

Univerzita Karlova v Praze
Pedagogická fakulta

BAKALÁŘSKÁ PRÁCE

2013

Žofie Valtrová

Univerzita Karlova v Praze

Pedagogická fakulta

Katedra biologie a environmentálních studií

*Taxonomické invariance v severojižním
gradientu u evropských suchozemských
plžů*

Taxon invariances in latitudinal gradient of European land snails

Bakalářská práce

Autor: Žofie Valtrová

Vedoucí práce: Mgr. Arnošt Leoš Šizling, Ph.D.

Praha 2013

Abstrakt

Druhová bohatost je po zemském povrchu rozmístěná nerovnoměrně. Ovlivňuje ji zejména vliv přírodních bariér a vzrůstá se snižující se zeměpisnou šířkou. Největší druhová bohatost je tedy na rovníku. Závislost rozšíření druhů na zeměpisné šířce je známa jako latitudinální gradient druhové bohatosti. Pro jeho výzkum jsem si zvolila suchozemské plže jako vhodnou modelovou skupinu, vzhledem k jejich malé lokální pohyblivosti a úzké vazbě na geologický substrát. Severní a jižní hranice jejich areálů jsou stejné pro poddruhy, druhy, rody, čeledě i řády. Co je nejzajímavější, nenašla jsem žádný rozdíl ve společných hranicích areálů mezi klasickými taxonomickými skupinami a molekulárními klády. Hranice areálů jsou nejdetailněji vidět na úrovni poddruhu a druhu, zatímco směrem k vyšší taxonomické jednotce se informace zeslabuje. Jižní hranice areálů jsou na mapách patrné jako geografické bariéry (okraje kontinentů, pohoří, větší evropské nížiny). Hlavní bariéru tvoří Alpy, překvapivě výraznou bariérou jsou Sudety. Severní hranice areálů jsou rozmístěné podél latitudinálního gradientu mnohem rovnoměrněji než jižní hranice, přičemž severní okraje areálů jsou ovlivněny více klimatickým gradientem a tolerancí druhů, zatímco jižní hranice jsou tvořeny geografickými bariérami. Nejvýraznější klimatickou bariérou je linie na rozhraní oceánského a kontinentálního podnebí táhnoucí se na jih od Hamburku směrem k Sudetům na česko-polských hranicích. Tato klimatická hranice je patrná na všech taxonomických úrovních. Moje zjištění jsou v souladu s hypotézami, že druhové areály v rámci Evropy mohou být ovlivněny přítomností refugií, ve kterých některé druhy přežily poslední glaciál.

Klíčová slova – druhová bohatost, latitudinální gradient, hranice areálů, Mollusca, Gastropoda, taxonomická invariance, Evropa

Abstract

Species richness is distributed unequally all around the Earth surface. It is affected by natural barriers (truncated limits) and increase towards tropical latitudes. The highest species richness is thus at the equatorial. The dependence of species area to latitude is known as latitudinal gradient of species richness. As a model taxon I have chosen land snails as a suitable group, for their small dispersal ability and direct dependency on geological background. Here I show that all taxonomic levels reveal similar pattern of limits of their ranges. Their northern or southern limits of ranges are equal for subspecies, species, genus, families, and orders. Most interestingly, I have not found any difference between the effects of standard taxonomy and molecular phylogeny on the pattern in range limits. These limits are most prominent for subspecies and species, whilst this pattern is less prominent for higher taxonomic levels. The south limits of snail's ranges apparently match geographic barriers such as coastlines, mountain ridges, and edges of major lowland areas. The Alps are the main barriers for land snails and surprisingly important barrier represent Sudetes. The northern limits of snail ranges are distributed along the latitudinal gradient more evenly than their southern limits, suggesting that the northern limits are driven by climatic gradient and species tolerances whilst the southern limits are truncated by geographic barriers. The climatic limit more affected snail spatial ranges is the line where continental climate turns into the oceanic one. It is the line between Hamburg, Germany and Sudetes at the Czech-Poland border. This climate based limit is apparent at all taxonomic levels. My findings resonate with the hypotheses that the land snail distribution within the Europe was driven by refugia, where some species have survived the last glacial.

Key words – species richness, latitudinal gradient, species ranges, Mollusca, Gastropoda, taxonomic invariance, Europe

Prohlášení

Prohlašuji, že jsem bakalářskou práci vypracovala samostatně pod vedením Mgr. Arnošta Šizlinga Ph.D. s vyznačením všech použitých pramenů a spoluautorství.

Souhlasím se zveřejněním bakalářské práce podle zákona č. 111/1998 Sb., o vysokých školách, ve znění pozdějších předpisů.

Byla jsem seznámena s tím, že se na moji práci vztahují práva a povinnosti vyplývající ze zákona č. 121/2000 Sb., autorský zákon, ve znění pozdějších předpisů.

Práce nebyla využita k získání jiného nebo stejného titulu.

Souhlasím s uložením své bakalářské práce v databázi Theses.

V Praze dne

podpis

Poděkování

Dovolte, abych poděkovala svému školiteli Mgr. Arnoštu Šizlingovi Ph.D. za odborné vedení a pomoc při statistickém zpracování mé bakalářské práce. Můj velký dík patří také mé mamince RNDr. Lucii Juříčkové Ph.D. za cenné rady a poznámky. Děkuji také Mgr. Evě Šizlingové., která se podílela na zpracovávání výsledných tabulek, na něž jsem mohla v práci navazovat, svému muži Václavu Valtrovi za pomoc při zpracování práce do počítačové podoby a také své sestře Alžbětě Juříčkové za pomoc s překlady cizojazyčných textů. Na závěr děkuji celé své rodině a přátelům, kteří mě vždy podporovali ve studiu a měli se mnou vždy potřebnou trpělivost. Bez výše jmenovaných by tato práce nevznikla.

Obsah

1 Úvod	7
2 Cíle práce	11
3 Materiál a metody	12
3.1 Digitalizovaná data o areálech rozšíření.....	13
3.2 Má práce.....	14
4 Výsledky a interpretace	15
4.1 Obecné trendy společných hranic různých taxonů suchozemských měkkýšů Evropy.....	23
4.2 Důležité zoogeografické a klimatické bariéry pro některé taxony.....	24
4.3 Ekologické skupiny na severojižním gradientu.....	29
4.4 Rozdíly ve společných hranicích jednotlivých klasických taxonů.....	31
4.5 Rozdíly mezi klasickými taxony a molekulárními klády.....	33
5 Diskuze	34
5.1 Šíření na sever a na jih a možnosti překonání geografických bariér.....	34
5.2 Latitudinální gradient, Rapoportovo pravidlo a velikost těla suchozemských plžů Evropy.....	43
6 Závěr	45
7 Seznam použité literatury	46
Přílohy	52

1 Úvod

Biodiverzita je jednou z nejdůležitějších vlastností života. Jedná se o rozmanitost všech živých organismů taxonu, o který se zajímáme ve zkoumaném prostředí. Základní rozmanitost můžeme pozorovat na úrovni druhu, tj. jak moc se od sebe jednotlivé druhy liší a kolik různých druhů sdílí společný prostor, proto biodiverzitou zpravidla myslíme druhovou bohatost (angl. species richness), neboli počet druhů daného taxonu na daném místě (Brown et Lomolino 1998). Biodiverzitu lze ovšem identifikovat i pro vyšší taxony a celky. Biodiverzita je velmi snadno ovlivnitelná vnějšími vlivy. Jako příklad můžeme uvést různorodé klima, teplotu a vlhkost vzduchu, ale také terén sám o sobě a možnost se tímto terénem dále šířit. Žádný živý organismus nemůže žít všude. Záleží na tom, které oblasti jsou jedinci schopni osídlit, jak jsou tolerantní k okolnímu prostředí a co všechno ještě snesou, aby se v daném prostředí mohli rozmnožovat. Největší vliv na biodiverzitu má teplota. Proto můžeme sledovat, jak se vzrůstající teplotou vzrůstá i biodiverzita. Největší biodiverzita je tedy na rovníku a k pólům se postupně snižuje (Brown et Lomolino 1998).

Druhá bohatost na Zemi je zákonitě nerovnoměrná. Má na ni vliv hlavně dostupnost daného místa při migraci, tj. zejména vliv přírodních bariér jako jsou například hory či oceány. Navíc také vzrůstá se snižující se zeměpisnou šířkou – tedy směrem k rovníku. Závislost zeměpisné šířky na rozšíření druhů je známa jako latitudinální gradient druhové bohatosti (Stevens 1989).

Se snižující se zeměpisnou šířkou se zároveň zmenšují areály jednotlivých druhů živočichů (Rapoport 1982). Podle objevitele později pojmenoval toto biogeografické pravidlo Stevens (1989) Rapoportovo pravidlo. Toto pravidlo se snažila vyvrátit řada autorů (Patrick 1966, Thorson 1951, Sanders 1968). Snažili se stanovit výjimky z Rapoportova pravidla. Řada z nich byla brzy zavržena kvůli nerovnoměrné prozkoumanosti. Nicméně existuje několik jasně doložitelných výjimek. Tou nejnápadnější jsou tučňáci. Mají větší druhovou bohatost ve vyšších zeměpisných šířkách. V nižších šířkách je ekologicky nahrazují organismy jiné (např. fregatky). Z rostlin jsou typickým příkladem vrby, které jsou v nižších zeměpisných šířkách nahrazovány jinými křovinatými porosty. Rapoportovo pravidlo dále neplatí pro

všechny sezónní a migrující organismy a nikdy neplatí pro vnitřní parazity či parazitoidy (Brown et Lomolino 1998, Stevens 1989). Toto pravidlo je tedy víceméně považováno za platné. Jaká je jeho příčina, ovšem není stále zcela jasné.

Stevens (1989) ve své práci shrnuje možná vysvětlení Rapoportova pravidla. Druhy na nižších zeměpisných šířkách žijí v relativně stabilním prostředí a nemusí se tolik přizpůsobovat vnějším podmínkám, protože ty jsou po celý rok na daném stanovišti mnohem méně extrémní než směrem k oběma pólům. Tedy konkrétně na rovníku je stále teplo (teploty neklesají pod nulu), a proto jsou druhy zde žijící málo tolerantní k měnícím se podmínkám prostředí. Jinými slovy jejich areály nezasahují na sever, kde mrzne. Tropické druhy jsou úzce specializované na tropické klima. Naopak ve vyšších zeměpisných šířkách se mění roční období a s ním i různé podmínky prostředí během roku a je nutné se jim přizpůsobit. Druhy zde žijící jsou tudíž velmi tolerantní k měnícím se podmínkám prostředí a není pro ně výhodné se specializovat na jeden typ klimatu. Malá tolerance k prostředí u tropických druhů vede k prostorové heterogenitě a nesouvislosti areálů, ve kterých se jim daří dobře. Stanoviště, kde jsou druhy úspěšné, se stávají zdrojovou oblastí pro kolonizátory. Populace těchto kolonizátorů nemůže být vyloučena kompeticí s lépe adaptovanými místními druhy. Populační dynamika je totiž úzce spjata s oblastí, kde se druhům daří dobře nehledě na lokální podmínky, což je známo jako „rescue effect“. Větší druhová bohatost v tropech by pak byla výsledkem prodlužující se koexistence druhů, které by byly za jiných podmínek vzájemně vyloučeny kompeticí (Stevens 1989).

Lze říci, že Rapoportovo pravidlo a latitudinální gradient druhové bohatosti jsou důsledky tolerance jednotlivých druhů k různým klimatickým podmínkám. Nikoli, jak se myslelo dříve, že severojižní trend druhové bohatosti je přímou příčinou latitudinálního gradientu velikosti areálů. Toto tvrzení je jedna z důležitých myšlenek Stevense (1989). Říká doslova, že latitudinální gradient v druhové bohatosti je paralelní s latitudinálním gradientem ve velikosti druhových areálů.

Dá se předpokládat, že organismy vyskytující se v oblastech s většími ročními výkyvy získávají větší toleranci k životu ve vyšších zeměpisných šířkách. Tato větší tolerance druhů vyšších zeměpisných respektive nadmořských výšek vede ke vzniku jejich větších areálů.

Existence Rapoportova pravidla tak poskytuje možnost jinak nahlédnout na latitudinální gradient v druhové bohatosti. Jestliže druhy žijící typicky v nižších zeměpisných šířkách mají přímější vazbu k prostředí než druhy žijící na severu, potom stejné schopnosti se šířit u obou skupin způsobují, že se méně tropických organismů může vyskytovat mimo jejich preferovaný areál než u organismů žijících více na sever. Větší druhová bohatost v tropech však může být způsobena výskytem náhodně se rozšiřujících areálů druhů, které se sem snadno dostanou. Jejich neustálý přísun vede k přeceňování druhové bohatosti v tropech (Stevens 1989).

Protože Rapoportovo pravidlo nikdy nefungovalo pro celý rozsah zeměpisných šířek, bylo toto pravidlo nakonec uznáno pouze pro rozsah cca 40 - 50°N (Rohde 1996), případně i pro nižší - cca 20 - 30°N (Gaston et Chown 1999). Studovat jej na území Evropy, která se nachází v požadovaném rozsahu zeměpisných šířek a navíc je nejlépe prozkoumaným územím na světě z hlediska druhové diverzity i biogeografie, je tedy určitě na místě. Zbývá vybrat vhodnou modelovou skupinu organismů, které jsou dobře známé, existuje dostupná literatura o jejich rozšíření a dostatečné informace o jejich ekologii.

Takovou skupinou organismů jsou suchozemští plži (Mollusca: Gastropoda). Plži jsou pro takový výzkum ideální skupinou vzhledem k jejich malé lokální pohyblivosti, schopnosti dálkových výsadek (Gittenberger 2005) a úzké vazbě na substrát, ale nikoli na konkrétní druhy rostlin (např. Kerney et al. 1983, Ložek 1956, 1981). Zatímco řada druhů hmyzu je vázaná na své hostitelské rostliny, jiné skupiny (třeba střepláci či pavouci) jsou zase dravé. Výskyt takových organismů neposkytne přímou informaci o prostředí, ve kterém se vyskytují. Suchozemští plži jsou potravní generalisté, kteří se živí hlavně odumřelými částmi rostlin (Speiser 2001). Jejich rozšíření nás proto přímo informuje o prostředí, ve kterém žijí.

Znalost rozšíření suchozemských plžů Evropy je sice asi nejlepší na světě, lokální prozkoumanost je ale nerovnoměrná. Zatímco klasické dílo Kerney et al. (1983) velice detailně zpracovává oblast severní, západní a střední Evropy, jižní Evropa je stále prozkoumaná nedostatečně. Existuje jediný detailní atlas pro Itálii (Cossignani et Cossignani 1995). Areály suchozemských plžů Evropy se na základě těchto dvou publikací zabývala ve své diplomové práci Křepelová (2011), na kterou bych chtěla navázat a její práci rozšířit. Ačkoli v loňském roce vyšel kompletní atlas měkkýšů celé

Evropy (Welter-Schultes 2012), zmapování areálů jednotlivých druhů je v mnoha případech chybné.

Cílem mé předchůdkyně (Křepelová 2011) bylo prozkoumat vliv geografických bariér na platnost Rapoportova pravidla. Práce vychází z teoretické studie (Sizling et al. 2009), která ukazuje, že Rapoportovo pravidlo je narušené druhy organismů, které nejsou schopny překonat bariéru, ačkoli by za ní mohli žít a rozmnožovat se.

Křepelová (2011) shrnuje, že velikost areálů suchozemských plžů je omezena geografickými bariérami - *truncated limits* a fyziologickými vlastnostmi druhů (klimatickými tolerancemi) a klimatickými podmínkami - *potencial limits*. Jejím hlavním úkolem bylo rozlišit tyto dva typy hranic areálů a dále je interpretovat v konkrétních podmínkách severojižního gradientu Evropy. Pomocí digitalizace map znázorňujících rozšíření jednotlivých druhů evropských suchozemských plžů podle (Kerney et al. 1983; Cossignani et Cossignani 1995) zjistila, jaký vliv má na areály rozšíření fyzická geografie Evropy, tzn. hlavně vliv pohoří, větších nížin a moří a do jaké míry je ovlivňují historické události, zejména okraj posledního zalednění a samotná fyziologie druhů a klimatické podmínky.

Vliv severojižního gradientu (tedy klimatických limitů) na velikost areálů jednotlivých druhů vysledovala jen v případě některých druhů. U řady druhů byly naopak nejdůležitějšími bariérami v šíření právě *truncated limits*, tedy především hory. Hlavní bariéru tvoří Alpy, ale i Karpaty a překvapivě i poměrně nízké Sudety.

Kritika oponenta Michala Horsáka poukazovala na další možné zajímavé otázky, které z práce vyvstaly. Jedna z nich se týkala toho, zda něco podobného platí i pro úroveň poddruhů. Tato kritika mě inspirovala k tomu podívat se na areály suchozemských plžů Evropy nejen na druhové a poddruhové úrovni, ale i na úrovni vyšších taxonomických hladin a to jak klasických taxonů, vycházejících z morfologických a anatomických znaků, tak kládů stanovených na základě molekulárních znaků.

Zde narážíme na klasický, literaturou se táhnoucí problém definice biologického druhu. Klasická definice druhu Ernsta Mayra (1963, 1969) jako „skupiny skutečně nebo potenciálně se rozmnožujících přírodních populací, které jsou reprodukčně izolované od jiných skupin“ je v literatuře dále kritizovaná a podrobovaná rozboru a to zejména po vpádu molekulárních technik do taxonomie. Obsáhlou diskusi na toto téma shrnují např.

monografie (Wheeler et Meier 2000; Coyne et Orr 2004) a není možné se jí na ploše této práce podrobněji zabývat. Chápání vyšších taxonomických jednotek v klasickém kladistickém smyslu (Hennig 1966) jako přirozených jednotek, jejichž příbuznost je klasifikována na základě jejich společných resp. unikátních znaků, bylo opět ovlivněno prací s molekulárními znaky, která mnohdy z kladistických principů vůbec nevycházejí (Mooi et Gill 2010).

Z ekologického hlediska, tj. pro moji studii, je však důležité, aby se jednotlivé taxonomické úrovně ve svém signálu nelišily. Tedy aby se např. nezměnil poměr lesních a nelesních taxonů při použití různých fylogenezí, se kterými si nemusíme být jisti. Tento požadavek byl formulován jako princip taxonomické invariance (Storch et Sizling 2008).

2 Cíle práce

Cílem práce je zjistit jaký je pattern¹ severních a jižních hranic areálů pro jednotlivé taxonomické úrovně od poddruhu, přes druh, rod, čeleď a řád. Dále, zdali lze nějaký pattern vysledovat i v hranicích areálů jednotlivých kládů fylogenetických stromů, vytvořených na základě molekulární fylogeneze. Zajímalo mě rovněž, jestli je tento pattern společný pro všechny sledované taxonomické úrovně nebo se pro různé úrovně liší. Konečně je mým úkolem zjistit, do jaké míry jsou areály rozšíření jednotlivých taxonomických úrovní určeny fyzickou geografí Evropy (pohoří, moře apod.), historickými událostmi (okraj posledního zalednění, vliv odlesnění) a do jaké míry mohou být okraje areálů určeny fyziologií druhů a klimatem – severojižním klimatickým gradientem.

¹ Pozorovaný obraz, např. zmíněný pokles druhové rozmanitosti směrem na sever; anglický termín „pattern“ nemá oficiální český ekvivalent.

Dílčí úkoly práce:

- vytvořit 2 systémy evropských suchozemských plžů Evropy s odlišným pojetím taxonomie a zjistit, zda má různé pojetí taxonomického zařazení (tradiční taxonomie vs. molekulární fylogenetika) vliv na společné severní a jižní limity areálů
- identifikovat místa, kde jsou společné severní a jižní hranice areálů více studovaných taxonů a kládů
- interpretovat tato místa pro jednotlivé taxony a klády

3 Materiál a metody

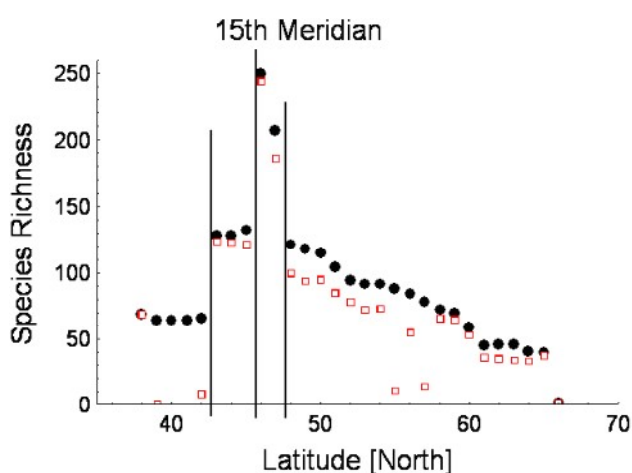
Měkkýši obecně slouží velice dobře jako modelová skupina organismů. Jsou totiž skupinou dobře prozkoumanou a relativně snadno zpracovatelnou. Poskytují řadu výhod, které jiné skupiny organismů nemají. Mezi ty nejdůležitější patří dobrá znalost jejich taxonomie, rozšíření jednotlivých druhů a dále jejich stanovištních nároků. Měkkýší společenstva obývají různé typy vodních i suchozemských stanovišť a je jich všude dostatek. Díky značnému výskytu měkkýších ulit zvláště v uloženinách na vápnatém podkladu můžeme navíc sledovat vývoj jejich fauny v minulosti. Většinu druhů lze sbírat po celý rok. Jako doklad stačí sebrat prázdnou ulitu a nemusí se tak ničit daná populace. Jednotlivé druhy jsou obvykle dobře poznatelné podle ulity, jen výjimečně je třeba pitva (Ložek 1981). Navíc, jak už bylo řečeno výše, jsou měkkýši vázáni na prostředí přímo a ne přes hostitelské rostliny jako třeba hmyz, protože jsou potravní generalisté (Speiser 2001).

3.1 Digitalizovaná data o areálech rozšíření

V této části shrnu práci Lucie Křepelové (2011), na kterou navazuji a jejíž práci zároveň rozšiřuji.

Pro digitalizaci severojižního rozšíření suchozemských plžů zkombinovala Křepelová (2011) mapy z dostupných atlasů Cossignani et Cossignani (1995) a Kerney et al. (1983). Mapy z uvedených publikací naskenovala a spojila dohromady. Vznikla tak mapa Evropy, na níž provedla digitalizaci referenčních bodů se známými zeměpisnými souřadnicemi a bodů, ve kterých areál výskytu protínal jednotlivé poledníky. Tak získala zeměpisné souřadnice severojižních okrajů areálů podél vybraných poledníků pro každý druh. Na základě těchto prací vznikly dva typy grafů týkající se Rapoportova pravidla a druhového bohatství (viz přílohy I-III).

Pro zkoumání druhové bohatosti byl pro každý z 21 sledovaných poledníků vytvořen graf závislosti druhové bohatosti na gradientu zeměpisné šířky. Zde vysledovala skokové změny v druhové bohatosti a přímkami vymezila hranice mezi jednotlivými četnostmi výskytu druhů (Obr. 1). Zeměpisné šířky, na nichž docházelo k velkým změnám druhového bohatství, vyznačila ručně do fyzicko-geografické mapy Evropy.



Obr. 1 Gradient druhové bohatosti pro 15. poledník ručně upravený. Černé kruhy ukazují maximální počet druhů dané latitudy, červené čtverce ukazují druhové bohatství po odstranění druhů, které mají na dané latitudě mezeru v areálu. Černé svislé linie ukazují latitudy, kde se diverzita měnila skokem (podle Křepelová 2011).

3.2 Má práce

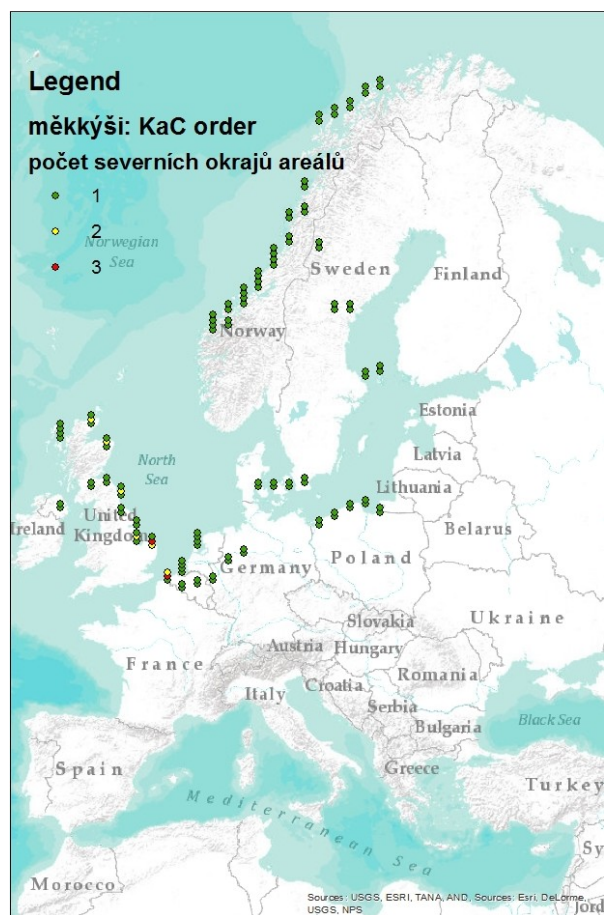
Na základě dvou odlišných pohledů na systematické zařazování druhů měkkýšů jsem vytvořila dvě tabulky se systémem evropských suchozemských měkkýšů Evropy. Do následné digitalizace a výpočtů bylo použito po následném pročištění pouze 613 druhů suchozemských měkkýšů Evropy (viz přílohy na CD). První tabulka (v tabulce označeno jako: KaC SYSTEM) znázorňuje zařazení měkkýšů do jednotlivých klasických taxonů: například druh (species) *Clausilia rugosa*, který má dva poddruhy (subspecies) *Clausilia rugosa parvula* a *Clausilia rugosa rugosa* patří do společného rodu (genus) *Clausilia*, dále do společné čeledi (family) *Clausiliidae*, společného řádu (order) *Stylommatophora* a společné podtřídy (subclass) *Pulmonata*. Zde jsem vycházela z klasického obecně uznávaného atlasu (Kerney et al. 1983). V druhé tabulce (v tabulce označeno jako: WADE SYSTEM) jsem uvedla naopak novější členění na jednotlivé klády fylogenetického stromu sestaveného na základě molekulárních znaků (Wade et al. 2006). Např. druh *Clausilia rugosa* se kromě stejného rodu a čeledi řadí do kládů: *Clausilioidea*, neachatinoideální klád, *Stylommatophora*, *Pulmonata*.

Na základě těchto tabulek byly v programu Arcview vytvořeny výsledné mapy severních a jižních hranic areálů pro jednotlivé taxony a klády.

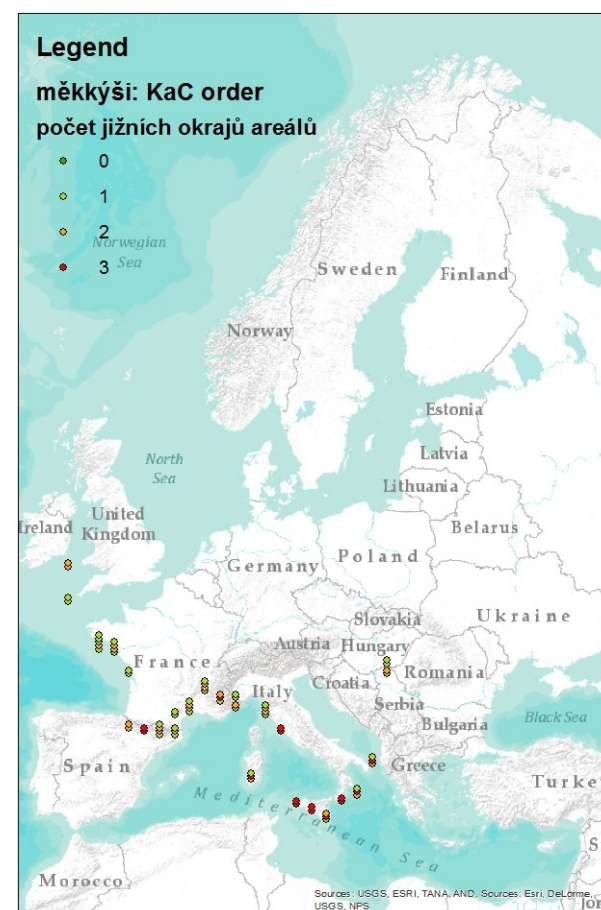
Pro interpretaci hranic areálů jsem vycházela z těchto map. Pro následné vyhledání konkrétních příkladů jednotlivých druhů, pro něž jsou tyto hranice podstatné, jsem vycházela z nově vytvořených map rozšíření evropských suchozemských plžů, které jsou k dispozici v diplomové práci Křepelové (2011). Tyto mapy jsou ovšem hodně zkreslené. Proto jsem pracovala pro kontrolu a větší přesnost s atlasem Kerney et al. (1983), kde je zpracované druhové rozšíření suchozemských plžů Evropy bez Itálie. Přehlednější a podrobnější mapy rozšíření druhů Itálie nejsou bohužel k dispozici. Nově vydaný Atlas evropských měkkýšů (Welter-Schultes 2012) jsem pro tvorbu tabulek nepoužila, protože vyobrazení areálů jednotlivých druhů je značně nepřesné a často i chybné, jak jsem si ověřila i srovnáním např. s rozšířením měkkýšů v rámci ČR.

4 Výsledky a interpretace

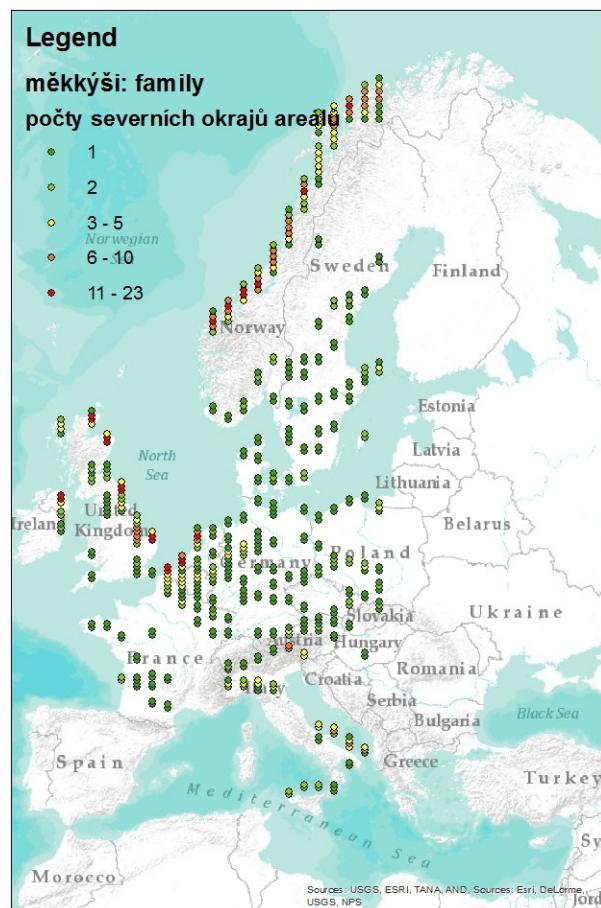
Na základě výše zmíněné metodiky tedy vznikly mapy pro severní a jižní hranice areálů jednak pro klasické taxony: poddruh, druh, rod, čeleď a řád podle Kerney et al. 1983 (Obr. 2-11) a dále pro dva ze čtyř kládů sestavených na základě molekulárních znaků (Wade et al. 2006), klád 1 (Orthuretra / Limacoidea / Clausilioidea / Helicoidea / Arionoidea / Elasmognata/ Cecilioidea / Testaceloid) a klád 2 (achatinoidei / neachatinoidei), (Obr. 12-15). Barevnými symboly je na jednotlivých mapách znázorněna četnost společných výskytů severních a jižních hranic pro jednotlivé taxony a klády. V následujících kapitolách se snažím tyto výsledné mapy interpretovat.



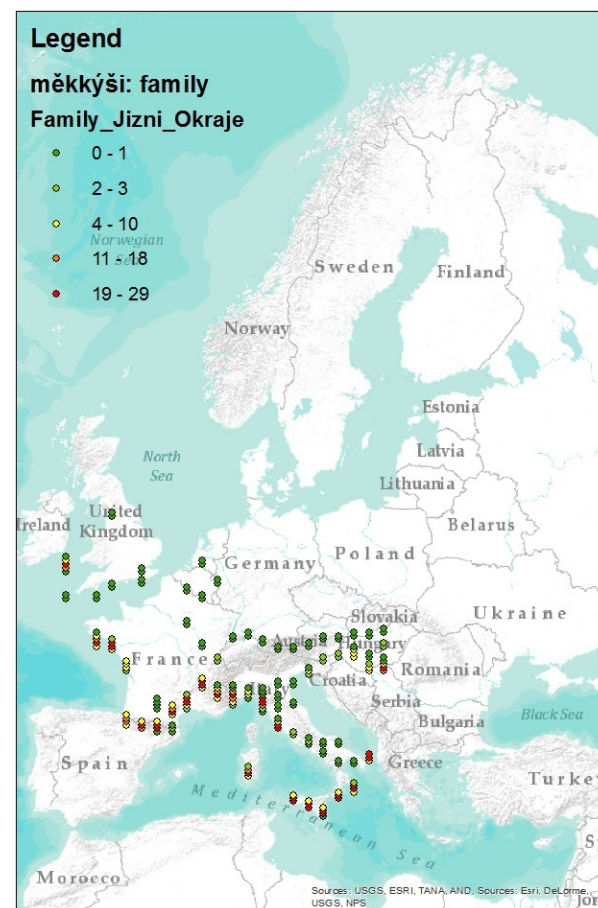
Obr. 2 Mapa společných severních hranic areálů řádů suchozemských plžů Evropy (podle Kerney et al. 1983). Různé barvy teček (viz obrázek) znázorňují počet řádů, pro něž je hranice společná.



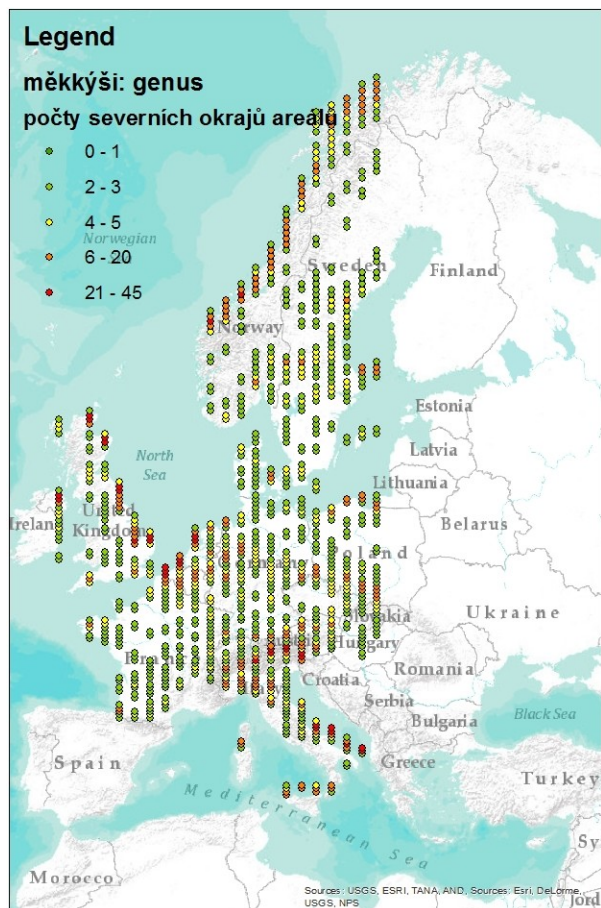
Obr. 3 Mapa společných jižních hranic areálů řádů suchozemských plžů Evropy (podle Kerney et al. 1983). Různé barvy teček (viz obrázek) znázorňují počet řádů, pro něž je hranice společná.



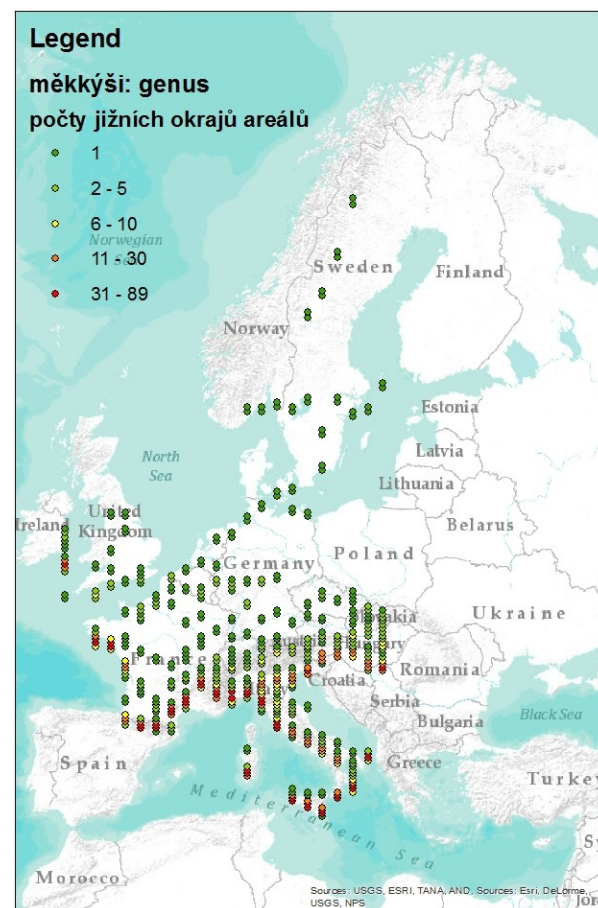
Obr. 4 Mapa společných severních hranic areálů čeledí suchozemských plžů Evropy (podle Kerney et al. 1983). Různé barvy teček (viz obrázek) znázorňují počet čeledí, pro něž je hranice společná.



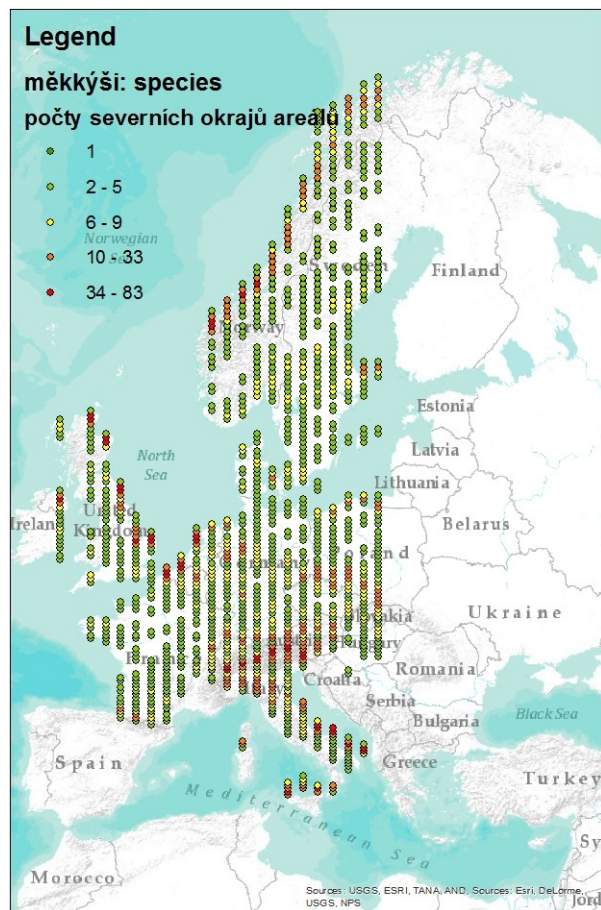
Obr. 5 Mapa společných jižních hranic areálů čeledí suchozemských plžů Evropy (podle Kerney et al. 1983). Různé barvy teček (viz obrázek) znázorňují počet čeledí, pro něž je hranice společná.



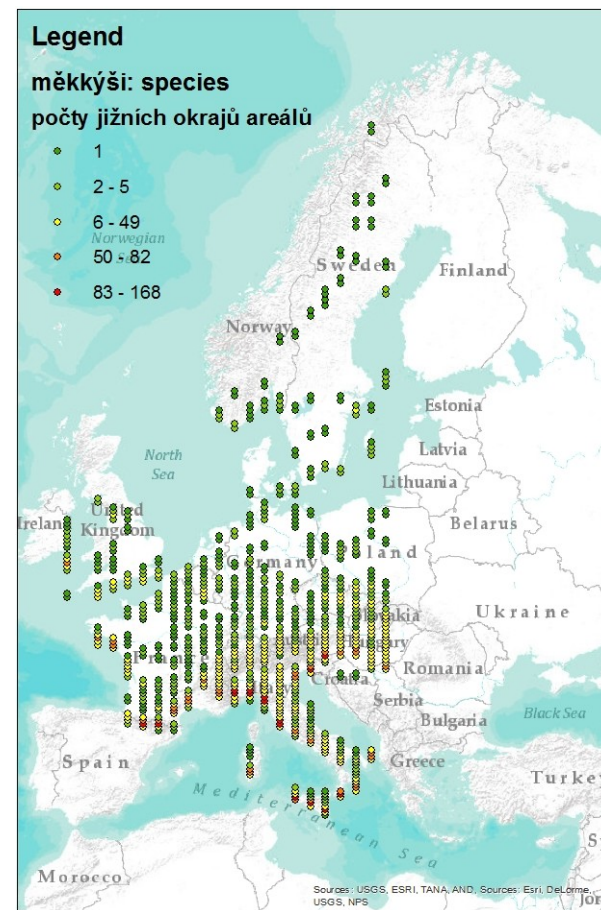
Obr. 6 Mapa společných severních hranic areálů rodů suchozemských plžů Evropy (podle Kerney et al. 1983). Různé barvy teček (viz obrázek) znázorňují počet rodů, pro něž je hranice společná.



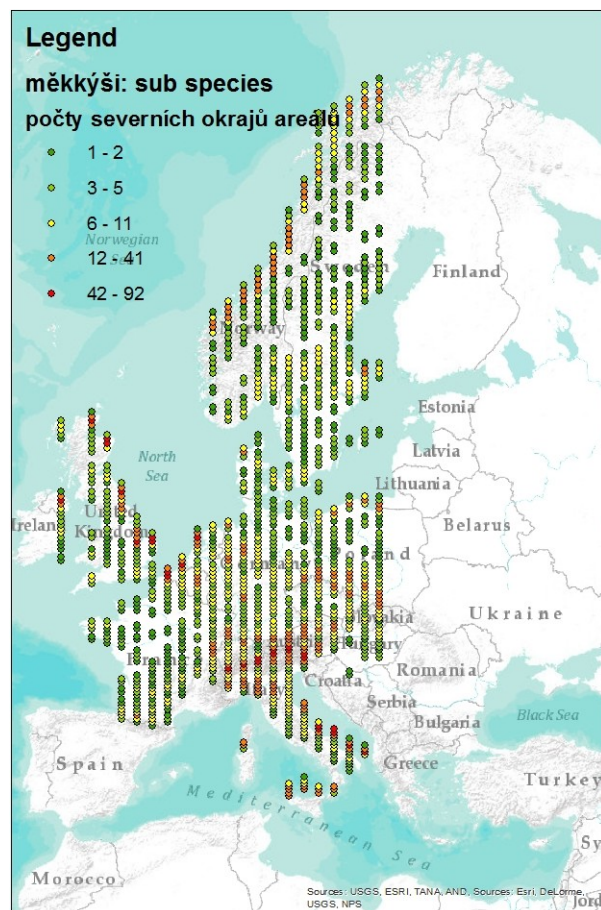
Obr. 7 Mapa společných jižních hranic areálů řádů suchozemských plžů Evropy (podle Kerney et al. 1983). Různé barvy teček (viz obrázek) znázorňují počet rodů, pro něž je hranice společná.



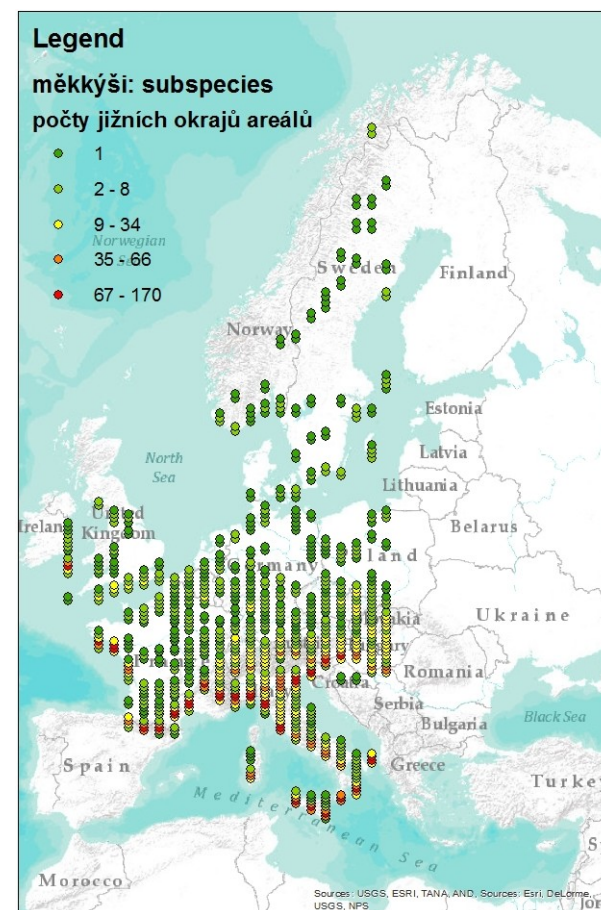
Obr. 8 Mapa společných severních hranic areálů druhů suchozemských plžů Evropy (podle Kerney et al. 1983). Různé barvy teček (viz obrázek) znázorňují počet druhů, pro něž je hranice společná.



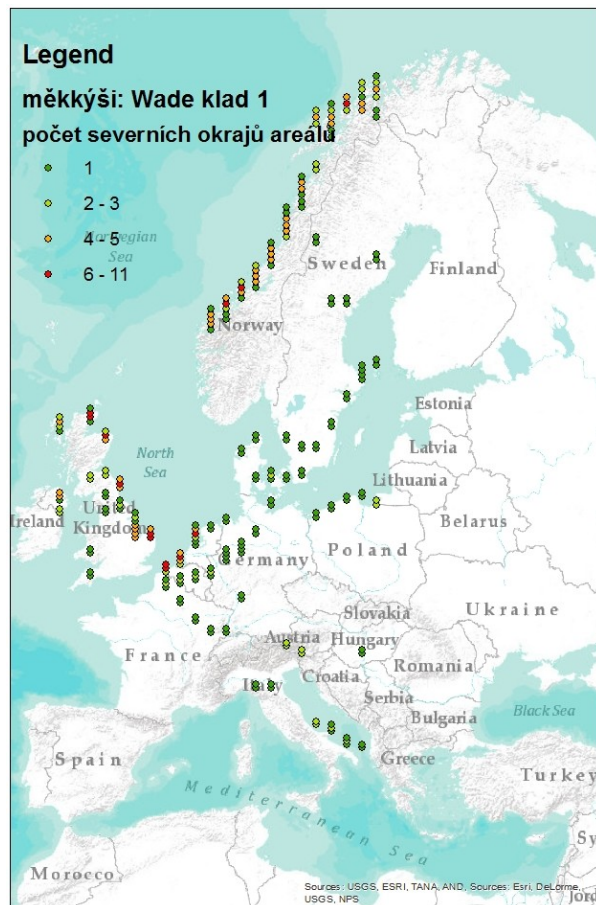
Obr. 9 Mapa společných jižních hranic areálů druhů suchozemských plžů Evropy (podle Kerney et al. 1983). Různé barvy teček (viz obrázek) znázorňují počet druhů, pro něž je hranice společná.



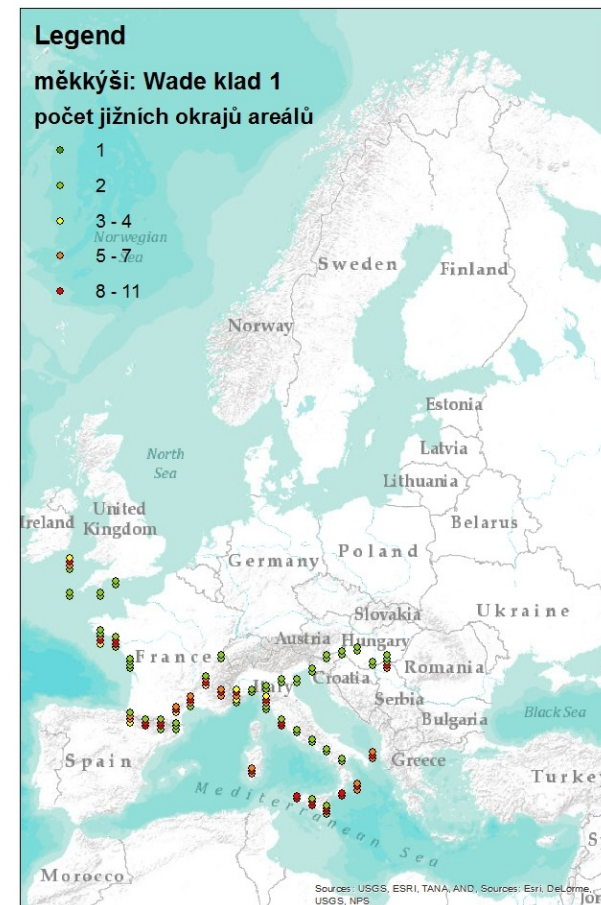
Obr. 10 Mapa společných severních hranic areálů poddruhů suchozemských plžů Evropy (podle Kerney et al. 1983). Různé barvy teček (viz obrázek) znázorňují počet poddruhů, pro něž je hranice společná.



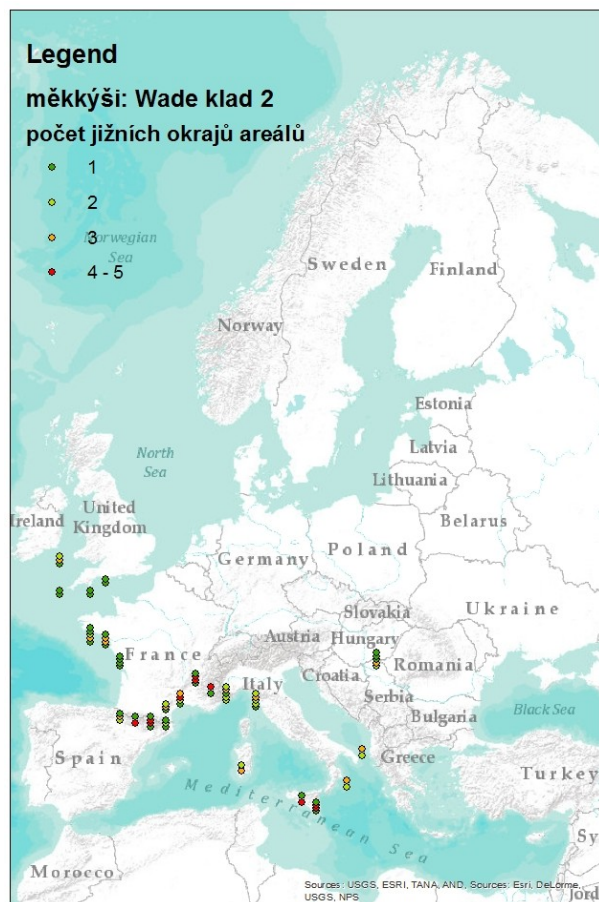
Obr. 11 Mapa společných jižních hranic areálů poddruhů suchozemských plžů Evropy (podle Kerney et al. 1983). Různé barvy teček (viz obrázek) znázorňují počet poddruhů, pro něž je hranice společná.



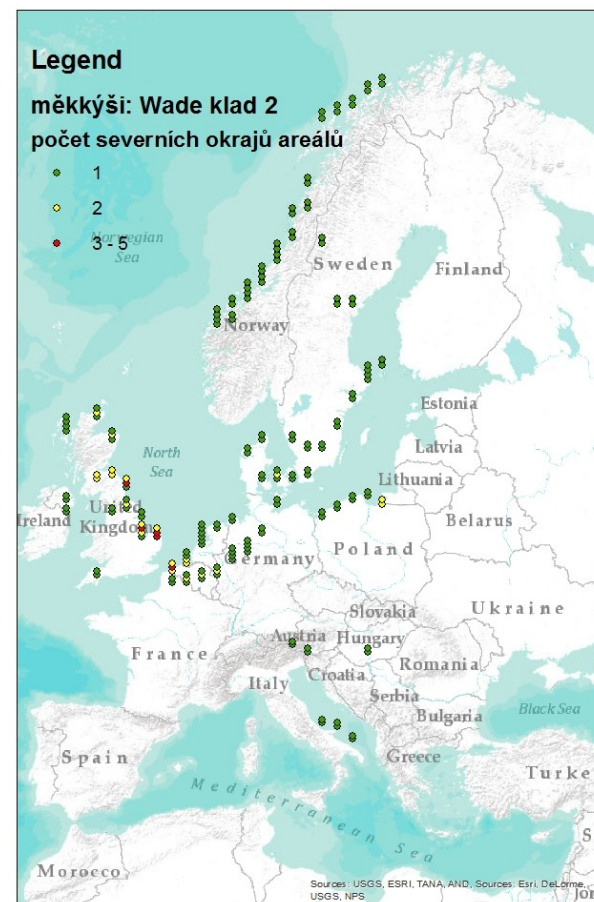
Obr. 12 Mapa společných severních hranic areálů kládu 1 suchozemských plžů Evropy (podle Wade et al. 2006). Různé barvy teček (viz obrázek) znázorňují počet kládů, pro něž je hranice společná.



Obr. 13 Mapa společných jižních hranic areálů kládu 1 suchozemských plžů Evropy (podle Wade et al. 2006). Různé barvy teček (viz obrázek) znázorňují počet kládů, pro něž je hranice společná.



Obr. 14 Mapa společných severních hranic areálů kládu 2 suchozemských plžů Evropy (podle Wade et al. 2006). Různé barvy teček (viz obrázek) znázorňují počet kládů, pro něž je hranice společná.



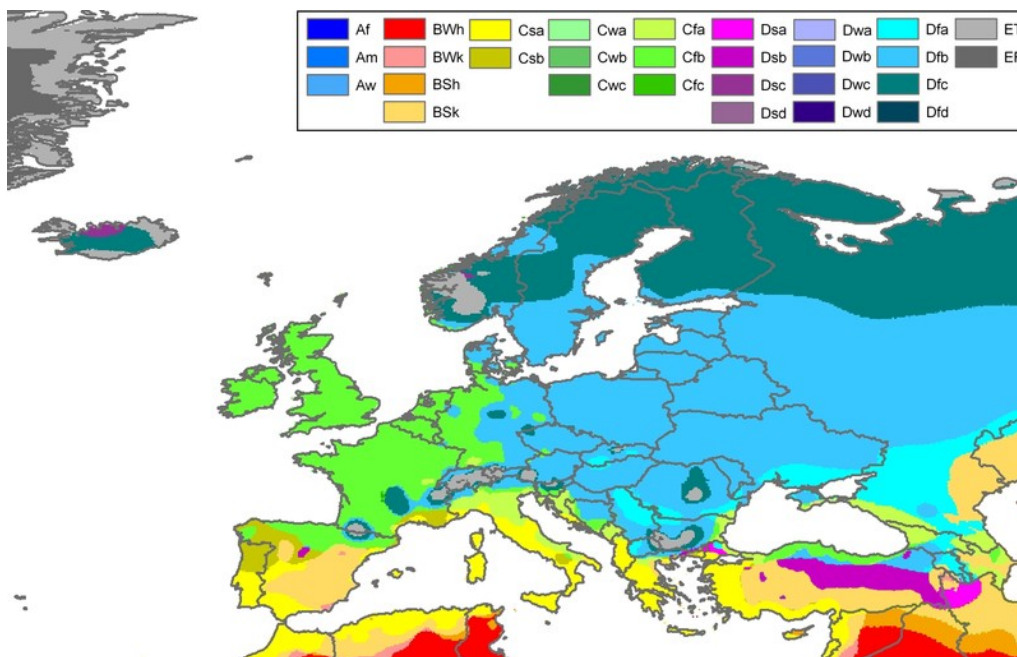
Obr. 15 Mapa společných jižních hranic areálů kládu 2 suchozemských plžů Evropy (podle Wade et al. 2006). Různé barvy teček (viz obrázek) znázorňují počet kládů, pro něž je hranice společná.

4.1 Obecné trendy společných hranic různých taxonů suchozemských měkkýšů Evropy

Z map (Obr. 2-15) na první pohled jasně vyplývá, že více taxonů má společné hlavně jižní okraje areálů. Jižní hranice areálů jednotlivých taxonů tvoří nejčastěji hranice kontinentu, méně často pak některý z hřebenů Alp. Je zřejmé, že pro všechny sledované taxony je snazší se přirozeně šířit za teplem, to znamená na jih. Směrem na sever už je šíření jednotlivých taxonů mnohem pozvolnější a většina z nich nepřekona výrazné geografické bariéry, zejména jednotlivé hřebeny Alp. Je to v hrubých rysech patrné pro všechny taxonomické úrovně i klády stejně. Tento pattern je taxonově invariantní, což znamená, že není žádný výrazný rozdíl v různé taxonomické úrovni, všechny mají v podstatě stejný pattern v hranicích areálů. Pohoří Pyreneje nemůžeme hodnotit jako bariéru, protože zde pouze končila mapa rozšíření suchozemských plžů Evropy a pro sledovaný severojižní gradient nemá prakticky vliv (Obr. 2-15).

Hranice jižních okrajů areálů tedy tvoří geografické bariéry (*truncated limits*), hlavně okraje kontinentu a výrazná pohoří v tomto případě zejména Alpy. Pattern severních hranic areálů se jeví naopak plynulejší. Geografické bariéry zde nemají tak velký vliv. Ten je v tomto případě daný více klimatem (*potencial limits*). Výjimku ale tvoří samozřejmě pohoří Alp a překvapivě i bariéra v severních Čechách, tzn. bariéra Sudet, kde má svou severní hranici výrazně více druhů než u jiných středoevropských pohoří např. Šumavy nebo Středoněmecké vysočiny.

Pokud se na mapy podíváme detailněji, můžeme si povšimnout, že zde musí hrát jistou roli přechod z oceánského klimatu na klima kontinentální (Obr. 16). Hodně druhů má totiž svojí severní hranici v linii táhnoucí se na jih od Hamburku směrem k Sudetům, kde jsou pouze nížiny a žádná geografická bariéra tedy nepřipadá v úvahu. Tuto klimatickou hranici jsem srovnávala s následující mapkou.



Obr. 16 Klimatické oblasti Evropy podle Peel et al. (2007). Pro nás jsou důležité zkratky cfb – temperate oceanic climate a dfb – temperate kontinental climate/humid continental climate.

Rozhraní oceánského a kontinentálního klimatu se výrazně shoduje se severní hranicí areálů evropských suchozemských plžů a to zejména na území Německa a částečně i na jihu Norska a Švédska. Linie severních hranic areálů v Německu je přitom patrná pro všechny taxonomické úrovně, nejvýrazněji druh a poddruh. Linie severních hranic areálů na jihu Norska a Švédska je patrná od úrovně čeledi níže pro všechny ostatní taxonomické úrovně (Obr. 2-15).

Na klimatické mapě Evropy si můžeme povšimnout také dvou oblastí (drobné zelené flíčky) značících nejzápadnější oblast oceánského klimatu poblíž Sudet. Může to být také jedna z příčin, kvůli které zde má svou severní hranici značné množství druhů.

4.2 Důležité zoogeografické a klimatické bariéry pro některé taxony

V atlasech rozšíření suchozemských plžů Evropy (Kerney et al. 1983; Cossignani et Cossignani 1995) jsem se snažila najít takové taxony, které mají kontrastní pattern svých hranic areálů. Všimla jsem si pouze druhů s velkým areálem rozšíření, u kterých byly okraje areálů výrazně vidět na mapě a souvisely přitom nějak

s bariérami zmíněnými výše. Nebrala jsem v úvahu např. endemické taxony určitého pohoří. Interpretace jednotlivých bariér od jihu k severu jsou následující:

Italské bariéry:

Z čeledi *Pupillidae* je, s výjimkou druhu *Pupilla muscorum*, která je rozšířena po celé Itálii, několik druhů rozšířeno od severu pouze do poloviny Apeninského poloostrova. Nejspíše je to způsobeno bariérou Apenin, které tvoří zhruba v polovině Itálie značnou překážku. Nachází se zde pohoří Abruzy s nejvyššími vrcholky Apenin. Platí to zejména pro druh *Argna biplicata* a jeden z jejích poddruhů *Argna biplicata toscanie*. Tato překážka zhruba v polovině poloostrova je patrná i pro další druhy například: *Jaminia quadridens*, *Vallonia costata*, *Zebrina detrita*. Jedná se o stepní druhy resp. druhy otevřené krajiny, takže jejich absence na jihu Apeninského poloostrova je překvapivá. Druh *Balea perversa*, jehož areál zde také končí, stepní druh sice není, jeho šíření ale probíhá pomocí dálkových výsadek (Gittenberger 2005) a není to tedy vhodný modelový druh pro naše účely.

Zhruba ve dvou třetinách Apeninského poloostrova se nachází další výrazně kopcovitá oblast Itálie – Kampánie. Zde končí rozšíření druhů: *Candidula unifasciata*, *Lauria sempronii*, *Macrogastra plicatula*, *Sphyradium dolium*, *Succinea putris*. Zde se jedná o směs lesních, stepních i vlhkomilných druhů.

Na severu Itálie se táhne hřeben Ligurských a Toskánských Apenin tvořící další významnou bariéru. V Pádské nížině tak končí rozšíření řady jinak hojných druhů a svou jižní hranici rozšíření zde mají: *Arianta arbusotum*, *Argna ferrari*, *Arion ater*, *Arion circumscriptus*, *Fruticicola fruticum*, *Clausilia dubia*, *Eucobresia diaphana*, *Isognomostoma isognomotomos*, *Laciniaria plicata*, *Macrogastra plicatula superflua*, *Macrogastra ventricosa*, *Malacolimax tenellus*, *Vertigo alpestris*. Tuto hranici můžeme jednoznačně interpretovat jako konec areálu rozšíření řady na vlhkost náročných lesních druhů střední a severní Evropy.

Alpy – hlavní geografická bariéra Evropy:

Řada druhů z různých čeledí nepřekoná velkou evropskou bariéru, kterou tvoří pohoří Alp. Přes jejich vysoké hřebeny se nedostanou a jejich jižní hranici areálu tak zde mají převážně lesní druhy: *Arion lusitanicus*, *Arion silvaticus*, *Cochlostoma semtemspirale*, *Helicigona lapicida*, *Oxychilus depressus*, *Trochulus hispidus*, *Vertigo substriata*.

Naopak pro středomořský druh *Rumina decolata* tvoří Alpy severní hranici areálu, přičemž jeho šíření na sever je nejspíš limitováno i teplotou.

Některé druhy sice vrcholky Alp překonají, ale v pohoří jako takovém nežijí. Toto platí pro dva poddruhy druhu *Cepaea nemoralis*: *Cepaea nemoralis nemoralis* a *Cepaea nemoralis etrusca* a dále pro teplomilné druhy *Oxychilus draparnaudi* a *Vitrea contracta* z čeledi *Zonitidae*.

Sudetské bariéry:

Zvláštní bariérou jsou v celoevropském měřítku i Sudety. Představují totiž celkem zřetelnou bariéru na rozdíl od řady dalších podobně vysokých středoevropských pohoří jako je třeba Šumava. Jsou překážkou například pro šíření striktně lesních druhů *Oxychilus depressus*, *Ruthenica filograna*, *Sphyradium dolium* dále na sever do otevřených a převážně bezlesých nížin.

Bariéry na rozhraní oceánického a kontinentálního klimatu:

Překvapivou bariérou je pro mnoho druhů rozhraní, které tvoří hranici oceánického klimatu s klimatem kontinentálním v linii táhnoucí se Německem na jih od Hamburku a dále na jihovýchod směrem k sudetským pohořím.

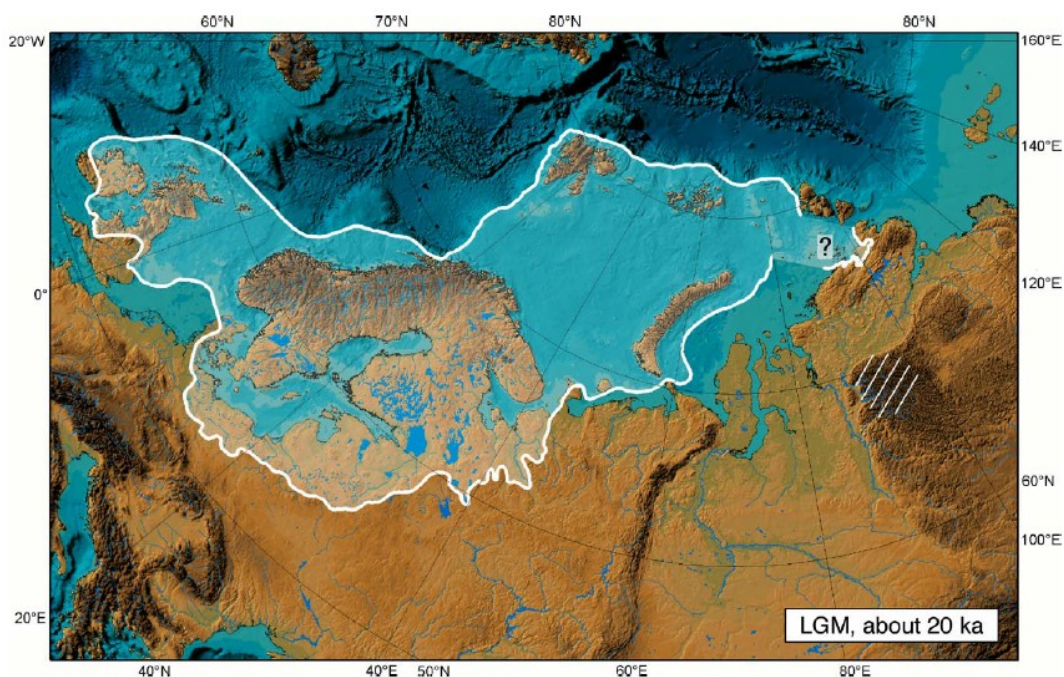
Oceánické klima tvoří bariéru pro druhy z čeledi *Clausiliidae*: *Laciniaria plicata*, *Macrogastera plicatula* a její poddruhy *Macrogastera plicatula superflua* a *Macrogastera plicatula ventricosa*. Obecně se dá říci, že druhů čeledi *Clausiliidae* směrem na západ ubývá.

I další druhy z různých jiných čeledí a s různými ekologickými nároky mají v této oblasti svoji hranici rozšíření: *Eucobresia diaphana*, *Platyla polita*, *Tandonia rustica* a *Vertigo alpestris*.

Naopak kontinentální klima tvoří bariéru pro šíření atlantického druhu *Oxychilus alliarius* směrem do vnitrozemí, jak ukazuje i jeho východní hranice rozšíření v západních Čechách (Horáčková et Juříčková 2009).

Hranice posledního zalednění:

Některé druhy mají svou severní hranici na jižním okraji severoněmeckých nížin přibližně v místech okraje posledního zalednění (Obr. 17).



Obr. 17 Poslední glaciál ve svém maximu (Svendsen et al. 2004). Bílou čarou je znázorněno kam, až zasahoval ledovec v posledním glaciálu ve střední Evropě. Je to oblast severoněmeckých a polských nížin.

S výjimkou drobného druhu otevřené krajiny *Truncatellina cylindrica* se jedná o typicky lesní druhy, často ještě preferující vlhká místa v zapojeném lese: *Sphyradium doliolum*, *Eucobresia diaphana*, *Aegopinella nitens*, *Daudebardia rufa*, *Trochulus*

suberectus, Helicogona obvoluta, Helicogona lapicida, Pomatias elegans, Isognomostoma isognomostomos.

Pohoří ve Velké Británii:

Pro klimaticky homogenní Britské ostrovy existuje geografická bariéra v podobě nevysoké Skotské vysočiny. Tato bariéra je patrná pro více druhů zvláště tam, kde se rozkládá nejvyšší pohoří Velké Británie – Grampiány (Ben Nevis: 1344 m.n.m.).

Jedná se o druhy stepní *Pupilla muscorum, Vallonia pulchella, Vallonia costata, Helicella itala*, teplomilné *Arion lusitanicus, Oxychilus drapaunardi, Limacus flavus, Cecilioides acicula*, mokřadní *Succinea putris* i lesní *Cochlodina laminata* a *Helicogona lapicida*.

Skandinávský poloostrov:

Na sever se přes dánské průplavy do Skandinávie vůbec nedostanou nazí plži *Deroceras laeve, Limacus flavus* a lesní druh *Helicogona obvolata*, které jsou jinak všude v západní Evropě hojné.

Obecně je čeleď Zonitidae nejspíše vázána na oceánické klima a vyskytuje se pouze na jižním okraji Skandinávského poloostrova. Většina druhů této čeledi nezasahuje hlouběji do hornatého vnitrozemí, patří mezi ně např.: *Aegopinella pura, Oxychilus alliarius, Oxychilus cellarius, Vitrea contracta*.

I u dalších druhů z jiných čeledí končí severní hranice areálu na jihu Skandinávie a dále na sever se už nešíří. Jsou to nazí plži *Arion circumscriptus, Arion hortensis, Limax maximus*, druhy otevřené krajiny *Truncatolina cylindrica, Vallonia excentrica, Vertigo pygmaea, Euomphalia strigella, Cecilioides acicula*, mokřadní druhy *Vertigo angustior, Vertigo antivertigo*, i lesní druhy *Vitrea contracta, Acanthinula aculeata, Discus rotundatus, Macrogastra plicatula, Merdigera obscura, Cepaea hortensis*.

Na jejich severní hranice má nejspíše vliv zvedající se Skandinávské pohoří a většina z nich už nepřekoná ledovcem modelovanou kopcovitou plošinu před velkými skandinávskými jezery Vänern a Vättern.

Některé druhy se kromě jihu poloostrova táhnou ještě dále na sever v úzkém pruhu po západním skandinávském pobřeží, ale jednotlivé hřebeny pohoří jsou pro ně geografickou bariérou. Patří mezi ně například lesní druhy *Arion ater*, *Balea perversa* nebo *Lehmannia marginata*.

Skandinávské hornaté vnitrozemí neobývají ani další druhy *Oxyloma elegans*, *Trochulus hispidus*, *Vallonia costata*, které jsou jinak přítomné po celém poloostrově.

Zhruba v polovině Skandinávie mají severní hranici druhy: *Carychium minimum*, *Carychium tridentatum*, *Cochlicopa lubricella*, *Deroceras reticulatum*, *Lehmannia marginata*, *Limax cinereoniger*, *Malacolimax tenellus*, *Cochlodina laminata*, *Clausilia bidentata*. Tato hranice je nejspíše způsobena nejvyššími vrcholky Skandinávského pohoří, které tyto druhy již nepřekonají.

U polárního kruhu, zhruba ve dvou třetinách Skandinávského poloostrova, má severní hranici značné množství druhů, které jsou jinak v Evropě poměrně hojné. Tato hranice je nejspíše klimatická a je způsobena chladnějším severským podnebím a náleží tedy nejspíše k *potencial limits*. Touto hranicí jsou limitovány druhy: *Columella aspera*, *Pupilla muscorum*, *Vertigo pusilla* a *Vertigo substriata*.

4.3 Ekologické skupiny na severojižním gradientu

Již má předchůdkyně se ve své práci snažila najít ekologický pattern v hranicích areálů jednotlivých druhů Evropy (Křepelová 2011). Pokusila jsem se toto téma rozšířit a celkově doplnit o řadu druhů, jejichž rozšíření má předchůdkyně vůbec nekomentovala.

Pokud se podíváme na mapu rozšíření jednotlivých druhů suchozemských plžů Evropy, jsou zde patrné 4 výrazné linie ohraničující výskyt jednotlivých plžů. Z hlediska ekologických skupin jsou tyto linie patrné hlavně u severních hranic areálů jednotlivých druhů.

Mnoho druhů nepřekoná první výraznou linii, kterou tvoří jižní úpatí Skandinávského pohoří. Zde mají svou severní hranici vlhkomilné až mokřadní druhy např. *Carychium tridentatum* a *Vertigo antivertigo*. Dále zde mají severní hranici také druhy otevřené krajiny jako *Euomphalia strigella*, *Vallonia costata*, *Vallonia pulchella*,

Vertigo pygmaea. Především zde ale končí rozšíření některých lesních druhů např. *Aegopinella pura*, *Acanthinula aculeata*, *Arion silvaticus*, *Arion fasciatus*, *Arion circumscriptus*, *Cepaea hortensis*, *Discus rotundatus*, *Merdigera obscura*, *Fruticicola fruticum*, *Helicigona lapicida*, *Macrogastra plicatula*.

Linie táhnoucí se podél jižní hranice Severoněmeckých nížin tvoří druhou významnou severní hranici rozšíření pro mnoho lesních druhů, které se touto odlesněnou krajinou dále nedokázaly šířit. Patří mezi ně např.: *Aegopinella nitens*, *Daudebardia rufa*, *Helicodonta obvoluta*, *Isognomostoma isognomostomos*, *Eucobresia diaphana*, *Semilimax semilimax*, *Sphyradium doliolum*, *Trochulus suberectus*, *Vitrea diaphana*. Jedná se pravděpodobně hlavně o druhotnou, činností člověka vytvořenou hranici.

Je ale zajímavé, že pro druhy otevřených stanovišť *Candidula unifasciata*, *Euomphalia strigella* a *Truncatellina cylindrica* je tato linie také překážkou. Zdá se, že v tomto případě bude mít na severní hranici rozšíření spíše vliv rozhraní oceánského a kontinentálního klimatu.

Třetí linie je tvořená severními svahy Alp a Západních Karpat. Severní hranice rozšíření zde mají např. náročné lesní druhy *Aegopinella ressmanni*, *Orcula dolium*, *Pagodulina pagodula*, *Petasina edentula*, *Macrogastra badia* a skalní druhy *Chondrina clienta*, *Chilostoma achates*, které dále na sever nenacházejí vhodná stanoviště.

Mnoho víceméně lesních druhů má společnou severní hranici tvořenou pohořím severních Sudet a Karpat, což je čtvrtá výrazná linie pro některé druhy, např. *Oxychilus depressus*, *Semilimax semilimax*, *Petasina unidentata*, *Vitrea subrimata* a další.

Pro jižní hranice areálů rozšíření jednotlivých druhů jsou patrné pouze dvě linie, které tvoří Alpy a Pádská nížina.

Na jižním okraji Pádské nížiny a na začátku italských Apenin má svou jižní hranici rozšíření řada lesních nebo částečně lesních druhů: *Arianta arbusotum*, *Argna ferrari*, *Arion ater*, *Arion circumscriptus*, *Fruticicola fruticum*, *Clausilia dubia*, *Eucobresia diaphana*, *Isognomostoma isognomotomos*, *Laciniaria plicata*, *Macrogastra plicatula superflua*, *Macrogastra ventricosa*, *Malacolimax tenellus*, *Vertigo alpestris*.

Celkově tedy mohou shrnout, že lesní druhy mají centrum svého výskytu ve střední Evropě zhruba mezi Alpami a Sudety a na sever i na jih víceméně vyznívají. Pro další ekologické skupiny není již žádný tak výrazný ekologický signál.

4.4 Rozdíly ve společných hranicích jednotlivých klasických taxonů

Pokud se podíváme na klasické rozdělení taxonů, tedy na druh, poddruh, rod, čeleď a řád podle Kerney et al. (1983), zjistíme, že hranice areálů jsou pro všechny tyto úrovně podobné. Je jasné, že čím je taxonomická úroveň nižší, tím je hranice areálů na mapách výraznější, nejsilnější signál se tedy ukazuje pro úroveň poddruhu (Obr. 2-15).

Pro řád, jako nejvyšší taxonomickou úroveň, kterou jsem mapovala, jsou jasné hranice areálů tvořené hranicemi kontinentů. Pro tuto taxonomickou úroveň se ale značně liší severní a jižní hranice. Jižní hranice řádů je patrná pouze pro francouzské pobřeží Středozemního moře, ale v jaderském moři se neprojevuje a je opět viditelná až na jihu Apeninského poloostrova a Sardinie (Obr. 3). Severní hranice areálů jednotlivých řádů (Obr. 2) se kumulují na severozápadním pobřeží Skandinávského poloostrova, na nejjižnějším výběžku Skandinávie, jižního pobřeží Severního moře a na polském pobřeží Baltského moře. Významná hranice kontinentu je i na severním a východním pobřeží Britských ostrovů. Ačkoli některé z těchto hranic jsou zároveň hranicemi mapování, je zřejmé, že na sever od Skandinávie a Britských ostrovů nelze suchozemské měkkýše očekávat. Hranice jednotlivých pohoří se na této taxonomické úrovni neprojevuje. Co je ale pozoruhodné, je viditelná hranice mezi oceánickým a kontinentálním klimatem (Obr. 16) resp., hranice okraje zalednění, který ukazuje signál už na této taxonomické úrovni. Překvapivě – tato hranice je tedy vůbec nejsilnějším signálem, viditelným opravdu na všech taxonomických úrovních.

V případě jižních hranic areálů jednotlivých čeledí je už poměrně silný signál, týkající se jak výše zmíněných hranic kontinentů, tak hranice kontinentálního a oceánického klimatu (Obr. 5). Dále se zde objevuje geografická bariéra evropských pohoří. Je zde už patrná hranice jednotlivých hřebenů Apeninských pohoří, hranice Pádské nížiny a severní hranice Alp.

Severní hranice areálů na úrovni čeledi jsou patrné opět kromě výše zmíněných okrajů kontinentu ještě na severním pobřeží Sardinie, kdy endemické čeledi již nedosáhnou na Apeninský poloostrov (Obr. 4). Další severní hranice je také na jihovýchodním pobřeží Apeninského poloostrova. Výrazný signál vidíme ještě na východním pobřeží Irska a celém jihu Skandinávského poloostrova. Také pro severní hranice čeledí je již významnou bariérou Alpský hřeben, ale spíše střední. Výrazná je i jižní hranice Pádské nížiny. Ve Francii se začíná projevovat i bariéra nižších pohoří. Patří mezi ně rozsáhlé Francouzské středohoří, Argony, Vogézy a dokonce i dvě drobná pohoří Bretaňského poloostrova - Monts d'Arée a Montagne Noire. V Belgii začíná dobře patrná linie v pohoří Ardeny a táhne se do Německa přes pohoří Eifel, Rothaar a končí v pohoří Harz. V Polsku má zase vliv severní hranice Malopolské vysočiny a Lublinské vrchoviny. V překvapivě silné linii v Německu, v slabší linii i na jihu Norska a Švédska se opět potvrzuje vliv rozhraní kontinentálního a oceánického klimatu (Obr. 16).

Pro jižní hranice areálů na úrovni rodů se poprvé objevuje vliv západních Karpat (Obr. 7). Zdá se, že i hranice teplých českých nížin tzv. termofytika a hřebenu Šumavy má už na úrovni rodu význam jako bariéra. Poprvé se objevují jižní hranice areálů v Německu. Vliv zde mají pohoří Eifel, Středoněmecká vysočina, Schwarzwald, Švábský a Franský Jura. Zároveň se jasnou bariérou jeví celé pobřeží Severního moře mezi severozápadní Francií a jižním Dánskem. Také je zde poprvé vidět bariéra na severu Francouzského středohoří ve Francii a Kambrického pohoří ve Velké Británii. Rovněž poprvé se zde objevuje bariéra oblasti mezi skandinávskými jezery Vänern a Vättern a východní hranice Skandinávského pohoří.

Pro severní hranice na úrovni rodu jsou opět viditelné výše zmíněné bariéry evropských pohoří, přičemž ale prostory mezi těmito jednotlivými geografickými bariérami představují poprvé plynulý klimaticky daný gradient v rozmístění hranic jednotlivých rodů (Obr. 6).

Na úrovni druhu se objevuje podobný plynulý klimaticky daný přechod pro jižní hranice areálů ve střední a jižní Evropě (Obr. 9). Neplatí to zejména pro Skandinávii a Britské ostrovy, kde tento plynulý přechod ještě není tolik patrný.

U severních hranic areálů druhů už se již jen výrazněji projevuje stejný signál, který byl viditelný na rodové úrovni (Obr. 8).

Totéž platí pro úroveň poddruhu, která svým signálem v podstatě kopíruje výše popsaný pattern na úrovni druhu (Obr. 10, 11).

4.5 Rozdíly mezi klasickými taxony a molekulárními klády

Protože se v poslední době objevilo několik nových molekulárních klasifikací suchozemských plžů, zajímalo mě, jestli se bude lišit pattern hranic areálů u jednotlivých kládů a u klasických taxonů. Z práce Wade et al 2006 jsem pro zmapování severních a jižních hranic areálů nakonec použila jen klád 1 (Orthuretra / Limacoidea / Clausilioidea / Helicoidea / Arionoidea / Elasmognata / Cecilioidea / Testaceloid) a klád 2 (neachatinoidei/ achatinoidei plži). Klád 3 (nестylommatoforní/stylommatoforní plži) a klád 4 (plicnatí/předožábří) by neměl na mapě žádnou výpovědní hodnotu, proto se jimi dále nezabývám (viz přílohy na CD).

Při srovnání mapek okrajů areálů těchto kládů a klasických vyšších taxonů (řád a čeleď podle Kerney et al. 1983) jsem nezjistila žádný výraznější rozdíl v uspořádání severních ani jižních hranic areálů (Obr. 12-15). Pro tyto klády je signál pouze o něco slabší než pro klasické taxony a lze tedy předpokládat, že závěry této práce budou platné i v případě, že by došlo ke změnám v názoru na fylogenezi.

5 Diskuse

5.1 Šíření na sever a na jih a možnosti překonání geografických bariér

Výše uvedené mapky (Obr. 2-15) ukazují, že jednou z nejdůležitějších bariér v šíření druhů Evropou jsou hřebeny Alp a Karpat. Jestliže předpokládáme, že většina plžů, kteří se dnes vyskytují ve střední a severní Evropě, přežili glaciál v některém ze středomořských refugií (Hewitt 1999), stály jim tyto horské hřebeny v cestě při jejich šíření na sever v poledové době (holocénu) a pochopitelně i v předchozích interglaciálech. Stejně tak jejich stahování na jih s příchodem glaciálů bylo komplikováno těmito bariérami. Zdá se, že jednou z cest, jak hory překonat byly dálkové výsadky třeba pomocí ptáků (např. Gittenberger 2005). Jinou možností je horský hřeben obejít (Ložek 2009). Bohužel, Apeninský poloostrov, pro který máme k dispozici mapy rozšíření plžů, je z tohoto hlediska nejvíce izolovaný. Některé druhy plžů, např. *Alinda biplicata*, *Arianta arbustorum*, *Clausilia dubia*, *Clausila pumilla*, *Ena montana*, *Chondrina avenace*, *Chondrina klienta* Alpy obešly z východu, takže do Chorvatska zasahují (Stamol 2010), ale na Apeninský poloostrov už ne. Ze západu Alpy obešly např. druhy *Abida secale* a *Clausilia bidentata*. Z obou stran, tedy z východu i ze západu takto Alpy obešly druhy např. *Orcula dolium* a *Ena montana*. Jiné druhy bariéru Alp nepřekonaly vůbec a do středomoří se tak nedostaly, např. *Arion silvaticus*, *Columella aspera*, *Discus ruderatus*, *Vertigo alpestris* a další. V oblasti Karpat jsou to např. *Aegopinella minor*, *Deroceras rodnae*, *Vallonia enniensis* a další (Welter. Schultes 2012).

Místa, do kterých se jednotlivé druhy stahují za nepříznivých podmínek, nazýváme refugia (Lattin 1964). V období glaciálu se teplomilné druhy logicky stahují na jih za teplem a vysokohorské druhy sestupují do teplejších nížin. A obráceně v následujícím teplejším období (interglaciálu) zase chladnomilné a horské druhy ustupují k severu a do hor (Ložek 2009).

Existují dvě různé metody, pomocí nichž můžeme tato refugia a případné migrace jednotlivých druhů z těchto útočišť ověřit. Buďto paleontologicky klasickou metodou pomocí odběru vzorků nebo novější metodou genetickou na základě DNA

a následných haplotypových map. Hewitt (1999) pracoval s analýzou DNA a zjistil tak, z jakých refugií se do Evropy šířily různé prvky po posledním glaciálním maximu. Na základě odlišných genomů zjistil, že sem migrovaly z refugií buď ze Španělska, Itálie, Balkánu, Řecka nebo dále z východu. Tato refugia označujeme jako klasická, protože jsou již dlouho známá a diskutovaná. Jedná se o útočiště velkého měřítka. Není dané žádné konkrétní místo, ze kterého by se daný druh šířil. Genom populací, které osídlily severní Evropu, je odlišný od těchto populací z jižních refugií. Už počet druhů samotný ukazuje nižší genetickou diverzitu u severních populací, které se rychle rozšířily z Balkánu, jako např. olše, buk, saranče, mlok. V kontrastu s tím jižní populace v regionech refugií ukazují značnou diverzitu jak alel, tak vzdálených genomů, takže se zdá, že šíření z refugií se týkalo obvykle jen některých genetických linií. Stanovil tři cesty, ze kterých druhy expandují. Jsou nazvány podle šíření jednotlivých druhů jako saranče, ježek a medvěd (Obr. 18).

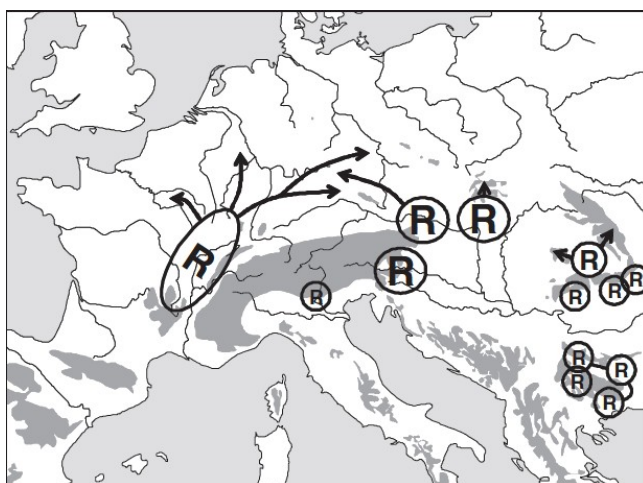


Obr. 18 Tři typy migračních cest z klasických středomořských refugií podle Hewitt 1999. *Chorthippus parallelus* (saranče obecná), *Erinaceus spp.* (ježek) a *Ursus arctos* (medvěd hnědý)

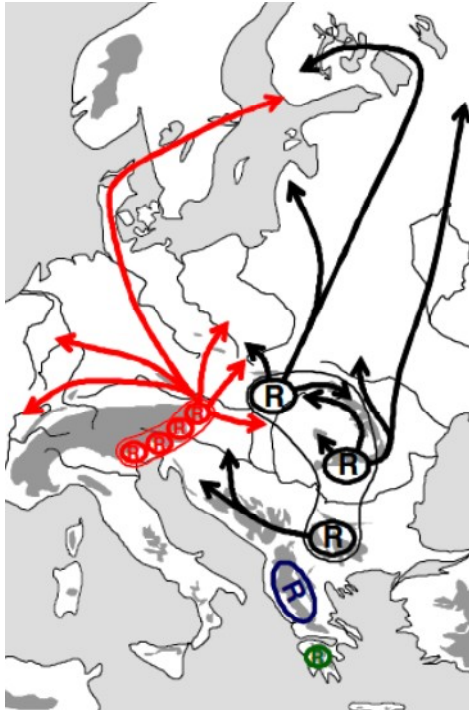
Ovšem poslední výzkumy ukazují, že ne všechny druhy se skutečně stahovaly až do středomořských refugií. Zdá se, že řada z nich přežila glaciál mnohem severněji v tzv. kryptických refugiích.

Schmidt et Varga (2012) shrnují dosavadní výzkum těchto kryptických, středoevropských či extra-mediterránních refugií ve své práci s názvem Extra-mediterránní refugia: pravidlo bez výjimky? Shrnují, že pro některé druhy bylo prokázáno přežívání v relativně malých územích, jako jsou k jihu orientované svahy Alp či Karpat a podobně. Jak už bylo řečeno, pro přežití druhů v takových refugiích

existují jak přímé paleontologické doklady (Ložek 2006), tak řada genetických dokladů (Ursenbacher et al. 2006) tak kombinace obojího (Magri 2008). Migrace z těchto refugií byla pak vysledována pro řadu druhů živočichů. Některé významné druhy a jejich migrace jsou schematicky znázorněny na mapách (Obr. 19-25). Je zajímavé, že pro mnohé z nich mají význam stejné evropské bariéry, na které jsem narazila i já ve své práci. Dále tedy budu komentovat pouze refugia a migrace, které jsou shodné nebo podobné těm, na které jsem přišla ve své práci.

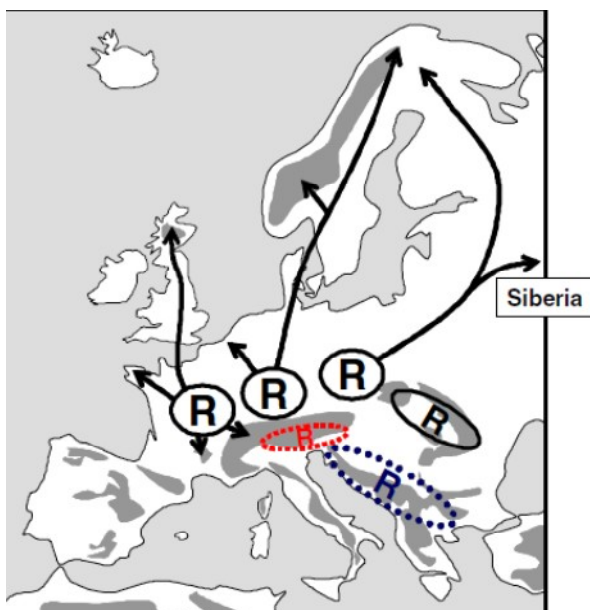


Obr. 19 Refugia a migrace okáče rosičkového v Evropě. R – refugia, šipky znázorňují, kudy se okáč šířil z jeho refugií. (Schmidt et Varga 2012)



Obr. 20 Refugia a migrace motýla jasoně dymnivkového v Evropě. R – refugia (barevné odlišení refugií nemá pro mou práci význam), šipky znázorňují, kudy se jasoň šířil z jeho refugií Schmidt et Varga 2012

Pro motýla okáče rosičkového (Obr. 19), který migroval z jednoho ze svých refugií ve Francouzském středohoří, tvoří jednu z bariér belgické pohoří Ardeny. Na tomto místě přitom může mít vliv i rozhraní oceánského a kontinentálního klimatu (viz Obr. 16). Další bariéry pro tohoto okáče jsou patrné v Německu v pohoří Harz a ve Středoněmecké vysočině. Tyto bariéry jsou též patrné pro mnoho měkkýších čeledí (viz kapitola - Výsledky). Jiný motýl jasoň dymnivkový (Obr. 20), který má některá refugia v Alpách, tuto hlavní evropskou bariéru obchází z východu a dalšími bariérami jsou pro něj např. opět belgické Ardeny či Francouzské středohoří.



Obr. 21 Refugia a migrace zmije obecné v Evropě. R – refugia (barevné odlišení refugií nemá pro mou práci význam), šipky znázorňují, kudy se zmije šířila z jejích refugií. (Schmidt et Varga 2012)

Zmije obecná (Obr. 21) se ze svých refugií ve střední a západní Evropě rozšířila znovu téměř po celé Evropě. Na sever migrovala celkem úspěšně až do Skandinávského pohoří. Směrem na jih už ovšem nepřekonalala ani bariéru Francouzského pohoří a nedostala se jako mnoho druhů plžů přes hlavní evropskou bariéru-Alpy na Apeninský poloostrov.



Obr. 22 Refugia a migrace rejseka obecného (černě) v Evropě. R – refugia, šipky znázorňují, kudy se rejsek šířil z jeho refugií. (Schmidt et Varga 2012)

Pro některé hlodavce jsou vidět podobné bariéry jako pro mnohé evropské suchozemské plže. Rejssek obecný (Obr. 22) se ze svého alpského refugia šířil dále na sever. Bariérou pro něj ovšem byly severoněmecké nížiny či v tomto případě opět možné rozhraní oceánského a kontinentálního klimatu (viz Obr. 16). Ve Skandinávii se rejssek obecný nedostal přes bariéru jezer Vänern a Vättern a určitou překážkou mu byly i rozsáhlé polské nížiny.



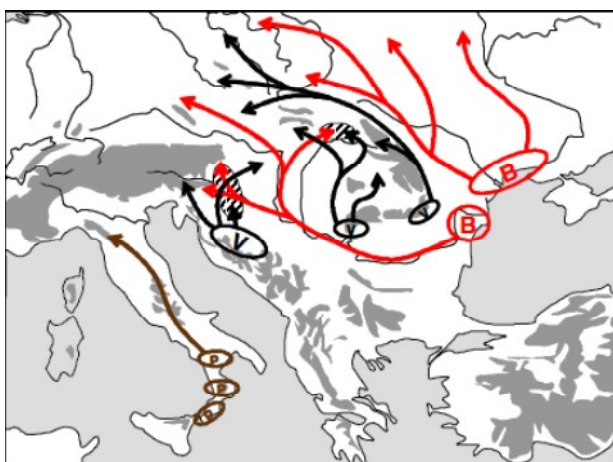
Obr. 23 Refugia a migrace norníka rudého v Evropě. R – refugia, šipky znázorňují, kudy se norník šířil z jeho refugií. (Schmidt et Varga 2012)

Norník rudý (Obr. 23) přichází ze svého chorvatského refugia do Alp, ty ale nepřekoná a obchází je opět jako i mnoho druhů plžů z východu. Z jeho druhého refugia v oblasti Západních Karpat se norník rudý šíří na sever. Bariérou je pro něj opět pohoří Harz v Německu či rozhraní oceánského a kontinentálního klimatu (viz Obr. 16).



Obr. 24 Refugia a migrace křečka polního v Evropě. R – refugia, šipky znázorňují, kudy se křeček šířil z jeho refugií. (Schmidt et Varga 2012)

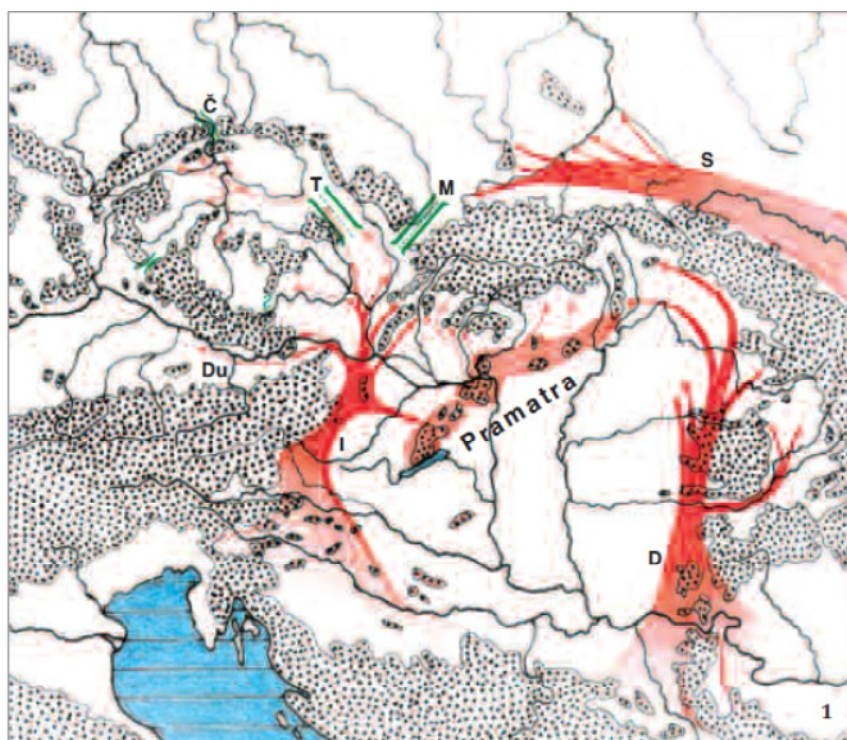
Pro křečka polního (Obr. 24), který migruje z rozsáhlého maďarského refugia a obchází Alpy z východu, představují bariéru poměrně nízká pohoří na území Německa jako je Bavorský les nebo Franský Jura. Zajímavé ovšem je, že pro něj tvoří bariéru i poměrně nízké Sudety.



Obr. 25 Refugia a migrace kuňky obecné (červeně), kuňky žlutobřiché (černě) a kuňky italské (hnědé) v Evropě. R – refugia, šipky znázorňují, kudy se křeček šířil z jeho refugií. (Schmidt et Varga 2012)

Můžeme zde nalézt i bariéru kuňky obecné a kuňky žlutobřiché (Obr. 25). Migrovali k nám z refugia v Jižních Karpatech – kuňka žlutobřichá a z refugia na pobřeží Černého moře – kuňka obecná. Tato skutečnost opět potvrzuje význam Sudet jako evropské bariéry, kterou nepřekoná řada druhů živočichů. Kuňka italská (Obr. 25) migrovala z nejj jižnějšího cípu Itálie a dostala se až do Ligurského Apeninu. V dalším šíření jí zdá se zabránila Pádská nížina, která rovněž představuje bariéru pro mnoho druhů evropských suchozemských plžů.

Šíření druhů do střední Evropy probíhalo několika směry, jak ukazuje v detailu Ložek (2009). Jeho práce je podložena studiem sukcesí měkkýšů během kvartérního klimatického cyklu (Ložek 1964).



Obr. 26 Refugia a migrační cesty xerothermních a stepních druhů ve střední Evropě.

Cesty (červeně): S – sarmatská, I – ilyrská, D – dácká, Du – dunajská; brány (zeleně): M – Moravská, T – Třebovská, Č – Česká (labská); tečkovaně – hornaté oblasti. Nejsevernější refugium představovala Prámatra (Ložek 2009).

Při posledním zalednění (asi 18 000 př. n. l.) umožnila šíření vnitroasijských stepních druhů do střední Evropy rozsáhlá sprašová step, která se v této době táhla z Číny přes střední Asii a Evropu až do Normandie. Vysokohorské druhy zase sestoupily do pahorkatin a nížin. A obráceně v následujícím teplejším období zase

chladnomilné a horské druhy ustoupily k severu a do hor. Stepní druhy se stáhly zpět do vnitřní Asie a na jejich místo nastoupily náročnější lesní druhy. Nepříznivé období přečkaly xerothermní (teplomilné a suchomilné) druhy v již zmíněných kryptických refugiích. Takováto menší území poskytující vhodná útočiště v chladném glaciálu jsou ze střední Evropy známá z tzv. Prametry rozkládající se v Maďarsku v sopečném pohoří Mátra na jih od slovenských hranic. Sem se xerothermní druhy zase dostaly z jihu teplými pahorkatinami z Alp na západě a z Karpat na východě. Na území České republiky se většina teplomilných druhů dostala až po posledním glaciálu různými cestami (viz Obr. 24). Z jihu se k nám šířily přes Pramatu východní dávkou a západní ilyrskou cestou. Na jižní Slovensko a Moravu se dostaly z panonské nížiny.

Tzv. pontické elementy, které k nám přišly z východu sarmatskou cestou táhnoucí se severně Karpat, dorazily až do xerothermní enklávy uvnitř Čech. Tuto enklávu nazýváme též termofytikum a představuje na mapě celkem výraznou bariéru pro jižní hranice areálů na úrovni rodů. Většina teplomilných druhů nepřekoná dále bariéru Šumavy a Sudet. Zdá se ovšem, že touto cestou přišly do Čech pouze podhorské druhy, protože Moravská brána byla v době středního holocénu pokryta zapojenými lesy a pro řadu zvláště xerothermních druhů, tak představovala značnou překážku. Tyto prvky tedy pronikly na Moravu nejspíše moravskými úvaly a dále na sever Boskovickou brázdou. V těchto nížinatých oblastech je podklad tvořen vápnitými horninami české křídly a je tedy pro stepní druhy mnohem příznivějším terén, kterým se mohly šířit. Dále do Čech pokračovaly tyto druhy branou Třebovskou. Migrace je dnes známa hlavně směrem do panonské a karpatské oblasti. Jak se druhy šířily do Čech, není tak snadné určit, protože jsou ze všech stran odděleny pohořími s nevápnitými horninami a je obtížnější získat odsud fosilní doklady měkkýšů (Ložek 2009). Linie Sudet se tedy opět jeví jako významná evropská bariéra. Není ovšem jasné, jestli má jako bariéra větší vliv pohoří samotné (*truncated limits*) nebo jde spíše o nejvýchodnější klimatickou hranici (*potenciál limits*) mezi oceánským a kontinentálním klimatem (Obr. 16).

Potvrzuje se tedy, že spousta druhů k nám přišla z mnohem bližších refugií než se předpokládalo dříve. Tyto druhy pravděpodobně přežily glaciál ve střední Evropě v kryptických refugiích (Schmidt et Varga 2012), což bylo pro suchozemské plže dokonce přímo doloženo paleontologickými doklady. Některé druhy listnatého lesa jako

Cochlodina cerata nebo *Faustina faustina* byly doloženy na jižních svazích západních Karpat i během posledního glaciálního maxima (Ložek 2006). Významná jsou také refugia v jižních Alpách tzv. Massif de refuge, která zůstala během celého glaciálu nezaledněná (Holdhaus 1954). Uvažuje se i o možných refugiích v oblasti Čech, zvláště v Českém krasu a na Pálavě. Tato skutečnost ovšem zatím nebyla podložena fosilními ani genetickými doklady. Jediným takovým případem je zatím nález plže ovsenky žebnaté (*Chondrina clienta*) ve sprašovém souvrství pozdně glaciálních a holocénech uloženin ve stěně Soutěska na Pálavě (Ložek 2009).

Severojižní přesuny druhových areálů mohou být tedy ovlivněné i přítomností těchto refugií. Jestli některé druhy přežily glaciál v chráněných polohách Alp nebo Karpat, vyskytovaly se vlastně přímo v oblastech hlavních geografických bariér, a tedy je vlastně nemusely překonávat. Tento aspekt posunu hranic druhových areálů ale nebyl zatím vůbec prozkoumaný.

5.2 Latitudinální gradient, Rapoportovo pravidlo a velikost těla evropských suchozemských plžů Evropy

Platnost Rapoportova pravidla pro suchozemské plže jsem přímo netestovala, ale pokud se podíváme do nově vydaného atlasu Welter-Schultes (2012), ve kterém jsou ovšem údaje o rozšíření evropských suchozemských plžů místy nepřesné, zdá se, že pro většinu druhů platí, že se směrem od severu k jihu jejich areály zmenšují. Na druhou stranu je ovšem třeba zdůraznit, že příčiny tohoto pattern ve velikosti areálů jednotlivých druhů mohou být v rozložení výše zmíněných refugií. V případě, že by na jihu Evropy bylo více refugií než ve střední Evropě, mohlo by to mít na rozložení areálů zásadní vliv. Jaký je ale podíl jiho- a středoevropských refugií na celkovém obrazu rozložení areálů všech Evropských suchozemských plžů dosud nevíme ani přibližně. Zároveň může být tento pattern ovlivněný hlavními geografickými bariérami, které jsem ve své práci popsala. Lze si snadno představit, že při omezené možnosti šíření by docházelo ke kumulaci druhové diverzity v určitých izolovaných oblastech, jako jsou např. údolí mezi jednotlivými pohořími Alp či naopak vrcholky hor. Opět narážíme na nedostatek údajů, předběžně se ale zdá, že právě Apeninský poloostrov, kterým jsem se

zabývala a který je nejvíce izolovaný hlavní bariérou Alp, by mohl být takto izolovaný. Pro další oblasti středomoří ale zatím nemáme dostatek údajů. Latitudinální gradient druhové bohatosti je u evropských suchozemských plžů také dobře patrný. Druhová bohatost skutečně roste od severu k jihu. Čím jsme na severnější zeměpisné šířce, tím je druhů méně a zároveň se jejich velikost těla zmenšuje. Naopak zase platí, že čím jsme jižněji, tím je druhová bohatost a velikost těla větší (Ansart et Vernon 2003).

Frekvence velikosti těl suchozemských plžů navíc vykazuje bimodální rozdělení, kdy je hodně druhů malých rozměrů (pod 6 mm) a hodně druhů velkých rozměrů (nad 6 mm), kterých je přibližně dvojnásobně více (Schamp et al. 2010).

Obecně platí, že na sever se lépe šíří suchozemští plži menších velikostí například čeled' Vertiginidae (Speigh et al. 2003). Toto pravidlo mohou potvrdit z vlastních sběrů ve Skandinávii. Na úplném severu Skandinávie jsme nacházeli plže malých rozměrů jako například: *Cochlicopa lubrica*, *Vertigo alpestris*, *Punctum pygmaeum*, *Discus ruderratus*, *Zoogenetes harpa*, *Vitrina pellucida*, *Euconulus fulvus*. Gradientem v druhovém složení suchozemských plžů Skandinávie se budu zabývat ve své diplomové práci.

6 Závěr

Všechny taxonomické úrovně mají podobný pattern ve společných hranicích areálů. Není ani žádný patrný rozdíl ve společných hranicích areálů mezi klasickými taxonomickými skupinami a novějším rozdělením na molekulární klády. U klasických taxonomických skupin je signál na mapách pouze o něco výraznější, což může znamenat, že hranice rozšíření areálů jsou více důsledkem ekologických procesů (adaptace) spíše než fylogenetických (příbuznost). Přirozeně jsou hranice areálů nejdetailněji vidět na úrovni druhu a poddruhu, směrem k vyšší úrovni se informace zeslabuje.

Pro všechny druhy je snazší šířit na jih za teplem. Jižní hranice areálů jsou tedy na mapkách patrné jako skokové bariéry - hlavně geografické, tvoří je hlavně okraje kontinentů, pohoří a větší evropské nížiny. Hlavní evropskou bariérou je pohoří Alp. Na sever jsou společné hranice mnohem rozvolněnější a okraje areálů jsou tedy ovlivněny spíše klimatickým gradientem. Nejvýraznější klimatickou bariérou je linie na rozhraní oceánského a kontinentálního podnebí táhnoucí se na jih od Hamburku směrem k Sudetům. Některé druhy mají svou severní hranici na jižním okraji severoněmeckých nížin přibližně v místech okraje posledního zalednění. Na jih a jihozápad od středoněmecké vysočiny se navíc zvedají pohoří, která mohou též mít vliv na severní hranice areálů některých druhů plžů. Není tedy jasné, zda má v tomto místě větší vliv poslední glaciál, klimatický přechod nebo geografická bariéra, bude to nejspíše kombinace všech těchto limitů. Tato hranice je zároveň nejsilnějším signálem, viditelným na všech taxonomických úrovních. Přesuny druhových areálů v rámci Evropy mohou být ovlivněny přítomností refugií, do kterých se druhy stahovaly v období posledního glaciálu. Tato refugia jsou totiž často přítomná přímo v místě některých geografických bariér. Tento aspekt posunu hranic druhových areálů ale nebyl zatím vůbec prozkoumaný. Druhová bohatost suchozemských měkkýšů roste od severu k jihu. Velikost těla plžů se naopak směrem k severu zmenšuje. Toto pravidlo bych mimo jiné chtěla prozkoumat ve své diplomové práci, kde se budu zabývat severojižním gradientem v morfologii suchozemských plžů a druhovém složení jejich společenstev.

7 Seznam použité literatury

Ansart, A. et Vernon, P. 2003: Cold hardiness in molluscs. *Acta Oecologica* 24: 95–102.

Brown, J. H. et Lomolino, M. V. 1998: *Biogeography*. 2nd edition. Sunderland, Massachusetts. 691 pp.

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

Coyne, J. A. et Orr, H. A. 2004: *Speciation*. Sinauer Associates, Inc. Publishers. 545 pp.

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

Gittenberger, E., Groenenberg, D. S.J., Kokshoorn, B. et Richard, C. P. 2005: Biogeography: Molecular trails from hitch-hiking snails *Nature* 439: 409.

Hennig, W. 1966: *Phylogenetic systematics*, Urbana, IL: Univ. of Illinois Press. 280 pp.

Hewitt, G. M. 1999: Post-glacial re-colonization of European biota. *Biological Journal of the Linnean Society*. 68: 87–112.

Horáčková, J. et Juříčková, L. 2009: A new record of *Oxychilus alliarius* (Gastropoda: Zonitidae) with the species distribution in the Czech Republic. *Malacologica Bohemoslovaca* 8: 63–65.

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.

Křepelová, L. 2011: Severní a jižní limity areálů suchozemských měkkýšů Evropy. MS Depon. In: *Biologická knihovna PŘF UK, Praha*.

Lattin, G. 1964: Die Verbreitung des sibirischen Faunenelements in der Westpaläarktis. *Natur und Museum* 94: 104–125.

Ložek, V. 1956: Klíč československých měkkýšů, Vydavatelstvo Slovenskej akaemie. vied SAV Bratislava. 425 pp

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

Ložek, V. 1981: Měkkýši jako modelová skupina v ochranářském výzkumu, *Památky a příroda* 3: 171–178.

Ložek, V. 2006: Last Glacial paleoenvironments of the West Carpathians in the light of fossil malacofauna. *Journal of geological Science* 26: 73–84.

Ložek, V. 2009 Refugia, migrace a brány I. Ohlédnutí za starými problémy. *Živa* 4: 146–149.

Ložek, V. 2009 Refugia, migrace a brány II. Ve světle dnešních poznatku. *Živa* 5: 194–198.

Magri, D. 2008: Patterns of post-glacial spread and the extent of glacial refugia of European beech (*Fagus sylvatica*). *Journal of Biogeography* 35: 450–463.

Mayr, E. 1963: *Animal Species and Evolution*. Belknap Press, Harvard. 797 pp.

Mayr, E. 1969: *Principles of systematic zoology*. New York, McGraw-Hill. 428 pp.

Mooi, R. D. et Gill A. C. 2010: Phylogenies without Synapomorphies. A Crisis in Fish Systematics: Time to Show Some Character. *Zootaxa* 2450: 26–40.

- Patrick, R. 1966: The Catherwood Foundation Peruvian Amazon expedition: lymnological and systematic studies. *Monography of Academy of Natural Sciences* 14: 1–495.
- Peel, M. C., Finlayson, B. L. et McMahon, T. A. 2007: Updated world map of the Köppen- Geiger climate classification. *Hydrology and Earth System Sciences* 11: 1633–1644.
- Rapoporte, H. 1982: *Areography: Geographical Strategies of Species*. Pergamon Press. Oxford. 269 pp.
- Rohde, K. 1996: Rapoport's rule is a local phenomenon and cannot explain latitudinal gradients in species diversity. *Biodiversity Letters* 3: 10–13.
- Sanders, H. L.: 1968: Marine benthic diversity: a comparative study. *American Naturalist* 102: 243–282.
- Schamp, B., Horsák, M. et Hájek, M. 2010: Deterministic assembly of land snail communities according to species size and diet. *Journal of Animal Ecology* 79: 803–810.
- Sizling, A. L., Storch, D. et Keil, P. 2009: Rapoport's rule, species tolerances, and the latitudinal diversity gradient: geometric considerations. *Ecology* 90 (12): 3575–3586.
- Speigh, M. C. D., Moorkens, E. A. et Falkner, G. 2003: Proceedings of the Workshop on Conservation of European *Vertigo* species. *Heldia* 5(7): 1–182.
- Speiser, B. 2001: Food and feeding behaviour. 259–288 pp. In: Barker J. Ed.: *The Biology of Terrestrial Molluscs*. CABI, Wallingford.
- Stamol, V. 2010: A List of the land snails (Mollusca: Gastropoda) of Croatia with recommendations for their croatian names. *Natura Croatica* 19 (1): 1–76.

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

Storch, D. et Sizling, A. L. 2008: The Concept of Taxon Invariance in Ecology: *Folia Geobotanica* 43: 329–344.

Svendsen, J. I., Alexanderson, H., Astakhov V. I., Demidov, I., Dowdeswell, J. A., Funder, S., Gataullin, V., Henriksen, M., Hjort, Ch., Houmark-Nielsen, M., Hubberten H. W., Ingólfson, O., Jakobsson, M., Kjaer, K. H., Larsen, E., Lokrantz, H., Lunkka, J. P., Lysa, A., Mangerud, J., Matiouchkov, A., Murray, A., Möller, P., Niessen, F., Nikolskaya, O., Polyak, L., Saarnisto, M., Siegert, CH., Siegert, M. J., Spielhagen, R. F. et Stein, R. 2004: Late Quaternary ice sheet history of northern Eurasia. *Quaternary Science Reviews* 23: 1229–1271.

Thorson, G. 1951: Zur jetzigen Lage der marinen Bodetier- Ökologie. *Verhandlungen der deutschen Zoologischen Gesellschaft E.V.* 16: 276–327.

Ursenbacher, S. Carlsson, M., Helfer, V., Tegelström, H. et Fumagalli, L. 2006: Phylogeography and Pleistocene refugia of the adder (*Vipera berus*) as inferred from mitochondrial DNA sequence data. *Molecular Ecology* 15: 3425–3437.

Wade, Ch. M. Mordan B. P. et Naggs, F. 2006: Evolutionary relationships among the Pulmonate land snails and slug (Pulmonata, Stylommatophora). *Biological Journal of the Linnean Society* 87: 593–610.

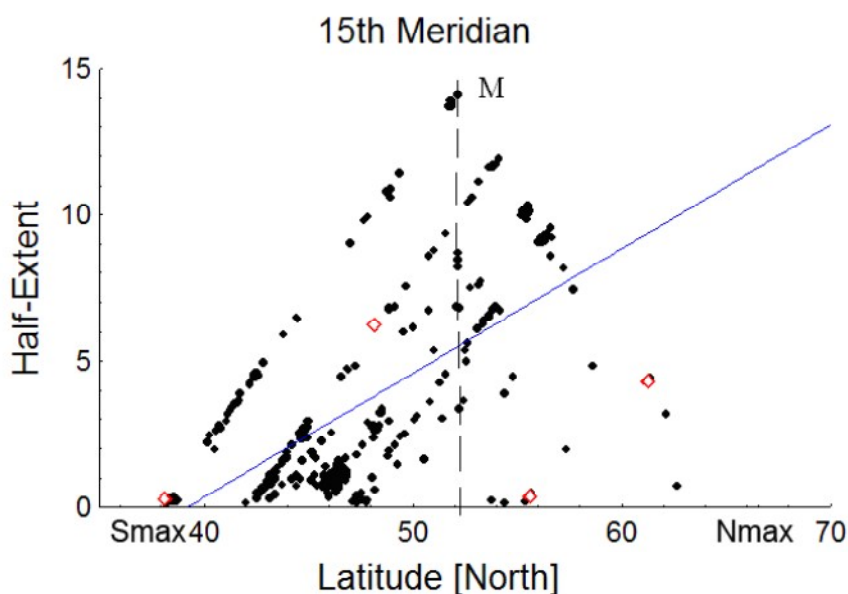
Welter-Schultes, F. W. 2012: European non-marine molluscs: a guide for species identification. Planet Poster Editions. Göttingen. 697 pp.

Wheeler, Q. D. et Meier, R. 2000: Species concepts and phylogenetic theory: A debate. Columbia University Press. New York. 230 pp.

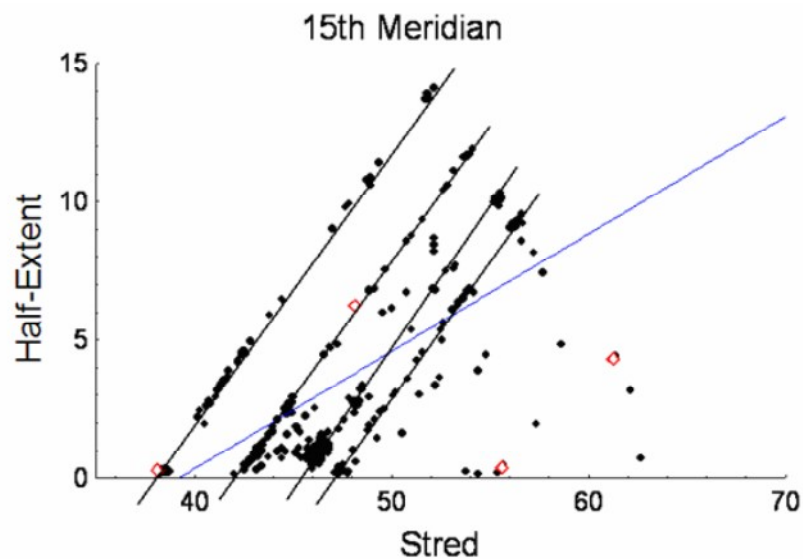
Přílohy

Všechna primární data použitá k sestavení map v této práci jsou v elektronické podobě uložena **na příloženém CD**.

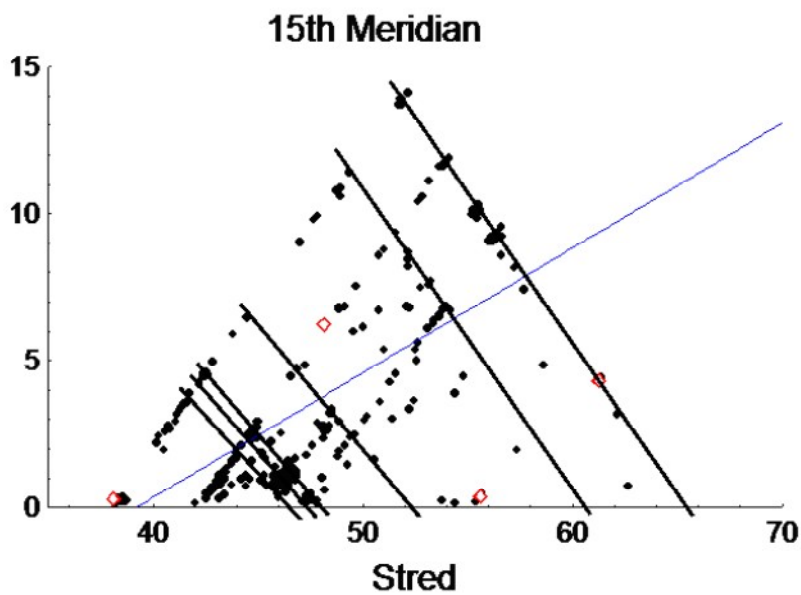
Obsahují tabulky se systémem 613 evropských suchozemských plžů. První tabulka je označena jako KaC SYSTEM a znázorňuje zařazení měkkýšů do jednotlivých klasických taxonů podle atlasu Kerney et al. 1983. V druhé tabulce označené jako WADE SYSTEM je členění na jednotlivé klády fylogenetického stromu sestaveného na základě molekulárních znaků podle Wade et al. 2006. Zbylé tři tabulky označené jako: Přiřazení k digit datum, Wade CISELNIK a KaC CISELNIK sloužily jako podklad k sestavení map severních a jižních hranic areálů suchozemských plžů Evropy.



Příloha I. Colwellův trojúhelník pro 15. poledník. Černé kosočtverce zobrazují areály jednotlivých druhů podél 15. poledníku; červené prázdné kosočtverce představují jednotlivé souvislé kusy pevniny (zleva doprava: 1-Sicílie, 2-řez jižní a střední Evropou podél 15. poledníku, 3-ostrov Sjælland v Dánsku a 4-řez Skandinávií podél 15. poledníku). Smax – severní hranice areálu, Nmax – jižní hranice areálu, M – střední bod areálu (převzato z Křepelová 2011).



Příloha II. Colwellův trojúhelník pro 15. poledník. Na liniích se sklonem +1 (černé čáry) leží druhy se společným jižním okrajem areálu (převzato z Křepelová 2011).



Příloha III. Colwellův trojúhelník pro 15. poledník. Na liniích se sklonem -1 (černé čáry) leží druhy se společným severním okrajem areálu (převzato z Křepelová 2011).