosti na životním prostředí

Předpokládá se, že existuje selekční tlak na to, aby ulita byla co nejlépe vyvážená, a přizpůsobená stylu lezení které plž provozuje, spíše než odpočinkové poloze plže. Ovšem nemusí to být pravidlem (Lederberger et al. 1997).

Tvarové variace schránek plžů mohou být vysvětlovány dvěma základními přístupy. První zahrnuje analýzu distribuce tvarů ulit napříč taxonem a zvažuje důvody pro nízkou nebo vysokou frekvenci určitých tvarů. Druhý přístup zahrnuje studium korelací mezi různými morfami ulit (v rámci jednoho druhu nebo mezi několika druhy) a životního prostředí (Goodfriend 1986).

Jeden parametr ulity přitom nemusí být adaptivní sám o sobě, ale může být následkem jiné vývojové korelace funkce ulity, kdy jedna vlastnost ulity upravuje jinou (Gould 1971). Například Gould (1984b) vykládá větší relativní výšku neobvykle malých a neobvykle velkých schránek plžů rodu *Cerion* (obr. 3) - coby důsledek selekce na velikost plže, bez adaptivního významu výšky ulity samotné. Menší velikosti ulity je dosaženo stejným počtem závitů jako u průměrných jedinců, ale tyto závity mají menší průměr, takže zvyšují relativní výšku ulity; a větší velikosti ulit se tvoří přidáním dalších o něco širších závitů, které zvyšují relativní výšku také. To poukazuje na to, že výška ulity v tomto případě nemá žádný adaptivní význam na způsob života, jen je výsledkem různé velikosti plže, jejíž různorodost umožňuje využití širšího spektra zdrojů a prostředí.



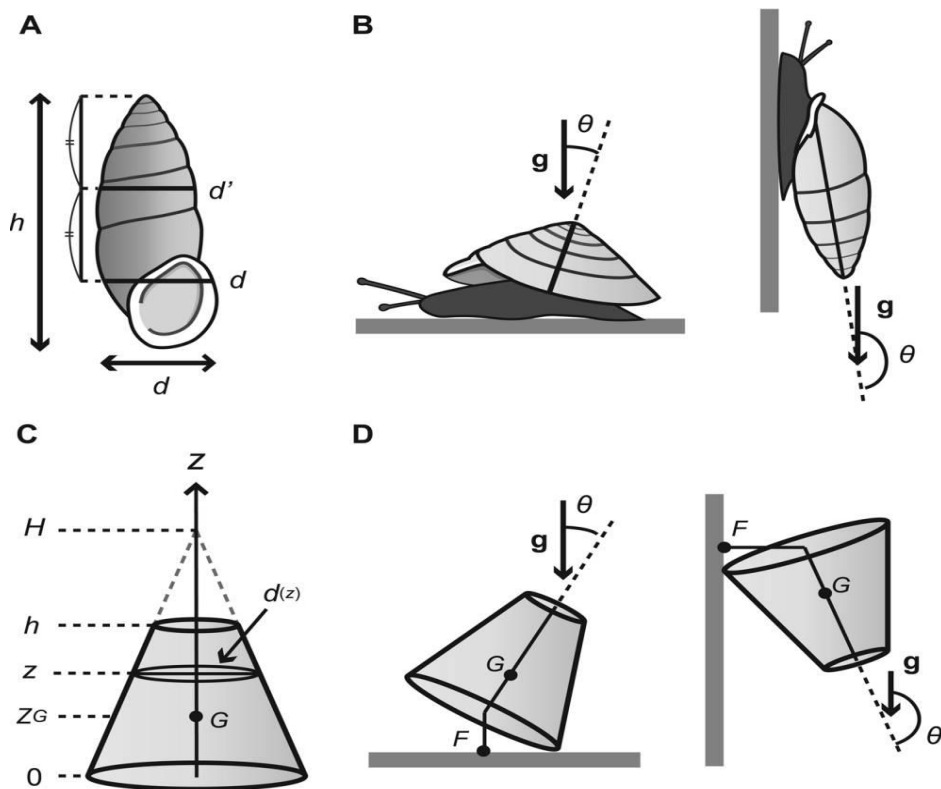
Obrázek 3: Největší a nejmenší plži z rodu *Cerion* s extrémně protáhlou ulitou (převzato z práce Gould 1984b)

4.1 Vliv prostředí na relativní výšku

Statistické rozložení výšek ulity suchozemských plžů je v mnoha geografických regionech bimodální; tedy se vyskytují ulity buď nízké, nebo hodně vysoké. To znamená, že ulity mají tendenci být buď velmi protáhlé, nebo mírně zploštělé. Jen zřídka jsou ulity kulovité nebo jen mírně protáhlé (Cain 1977).

Tvarová variabilita může být způsobena mechanismem vyrovnávání ulity při pohybu. Vzhledem k velké hmotnosti schránky mohou mít rozdíly ve tvaru schránky významný vliv na množství energie vynaložené na udržení ulity ve vyvážené poloze během pohybu (Cain 1978). Terénní výzkumy míst, na nichž jsou britští suchozemští plži nejaktivnější, ukazují, že rozdílně tvarované druhy dávají přednost různým prostředím, kde tyto plži lezou a krmí se (Cain a Cowie 1978).

Druhy s podlouhlými schránkami, jsou většinou aktivní na podkladech s velkým úhlem sklonu, mnohdy kolem 90°. Chápeme tedy, že lezou a živí se nejrůznější potravou na povrchu s větším sklonem nebo vylézají na vertikální povrchy. Zploštělé druhy naopak inklinují k povrchům s menším úhlem sklonu nebo horizontálnímu povrchu, a druhy s průměrně tvarovanými ulitami nevykazují preferenci pro žádný typ náklonu povrchu. Samozřejmě můžeme najít i druhy které se tomuto tvrzení vymykají. Pozorování v laboratoři (Cook a Jaffar 1984), v níž plži dostali na výběr vertikální, nebo horizontální povrchy ukázalo výsledky v souladu s terénními pozorováními. Druhy s podlouhlými ulitami tedy mají tendenci lézt po vertikální ploše a zástupci s plochými schránkami po horizontální, zatímco druhy s průměrnými ulitami obecně ukázaly slabší preference k náklonu biotopu. Není jasné, zda tato pozorování představují místa, kde se tyto plži ukrývají, hledají potravu, anebo kombinací obojího, což v pracích výše popsaných není uvedeno. Pravděpodobně jsou ale jednotlivé tvarové formy vybíravější v místech své aktivity, než v místech svého úkrytu (Cameron 1978). Proto se předpokládá, že tvar ulity je uzpůsoben tak, aby schránka byla v průběhu lezení co nejvíce v rovnováze. To potvrzuje práce Okajimy a Chiby (2012). Ti popisují vliv gravitace jako hlavního faktoru majícího vliv na tvar ulity, při přechodu plžů z moře na souš. V období přechodu z moře na souš pravděpodobně došlo k základní změně tvaru schránky, protože bylo důležité přizpůsobit tvar schránky a těla tak, aby byly co nejvyváženější právě při pohybu (obr. 4).

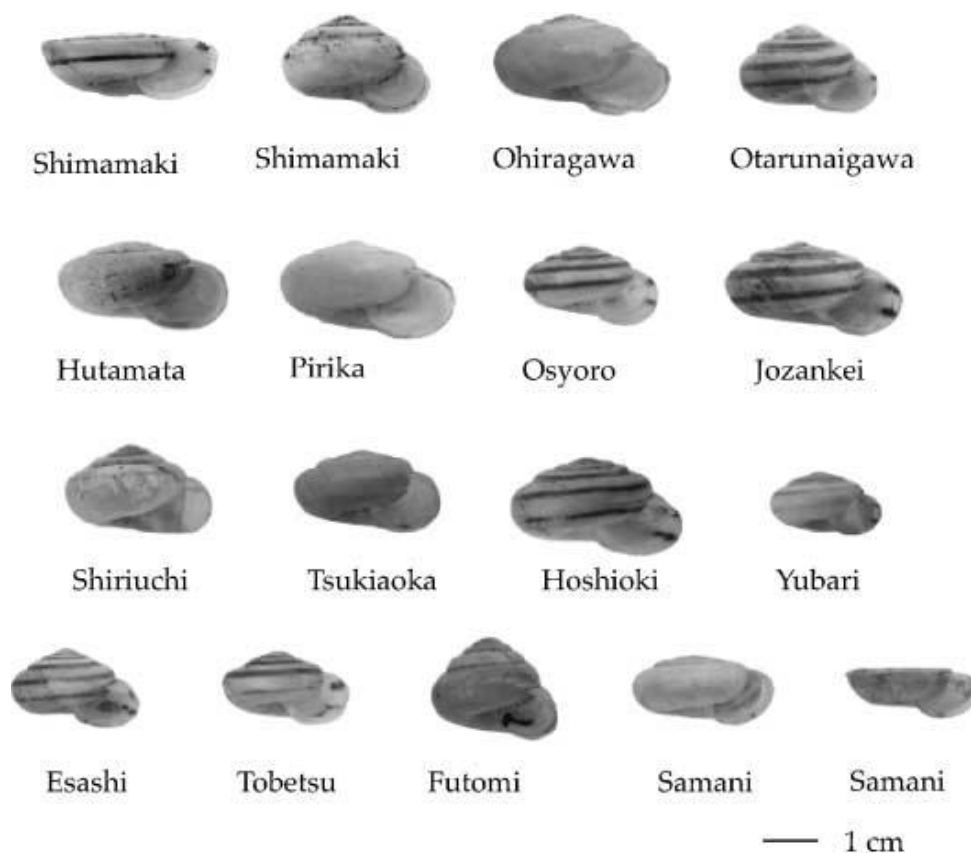


Obrázek 4: Osa působení gravitačního zrychlení na schránku plže vzhledem k jejímu tvaru a povrchu, po kterém se plž pohybuje (převzato z práce Okajima a Chiba 2012); A: h – výška; d – šířka; d' – šířka v polovině výšky schránky; B: g – působení gravitačního zrychlení; úhel mezi působením gravitačního zrychlení a osou ulity; C: G – centrum gravitačního působení; F – opěrný bod; Veličiny H ; h ; Z_g ; Z ; 0 nejsou pro práci podstatné, a proto zde nejsou vysvětleny.

Plži s dobře vyváženou schránkou vydají méně energie při vyvažování svých ulit, takže je lokomoce stojí mnohem méně. Na první pohled se tedy zdá být zřejmá korelace tvaru ulit s úhlem substrátu v místě nejčastějšího výskytu plže, ovšem tato korelace byla podrobněji zkoumána pouze u britských suchozemských plžů. Proto je nutné výzkum korelace tvarů schránek a prostředí, v němž plži žijí, rozšířit na další geografické oblasti. Rozpory s evropskými výsledky totiž můžeme vidět např. ve studiích plžů na Havaji nebo Jamajce (Welch 1938), kde relativní výška ulity roste s menšími srážkami a nižší nadmořskou výškou, naopak v Evropě a Izraeli (Heller 1979, Knipper 1939) roste relativní výška s častějšími srážkami a nadmořskou výškou, protože plži pravděpodobně rostou ve vlhčích oblastech rychleji a dosahují větších velikostí za jim určený čas (Goodfriend 1986, Cain a Cowie 1978).

4.2 Zaoblenost

Dalším aspektem vnější morfologie ulity je úhel, který svírá obvodová hrana ulity; tedy jestli je ulita zaoblená nebo zda má kýl. Pokud má kýl, sleduje se jeho eventuelní ostrost.



Obrázek 5 : Různé morfologické formy ulit plže *Ainohelix editha*; kulovité, zploštěle kulovité a zploštělé s kýlem. Názvy pod obrázky označují lokalitu kde byly schránky nalezeny (převzato z práce Teshima 2003).

V průběhu života plže se může zaoblenost schránky měnit: jsou časté případy, kdy juvenil má ostrou hranu, zatímco dospělec je se zaoblenou schránkou. U mnoha druhů (*Pleurodonte lucerna*, *Ainohelix editha*, *Arianta arbustorum*) se v dospělosti vyskytují obě formy, jak s kulatou ulitou, tak s kýlem (Obr 5). Kýl mívají povětšinou jedinci žijící v sušších oblastech, případně v krasových nebo skalnatých a na pobřežích, kde tito plži zalézají do úkrytů pod kameny či do prasklin ve skalách (Mylonas et al. 1995, Haase 2013). Na tvar úhlu, který svírá obvodová hrana ulity, se zdá mít vliv i prostředí, které plž využije k úkrytu před suchem či dalšími nepříznivými podmínkami. Je tedy možné, že ulity s kýlem jsou odolnější proti rozdrčení, nebylo to ovšem nikdy experimentálně ověřeno (Cook a Pettitt 1979). Předpokládám, že plži, kteří mají ulitu s kýlem a jsou i nižší než plži srovnatelné velikosti s oblou ulitou, mají

výhodu právě při zalézání do nejrůznějších skulin, nebo úzkých prostor pod kameny. Samozřejmě jsou i výjimky, například na Jamajce se druh *Pleurodonte lucerna* vyskytuje ve formě s kýlem ve vlhčích oblastech (Goodfiend 1986).

4.3 Vliv prostředí na píštěl a cívku

V ose vinutí ulity plže leží cívka (columela), která vzniká právě vinutím ulity. Pokud zůstává zachována v ose vinutí štěrbina či otvor, nazývá se píštěl (umbilicus). Otevřenou píštěl často nacházíme u mláďat, v dospělosti se může píštěl v ulitě úplně uzavřít, nebo překrýt posledním závitem ulity (např. u rodu *Cepaea*; různé stavy píštěle ukazuje obrázek č. 6). Proč tomu tak je, není zatím známo.



Obrázek 6: Ulity s různou píštělí; otevřená – *Haplotrema concavum* (vlevo), částečně překrytá – *Mesodon thyroidus* (uprostřed) a zcela překrytá – *Neohelix albolabris* (vpravo).
(podle Örstan 2005)

Výskyt otevřené píštěle ulity u mladých jedinců může mít adaptivní vysvětlení. Růstový vzor ulity, vytváří trubkovitou centrální osu, která může sloužit ke zvýšení odolnosti schránky proti rozdrčení. Variace v šířce píštěle může také souviset s rovnováhou schránky při pohybu. Retraktorové svaly, které drží schránku nahoře, se obtáčejí kolem cívky ulity. Pokud se zvyšuje šířka píštěle, bod, ve kterém je vyvíjena síla retraktorového svalu, je posunut od osy vinutí ulity (Price 2003). Tak by se dalo očekávat, že je vztah mezi šířkou píštěle a vlastním tvarem ulit a taktéž vztah k úhlu substrátu, po kterém se plž pohybuje. Ovšem nic konkrétního o tom nelze prozatím říci, dokud nebude lépe probádána mechanika svalů držící ulitu plže jak při pohybu, tak i v klidu. Zatím se uchycení retraktorových svalů zkoumalo především u zástupců skupiny Neogastropoda (Price 2003).

Také se poukazuje na pravděpodobný funkční *trade-off* mezi stabilitou ulity a dostupným prostorem pro měkké tělo plže: kompaktní ulity, jejichž jednotlivé závitě se překrývají a mají malou píštěl, mají vysokou stabilitu při pohybu plže, zatímco ulita s méně kompaktními závitěmi s vysokou výškou a širokou píštělí poskytuje více volného prostoru pro měkké tělo. Je tedy pravděpodobné, že plži, kteří mají nižší ulitu s úzkou píštělí a tedy mají menší prostor pro tělo, jsou znevýhodněni v lokalitách, kde je uhličitán vápenatý limitujícím zdrojem. (Noshita et al. 2012).

4.4 Chiralita

Chiralitou označujeme asymetrii prostorového rozložení objektu, tedy že objekty jsou svými zrcadlovými obrazy, tak jako pravá a levá ruka (Červinka 1999) V případě plžů je tím myšlena pravotočivá a levotočivá ulita. Levotočivost a pravotočivost schránky poznáme tak, že si schránku postavíme do základní polohy (obr. 1) a pokud je ústí na levé straně, je schránka levotočivá a naopak pokud je na pravé straně, je schránka pravotočivá.

Nápadné laterální asymetrie organismů jsou rozděleny do dvou hlavních kategorií: antisymetrie, která se vyznačuje téměř stejnou frekvencí pravostranných a levostranných morf; a směrové asymetrie, při kterých jedna morfa dominuje. Případ směrové symetrie je obvyklý právě u plžů (Kamimura 2011). Je známo, že geneticky směr vinutí ulity plže udává jeden lokus, jehož gen se fenotypově projeví jako levotočivá nebo pravotočivá morfa, která je u daného druhu dominantní (Gittenberger 1988). Vinutí ulity se někdy vyskytuje v opačných směrech mezi sympatrickými druhy (výskyt dvou nebo více příbuzných druhů organismů na stejném území) To bylo objeveno u sympatricky žijících druhů plžů rodu *Diplommatina*. Stejně velké druhy se vždy lišily ve směru vinutí ulit. Nebo například populace *Partula suturalis* sympatricky žijící s jedním nebo více dalšími druhy rodu *Partula* (ostrov Moorea) se obvykle liší od těchto blízkých příbuzných druhů ve směru vinutí (Murray a Clarke 1980). Gen určující směr vinutí se dědí maternálně (Murray a Clarke 1966). Usuzuje se, že rozdíly ve směru vinutí mohou sloužit jako mechanismus částečné reprodukční izolace mezi druhy, protože slouží jako částečná reprodukční bariéra i v rámci druhu. Pokud totiž nalezneme plže s opačným vinutím ulity, než je u daného druhu obvyklé, například z důvodu genetické mutace, tento plž není schopen páření s normálním

plžem bez této mutace. V páření jim pravděpodobně brání opačná poloha pohlavních otvorů a tak není fyzicky možné. Navíc i námluvy probíhají zrcadlově obráceně. To vede k pozitivní na frekvenci závislé zpětné vazbě, která znevýhodňuje právě vzácnou morfu (Davison et al. 2005, Davidson et al. 2009).

Ovšem toto také neplatí zcela. U rodu *Amphidromus* se má za to, že plži s opačným vinutím ulity se páří lépe. Zdá se však, že ulita levotočivá není přesným zrcadlovým odrazem pravotočivé, ale jsou zde i jiné morfologické odlišnosti, které napomáhají právě úspěšnějšímu páření (Kamimura 2011, Schilthuizen a Looijestijn 2009).

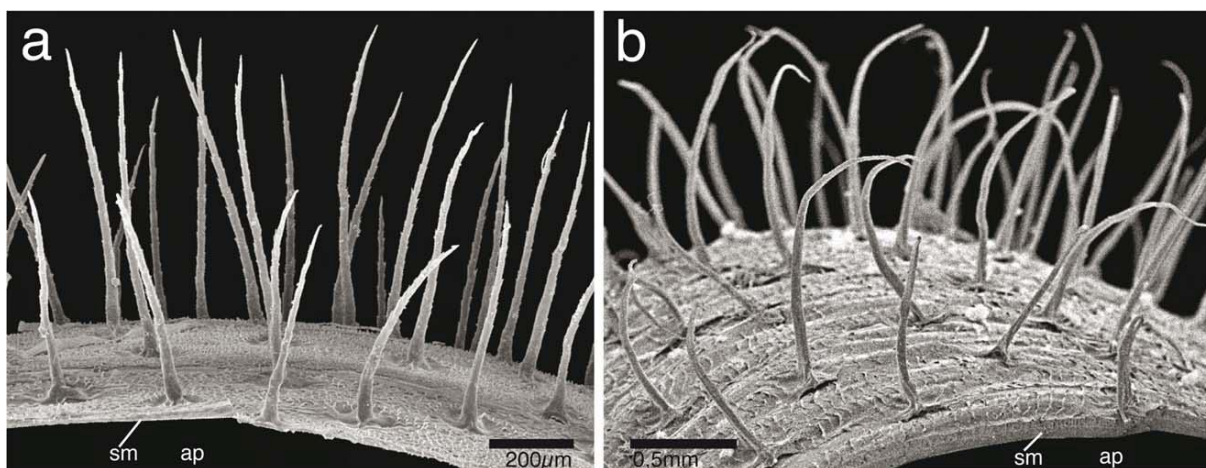
5. Periostrakální struktury, skulptura povrchu.

Na povrchu schránky měkkýšů nalezneme tenkou vrstvu periostrakum, součástí této nejsvrchnější (vnější) vrstvy mohou být nejrůznější struktury jako šupinky, žebírka, nejrůznější lamely nebo chlupy (Ložek 1956, Pfenninger et al. 2005, Allgaier 2011). Samozřejmě žebírka nemusí být vždy periostrakálního charakteru, ale mohou se tvořit i z vápenatých částí ulity. Periostrakum je z konchiolinu, který je tvořen bílkoviny a chinonem (barviva) (Checa 2000). Periostrakální vrstva může být lesklá i drsná a nejrůzněji zbarvená. Periostrakum je vylučováno okrajem pláště a v průběhu růstu se nezesiluje, naopak ve vrcholové části schránek se u mnoha druhů postupně odírá (Říhová 2009).

Struktury na povrchu schránek plžů jsou velice zajímavé, ale zatím málo probádané a jejich funkce často není jasná. Struktury mohou mít významnou roli v mechanické stabilitě, obraně proti predátorům (Ohbayashi 2007), v hospodaření s vodou (Gioakas 2008, Kemperman a Gittenberger 1988) či sexuálním výběru (Schilthuizen 2003). Samozřejmě je předpoklad, že na některé povrchové struktury mají velký vliv i klimatické podmínky, v kterých plž žije (Pfenninger et al. 2005).

5.1 Periostrakální chloupky

Periostrakální povrchové struktury mohou být, jak už bylo napsáno výše, různé; například u zástupců rodu *Trochulus* (obr. 8) můžeme nalézt chloupky na povrchu ulity. Na rozdíl od předožábřých plžů, kde je dobře známo jak se chloupky vytvářejí (Kessel 1933, 1944, podle Allgaier 2011), u suchozemských plicnatých plžů nebylo donedávna jasné, jak se tyto chloupky vytvářejí. U některých plžů se chloupky vyskytují jen u juvenilů u některých jsou přítomny po celý život. Chloupky mohou sloužit i k determinaci druhů, protože různá délka, tvar či mikrostruktura chloupků, jsou na úrovni druhu odlišné (obr. 7). Některé ulity mají krátké a tuhé chloupky naopak jiné dlouhé a pružné, dokonce i vlasové jamky viditelné po opadání chloupků jsou taxonomicky významné (Gittenberger a Neuteboom 1991, Duda et al. 2011).



Obrázek 7: Chlupy na povrchu periostraka; a – *Helicodonta obvoluta*, b – *Trochulus villosus* (převzato z práce Allgaier 2011).

Chloupky se u plžů, kteří mají tyto struktury po celý život, vytvářejí na ulitách v prvních dnech po vylíhnutí a potom jejich růst končí při vytvoření zesíleného obústí.

Chlup se skládá ze tří částí: ze spodní desky, střední části a špičky. Většina chloupků je plná, duté nalezneme jen vzácně. Na průřezu je chlup kulatý a k periostraku schránky je připojen právě spodní deskou. Někdy je báze chloupku zanořena dokonce do kalcitické vrstvy pod periostrakem. Chloupky vznikají na okraji pláště v plášťovém záhybu v periostrakální rýze nezávisle na periostraku pokrývající schránku plže. Chloupky přirůstají postupně a po dovršení své úplné délky se uvolňují z růstové zóny. V tomto okamžiku je báze chloupku pevně připojena viskózní cementovou hmotou k volnému okraji pláště. Toto spojení je ještě posíleno dalším periostrakálním materiálem (Allgaier 2011).

Původně se předpokládalo, že chloupky slouží k lepšímu pohybu ve vlhkých oblastech a to tak, že chloupky jsou hydrofobní a odpuzují tak vodu, jelikož v suchých oblastech nejsou chloupky u plžů přítomny (Suvorov 1999). Nakonec se ale ukázalo, že chloupky patrně naopak napomáhají přilnavosti vody k jejich schránce, což jim pomáhá lépe se udržet na mokřích částech rostliny, kterou se živí (Pfenninger et al. 2005). Toto přilnutí k rostlině je pro plže velice výhodné, protože se tak vyhnou pádu a energeticky náročnému výstupu zpět na rostlinu. V suchých oblastech pravděpodobně plži gen pro chlupy ztratili. Není tomu tak, že by se chloupky objevily při přechodu ze sucha do vlhkého prostředí. (Pfenninger et al. 2005).



Obrázek 8: Srstnatka *Trochulus villosus* lezoucí po listě; na obrázku je vidět, jak slabý vodní film pokrývající list přilnul k ulitě plže (převzato z práce Pfenninger et al. 2005).

5.2 Žebra

Kromě chloupků můžou být příkladem příčné výstupky na povrchu schránky plže, tedy žebra. Ta můžeme najít u plžů z čeledi Clausiliidae, kde jim je připisován, krom jiného i význam při hospodaření s vodou. Různé druhy z této čeledi mají odlišný vzor žebírkování (obr. 9). Žebra jsou geneticky podmíněné struktury. Podle mnoha molekulárních znaků se zdá, že žebírkování se vyvinulo několikrát nezávisle. To celkem podporuje teorii několika autorů, že žebrování je homoplazie (Giokas 1996, Van Moorsel 2001, podle Giokas 2008)

Žebra mohou být na schránkách distribuována různě, ale také jsou často různě utvářena. Závornatky rodu *Albinaria* vykazují velké spektrum variací žebírkování, od úplně hladkých ulit po velmi nápadně žebrované. Žebírka jsou obecně plná a pevná, ale u závornatek jsou žebra dutá a často mají mebranózní septa s přiléhajícími krystalickými strukturami (Kemperman a Gittenberger 1988).



Obrázek 9: Rozdílnost v žebírkování na ulitách rodu *Albinaria* (Clausiliidae) z Řecka (převzato z práce Schilthuizen 2003).

Navrhované hypotézy o adaptivním významu žeber u závornatkovitých jsou: zvýšení mechanické pevnosti, zvýšená přilnavost vody k povrchu schránky, snížení odpařování vody, snížení příjmu slunečního záření (Kemperman a Gittenberger 1988), obrana proti dravcům (Welter-Schultes 2000), reakce na klimatické změny (Engelhard a Slik 1994, Welter-Schultes 2000) a pohlavní výběr (Schilthuizen 2003).

Je tedy vhodné zkoumat, i zda rozdíly v žebrování schránky představují různé adaptace na různé úrovně suchého prostředí, tedy jak ovlivní různá vlhkost prostředí rozložení a typ žeber na ulitě plže. Nepřímý důkaz pro tuto skutečnost selektivního rozrůznění pochází z morfologických analýz schránek, což naznačuje, že hlavní morfologické rozdíly ve vybraných znacích mezi druhy suchozemských plžů jsou výsledkem odolnosti proti vysoušení (Goodfriend 1986, Kemperman a Gittenberger 1988, Pfenninger a Magnin 2001).

V práci Giokase (2008) je věnována pozornost různým zástupcům rodu *Albinaria* lišícím se vzorem žebrování (hustota a výraznost) a vlastnostmi povrchu ulity spojenými s přilnavostí a udržení vody na jejich schránkách. Také se zkoumá vztah mezi žebrováním a dobou aktivace po estivaci. Kromě toho je studována i alternativní možnost funkce žebrování, tj. jeho účinek na hmotnost schránky. Při pozorování a experimentech se přišlo na to, že druhy s více žebrovanou ulitou zadrží více vody než druhy s hladkou ulitou, ale jsou schopny udržet méně vody, tedy více vody se z jejich ulit vypaří. Zatímco méně žebrované druhy obsáhnou méně vody než hustě žebrované, ale jsou schopny jí větší část udržet. Zajímavé je, že žebrované druhy aktivují později po estivaci, než druhy s hladkou schránkou, a to i když se stávají vlhkými snáze. Ovšem není jasné, jestli čas aktivity je dán žebírkováním nebo slouží jako zabránění mezidruhového křížení. Žebrované schránky jsou lehčí než hladké, ale jsou také tenčí.

Tyto částečně protichůdné výsledky naznačují, že žebrované ulity mají výhodu, protože jsou schopny pojmout více vody, ale tato funkce sama o sobě nemusí být nezbytně výhodná na polosuchých stanovištích (např. ve Středomoří), kde jsou srážky vzácné, silné a krátké. Na těchto stanovištích je vyschnutí největší nebezpečí pro plže (Cook 2001). Proto jsou žebírkovaní plži velice citliví na vodní ztráty vyplývající z výparu, který zapříčiňuje hlavně sluneční záření. Na druhé straně se ulity s žebry navlhčí mnohem snadněji a můžou profitovat z krátkého deště, což jim tak pomáhá přečkat suchá období, i když nesnižují vypařování. Navíc je možné, že žebírka mnohem lépe sbírají vzdušnou vlhkost.

To, že žebírkování je výhodné v suchém prostředí by mohl dokazovat i fakt, že u druhu *Candidula unifasciata* jsou nacházeny v teplejších oblastech drsnější ulity s většími dále od sebe rozloženými žebry (Pfenninger a Magnin 2001). Ovšem v práci Schmid - Nielsen et al. (1971) najdeme, že na poušti je výhodné být hladký a bílý, bílá a hladká ulita může totiž odrazit 90 až 95 % slunečního záření. Ovšem poušť je extrémní prostředí.

Žebírka by také mohla fungovat jako pohlcovač nárazů a většiny mechanických tlaků a pravděpodobně je schránka se žebry i snadněji opravitelná, pokud se poškodí (Kemperman a Gittenberger 1988). Jsou tu samozřejmě i další hypotézy. Schilthuizen (2003) navrhuje, že ornamentace schránek se vyvinula pod

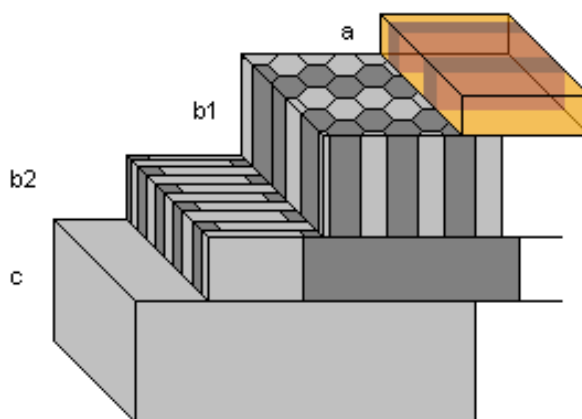
sexuální selekcí, a ta může tedy způsobovat rozrůznění ornamentace na povrchu ulity. Rod *Albinaria* například při kopulaci zaujímá pozici, kdy jeden z jedinců sedí na části cervixu, tedy přední části ulity, který nese cervikální žebírkování, a podobné chování bylo zjištěno i u rodu *Plectostoma* (Schilthuisen 2003). Rozmanitost v ornamentaci je nejvíce vidět právě na cervikálních žebrech, kde je žebrování nejvýraznější (obr. 9). Shilhuizen (2003) také navrhl různé experimentální cesty jak tuto hypotézu testovat, ovšem testována zatím nebyla.

6. Mikrostrukturní charakteristiky schránky suchozemských plžů

6.1 Základní vrstvy schránky

Ulita plžů je vápenatá struktura, která se skládá z několika vrstev. Na povrchu je již zmíněné periostrakum. Pod periostrakem je jedna nebo více vrstev ostraka. U mlžů nalezneme jedinou vrstvu ostraka nazývanou prizmatickou vrstvou (obr. 10). Ostrakum u plžů je tvořeno několika podvrstvami obvykle složenými v nejrůznější struktury. Ostrakum u mlžů je tvořeno hranoly kalcitu. Kalcit je jedna z forem zmineralizovaného CaCO_3 . U plžů prizmatická vrstva chybí.

Nejspodnější vrstvou schránky je hypostrakum tvořené aragonitem, který je jinou minerální formou CaCO_3 . Tato vrstva může být složena z několika vrstviček příčně lamelárních struktur. Poslední aragonitovou vrstvu také nazýváme u mlžů perleťovou. Počet a šířka vrstev ostraka či hypostraka je u různých měkkýšů různá, stejně tak i tloušťka, zbarvení či složení periostraka (Kobayashi 1969, Dauphin 2003).



Obrázek 10: Schéma základních vrstev ulity plže a - periostrakum, b1,2 – ostrakum, c – hypostrakum (podle Ghesquiere 2000).

Mikrostrukturní složení schránek plžů je zatím málo probádané. Mikrostruktur známe několik typů, ale jejich funkce je zatím nejasná.

Mikrostruktury schránek měkkýšů byly zkoumány především u mlžů (Taylor a Layman 1972, Checa 2012) kde jejich vlastnosti budou patrně jiné, než u suchozemských plžů. Roli v těchto odlišnostech bude zřejmě hrát prostředí, ve kterém mlži žijí. V poslední době se zkoumá jejich složení a vzhled u plžů, avšak velice zajímavá je především jejich funkce. Proč je těchto struktur několik typů, ovšem zatím také není jasné

Tři základní vrstvy schránky – organické povrchové periostrakum a dvě vnitřní vápenaté vrstvy, ostrakum a periostrakum – korelující současně s typem vápenatých mikrostruktur se v takovéto podobě vyskytují pouze u mlžů ze skupiny Unionoidea. U většiny měkkýšů a především mezi suchozemskými plži nalézáme schránky složené z většího počtu (pod)vrstev, zato však tvořené totožným typem mikrostruktury.

Nejběžněji se vyskytující typy vápenatých mikrostruktur jsou: prismatická, perleťová, zkříženě lamelární, lístkovitá, homogenní a spherulitická (Wilmoth et al. 2013). Tyto vápenaté mikrostruktury mohou tvořit jednotlivé vrstvy schránky, samotné vrstvy mohou navíc být rozděleny do podvrstev. Přejít mezi jednotlivými typy vrstev může být ostrý a dobře patrný, někdy však dochází k postupnému prolínání typů vrstev a přechod je velmi nezřetelný (např. u mořského plže *Haliothis tuberculata* (Dauphin et al. 2012)).

6.2 Periostrakum

Tato vrstva především bílkovinného charakteru chrání spodní vrstvy složené z uhličitanu vápenatého před vlivy okolního prostředí (Harper 1997).

Periostrakum je hojně studováno u mlžů (Checa 2000), u mořských plžů (Jackson et al. 2006) i u sladkovodních plicnatých plžů (Jokinen 2013), ale u suchozemských plžů mu zatím taková pozornost věnována nebyla.

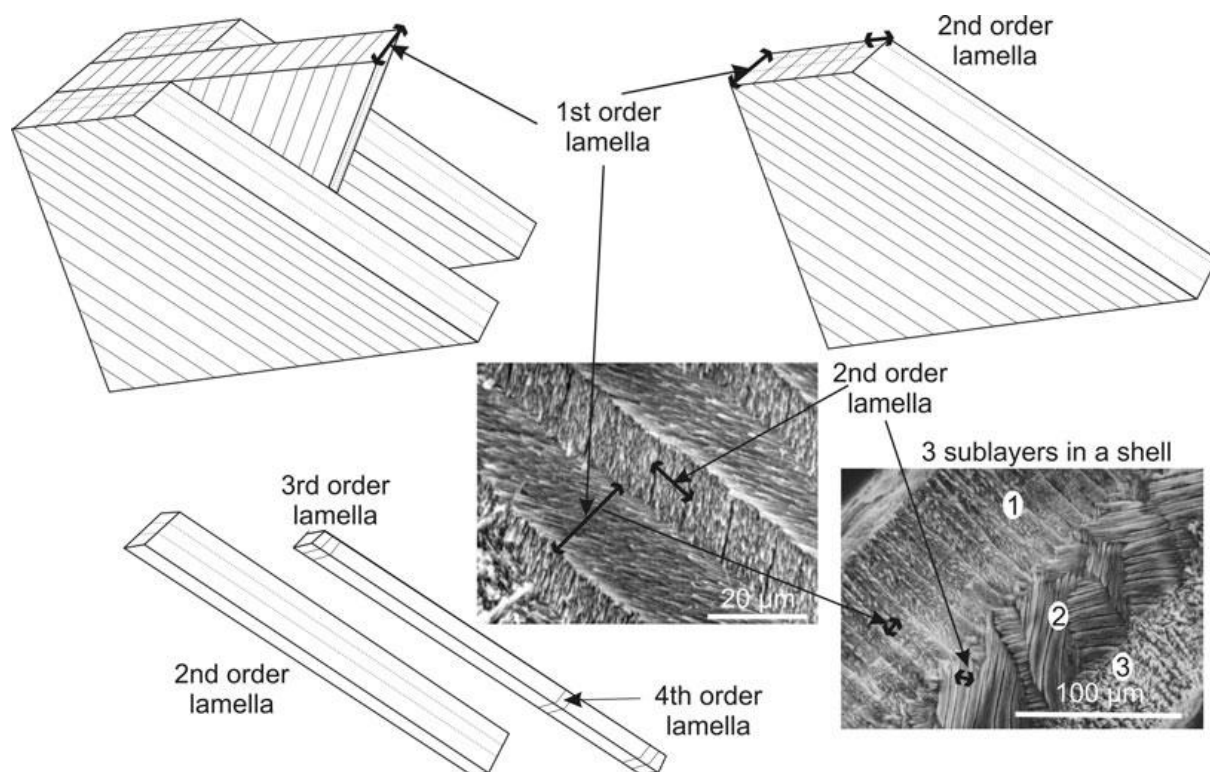
Předpokládá se tak, že tloušťka této vrstvy odráží právě vlastnosti prostředí, v němž plž žije. Pokud plži žijí v prostředí pro ně extrémním, tedy v kyselém, jako jsou jehličnaté lesy s borůvkovým podrostem, je jejich periostrakum nezvykle silné a rozkládá se jako poslední. Naopak pokud se podíváme na plže žijící především na vápenatých stanovištích, jejich periostrakum je slabé, odlupuje se a často u starších jedinců chybí. Je to první věc, která se na ulitě takového plže rozkládá. Podle

tohoto se usuzuje, že na funkci periostraka jako ochrany spodních vápenatých vrstev ulity nemá velký vliv jeho složení, ale mocnost této vrstvy (Říhová, nepublikovaná data).

6.3 Ostrakum

Naopak na mechanickou pevnost ulity má největší vliv mikrostruktura zkřížených lamel ostraka (Dauphin et al. 2012).

Zkřížená lamelární vrstva složená z aragonitu může mít několik podvrstev, složených z lamel, které v sousedních vrstvách svírají úhel 90° – 130° . Lamelární struktura je složena z několika podjednotek (obr. 11). Krystaly jsou poskládány do skupin, kterým říkáme primární lamely. Tyto primární lamely leží buď paralelně, nebo radiálně na okraj ulity. Primární lamely jsou dále složeny z dalších menších, sekundárních lamel. Sekundární lamely přiléhají k sobě a skládají tak primární, kde leží v opačných směrech obvykle a již zmíněných úhlech 90° – 130° . Sekundární lamely můžeme rozdělit na tyčinky – terciární lamely, které jsou obklopeny tenkou vrstvou organického materiálu (Dauphin et al. 2000)



Obrázek 11: Podjednotky lamelární vrstvy (převzato z práce Dauphin a kol 2012)

Vrstvy kalcitické a aragonitové jsou v různém zastoupení u různých skupin měkkýšů. Zkřížené lamelární vrstvy jsou povětšinou aragonitické, ale nalezneme je i v kalcitických typech mikrostruktur, kde je nazýváme zkřížené lístkové (MacClintoc 1967, Wilmot et al. 2013).

Tyto lamelární struktury mají velký vliv na pevnost ulity. Pokud má schránka více než jednu lamelární vrstvu, tyto vrstvy k sobě těsně přiléhají a lamely prvního řádu jsou v jednotlivých vrstvách k sobě pootočený o 90 °. Toto uspořádání dodává ulitě značnou mechanickou pevnost. Nejruznější schránky plžů mají různý počet těchto vrstev, čímž se také mění mechanická odolnost ulit. Proto plži žijící v prostředí, kde je větší pravděpodobnost rozbití ulity, mají více těchto vrstev a jejich ulita je pevnější (Wilmot et al. 2013).

7. Závěr

Z této bakalářské práce vyplývá, že mnohé tvarové formy ulit, jejich povrchové struktury i mikrostruktura mohou být ovlivněny prostředím, ve kterém suchozemští plži žijí.

Tvar ulity suchozemských plžů byl ovlivňován nejdříve při přechodu z moře na souš, kdy hlavním faktorem působícím na ulitu byla gravitace. Podle toho kde se plž pohyboval, gravitace utvářela jeho ulitu dál tak, aby plž vynaložil na lokomoci co nejméně energie. V případě vertikálních povrchů se tak plži ulity prodlužovaly a naopak plži lezoucí po horizontálním povrchu tak mají dnes ulitu zploštělou. Samozřejmě, na tvar ulity má vliv i mnoho jiných faktorů a tak nemusí vždy být pravidlem, že plži s ulitou o velké relativní výšce lezou po vertikálních površích, zatímco plži s malou relativní výškou spíše po vodorovných površích. Plži mající kýl a často malou relativní výšku (jako např. *Helicigona lapicida*) lezou i po skalách, kde bychom je podle předešlého popisu nečekali, ovšem jejich nízká a kýlnatá ulita jim umožňuje se lépe skrývat v úzkých puklinách ve skalách. V tomto případě tedy převážila výhoda snadnějšího úkrytu nad dobrou vyvážeností. Dosud bylo napsáno mnoho o korelaci tvaru schránky s životním prostředím, ale články často nepoukazují na to, že na vznik různých morf může mít vliv více faktorů. Vznik různých tvarových variant nemusí být podmíněn jen tím, že je v dané oblasti sucho, ale například i tím, že je tam kamenitý terén.

Různorodost ve strukturách na povrchu ulit suchozemských plžů může být dána několika faktory, ať jsou to vlhkostní podmínky, sexuální výběr, mechanická stabilita nebo obrana proti predátorům. Chloupky na povrchu plže jsou pro něj například výhodné proto, že je snížena šance pádu z listu, na který předtím vylezl, což ho stálo nemálo energie. Žebírka jsou zase schopna nasáknout vodu a tak je plž zvýhodněn v suchých oblastech, kde je zadržování vody životně důležité. Vápenaté mikrostruktury jsou zatím málo probádané, a i když jich známe mnoho typů, u velké části z nich nevíme nic o jejich funkci nebo důvodu pro jejich vznik.

Ulita je především ochrana plže před vnějším prostředím a její vlastnosti jsou v různých prostředích různě důležité. V kyselém prostředí je důležité chránit vápenaté části ulity, proto mají plži žijící v kyselých, např. jehličnatých lesích zesílené periostrakum, které spodní vrstvy chrání. Pokud má vápenatá část ulity více vrstev,

vydrží větší tlak, a tak brání jejímu rozdrčení, což může být jistou výhodou pro plže lezoucí ve skalnatých nebo kamenitých oblastech. Problematika mikrostruktur suchozemských plžů je však zatím málo prozkoumána a bude potřeba se jí dále věnovat, abychom se o funkci jednotlivých vrstev dozvěděli více.

8. Seznam literatury

- Allgaier, C. 2011. "A Hairy Business-Periostracal Hair Formation in Two Species of Helicoid Snails (Gastropoda, Stylommatophora, Helicoidea)." *Journal of Morphology* no. 272 (9):1131-1143. doi: 10.1002/jmor.10969.
- Cain, A. J. 1977. "VARIATION IN SPIRE INDEX OF SOME COILED GASTROPOD SHELLS, AND ITS EVOLUTIONARY SIGNIFICANCE." *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences* no. 277 (956):377-428. doi: 10.1098/rstb.1977.0026.
- Cain, A. J. 1978. "VARIATION OF TERRESTRIAL GASTROPODS IN PHILIPPINES IN RELATION TO SHELL SHAPE AND SIZE." *Journal of Conchology* no. 29 (APR):239-245.
- Cain, A. J., and R. H. Cowie. 1978. "ACTIVITY OF DIFFERENT SPECIES OF LAND-SNAIL ON SURFACES OF DIFFERENT INCLINATIONS." *Journal of Conchology* no. 29 (APR):267-272.
- Cameron, R. A. D. 1978. "DIFFERENCES IN SITES OF ACTIVITY OF COEXISTING SPECIES OF LAND MOLLUSK." *Journal of Conchology* no. 29 (APR):273-278.
- Checa, A. 2000. "A new model for periostracum and shell formation in Unionidae (Bivalvia, Mollusca)." *Tissue & Cell* no. 32 (5):405-416. doi: 10.1054/tice.2000.0129.
- Checa, A., E. M. Harper, and M. Willinger. 2012. "Aragonitic dendritic prismatic shell microstructure in Thracia (Bivalvia, Anomalodesmata)." *Invertebrate Biology* no. 131 (1):19-29. doi: 10.1111/j.1744-7410.2011.00254.x.
- Cook, L. M., and W. N. Jaffar. 1984. "SPIRE INDEX AND PREFERRED SURFACE ORIENTATION IN SOME LAND SNAILS." *Biological Journal of the Linnean Society* no. 21 (3):307-313. doi: 10.1111/j.1095-8312.1984.tb00368.x.
- Cook, L. M., and C. W. A. Pettitt. 1979. "SHELL FORM IN DISCULA-POLYMORPHA." *Journal of Molluscan Studies* no. 45 (APR):45-51.
- Cook A. 2001. "Behavioural ecology: on doing the right thing, in the right place at the right time." Barker GM, editor. *The biology of terrestrial molluscs*. Oxon (UK): CABI Publishing. p. 447–487.
- Červinka O. 1999 "CHIRALITA A POJMY S NÍ SOUVISEJÍCÍ." *Chem. Listy* 93: 294 - 305
- Dauphin, Y., J. P. Cuif, M. Cotte, and M. Salome. 2012. "Structure and composition of the boundary zone between aragonitic crossed lamellar and calcitic prism layers in the shell of *Concholepas concholepas* (Mollusca, Gastropoda)." *Invertebrate Biology* no. 131 (3):165-176. doi: 10.1111/j.1744-7410.2012.00265.x.
- Dauphin, Y., and A. Denis. 2000. "Structure and composition of the aragonitic crossed lamellar layers in six species of Bivalvia and Gastropoda." *Comparative Biochemistry and Physiology a-Molecular and Integrative Physiology* no. 126 (3):367-377. doi: 10.1016/s1095-6433(00)00213-0.
- Dauphin, Y., N. Guzman, A. Denis, J. P. Cuif, and L. Ortlieb. 2003. "Microstructure,

- nanostructure and composition of the shell of *Concholepas concholepas* (Gastropoda, Muricidae)." *Aquatic Living Resources* no. 16 (2):95-103. doi: 10.1016/s0990-7440(03)00022-6.
- Davison, A., S. Chiba, N. H. Barton, and B. Clarke. 2005. "Speciation and gene flow between snails of opposite chirality." *Plos Biology* no. 3 (9):1559-1571. doi: 10.1371/journal.pbio.0030282.
- Davison, A., H. T. Frend, C. Moray, H. Wheatley, L. J. Searle, and M. P. Eichhorn. 2009. "Mating behaviour in *Lymnaea stagnalis* pond snails is a maternally inherited, lateralized trait." *Biology Letters* no. 5 (1):20-22. doi: 10.1098/rsbl.2008.0528.
- Duda, M., H. Sattmann, E. Haring, D. Bartel, H. Winkler, J. Harl, and L. Kruckenhauser. 2011. "GENETIC DIFFERENTIATION AND SHELL MORPHOLOGY OF *TROCHULUS OREINOS* (WAGNER, 1915) AND *T. HISPIDUS* (LINNAEUS, 1758) (PULMONATA: HYGROMIIDAE) IN THE NORTHEASTERN ALPS." *Journal of Molluscan Studies* no. 77:30-40. doi: 10.1093/mollus/eyq037.
- Engelhard, G. H., Slik, J. W. F. 1994 "On altitude dependent characters in *Albinaria idaea* (L. Pfeiffer, 1849), with a revision of the species (Gastropoda Pulmonata: Clausiliidae)." *Zoologische Mededelingen* no. 68 : 21-38
- Giokas, S. 2008. "Shell surface adaptations in relation to water management in rock-dwelling land snails, *Albinaria* (Pulmonata : Clausiliidae)." *Journal of Natural History* no. 42 (5-8):451-465. doi: 10.1080/00222930701835407.
- Gittenberger, E. 1988. "SYMPATRIC SPECIATION IN SNAILS - A LARGELY NEGLECTED MODEL." *Evolution* no. 42 (4):826-828. doi: 10.2307/2408875.
- Gittenberger, E. 1991. "ALTITUDINAL VARIATION AND ADAPTIVE ZONES IN *ARIANTA-ARBUSTORUM* - A NEW LOOK AT A WIDESPREAD SPECIES." *Journal of Molluscan Studies* no. 57:99-109. doi: 10.1093/mollus/57.1.99.
- Goodfriend, G. A. 1986. "VARIATION IN LAND-SNAIL SHELL FORM AND SIZE AND ITS CAUSES - A REVIEW." *Systematic Zoology* no. 35 (2):204-223. doi: 10.2307/2413431.
- Gould, S. J. 1971. "GEOMETRIC SIMILARITY IN ALLOMETRIC GROWTH - CONTRIBUTION TO PROBLEM OF SCALING IN EVOLUTION OF SIZE." *American Naturalist* no. 105 (942):113-&. doi: 10.1086/282710.
- Gould, S. J. 1984a. "COVARIANCE SETS AND ORDERED GEOGRAPHIC-VARIATION IN *CERION* FROM ARUBA, BONAIRE AND CURACAO - A WAY OF STUDYING NONADAPTATION." *Systematic Zoology* no. 33 (2):217-237. doi: 10.2307/2413022.
- Gould, S. J. 1984b. "MORPHOLOGICAL CHANNELING BY STRUCTURAL CONSTRAINT - CONVERGENCE IN STYLES OF DWARFING AND GIGANTISM IN *CERION*, WITH A DESCRIPTION OF 2 NEW FOSSIL SPECIES AND A REPORT ON THE DISCOVERY OF THE LARGEST *CERION*." *Paleobiology* no. 10 (2):172-194.
- Gould, S. J., D. S. Woodruff, and J. P. Martin. 1974. "NATURAL-HISTORY OF *CERION* .3. GENETICS AND MORPHOMETRICS OF *CERION* AT PONGO CARPET - NEW SYSTEMATIC APPROACH TO THIS ENIGMATIC LAND

- SNAIL." *Systematic Zoology* no. 23 (4):518-535. doi: 10.2307/2412470.
- Harper, E. M. 1997. "The molluscan periostracum: An important constraint in bivalve evolution." *Palaeontology* no. 40:71-97.
- Heller, J. 1979. "DISTRIBUTION, HYBRIDIZATION AND VARIATION IN THE ISRAELI LANDSNAIL LEVANTINA (PULMONATA, HELICIDAE)." *Zoological Journal of the Linnean Society* no. 67 (2):115-148. doi: 10.1111/j.1096-3642.1979.tb01109.x.
- Jackson, D. J., C. McDougall, K. Green, F. Simpson, G. Worheide, and B. M. Degnan. 2006. "A rapidly evolving secretome builds and patterns a sea shell." *Bmc Biology* no. 4:10. doi: 10.1186/1741-7007-4-40.
- Jokinen E.H. 1984. "Periostracal morphology of viviparid snail shells." *Transactions Of The American Microscopical Society* no. 3:312-316
- Jones, J. S., B. H. Leith, and P. Rawlings. 1977. "POLYMORPHISM IN CEPAEA - PROBLEM WITH TOO MANY SOLUTIONS." *Annual Review of Ecology and Systematics* no. 8:109-143. doi: 10.1146/annurev.es.08.110177.000545.
- Kamimura, Y. 2011. "Population stochasticity, random determination of handedness, and the genetic basis of antisymmetry." *Journal of Theoretical Biology* no. 290:73-80. doi: 10.1016/j.jtbi.2011.08.021.
- Kemperman TCM, Gittenberger E. 1988. "On morphology, function and taxonomic importance of the shell ribs in Clausiliidae (Mollusca: Gastropoda Pulmonata), with special reference to those in Albinaria." *Basteria* no. 52:77–100.
- *Kessel E. 1933. "Über die Schale von *Viviparus viviparus* L. und *Viviparus fasciatus* Müll." *Z Morph Ökol Tiere* no. 27:129–198.
- *Kessel E. 1944. "Über Periostracum-Bildung." *Z Morph Ökol Tiere* no. 40:348–360.
- Kobayash.I. 1969. "INTERNAL MICROSTRUCTURE OF SHELL OF BIVALVE MOLLUSCS." *American Zoologist* no. 9 (3P2):663-&.
- Ložek V. 1956. "Klíč československých měkkýšů." Bratislava:Vydavatelstvo slovenskej Akademie vied. 437 s
- Ledergerber, S., H. Baminger, A. Bisenberger, D. Kleewein, H. Sattmann, and B. Baur. 1997. "Differences in resting-site preference in two coexisting land snails, *Arianta arbustorum* and *Arianta chamaeleon* (Helicidae), on Alpine slopes." *Journal of Molluscan Studies* no. 63:1-8. doi: 10.1093/mollus/63.1.1.
- Murray, J., and B. Clarke. 1966. "INHERITANCE OF POLYMORPHIC SHELL CHARACTERS IN *PARTULA* (GASTROPODA)." *Genetics* no. 54 (5):1260-&.
- Murray, J., and B. Clarke. 1980. "THE GENUS *PARTULA* ON MOOREA - SPECIATION IN PROGRESS." *Proceedings of the Royal Society Series B-Biological Sciences* no. 211 (1182):83-117. doi: 10.1098/rspb.1980.0159.
- Mylonas, M., J. Botsaris, J. Sourdis, and E. Valakos. 1995. "On the development, habitat selection and taxonomy of *Helix* (*Jacosta*) *siphnica* Kobelt (Gastropoda, Helicellinae)." *Zoological Journal of the Linnean Society* no. 115 (4):347-357. doi: 10.1111/j.1096-3642.1995.tb01428.x.
- Noshita, K., T. Asami, and T. Ubukata. 2012. "Functional constraints on coiling geometry and aperture inclination in gastropods." *Paleobiology* no. 38 (2):322-334. doi: 10.5061/dryad.6mk023c0.

- Ohbayashi, T., I. Okochi, H. Sato, T. Ono, and S. Chiba. 2007. "Rapid decline of endemic snails in the Ogasawara Islands, Western Pacific Ocean." *Applied Entomology and Zoology* no. 42 (3):479-485. doi: 10.1303/aez.2007.479.
- Okajima, R., and S. Chiba. 2011. "How Does Life Adapt to a Gravitational Environment? The Outline of the Terrestrial Gastropod Shell." *American Naturalist* no. 178 (6):801-809. doi: 10.1086/662674.
- Ozgo, M., and M. Schilthuizen. 2012. "Evolutionary change in *Cepaea nemoralis* shell colour over 43 years." *Global Change Biology* no. 18 (1):74-81. doi: 10.1111/j.1365-2486.2011.02514.x.
- Pfenninger, M., M. Hrabakova, D. Steinke, and A. Depraz. 2005. "Why do snails have hairs? A Bayesian inference of character evolution." *Bmc Evolutionary Biology* no. 5. doi: 10.1186/1471-2148-5-59.
- Pfenninger, M., and F. Magnin. 2001. "Phenotypic evolution and hidden speciation in *Candidula unifasciata* ssp (*Helicellinae*, *Gastropoda*) inferred by 16S variation and quantitative shell traits." *Molecular Ecology* no. 10 (10):2541-2554. doi: 10.1046/j.0962-1083.2001.01389.x.
- Price, R. M. 2003. "Columellar muscle of neogastropods: Muscle attachment and the function of columellar folds." *Biological Bulletin* no. 205 (3):351-366. doi: 10.2307/1543298.
- Říhová D. 2009. "Rozklad schránek suchozemských plžů v lesních ekosystémech" Diplomová práce, Praha: Univerzita Karlova v Praze, přírodovědecká fakulta 88s Vedoucí diplomové práce RNDr. Lucie Juříčková, PhD.
- Schilthuizen, M. 2003. "Sexual selection on land snail shell ornamentation: a hypothesis that may explain shell diversity." *Bmc Evolutionary Biology* no. 3. doi: 10.1186/1471-2148-3-13.
- Schilthuizen, M., and S. Looijestijn. 2009. "THE SEXOLOGY OF THE CHIRALLY DIMORPHIC SNAIL SPECIES *AMPHIDROMUS INVERSUS* (GASTROPODA: CAMAENIDAE)." *Malacologia* no. 51 (2):379-387.
- Schmidtn.K, C. R. Taylor, and A. Shkolnik. 1971. "DESERT SNAILS - PROBLEMS OF HEAT, WATER AND FOOD." *Journal of Experimental Biology* no. 55 (2):385-&.
- Suvorov, A. N., 1999. "Some mechanisms of adaptation to the wet microhabitats in higher geophila. " *Zhurnal Obshchei Biologii* no. 60(2): 177-188, Ch- II
- Taylor, J. D., and M. A. Layman. 1972. "The mechanical properties of bivalve (*Mollusca*) shell structures." *Palaeontology* no. 15:73–87.
- Teshima, H., A. Davison, Y. Kuwahara, J. Yokoyama, S. Chiba, T. Fukuda, H. Ogimura, and M. Kawata. 2003. "The evolution of extreme shell shape variation in the land snail *Ainohelix editha*: a phylogeny and hybrid zone analysis." *Molecular Ecology* no. 12 (7):1869-1878. doi: 10.1046/j.1365-294X.2003.01862.x.
- Wilmot N. V., Barber D. J., Taylor J. D. and Graham A. L. 1992 "Electron Microscopy of Molluscan Crossed-Lamellar Microstructure." *Philosophical Transactions: Biological Sciences* No. 1279:21-35

- Welch D'A. A. 1938. "Distribution and variation of *Achatinella mustelina* Mighels in the Waianae Mountains, Oahu." *Bull. Bishop Mus* No 152:1-164.
- Welter-Schultes, W. 1992. "Notes on the taxonomy of *Albinaria* of Nisos Dia, Crete (Gastropoda: Clausiliidae)." *Biologia Gallo-hellenica* no.19 (1): 55-61.
- 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* no. 71 (2):237-250. doi: 10.1111/j.1095-8312.2000.tb01256.x.