

Univerzita Karlova
Přírodovědecká fakulta

Studijní program: Biologie
Studijní obor: Ekologická a evoluční biologie



Jasna Simonová

Pasivní disperze suchozemských plžů (Gastropoda: Pulmonata)
se zaměřením na endodisperzi prostřednictvím ptáků

Passive dispersal of land snails (Gastropoda: Pulmonata)
with focus on endodispersion via birds

Bakalářská práce

Školitel: doc. RNDr. Lucie Juříčková, PhD.

Konzultanti: prof. RNDr. Adam Petrusek, Ph.D., doc. Mgr. Alice Exnerová, Ph.D.

Praha, 2017

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, dne 12. května 2017

.....
Jasna Simonová

Poděkování

Děkuji své školitelce Lucii Juříčkové za vedení práce a jí i konzultantům Adamu Petruskovi a Alici Exnerové za pročtení práce, cenné připomínky a rady. Děkuji dále Michalu Horsákovi za pomoc při vstupu do problematiky. Také bych ráda poděkovala svým rodičům za užitečné diskuse a náměty a všem svým blízkým za podporu.

Abstrakt

Suchozemští plži patří mezi živočichy s velmi omezenými schopnostmi aktivního pohybu. Přesto dokázali osídlit i izolovaná místa a některé druhy se na kontinentech mohou relativně rychle šířit. Tyto skutečnosti jsou vysvětlovány pasivní disperzí plžů, a to zejména prostřednictvím ptáků. Bylo prokázáno, že plži mohou být přenášeni na povrchu těla ptáků (ektodisperze) i uvnitř jejich trávicího traktu (endodisperze). Přímé důkazy o těchto procesech jsou však vzácné.

V této bakalářské práci proto uvádím hloubkovou rešerši publikací o pasivní disperzi plžů prostřednictvím ptáků se zaměřením na přenos uvnitř trávicího traktu. Dále se podrobněji soustředím na analýzu metodologických aspektů experimentálních studií, do které zahrnuji i relevantní zkušenosti z prací zabývajících se endodisperzí jiných organismů. V poslední části se věnuji vybraným charakteristikám plžů a jejich ptačích vektorů, které mohou ovlivňovat úspěšnost endodisperze.

Klíčová slova: plži, pasivní disperze, dálková disperze, ektozoochorie, ektodisperze, endozoochorie, endodisperze, ptáci, trávicí trakt

Abstract

The ability of land snail active dispersal is very limited. Despite that, they have colonized even very isolated habitats and some species are able to disperse relatively fast on continental scale. This used to be explained by passive dispersal, especially via birds. Land snails could be transported on bird's body (ectodispersion) as well as inside their digestive tract (endodispersion), but the direct evidence of these processes has been more likely anecdotal.

A review concerning passive dispersal of land snails via birds with focus on endodispersion is presented in this bachelor thesis. The methodological aspects of experimental studies, including relevant insights of other organism's endodispersion studies, are discussed. Selected traits of land snails and their avian vectors which can affect success of endodispersion are also discussed.

Key words: land snails, passive dispersal, long-distance dispersal, ectozoochory, ectodispersion, endozoochory, endodispersion, birds, digestive tract

Obsah

1	Úvod	1
2	Pasivní disperze plžů	3
3	Doklady o pasivní disperzi plžů prostřednictvím ptáků	5
3.1	Přenos plžů na povrchu těla ptáků (ektodisperze)	5
3.2	Přenos plžů uvnitř trávicího traktu ptáků (endodisperze)	8
4	Metodické přístupy ke zkoumání pasivní disperze plžů prostřednictvím ptáků	11
4.1	Ektodisperze plžů	11
4.2	Endodisperze plžů	13
4.3	Endodisperze ostatních bezobratlých živočichů a semen rostlin	16
5	Jednotlivé faktory úspěšnosti disperzní události	20
5.1	Velikost plže	21
5.2	Retenční doba	23
5.3	Tvar schránky plže	26
5.4	Aperturální struktury a víčko plžů	27
5.5	Mechanická, chemická a teplotní odolnost plže	27
5.6	Aktivita ptáků	28
5.7	Dávení potravy ptáky	29
6	Závěr	31
7	Citovaná literatura	32

1 Úvod

Plži patří mezi živočichy známé příslovečně pomalým pohybem. Přestože jejich schopnost aktivního šíření nepřesahuje desítky metrů za rok (Kramarenko 2014), areály některých druhů jsou velmi velké a plži dokázali osídlit i velmi izolovaná místa oddělená na první pohled nepřekonatelnými bariérami (Vagvolgyi 1975; Juříčková & Kučera 2005). Už odedávna toto jejich rozšíření bylo vysvětlováno schopností pasivní disperze, a to zejména prostřednictvím ptáků (Lyell 1832; Darwin 1859; Kew 1893; Baker 1958; Vagvolgyi 1975; Wesselingh et al. 1999; Miura et al. 2012). Postupně bylo prokázáno, že plži mohou být přenášeni na povrchu těla ptáků (ektodisperze/ektozoochorie, např. Ramsden 1914) i uvnitř jejich trávicího traktu (endodisperze/endozoochorie, např. van Leeuwen et al. 2012a).

Ptáci patří mezi organismy, které se nejlépe dovedou aktivně pohybovat na velké vzdálenosti. Jako jedna z mála živočišných skupin ovládají aktivní let a pro mnoho ptačích druhů je charakteristická pravidelná dálková migrace. Některé druhy ptáků překonávají dlouhotrvajícím letem bez zastavení obrovské vzdálenosti (až 11 000 km, Hedenström 2010). Lidé si už dávno všimli, že tuto ohromující ptačí pohyblivost mohou využívat i ostatní organismy a překonat tak omezené možnosti vlastního aktivního pohybu. Obecně známá je role ptáků jako důležitých rozšiřovatelů semen rostlin (Traveset 1998; Traveset et al. 2007), s přibývajícemi studii je však stále více vnímán význam ptáků také jako vektorů bezobratlých živočichů a mezi nimi i plžů (Viana et al. 2016). Pozornost se v současnosti zaměřuje především na vodní bezobratlé, kteří často obývají stanoviště charakteristická svou izolovaností a jsou v kontaktu s migrujícími vodními ptáky vyskytujícími se ve velkých počtech (Figuerola & Green 2002; Coughlan et al. 2017).

Pasivní disperze prostřednictvím ptáků je nicméně důležitá i pro suchozemské plže. Disperze tímto způsobem je nutná nejen k vysvětlení přítomnosti plžů na silně izolovaných lokalitách (včetně oceánských ostrovů, (Vagvolgyi 1975; Gittenberger et al. 2006), ale také k objasnění rychlého osídlení postglaciální krajiny plži (např. Ant 1963 podle Dörge et al. 1999; Pfenninger et al. 2003). Přestože role ptáků bývá v takovýchto případech často zmiňována, přímo se jí věnuje jen velmi málo studií a většina poznatků o tomto procesu se zakládá na vzácných náhodných zprávách, především nálezech plžů přichycených na těle ptáků (rešerše např. Rees 1965; Dörge et al. 1999; Kramarenko 2014).

V posledních letech byla pro suchozemské plže potvrzena také možnost endodisperze, tedy schopnost přežít průchod trávicím traktem ptáků a šířit se tak tímto způsobem. To bylo opakovaně prokázáno pro velmi rozdílné druhy z různých částí světa (Wada et al. 2012, Simonová et al. 2016), což naznačuje, že tento způsob pasivní disperze může být relativně rozšířený. O skutečném významu tohoto procesu můžeme nicméně kvůli nedostatku experimentálních studií zatím pouze spekulovat.

V této bakalářské práci nejprve představuji problematiku pasivního šíření plžů (2. kapitola) a poté shrnuji dosavadní poznatky o pasivní disperzi plžů prostřednictvím ptáků (3. kapitola). Ve 4. kapitole se podrobněji zaměřuji na metodické přístupy ke zkoumání endodisperze plžů, a kromě analýzy prací věnujících se přímo plžům využívám i relevantní zkušenosti ze studií zaměřených na endodisperzi jiných bezobratlých a semen rostlin. V 5. kapitole se věnuji významu jednotlivých charakteristik přenášených plžů i jejich ptačích vektorů, které mohou úspěšnost konkrétní disperzní události ovlivňovat.

2 Pasivní disperze plžů

Disperzi nazýváme proces přesunu jedinců v prostoru, který má potenciál vést ke genovému toku (Ronc 2007). Disperze umožňuje kolonizaci nových míst a rozšiřování areálu výskytu druhů. Jedná se o proces zásadní pro metapopulační dynamiku a nezbytný pro dlouhodobé přežívání druhů. Organismy s nízkou disperzní schopností, tedy především ty malé a sedentární, často využívají k disperzi abiotické či biotické vektory.

Disperzními jednotkami mohou být tzv. propagule, tedy struktury, které slouží přímo reprodukci a šíření organismu (např. semena, spory či cysty), nebo jedinci, kteří k šíření specificky přizpůsobeni nejsou.

Mezi abiotické přirozené vektory uvažované pro pasivní disperzi plžů patří zejména voda a vzduch. Rafting na vodě (přenos organismů na plovoucích předmětech) je uznávaným způsobem přenosu i pro mnohem větší organismy (De Queiroz 2005) a v některých případech je pomocí něj vysvětlováno překonání vodních ploch plži nebo jejich šíření po proudu vodních toků (Kew 1893; Mylonas 1984; Dörge et al. 1999; Douris et al. 2007). Některé druhy plžů mohou při ponoření nějakou dobu přežít, a to i v mořské vodě (přehled např. v Douris et al. 1998 a Ožgo et al. 2016).

Zejména pro malé druhy plžů je pravděpodobně důležitým vektorem vítr. Plži mohou být větrem přenášení sami nebo přichycení na jiné předměty, zejména ty snadno se vznášející (Vagvolgyi 1975; Dörge et al. 1999). Kirchner et al. (1997) ukázali, že běžná síla větru může přenášet drobné plže rodu *Truncatellina* mezi jednotlivými středomořskými ostrovy. Ve sprašových stepích byla pasivní disperze větrem pravděpodobně zodpovědná za plošné rozšíření malých plžů po celém Palearktu (Ložek 1964).

Ve výškách několika kilometrů byly letadly zachyceny kousky hornin velké až několik milimetrů (Holzapfel & Gressitt 1965) a je zřejmé, že vzduchem jsou takto vzácně přemísťovány i větší předměty, než je na první pohled představitelné. I největší plži mohou být přenášení různými bouřemi či tornády (Rees 1965; Dörge et al. 1999). Odedávna máme zprávy o tom, jak tímto způsobem bylo do vzduchu vyzdviženo velké množství živočichů, kteří potom někde daleko dopadli na zem jako tzv. „déšť“ ryb či žab (Kew 1893, str. 24–44; Gudger 1929; Rees 1965).

Zásadní nevýhodou abiotických vektorů pasivní disperze je jejich relativní nesměrovanost. Pravidelné převažující větry, vodní toky či mořské proudy umožňují směr a rychlost disperze do značné míry předpovídat (Bell et al. 2015). Nicméně především v případech, kde je pohyb vody či vzduchu méně orientovaný, je velmi pravděpodobné, že se přenášený plž nedostane do vhodného prostředí. Za více směrované můžeme považovat některé biotické vektory – pohyb živočichů přirozeně propojuje podobné biotopy i konkrétní stanoviště.

Přenos plžů na větší vzdálenosti je přisuzován zejména savcům a ptákům, zatímco ostatní živočichové plže přenáší spíše na menší vzdálenosti (Rees 1965; Mienis 1993; Fischer et al. 1996). Za nejdůležitější způsob pasivního šíření plžů je považována disperze prostřednictvím ptáků – vzhledem k jejich velkému počtu, pravidelným a dálkovým migracím i potenciálnímu častému kontaktu s plži. Přenos plžů na těle ptáků (ektodisperze) je známá už dlouho, zatímco schopnost některých druhů plžů přežít průchod trávicím traktem ptáků (endodisperze) byla prokázána relativně nedávno. Za endodisperzi můžeme nicméně považovat i situaci, kdy plž neprojde celou zažívací soustavou, ale je například vyvrhnut z volete ptáka (Sousa 1993).

Výhodou šíření prostřednictvím endodisperze v ptácích může být to, že někteří ptáci sami plže vyhledávají (Cramp 1993; Allen 2004). Ke kontaktu plže a jeho vektoru tedy může dojít s větší pravděpodobností. Disperzní vzdálenost plže není limitována jeho vlastní schopností udržet se na těle ptáka, ale jen retenční dobou uvnitř jeho těla (pokud plž dokáže dobře odolávat trávicím procesům).

V holocénu se stále významnějším vektorem pasivní disperze plžů stává také člověk a jeho činnost. Hlemýžď zahradní (*Helix pomatia*) či hlemýžď kropenatý (*Cornu aspersa*) jsou příkladem gastronomicky významných druhů šířených lidmi do značné míry záměrně (Dörge et al. 1999; Juříčková & Kapounek 2009). K rozšiřování některých na skály vázaných plžů docházelo spolu s transportem stavebního materiálu (Uit de Weerd et al. 2005; Douris et al. 2007). Stále významnější je v poslední době transport zprostředkovaný silniční, vlakovou či lodní dálkovou dopravou (Dörge et al. 1999; Aubry et al. 2006; Peltanová et al. 2012a; Peltanová et al. 2012b). Mnoho plžů je na velké vzdálenosti transportováno spolu s rostlinným materiálem a šíří se posléze ze zahradnictví (Bergey et al. 2014).

Pasivní disperze je tedy pro suchozemské plže zásadním procesem, který jim umožňuje efektivní šíření v krajině i kolonizaci nových izolovaných částí areálu. Důležitým vektorem této disperze jsou pravděpodobně ptáci, nicméně o konkrétních mechanismech a o tom, jak často pasivní disperze jejich prostřednictvím probíhá a na které všechny druhy se vztahuje, víme zatím velmi málo. V poslední době nabývá stále většího významu pasivní disperze plžů zprostředkovaná člověkem a jeho činností.

3 Doklady o pasivní disperzi plžů prostřednictvím ptáků

3.1 Přenos plžů na povrchu těla ptáků (ektodisperze)

Přestože přenosem plžů přichycených na ptačí nohy či peří často bývá vysvětlován vznik izolovaných populací (např. Cockerell 1922; Gittenberger et al. 2006), o tomto procesu existuje jen málo dokladů. Většina informací pochází z náhodných nálezů jednotlivých plžů na kroužkovaných ptácích (Dundee et al. 1967; Rusiecki & Rusiecka 2013), na ptácích prohlížených při hledání parazitů (Roscoe 1955; Literák 2012) nebo (a to spíše v dřívějších dobách) na zastřelených ptácích (Kew 1893; Ramsden 1914). Při hledání parazitů byly na ptácích nedávno pozorovány také dva druhy nahých plžů (Pearce et al. 2012).

Mnozí autoři považují ektozoochorii na ptácích za relativně vzácnou. Například Nogales et al. (2012) i Costa et al. (2014), kteří systematicky prohlíželi velké množství migrujících ptáků, na nich našli jen velmi málo semen – a je pravděpodobné, že případných přichycených plžů by si také všimli (viz také Kew 1893, str. 49–50, či Wada et al. 2012). Pro některé druhy nicméně existují doklady o nálezech velkého množství plžů na ptácích, a to i pravidelně ve více sezónách za sebou (McAtee 1914; Dundee et al. 1967). McAtee (1914) přímo uvádí, že vzhledem k pravidelnosti nálezů vodních plžů levatek (*Physa* sp.) pod pery na křídle bahňáka (*Bartramia longicauda*), považoval zajímavý „zvyk“ tohoto druhu bahňáka za „obecně známý“.

Přestože je prací věnujících se ektozoochorii plžů na ptácích velmi málo, je zajímavé, jak často byl na ptácích nalezen jeden konkrétní druh plže, a to skleněnka průsvitná (*Vitrina pellucida*). Celkem byla pozorována na přibližně desíti druzích ptáků, v sedmi z patnácti prací, které jsem našla. Častý výskyt tohoto druhu na ptácích by mohl souviset s poměrně lepivým slizem skleněnky, jejím velkým areálem a také s tím, že se jedná o běžného plže (Rees 1965; Horsák et al. 2013). Lepivý sliz jako predispozici k ektodisperzi zmiňují také Cockerell (1922) a Gittenberger et al. (2006) pro plže rodu *Balea* z čeledi závornatkovitých (Clausiliidae).

Dále byli na plžích opakovaně nalezeni plži čeledi jantarkovitých (Succineidae), celkem ve třech studiích. Skleněnka i jantarky mají společně relativně velké obústí, k ptákům proto mohou být přichyceni velkou částí těla, i když je plž téměř zatažený do ulity. Bylo by zajímavé zjistit, jestli je to právě tato jejich vlastnost, která je zvýhodňuje ve schopnosti ektodisperze nebo zda časté nálezy těchto plžů na ptácích souvisí spíše s jejich ekologií či chováním. Nález velkého množství jantarek *Succinea unicolor* na slukách amerických (*Scolopax minor*; Dundee et al. 1967) by mohl být způsoben velkou pravděpodobností kontaktu těchto druhů – vyskytují se na stejném typu stanoviště a sluky se živí nejvíce právě potravou vlhkých substrátů, žížalami, měkkýši ad.

Za ektozoochorní přenos plžů bychom mohli považovat také transport spolu s hnízdním materiálem (Owen 1956; Maciorowski et al. 2012) nebo cílené přenášení ještě živých plžů v zobáku, ať už jsou určeni

ke konzumaci dospělci (Allen 2004), či mláďaty (Shikov & Vinogradov 2013). Tyto typy pasivní disperze plžů však mohou fungovat spíše na malé vzdálenosti.

V následující tabulce (Tab 1.) uvádím přehled publikovaných údajů o schránkatých plžích nalezených na těle ptáků.

studie	druh plže	počet jedinců plžů na ptáka	druh ptáka	umístění plže
Ramsden (1913, 1914)	<i>Succinea riisei</i>	2	<i>Dolichonyx oryzivorus</i>	mezi peřím
Leege (1914) podle Rees (1965)	<i>Vitrina pellucida</i>	1	Alaulidae	peří na břiše
McAtee (1914)	<i>Physa</i> sp.	> 10	<i>Bartramia longicauda</i>	pod křídly
Evans (1915)	<i>Vitrina pellucida</i>	3	<i>Anthus pratensis</i>	peří na břiše
Huey (1936)	<i>Succinea</i> sp.	1	<i>Poocetes gramineus</i>	v peří na zádech
Brandes (1951) podle Dörge (1999)	<i>Vitrina pellucida</i>	7	<i>Erithacus rubecola</i>	v peří
Lemche (nepubl. 1954) podle Rees (1965)	<i>Vitrina pellucida</i>	10	<i>Anthus pratensis</i>	neuvedeno
Roscoe (1955)	<i>Physa</i> sp.	1	<i>Plegadis chihi</i>	na peří
	<i>Lymnea</i> sp.	1	<i>Plegadis chihi</i>	na peří
	<i>Helisoma</i> sp.	1	<i>Plegadis chihi</i>	na peří
Williamson et al. (1959) podle Rees (1965)	<i>Vitrina pellucida</i>	1	<i>Fringilla coelebs</i>	na peří a pod krovkami ocasu
	<i>Vitrina pellucida</i>	4	<i>Oenanthe oenanthe leucorrhea</i>	
	<i>Vitrina pellucida</i>	1?	<i>Seirus noveboracensis</i>	
	<i>Vitrina pellucida</i>	1	<i>Corvus corane cornix</i>	
Cotton (1960)	<i>Themapupa adelaidae</i>	1	<i>Gallinula tenebrosa</i>	mezi peřím
	<i>Rivissessor pattisoni</i>	1	<i>Pelecanus conspicillatus</i>	přichyceni na peří
	<i>Pettancylus australicus</i>	1	<i>Ardea novaehollandiae</i>	přichyceni k noze a plovací bláně
	<i>Corbiculina angasi</i>	1	<i>Biziura lobata</i>	přichyceni k peří
	<i>Sphaerinova bursa</i>	1	<i>Biziura lobata</i>	přichyceni k peří
	<i>Rivissessor pattisoni</i>	1	<i>Biziura lobata</i>	přichyceni k peří
	<i>Peplimnea lessoni</i>	1	<i>Biziura lobata</i>	přichyceni k peří
	<i>Lenameria tenuistriata</i>	1	<i>Biziura lobata</i>	přichyceni k peří
	<i>Glyptamoda aliciae</i>	1	<i>Biziura lobata</i>	přichyceni k peří
	<i>Pygmanisus parvus</i>	1	<i>Biziura lobata</i>	přichyceni k peří
	<i>Pettancylus australicus</i>	1	<i>Biziura lobata</i>	přichyceni k peří
	Dundee et al. (1967)	<i>Succinea unicolor</i>	3	<i>Scolopax minor</i>
Čihák & Hromádko (1997)	<i>Vitrina pellucida</i>	2	<i>Alauda arvensis</i>	přichyceni k peří na spodní straně těla
Literák et al. (2012)	<i>Vitrina pellucida</i>	1	<i>Sylvia communis</i>	v peří pod křídlem
Rusiecki & Rusiecka (2013)	<i>Trochulus hispidus</i>	1	<i>Parus major</i>	na bázi per na prsou

Tab. 1 Přehled dokladů o schránkatých plžích nalezených na těle ptáků. Hnědou barvou jsou označeni suchozemští plži, modrou plži vodní. Tučně jsou zvýrazněny studie, ve kterých byli plži nalezeni na více jedincích daného druhu ptáka: McAtee (1914) – až 41 jedinců plžů na jednom ptákov; Dundee et al. (1967) – až 14 jedinců plžů na jednom ptákov.

3.2 Přenos plžů uvnitř trávicího traktu ptáků (endodisperze)

První náznaky možnosti průchodu živých plžů trávicím traktem ptáků nacházíme už v souhrnné monografii o disperzi sladkovodních a suchozemských měkkýšů z konce devatenáctého století (Kew 1893). Kew (1893, str. 160) uvádí několik případů nepoškozených plžů nalezených ve voleti ptáků, nicméně bez ověření jejich životaschopnosti. Přímou v žaludku holuba hřivnáče (*Columba palumbus*) byly nalezeny živé suchomilky *Candidula gigaxii*, a to tři dny po jeho smrti. Kew (1893) však možnost šíření měkkýšů prostřednictvím průchodu celým trávicím traktem ptáků neuvažuje a soustředí se na uvolnění živých plžů z jeho přední části při dávení potravy nebo po roztrhání (a případném dalším přenesení) ptáka nějakým dravcem. Podobný charakter měl nález živé jantarky *Succinea putris* ve voleti holuba osm hodin po jeho smrti. Kromě možnosti dávení potravy některými ptáky (viz kapitola 5.7) tyto nálezy ukazují na možnost tzv. nepřímé neboli sekundární pasivní disperze, tedy na situaci, kdy nějaký predátor přenáší kořist, v jejímž těle se nachází živé organismy nebo jejich propagule (Nogales et al. 1998; Nogales et al. 2012).

Dokladem o průchodu částí trávicího traktu je také nález několika živých mořských plžů *Cerithideopsis californica* v peletách vydávených vodoušem břehoušovitým (*Tringa semipalmata*; Sousa 1993). Studie populací těchto plžů na obou stranách středoamerické šíje ukázala, že po vzniku šíje došlo k nejméně dvěma úspěšným disperzním událostem, při nichž se plži dostali z Atlantského do Tichého oceánu a naopak (Miura et al. 2012). Autoři studie uvádějí přenos v trávicím traktu vodoušů jako jeden z možných mechanismů tohoto přenosu.

Během dvacátého století byla možnost průchodu dospělých plžů celým trávicím traktem ptáků několikrát uvažována a experimentálně byla zkoumána u běžných druhů obývajících izolované vodní plochy (Malone 1965a), či druhů rychle se v krajině šířících (Bondesen & Kaiser 1949). Tyto studie experimentálně zkoumaly možnost přežití předožábřých plžů písečníka novozélandského (*Potamopyrgus antipodarum*), levatky *Physella anatina* a plicnatého okružáka kanadského (*Helisoma trivolvis*) v trávicím traktu kachen divokých (*Anas platyrhynchos*), ale v trusu žádný živý plž nalezen nebyl.

Prvním dokladem o tom, že plži mohou projít živí celým trávicím traktem ptáků, byl nález značného množství živých pramének pobřežních (*Hydrobia ulvae*) v trusu husic liščích (*Tadorna tadorna*; Cadée 1988; Anders et al. 2009). Cadée (2011) pozoroval, že i plži do značné míry poškození průchodem trávicím traktem mohou svou schránku posléze opravit, což dále zvyšuje pravděpodobnost jejich přežití a potenciálního úspěchu disperzní události.

Experimentálně schopnost plžů projít celým trávicím traktem ptáků poprvé potvrdili van Leeuwen et al. (2012a,c) pro předožábrou praménku pobřežní (*Peringia ulvae*) žijící v slaných a brakických vodách. Průchod trávicím traktem kachny divoké (*Anas platyrhynchos*) přežilo necelé jedno procento plžů. Autoři studií krmili kachny těstovými peletami i s dalšími druhy plžů, ale žádné neporušené schránky předožábře bahnivky nadmuté (*Bithynia leachii*) ani plicnatého řemeníka svinutého (*Bathymphalus contortus*) v trusu

kachen nenašli. Některé schránky písečníka novozélandského (*Potamopyrgus antipodarum*) trávicím traktem kachen prošly, ale žádná neobsahovala živého plže.

První doklad o možnosti endozoochorie suchozemských plicnatých plžů přinesla až studie Wada et al. (2012) zaměřená na druhy oceánického souostroví Ogasawara (neboli Boninských ostrovů) v západním Tichém oceánu. Impulsem k experimentálnímu zkoumání možnosti průchodu živých plžů *Tornatellides boeningi* trávicím traktem ptáků byly časté nálezy velkého množství nepoškozených schránek těchto drobných plžů v ptačím trusu (Kawakami et al. 2008). Experimenty ukázaly, že průchod trávicím traktem kruhoočka japonského (*Zosterops japonicus*) a bulbulčíka japonského (*Hypsipetes amaurotis*) dokáže přežít průměrně 15 % plžů. Reálný význam disperze zprostředkované ptáky potvrdily i výsledky genetické studie 27 populací těchto plžů na jednom z ostrovů.

Studie, kterou jsem se svými spolužáky provedla během středoškolského studia, se věnovala endozoochorii středně velkých střeoevropských lesních plžů a zaměřila se na širší spektrum druhů ptáků (Simonová et al. 2016). Byla prokázána možnost průchodu trávicím traktem pro plochou vrásenku okrouhlou (*Discus rotundatus*) a pro podlouhlé zástupce čeledi závornatkovitých (Clausiliidae) o délce asi 17 mm. Předchozí studie se zabývaly jen mnohem drobnějšími druhy (*Peringia ulvae* cca 4 mm, *Tornatellides boeningi* cca 2 mm), endozoochorie je však evidentně možná i pro středně velké plže.

Plži čeledi závornatkovitých jsou charakterističtí svým podlouhlým tvarem a speciální strukturou (tzv. závorka, clausilium) uzavírající ústí schránky v době, kdy je plž celý uvnitř. Některé druhy jsou plošně rozšířené (např. *Alinda biplicata*), jiné se vyznačují velmi disjunktními areály, někdy sestávajícími z extrémně izolovaných maličkých lokalit – např. většina populací *Balea perversa* je v České republice vázána na hradních zříceninách (Uličný 1892–1895; Ložek 1976; Welter-Schultes 2012; Horsák et al. 2013). Tyto charakteristiky naznačují možný velký význam pasivní disperze prostřednictvím ptáků pro rozšíření alespoň některých zástupců této čeledi. Extrémním případem je rozšíření plžů z téhož rodu *Balea*, kteří se dostali až na souostroví Tristan da Cunha v Jižním Atlantiku (Gittenberger et al. 2006). Souostroví je vzdálené od nejbližšího konce areálu rodu (Azorských ostrovů) 8 500 km. Velká divergence analyzovaných sekvencí a přítomnost více druhů rodu *Balea* na ostrově ukazuje, že k přenosu došlo relativně dávno a nemohl být tedy zprostředkovan člověkem, který se na ostrov dostal až v 16. století (Angel & Cooper 2006). Přenos ptáky je tedy nejpravděpodobnějším vysvětlením této události (Gittenberger et al. 2006). Autoři studie se domnívají, že plži byli přeneseni na povrchu těla ptáků, nicméně vzhledem ke schopnosti endodisperze morfologicky podobných plžů stejné čeledi (Simonová et al. 2016) je i endodisperze potenciálně možná.

V následující tabulce (Tab. 2) uvádím přehled výsledků studií věnujících se možností endozoochorie plžů v trávicím traktu ptáků.

	studie	typ studie	druh plže	druh ptáka	počet opakování	počet trusů/pelet	množství plžů (N, procento z pozřeného množství)						
							pozřeno	prošlo		prošlo		prošlo	
								celkem	neškozeno	živých	živých	živých	živých
vodní plži (s víčkem)	Cadée (1988)	AT	<i>Peringia ulvae</i>	<i>Tadorna tadorna</i>	x	3	x	1100	x	275	25%	NA ¹	NA
	Sousa (1993)	D	<i>Cerithidea californica</i>	<i>Tringa semipalmata</i>	x	25 ²	x	80 ³	x	NA	NA	29	NA
	Anders (2009)	AT	<i>Peringia ulvae</i>	<i>Tadorna tadorna</i>	x	37	x	168 ⁴	x	NA	NA	95 ⁵	57% ⁵
	Cadée (2011)	AT	<i>Peringia ulvae</i>	<i>Tadorna tadorna</i>	x	2	x	NA	x	60	NA	10	17%
	Leeuwen et al. (2012a)	PE	<i>Peringia ulvae</i>	<i>Anas platyrhynchos</i> 12 ex.	6	x	3600	838 ⁶	233%	300	8%	29	0,8%
	Leeuwen et al. (2012c) ⁷	PE	<i>Peringia ulvae</i>	<i>Anas platyrhynchos</i> 16 ex.	2	x	6600	23	0,3%	22	0,3%	2	0,3%
		PE	<i>Potamopyrgus antipodarum</i>	<i>Anas platyrhynchos</i> 16 ex.	2	x	6600	19	0,3%	14	0,2%	0	0%
suchozemští plži (bez víčka)	Wada et al. (2012)	PE	<i>Tornatellides boeningi</i>	<i>Zosterops japonicus</i> 3 ex.	NA	x	119	119	100%	119	100%	17	14%
		PE	<i>Tornatellides boeningi</i>	<i>Hypsipetes amaurotis</i> 3 ex.	NA	x	55	55	100%	55	100%	9	16%
	Simonová (2016) ⁸	PE	<i>Alinda biplicata</i> , <i>Cochlodina laminata</i>	<i>Corvus frugilegus</i>	1	x	10	2	20%	2	20%	1	10%
		PE	<i>Alinda biplicata</i> , <i>Cochlodina laminata</i>	<i>Pica pica</i> 2 ex.	2	x	60	2	3%	1	2%	0	0%
		PE	<i>Alinda biplicata</i> , <i>Cochlodina laminata</i>	<i>Garrulus glandarius</i> 2 ex.	2	x	60	1	2%	1	2%	0	0%
		PE	<i>Alinda biplicata</i> , <i>Cochlodina laminata</i>	<i>Turdus merula</i> 2 ex., <i>Sturnus vulgaris</i> , <i>Columba palumbus</i> , <i>Columba livia</i> cf. <i>domestica</i>	3	x	198	8	4%	8	4%	6	3%
		PE	<i>Alinda biplicata</i> , <i>Cochlodina laminata</i>	<i>Corvus frugilegus</i> , <i>Corvus cornix</i>	1	x	24	2	8%	1	4%	1	4%
		PE	<i>Discus rotundatus</i>	<i>Corvus frugilegus</i>	1	x	10	1	10%	1	10%	1	10%

Tab. 2 Přehled evidence možnosti endodisperze plžů v ptácích. Zahrnuty jsou pouze kombinace druhů ptáků a plžů, u kterých prošli nějací plži trávicím traktem ptáků neporušení. Tučně jsou vyznačeny ty kombinace, ve kterých alespoň někteří plži prošli trávicím traktem živí. Typ studie: **AT** – analýza přírodního trusu, **D** – analýza vydávených pelet, **PE** – potravní experimenty. Čísla v horním indexu upřesňují některé náležitosti uvedených studií: **1** – někteří plži byli živí, ale nebyli dále chováni a autor neuvádí jejich přesné množství; **2** – počet pelet, které obsahovaly aspoň jednoho měřitelného plže, a s kterými autoři studie tedy dále pracovali; **3** – uváděno pro měřitelné schránky; **4** – včetně úlomků schránek; **5** – čísla jsou spočítaná z průměru pro jeden vzorek trusu; **6** – uveden celkový počet neporušených schránek a úlomků, z jedné schránky nicméně mohlo vzniknout i několik úlomků; **7** – množství prošlých plžů je uvedeno jako dvojnásobek průměru pro dva experimenty (specifické počty plžů pro jednotlivé experimenty nejsou autory uváděny); **8** – autoři studie uvádí pouze množství plžů nabídnutých ptákům a není jasné, kolik z nich přesně ptáci přijali (ne vždy všechny). Uvedená procenta jsou vztahována k množství nabídnutých plžů a reálný poměr úspěšně prošlých plžů je tedy vyšší.

4 Metodické přístupy ke zkoumání pasivní disperze plžů prostřednictvím ptáků

Cílem této kapitoly je podat přehled metodických aspektů studií věnujících se zkoumání pasivní disperze plžů prostřednictvím ptáků a poskytnout na jeho základě doporučení pro další práce, včetně mojí diplomové, zabývající se touto problematikou. Tato doporučení uvádím průběžně v podkapitolách zabývajících se jednotlivými tématy.

4.1 Ektodisperze plžů

Většina dosavadních informací o ektodisperzi plžů na ptácích byla získána náhodou při zkoumání různých fenoménů biologie ptáků (viz také kapitola 3.1). Je proto pravděpodobné, že mnoho podobných nálezů bývá přehlédnuto nebo není publikováno. Pro rozšíření důkazů o plžích přenášených ptáky by tedy bylo velmi žádoucí, aby ornitologové o roli ptáků jako šířitelů plžů měli povědomí, jejich případné přítomnosti na ptácích si všímali a nálezy publikovali. K tomu ostatně vyzývá „všechny přírodovědce a sportovce ve všech částech světa“ už na konci 19. století Alfred Wallace (Kew 1893).

Pouze málo prací se věnuje experimentálnímu zkoumání ektozoochorie plžů (Darwin 1859; Malone 1965b; Boag 1986; van Leeuwen & van der Velde 2012; Simonová et al. 2016). Tyto studie jsou zaměřeny především na první dva kroky úspěšného přenosu – uchycení plže na vektoru a vytrvání na něm při jeho pohybu (zvláště během letu). Až na studii Simonové et al. (2016) byly všechny tyto studie zaměřeny na vodní plže, a proto se více věnovaly i odolnosti zkoumaných plžů vůči vyschnutí, kterou zkoumaly buď v rámci simulovaného letu (při vystavení proudu vzduchu), nebo během samostatného experimentu. Následující tabulky přinášejí přehled hlavních experimentálních témat (Tab. 3) a zkoumaných druhů (Tab. 4).

Přichycení k vektoru	Darwin 1859 (noha), Malone 1965b (noha), Boag 1986 (peří), van Leeuwen & van der Velde 2012 (celý pták)
Vytrvání na vektoru	Darwin 1859 (noha, simulovaný let), Boag 1986 (peří, simulovaný let), van Leeuwen & van der Velde 2012 (celý pták + v bahně na zobáku, chůze), Simonová et al. 2016 (noha, simulovaný let)
Odolnost k vyschnutí	Darwin 1859, Malone 1965b, van Leeuwen & van der Velde 2012

Tab. 3 Přehled prací zabývajících se experimentálně různými aspekty ektodisperze plžů na ptácích.

Darwin 1859	"freshwater shells", <i>Anas platyrhynchos</i>
Malone 1965b	2 druhy vodních plžů (<i>Planorbidae</i> , <i>Lymnaeidae</i>), <i>Charadrius vociferus</i>
Boag 1986	3 druhy vodních plžů (<i>Planorbidae</i> , <i>Lymnaeidae</i>), <i>Cygnus columbianus</i>
Van Leeuwen & van der Velde 2012	4 druhy vodních plžů (<i>Planorbidae</i> , <i>Lymnaeidae</i> , <i>Tateidae</i>), <i>Anas platyrhynchos</i>
Simonová et al. 2016	2 druhy suchozemských plžů (<i>Clausilidae</i>), <i>Anas platyrhynchos</i>

Tab. 4 Druhy plžů a jejich ptačích vektorů zkoumaných v experimentálních studiích zabývajících se ektodisperzí plžů.

Pravděpodobnost přichycení přenášeného organismu na vektoru byla zkoumána vystavením ptáka, případně jen ptačí nohy či peří, vysoké koncentraci plžů v prostředí a sledováním, kolik plžů se na ptáka nebo jeho část přichytí. Tendence plžů přichytávat se i na jiné předměty byla také považována za dobrý předpoklad k tomuto typu šíření (Van Leeuwen & van der Velde 2012).

Schopnost udržet se na těle vektoru byla zjišťována pomocí simulace podmínek za letu nebo během reálné chůze. Letové podmínky byly simulovány proudem vzduchu (Boag 1986) či mávavým pohybem ptačími nohama (Darwin 1859; Simonová et al. 2016). Je otázkou, zda je pro plže náročnější udržet se na vektoru během rychlého rovnoměrného letu (který je představován stálým proudem vzduchu) nebo během náhlých změn rychlosti či polohy (simulovaných mávavými pohyby) a který z těchto způsobů simulace letu je tedy vhodnější.

Ve studii van Leeuwena & van der Velde (2012) byla sledována schopnost plžů udržet se na kachnách během chůze. Kachny po přichycení plžů procházely tři metry dlouhým tunelem, následně byli spočtení plži, kteří v tunelu odpadli a kteří zůstali přichycení na ptácích. Autoři studie také umístili plže spolu s bahnem na zobák kachen a sledovali, jak dlouho takto připevnění plži na kachnách vydrží.

V několika studiích zabývajících se ektozoochorií autoři hledali přenášené propagule přímo na volně žijících ptácích (Maguire 1963; Brochet et al. 2010a; Raulings et al. 2011). Ptáci byli systematicky prohlíženi, čištěni kartáčkem a omýváni. Tento způsob studia ektozoochorie může určitě přinést zajímavé informace i pro přenos plžů, kteří však v těchto konkrétních studiích na ptácích nalezeni nebyli.

Schopnost bezobratlých přichytit se na nohy nebo peří vodních ptáků byla podobným způsobem zkoumána u několika druhů vodních korýšů (Banha & Anastácio 2012; Rachalewski et al. 2013; Águas et al. 2014; Anastácio et al. 2014). V těchto studiích byl pohyb ptáků simulován pomocí mrtvé kachny, kterou bylo ve vodě s korýši uměle pohybováno. Následně autoři zjišťovali počet korýšů, kteří se na tělo kachny přichytí. Také let byl simulován pomocí mrtvé kachny upevněné v letové pozici (s roztaženými křídly a nataženým krkem) na jedoucím vozidle. I v tomto případě jde tedy o vystavení korýšů relativně rovnoměrnému pohybu a je otázkou, zda je právě ten pro přenášené organismy nejrizikovější složkou letu.

Anastácio et al. (2014) také zkoušeli, zda se mladí raci červení (*Procamburus clarkii*) udrží na letícím holubovi. Testovat schopnost udržet se přímo na živém letícím ptákově a faktory, které tuto schopnost ovlivňují, by bylo určitě vhodné i pro další výzkum ektozoochorie plžů.

4.2 Endodisperze plžů

První doklady možnosti endodisperze plžů máme díky nálezům nepoškozených schránek či přímo živých plžů v trusu nebo voleti ptáků (např. Kew 1893; Biggs 1968; Kawakami et al. 2008; Cadée 2011). Většinou šlo o nálezy náhodné, zjištěné často při studiu potravy ptáků či vlivu jejich predace na populace plžů (Sousa 1993; Anders et al. 2009). Je tedy velmi vhodné takové nálezy neopomíjet a publikovat je, protože mohou být podnětem pro následné podrobnější studie.

Přímo na endodisperzi plžů v trávicím traktu ptáků jsou zaměřeny experimentální studie van Leeuwen et al. (2012a,c), Wada et al. (2012) a Simonové et al. (2016). Základní charakteristiku experimentů uvádím v následující tabulce (Tab. 5).

studie	druhy plžů	druhy ptáků	zdroj ptáků	umístění ptáků	podání plžů	odběr trusu
Van Leeuwen et al. 2012a	1	1	soukromý chovatel?	plavající na vodě nebo klece 54×46×48 cm	v peletách	každou hodinu prvních 12 hodin a jednou po 24 hodinách
Van Leeuwen et al. 2012c	4	1	soukromý chovatel	klece 54×46×48 cm	v peletách, nucené krmení	po 1, 2, 4, 8, 12 a 24 hodinách
Wada et al. 2012	2	1	ZOO	malé klece	ve směsi	jednou po 40 minutách
Simonová et al. 2016	3	10	záchranná stanice	velké voliéry	ve směsi	jednou po 20–26 hodinách

Tab. 5 Základní metodická charakteristika experimentálních studií zabývajících se podrobněji endodisperzí plžů v ptácích.

Van Leeuwen et al. (2012a,c) krmili kachny obecné (*Anas platyrhynchos*) čtyřmi druhy běžných evropských vodních plžů o délce 1–7 mm (Van Leeuwen et al. 2012c) a ve druhé studii jedním z těchto druhů o délce přibližně 4 mm (Van Leeuwen et al. 2012a). Jednalo se o plže předožábré, tedy s víčkem, i plicnaté, různého tvaru. Wada et al. (2012) krmili dva druhy všežravých ptáků malými suchozemskými plži *Tornatellides boeningi* (2,5 mm), jejichž nepoškozené schránky byly v trusu ptáků často nacházeny (Kawakami et al. 2008). Zkoumané druhy jsou původní na oceánickém souostroví Ogasawara. Simonová et al. (2016) nabízeli tři druhy plžů (7–20 mm) deseti druhům ptáků, zkoumané druhy plžů i ptáků jsou velmi běžné ve středoevropské krajině. Většina plžů patřila mezi zástupce čeledi závornatkovitých (*Clausiliidae*), kteří jsou typičtí protáhlým vřetenovitým tvarem schránky.

Studie zaměřené na suchozemské plže (Wada et al. 2012; Simonová et al. 2016) zjišťovaly pouze schopnost přežití plžů v trávicím traktu vybraných druhů ptáků. Studie van Leeuwen et al. (2012a,c) se podrobněji věnovaly i retenční době, vlivu aktivity ptáků a vlivu přidání další potravy (vodních rostlin) k plžům.

4.2.1 Výběr druhů ptáků, u kterých byla endodisperze zkoumána

První tři studie (Van Leeuwen et al. 2012a,c; Wada et al. 2012) se věnovaly jednomu či dvěma druhům ptáků, kteří byli ve zkoumaném prostředí (evropská krajina, tropické souostroví Ogasawara) velmi běžní. Konkrétně šlo o jedince ze zoologické zahrady nebo od soukromého chovatele. Simonová et al. (2016) naopak nabízeli plže většímu množství běžných druhů ptáků v záchranných stanicích.

Studie pracující s více druhy ptáků nám pomáhají především porozumět tomu, jak je endozoochorie plžů v krajině běžná. Studie zaměřené na jednotlivé parametry průchodu se pak podrobněji věnují malému množství druhů. Zjišťují, které jejich charakteristiky jsou pro úspěšný průchod důležité a jaká část procesu je pro ně tedy nejrizikovější. Zatím byla zkoumána schopnost endozoochorie jen u velmi málo druhů suchozemských plžů a podrobnější studie u nich úplně chybí.

Velmi žádoucí jsou také informace o tom, zda je schopnost přežít průchod trávicím traktem mezi plži široce rozšířená nebo se týká jen několika málo druhů, a jestli je vázána na konkrétní druhy ptáků. Vzhledem k tomu, že schopnost přežití v trávicím traktu se mezi druhy plžů liší, nabízí se otázka, zda některé druhy plžů nevyvinuly určité (pre)adaptace k tomuto způsobu šíření. Experimentální výzkum problematiky endodisperze plžů je však zatím na začátku a jsou proto potřebné jak studie zaměřující se na širší spektrum druhů, tak i ty věnující se podrobněji jednotlivým aspektům tohoto způsobu šíření u modelových druhů. Záchranné stanice mohou mít zajímavý potenciál pro prvně zmíněné, protože umožňují přístup k velkému množství původních druhů ptáků i pro výzkumné skupiny s velmi omezeným rozpočtem.

4.2.2 Výběr druhů plžů pro experimenty

Ve všech případech byli ptákům nabízeni plži, kteří jsou součástí jejich přirozené potravy nebo se s nimi ptáci ve volné přírodě mohou setkat. Ve studiích van Leeuwena et al. (2012a,c) a Wada et al. (2012) byli nabízení plži významnou součástí potravy zkoumaných druhů ptáků, v případě studie Simonové et al. (2016) plži sice patřili mezi potravu ptáků, nicméně ve většině případů nebyli její primární součástí (např. Cramp 1993).

Disperzní potenciál je pravděpodobně větší u druhů, v jejichž potravě se plži vyskytují často a ve velkém množství. Nicméně je dobré nezanedbávat ani roli druhů ptáků, kteří se plži živí jen příležitostně nebo plže pozřou náhodně s jinou potravou. V takovýchto případech může disperzní potenciál ovlivňovat také případná menší schopnost plže efektivně strávit. Do určité míry jsou vybrané druhy ptáků zkoumány jako modelové druhy a lze předpokládat, že plži mohou s podobnou úspěšností procházet ptáky podobné velikosti a trávicí fyziologie, kteří se však plži živí ve větší míře.

4.2.3 Způsob podávání plžů

Před začátkem krmení byli suchozemští plži drženi v suchých podmínkách, které měly utlumit jejich aktivitu a způsobit, že se plži stáhnou hlouběji do ulity – podobně jako při estivaci („letním spánku“), ve které plži

přečkávají nepříznivá období sucha a vysokých teplot. Vhodnou délkou této inaktivity se pro zkoumané druhy plžů ukázal být jeden den – tato délka je popisována ve studii Wada et al. (2012); ve studii Simonové et al. (2016) bylo uchovávání plžů v suchých podmínkách nejdříve delší (až několik týdnů), potom však bylo zkráceno na jeden den, což bylo pravděpodobně důvodem zvýšení přežití u kontrolního vzorku plžů. Nízké přežívání mohlo souviset s nevyhovujícími podmínkami v období této indukované inaktivity.

Před estivací plži často vytváří v ústí schránky tenkou blanitou vrstvičku zvanou epifragma. Také její přítomnost by mohla tělo plže do určité míry chránit. Autoři studií bohužel neuvádějí, zda byla u plžů nabízených ptákům během experimentů pozorována.

Z metodického hlediska by bylo vhodné zjistit, zda délka estivace nějak ovlivňuje schopnost plžů přežít průchod trávicím traktem ptáků a zda se toto ovlivnění liší mezi jednotlivými druhy. Někdy může být estivace praktickým způsobem uchování plžů mezi dobou sběru a jejich umístěním v chovných podmínkách nebo nabízením ptákům, ale jestli má nějaký vliv na výsledky experimentů, není jasné.

Suchozemští plži byli ptákům nabízeni ve směsi běžně používané potravy – pro různé druhy ptáků to byla směs uměle připravované potravy a ovoce, směs různých semen a zrn nebo kousky masa. Ptáci tedy mohli plže přijmout buď záměrně (pokud je od ostatní potravy rozlišovali), nebo také jen náhodou, spolu s jinou potravou. Roli hraje určitě také poměr velikosti konkrétních druhů plže a ptáka (nejmenší zkoumaní plži měli přibližně 2 mm, největší závornatky použité v experimentech byly skoro desetkrát delší).

Vodní plži byli ptákům podáváni v peletách po 50 jedincích obalených 1–2 mm silnou vrstvou těsta (tvořeného namletým zvlhčeným obilím). Ptáci tak pozřeli všechny plže najednou a v přesně daný okamžik. Při několika opakováních byly ptákům k potravě přidány vodní rostliny a byl sledován jejich efekt na průběh průchodu propagulí.

Výběr vhodné metodiky tedy záleží na tom, co je hlavním cílem experimentů. Ke zjištění co nejvíce informací o fyziologickém a mechanickém vlivu průchodu trávicím traktem na plže není nutné zabývat se způsobem příjmu potravy. Tato část experimentů je naopak klíčová, pokud nás zajímá celková reakce ptáka na nabídnuté plže a to, jakým způsobem s plži před konzumací zachází.

4.2.4 Způsob sběru trusu

Ve studii Wada et al. (2012) není způsob sběru trusu podrobněji popsán. Plži ptáky prošli za 30–40 minut, trus byl tedy pravděpodobně sbírán jednorázově po uplynutí této doby. Podobně byl trus jednorázově sbírán i ve studii Simonová et al. (2016), v tomto případě však až mezi 20 a 26 hodinami po nabídnutí plžů ptákům. Sběr trusu byl ve složitém prostoru různých voliér se sypkým substrátem usnadněn položením netkané textilie na dno voliéry.

Pokusy s vodními plži byly prováděny v menších klecích s drátěným dnem, kterým trus propadával do vysunovacího tácu s filtrovanou vodou, nebo byli ptáci během pokusu umístěni přímo na vodní nádrži. Ve vodě se trus mohl hned rozmýt a při odběru pomocí tácu nebo z nádrže nebyli ptáci příliš rušeni. Bylo tak možné trus odebírat v pravidelně, a to 1, 2, 4, 8, 12 a 24 hodin po krmení (van Leeuwen et al. 2012c), nebo každou hodinu prvních 12 hodin po krmení a jednou po 24 hodinách (van Leeuwen et al. 2012a). Schránky plžů či jejich úlomky byly z vody vybrány pomocí síta o průměru ok 0,5 mm.

Pravidelný sběr trusu umožňuje sledovat retenční dobu, průběh vycházení poškozených, nepoškozených a živých plžů v čase, případně vliv přidání jiné potravy (v tomto případě vodních rostlin) k samotným plžům. Design pokusu, a především pokusných prostor tak, aby bylo možné trus odebírat pravidelně, může tedy výrazně zvýšit množství informací, které se z tohoto typu experimentů můžeme dozvědět. Je navíc možné, že dlouhé setrvávání schránek plžů v trusu může vést k jejich dalšímu poškození a ke snížení pravděpodobnosti přežití plže.

4.2.5 Použití markerů

Zajímavé je použití plastových markerů ve studii van Leeuwena et al. (2012a). Tyto markery měly výhodu, že se mezi sebou lišily právě jen velikostí a byly úplně nestravitelné. Umožňovaly tak dobře sledovat vliv velikosti propagulí na jejich retenční dobu a ukazovaly i případné ovlivnění aktivitou ptáka. Není ale jasné, nakolik retenční doba pozřených organismů či jejich propagulí odpovídá jejich samotné velikosti a jakou roli hrají jejich další charakteristiky. Je možné, že tyto experimenty řeší jen velmi teoretický problém závislosti retenční doby na čisté velikosti umělých markerů a zjištěné patrnosti nám toho mnoho důležitého o reálně probíhající disperzi neříkají. Nejzajímavější na těchto experimentech jsou možná právě poznatky o nejdelší retenční době nestrávených propagulí, která v tomto konkrétním případě přesahovala 24 hodin, a ukazuje na větší disperzní potenciál, než bývá obvykle uvažován.

4.3 Endodisperze ostatních bezobratlých živočichů a semen rostlin

Přestože se endodisperzi plžů věnuje poměrně málo studií, schopnosti přežít průchod trávicím traktem ptáků u některých ostatních bezobratlých živočichů nebo semen je věnována výrazně větší pozornost. Většina těchto studií se věnuje především vodním živočichům a vodním či mokřadním rostlinám, jejichž ostrůvkovité rozšíření již dlouho vyvolávalo otázky po způsobu šíření těchto organismů. V této části se proto zaměřím na metodické aspekty studia endodisperze jiných organismů než plžů. Vzhledem k tomu, že způsob studia je analogický, zkušenosti a inspirace z těchto prací mohou být pro další výzkum endodisperze plžů velmi užitečné. Jedná se o práce zkoumající jak endodisperzi odolných neaktivních stadií organismů (semena, diapauzující vajíčka perlooček, statoblasty mechovek), tak i aktivních živočichů (lasturnatky, larvy hmyzu). Následující tabulka (Tab. 6) přináší přehled hlavních výzkumných témat studií, kterým se v této kapitule věnuji.

Sběr trusu	Green & Sánchez 2006, Charalambidou & Santamaria 2005, Frisch et al. 2007, Kawakami et al. 2008, Anders et al. 2009, Cadée 2011, Green et al. 2013
Sběr pelet	Sousa 1993
Pokusy s krmením ptáků	Proctor 1964 (vejíčka korýšů), Proctor & Malone 1965 (propagule řas a korýšů), Proctor et al. 1967 (propagule řas a korýšů, lasturnatky), de Vlaming & Proctor 1968 (semena rostlin), Charalambidou et al. 2003a (vejíčka korýšů), Soons et al. 2008 (semena rostlin), Laux & Kölsch 2014 (larvy vodního brouka v rostlině)
Prohlížení žaludků zabitých ptáků	Proctor 1964, Brochet et al. 2009, Raulings et al. 2009, Brochet et al. 2010a,b

Tab. 6 Přehled hlavních typů studií zabývajících se endodisperzí jiných organismů než plžů.

4.3.1 Analýza trusu a problém kontaminace

Kromě experimentálních studií a analýzy různých částí trávicího traktu je endodisperze semen a bezobratlých vodních živočichů někdy zkoumána také analýzou čerstvého trusu pocházejícího většinou z odpočívadel nebo hřadovišť vodních ptáků (Charalambidou & Santamaria 2005; Green & Sánchez 2006; Frisch et al. 2007; Anders et al. 2009). Takto lze zkoumat především druhy ptáků, které tvoří jednodruhová hejna, a bezprostředně po opuštění odpočívadla nebo hřadoviště lze předpokládat, že veškerý čerstvý trus patří konkrétnímu druhu ptáků.

Velkou výhodou těchto studií je to, že zachycují reálně probíhající proces, do kterého zasahují pouze minimálně. U životaschopných organismů či jejich propagulí zjištěných takto v trusu volně žijících ptáků je jisté, že se tímto způsobem opravdu šíří. Vzhledem k přirozenému potravnímu i pohybovému chování ptáků je také možný kvantifikovaný odhad toho, jaké množství životaschopných propagulí je tímto způsobem přibližně přenášeno.

Nevýhodou těchto terénních studií je však možnost kontaminace trusu propagulemi, které trávicím traktem ptáků neprošly. Také nelze sledovat zvláště jednotlivé ptáky. Autoři se proto snažili vliv těchto metodických omezení různými způsoby snížit – aby zabránili kontaminaci, sbírali na daném místě pouze čerstvý trus, část trusu v kontaktu s půdou do vzorků nezahrnuli, a sbírali trus, který byl od vodní hladiny alespoň pět metrů daleko (Green & Sánchez 2006; Laux & Kölsch 2014). Jednotlivé vzorky trusu odebírali vždy v alespoň metrových vzdálenostech (Frisch et al. 2007; Green et al. 2013), takže je pravděpodobné, že trus každého jedince byl zastoupen jen jedním vzorkem.

Některé studie se zabývaly pouze analýzou obsahu trávicího traktu zastřelených divokých ptáků, kde tedy byla kontaminace vyloučena (Brochet et al. 2009; 2010a,b).

Kontaminace trusu nepožitou potravou je však problémem, který je nutné řešit i v experimentálních laboratorních studiích. Studie Wada et al. (2012) a Simonové et al. (2016) způsob nabízení potravy ptákům a ošetření kontaminace přesně nepopisují. Van Leeuwen et al. (2012a) krmili kachny propagulemi uzavřenými v peletách obalených těstem, pták tak pozřel všechny propagule najednou a pokud nedošlo

k nějakému vyzvracení potravy, kontaminace trusu byla vyloučena. Podobnou metodiku využíval například Soons et al. (2008).

Autoři studií se semeny a vodními bezobratlými řešili problém kontaminace různě. Někde probíhalo krmení v jiných prostorách než následná defekace, případně tomu byl přizpůsoben experimentální prostor, který byl tvořen komorami oddělenými posuvnými dvířky (Proctor et al. 1967; DeVlaming & Proctor 1968). Někdy nebylo místo krmení přímo odděleno, ale v jeho blízkém okolí neprobíhal sběr trusu (Laux & Kölsch 2014). Je také zmiňováno pečlivé čištění nástrojů a experimentálních prostor mezi jednotlivými pokusy či před manipulací s dalším vzorkem (Proctor et al. 1967). Obzvláštní pečlivost je nutná při práci s velmi malými propagulemi, jako jsou vajíčka drobných korýšů nebo semena některých rostlin. Autoři dále zmiňují vhodnou úpravu experimentálního prostoru, který umožňuje čištění, snadný odběr trusu a také kontrolu toho, zda zbytky potravy nejsou ptáky někam roznášeny (Proctor et al. 1967; Laux & Kölsch 2014; Simonová et al. 2016). Krmení ptáci byli také přímo prohlíženi, aby se zamezilo přenosu propagulí někde na těle (Proctor & Malone 1965).

DeVlaming & Proctor (1968) výslovně zmiňují, že ptáci byli mezi jednotlivými experimenty umístěni v prostorách, které měly jako substrát půdu, a ptáci tak měli celou dobu přístup k drobnému štěrku či písku, které napomáhají mechanickému rozmělnění potravy v žaludku.

Vyloučený trus většinou padal přímo do tácu s vodou pod klecí nebo byl pravidelně sbírán a u vodních organismů do vody co nejdříve umístěn (Laux & Kölsch 2014). Frekvence sběru trusu byla různá, většinou se postupně snižovala a lišila se pro jednotlivé druhy propagulí (Proctor et al. 1967). Nejmenší propagule nebyly z trusu vybírány pomocí síta, ale celý fekální vzorek po odstranění největších částic vstupoval do germinačních pokusů, ve kterých byla sledována schopnost klíčení či líhnutí propagulí (Soons et al. 2008).

V některých studiích byly vzorky trusu sbírány jen u jedinců, kteří zkoumaných organismů či jejich propagulí zkonsumovali nejvíce, a ptáci, kteří nabízenou potravu nepřijali, nebyli v experimentech dále uvažováni (Proctor 1964; DeVlaming & Proctor 1968)

4.3.2 Způsob krmení ptáků

Ke konkrétnímu způsobu krmení ptáků propagulemi existují různé přístupy. V některých studiích jsou ptáci krmeni nuceně a propagule jsou jim podávány v peletách nebo ve vodě, čímž je zajištěno zkrmení konkrétního počtu propagulí v definovaném čase (Proctor & Malone 1965; Charalambidou et al. 2003a). Často jsou propagule zamíchány do potravy (většinou té běžně používané pro krmení ptáků) – komerční krmné směsi, chleba, nasekaných vodních rostlin, řas, vařeného bílku, směsi zrn, nadrcených krevet či konzerv s krmivem pro kočky (Proctor & Malone 1965; DeVlaming & Proctor 1968). DeVlaming & Proctor (1968) vkládali některá semena do žízály, a tak je podávali kulíkům. Většina těchto studií pracuje

s propagulemi, o kterých je známo, že jsou součástí potravy zkoumaných ptáků, případně je zkoumána pouze schopnost propagulí přežít průchod trávicím traktem, když už se součástí jejich potravy stanou. Často se jedná o propagule, které se do potravy ptáků dostanou jen náhodou.

4.3.3 Retenční doba propagulí a délka experimentů

Velmi rozdílná je zjištěná retenční doba propagulí, a tedy i délka experimentů. Někteří ptáci předkládanou potravu zkonsumovali velmi rychle, i během pěti minut (Proctor et al. 1967) a potrava prošla trávicím traktem za necelou hodinu (Proctor 1964). Často však byly životaschopné i propagule s retenční dobou mnohem delší, například u holubů 24 hodin, u kachen 28 hodin a u kulíka byla vyzvracena životaschopná semena po 340 hodinách (Proctor 1968).

4.3.4 Dávení potravy ptáky

Dávením potravy se zabývali především Proctor (1968) a Kleyheeg & van Leeuwen (2015). Proctor uvádí, že po podání skleněných korálek v želatinové kapsli bahňáci do tří hodin potravu vyzvrací. Právě vyzvracená potrava měla v bahňácích nejdelší retenční dobu. Kachny v experimentech Kleyheega & van Leeuwena (2015) zvracely potravu, když ji zkonsumovaly ve velkém množství. Později od krmení (11 a více hodin) zvracely kachny velká nestravitelná semena.

5 Jednotlivé faktory úspěšnosti disperzní události

V této kapitole se podrobněji zaměřím na průběh přenosu plžů uvnitř ptáků a na to, které faktory určují úspěch jednotlivé disperzní události.

Každou disperzní událost (tj. přenos jednoho či více jedinců plžů) tvoří sled tří základních kroků – konzumace plžů ptákem, jejich přenos uvnitř trávicího traktu a depozice na vhodném místě někde jinde. Každý z těchto kroků nastává s různou pravděpodobností a úspěšnost celé disperzní události je dána součinem těchto pravděpodobností.

Prvním krokem je konzumace plžů ptákem. Potrava mnoha ptáků obsahuje plže, přestože druhů přímo na suchozemské plže specializovaných je velmi málo (např. Cramp 1993; Allen 2004). Pro úspěšný přenos je nicméně důležité, aby byli plži zkonsumováni vcelku a nebyli nejdřív rozbiti, jako tomu je například u nejznámějšího ptačího predátora plžů, drozda zpěvného (*Turdus philomelos*; Tolkien 1937; Allen 2004). Vcelku jsou konzumovány spíše malé druhy plžů (zejména relativně k velikosti ptáka).

Ptáci nevyužívají plže jen jako potravu. Zejména v suchých oblastech mohou být také vítaným zdrojem vody (Allen 2004). Pro samice v hnízdním období jsou schránky plžů důležitým zdrojem vápníku pro tvorbu vajíček (Graveland 1996; Mänd et al. 2000) a nedostatek schránkatých plžů na kyselých půdách může výrazně snížit jejich reprodukční úspěšnost (Graveland et al. 1994).

Ke konzumaci plžů ptáky může nicméně dojít i náhodou, pokud se plži nacházejí na jiné potravě ptáků (například ovoci nebo živočišných pozůstatcích).

U většiny ptáků je potrava nejprve nějakou dobu uchovávána ve voleti. Tam je trávení velmi málo intenzivní, a proto může být transport ve voleti a následné vydávení plže ven vhodným způsobem transportu pro druhy, které průchod celým trávicím traktem nepřežijí (Malone 1965a; viz také kapitola 5.7).

Chemicky agresivní prostředí svalnatého žaludku, kde je potrava také mechanicky drcena, je pro přenášené plže patrně nejrizikovější (Klasing 1999). Malone (1965a) v částech trávicího traktu za žaludkem už žádné nepoškozené plže nenašel. Průchod střevy a konečníkem (*lower gut*) už nebývá většinou považován za rizikový (pokud plži dokáží projít úzkým začátkem dvanáctníku, viz také kapitola 5.7.1) – propagule organismů nacházené ve střevech zastřelených kachen považovali autoři za už úspěšně prošlé trávicím traktem, a tedy schopné endodisperze (Brochet et al. 2010b).

Retence v slepých střevech může mít významný vliv na úspěšný dálkový přenos endozoochorně přenášených organismů. Proctor (1967) a Malone (1965c) ukázali, že právě zdržení v slepých střevech může až třikrát prodloužit retenční dobu propagulí vodních organismů (na základě výsledků experimentů s kulíkem *Charadrius vociferus* a kachnou divokou (*Anas platyrhynchos*)). Je otázkou, jakou roli hrají slepá

střeva v endozoochorii zprostředkované jinými druhy ptáků a co určuje, které propagule jsou ve slepých střevech zdrženy (Charalambidou & Santamaría 2002).

Za výhodu ptáků jako disperzních vektorů (zejména oproti vektorům abiotickým) bývá považována schopnost přesně propojovat podobná prostředí, mezi kterými jiné organismy a jejich propagule přenášejí. Retenční doba plže v trávicím traktu a případné aktivní vyprazdňování ptáků (Morton 1967) tedy určuje, po jaké době a na jakém místě bude plž defekován a zda pro něj toto prostředí bude vhodné. Tomuto poslednímu kroku úspěšné endozoochorie (přenos organismu do vhodného prostředí) bývá však ve studiích věnována pouze malá pozornost a je obtížné ho zkoumat experimentálně (Clausen et al. 2002; Figuerola & Green 2002).

Nyní se zaměřím na jednotlivé faktory, které mohou ovlivňovat pravděpodobnost přežití průchodu trávicím traktem. V případě plžů však pro podrobnou analýzu existuje pouze málo experimentálních studií, a proto se pokusím zhodnotit i relevantní informace z prací zabývajících se jinými organismy.

5.1 Velikost plže

Malé rozměry schránky jsou obecně považovány za dobrou dispoziční k pasivnímu šíření plžů (Vagvolgyi 1975; Cameron & Cook 1989; Hausdorf 2000; Nekola et al. 2013; Astor et al. 2014). Vagvolgyi (1975) uvádí, že pacifičtí plži jsou výrazně menší než plži žijící na kontinentech a že malé rozměry těla jsou tedy pro pasivní disperzi výhodné. Hausdorf (2000) ukazuje na negativní vztah velikosti těla a areálu pro Limacoidea *sensu lato* (jako sesterské skupiny Helicoidea, tedy včetně např. Euconulidae, Oxychillidae a Zonitidae), z čehož usuzuje, že jejich rozšíření je významně určováno právě pasivní disperzí. K podobným závěrům dochází i Nekola (2009) při porovnávání velikosti areálů drobných amerických vrkočů (*Vertigo* sp.) s většími druhy.

Nicméně při porovnávání vlastností pionýrských a nepionýrských druhů plžů na izolovaných lokalitách v severní Evropě Bengtsson & Baur (1993) nenašli signifikantní rozdíl v jejich velikostech těla. Analýzy širšího spektra pasivně se šířících organismů se rozcházejí v tom, jaký má velikost těla pasivně se šířících organismů vliv na jejich disperzní vzdálenosti (např. Jenkins et al. 2007; Hájek et al. 2011; De Bie et al. 2012). Bruun & Poschlod (2006) vysvětlují větší úspěšnost endozoochorie malých semen ve velkých býložravcích jejich větší početností a nikoli charakteristikami jako je velikost či tvar. Přestože se tedy výhodnost malé velikosti těla pro pasivní šíření zdá na první pohled evidentní (malá hmotnost výhodná pro šíření větrem, menší pravděpodobnost, že si přenášeného organismu všimne biotický vektor), vztah mezi velikostí těla a schopností pasivního šíření překvapivě možná není tak jednoznačný.

V případě plžů je jasné, že velikost těla je pro některé způsoby přirozeného pasivního šíření (zejména vzdušného) limitující. Většina suchozemských plžů je však relativně malých, průměr délky schránky pro rod je menší než 2 cm (Vagvolgyi 1975), a nevíme, do jaké míry je tedy schopnost endodisperse plžů určována právě velikostí schránky.

5.1.1 Výsledky terénních a experimentálních studií s plži

Vliv velikosti těla plže na schopnost pasivní disperze bývá většinou uvažován v souvislosti s ektozoochorním způsobem šíření (Vagvolgyi 1975). U vodních plžů vliv velikosti plže na ektozoochorii experimentálně zkoumal Boag (1986), který prokázal lepší schopnost malých plžů udržet se na peří; malí plži byli nicméně i méně odolní k vysychání. Pravděpodobně kvůli tomu, že trávili více času u hladiny experimentální nádržky, se také častěji přichytili na ptačí peří. Dundee (1967) naopak nenachází žádný vliv velikosti jantarky (*Succinea unicolor*) na pravděpodobnost, že bude nalezena na migrujících ptácích (délka jantarek přichycených na ptácích byla 1,5–9 mm).

Možnost endozoochorie v ptácích byla zatím prokázána u plžů o délce schránky 2,5 až 17 mm a zkoumána byla pro velmi podobný rozsah velikostí (viz Tab 2). Wada et al. (2012) malou velikost plže *Tornatellides boeningi* považují za důležitý předpoklad k úspěšnému endozoochornímu šíření. Tento nejmenší plž žijící na souostroví Ogasawara byl v trusu nacházen vždy neporušený, naopak schránky největších plžů (*Boninena* spp.) byly vždy poškozené. Menší druhy plžů v trusu několika ptáků žijících na souostroví byly vzhledem k větším druhům plžů obecně méně poškozeny (Kawakami et al. 2008). Zkoumaných druhů je však zatím příliš málo, než aby bylo možné jejich porovnáním vyvozovat jisté závěry. Některé studie nicméně umožňují sledování vlivu velikosti na úrovni jedinců. K této otázce mohou také přispět výsledky prací zaměřených na vlastnosti propagulí jiných, v ptácích přenášených organismů.

Van Leeuwen et al. (2012a,c) porovnávali průměrnou velikost schránek plžů podávaných ptákům s průměrnou velikostí schránek, které v daném experimentu byly nalezeny v trusu. V obou studiích byli plži, kteří úspěšně prošli trávicím traktem ptáků, průměrně menší než plži ptákům podávaní. Velikost schránky tedy měla vliv na pravděpodobnost, s jakou prošel daný jedinec trávicím traktem neporušený. Sousa (1993) si všiml, že schránky živých plžů ve vydávaných peletách vodouše (*Tringa semipalmata*) byly výrazně menší než schránky plžů mrtvých. Domnívá se, že malé schránky mohly být ochráněny tím, že se vešly do volných prostorů mezi ty větší a nebyly tak rozdrceny. Yang et al. (2013) naopak zjistili, že u mlžů, kterými se živí jespák (*Calidris canutus*), odolnost k drcení v žaludku s velikostí stoupá. Ve studii Simonové et al. (2016) nejlépe přežily také největší zkoumané druhy, dva nejmenší druhy naopak průchod trávicím traktem nikdy nepřežily.

5.1.2 Vliv velikosti na endodisperzi dalších organismů

Více studií se zaměřuje na vztah velikosti a úspěšné endozoochorie propagulí většího spektra organismů, zejména rostlin a vodních bezobratlých. Van Leeuwen et al. (2012b) na základě metaanalýzy několika desítek prací zabývajících se endozoochorií vodních organismů uvádějí, že menší propagule byly obecně méně natrávené. Malá semena ve studii Kleyheega et al. (2015) procházela trávicím traktem také lépe a semena větší než tři milimetry prošla neporušená jen výjimečně. Výhodnosti malé velikosti propagulí pro endozoochorii nasvědčují například i výsledky de Vlaminga (1968), Soonse (2008), Figueroly & Greena

(2005) a Figueroly (2010). Ve studii Kleyheega et al. (2015) však nejmenší semena téměř neprocházela, výsledky rešerše zaměřené na vodní organismy (Figuerola & Green 2002) jsou rozporuplné a práce Traveset (1998) a Brochet et al. (2009), zkoumající semena rostlin, žádnou závislost mezi velikostí a úspěšností průchodu trávicím traktem nepotvrdily. Podle Brochet et al. (2009) bylo jediným prediktorem počtu semen ve střevech jejich množství v žaludku a jícnu, zatímco velikost či tvrdost osemení neměly na pravděpodobnost výskytu semene ve střevech vliv.

Zdá se tedy, že vliv velikosti na schopnost endozoochorie není obecně jednoznačný a může být relativně obtížné ho popsat. V případě plžů by menší rozměry mohly být výhodou na vnitrodruhové úrovni, jejich vliv pro jednotlivé druhy však zatím není možné vyhodnotit. Jiné faktory budou pro schopnost přežít nejspíše mnohem důležitější.

Velikost organismů či jejich propagulí procházejících trávicím traktem může mít značný vliv na jejich retenční dobu, která přežití plže do značné míry ovlivňuje (viz kapitola 5.2).

Často bývá uváděno, že menší organismy či jejich propagule zůstávají v trávicím traktu ptáků déle (Traveset 1998; Figuerola & Green 2002; Figuerola et al. 2010; van Leeuwen et al. 2012a; Kleyheeg et al. 2015). Charalambidou & Santamaría (2002) uvádějí, že malá semena se mohou dostat do slepých střev a zůstat v nich životaschopná i velmi dlouhou dobu. Jiné práce však došly k opačným výsledkům, např. Soons et al. (2008) a Mueller & van der Valk (2002) nenašli žádnou závislost mezi velikostí semen a retenční dobou. Z výsledků některých dalších studií vyplývá, že alespoň část velkých propagulí může v těle ptáků zůstat velmi dlouho (např. de Vlaming & Proctor 1968; Proctor 1968; Kleyheeg & van Leeuwen 2015).

Porovnávané propagule se nicméně většinou neliší jen velikostí, ale i jinými charakteristikami. Van Leeuwen et al. (2012a) proto sledovali retenční dobu různě velkých plastových markerů a ukázalo se, že větší markery měly retenční dobu naopak větší a některé trávicím traktem kachen prošly až po třech dnech. Velká semena také nepravidelně vycházela z kachen prostřednictvím dávení, a to s vrcholem po 11 hodinách od krmení (Kleyheeg & van Leeuwen 2015). Ve studii van Leeuwena et al. (2012c) se velikost vyloučených schránek plžů s retenční dobou neměnila a zdá se tedy, že pro malé rozpětí velikostí (délka 4 mm ± 0,8) neměla délka schránky na retenční dobu vliv.

Výsledky dosavadních studií tedy naznačují, že se efekt velikosti není jednoznačný, liší se pro různé druhy ptáků a pravděpodobně není lineární.

5.2 Retenční doba

Retenční doba je důležitým faktorem, který ovlivňuje schopnost plžů přežít v trávicím traktu a také určuje, jak daleko mohou být plži ptákem transportováni.

Obecně delší retenční doba snižuje pravděpodobnost úspěšného průchodu trávicím traktem a zároveň zvyšuje možnou disperzní vzdálenost (Van Leeuwen et al. 2012a,c; Kleyheeg et al. 2015).

Retenční doba může být prodloužena celkovou délkou trávicího traktu, ale také delším setrváním ve svalnatém žaludku nebo ve slepých střevech, což má samozřejmě velmi různý efekt na pravděpodobnost přežití plže (Proctor et al. 1967; Figuerola & Green 2002; Charalambidou & Santamaría 2002). Studie Proctora (1968) a Kleyheega & Leeuwena (2015) také ukazují, že doba zdržení může být pro vydávaná semena rostlin mnohem delší, než je udávána pro semena vyloučená defekací. Proctor (1968) udává až 340 hodin pro semena škumpy (*Rhus glabra*) vydávaná kulíkem zrzoocasým (*Charadrius vocifererus*), přestože většina semen je z ptáků vyloučena už po 8–12 hodinách.

Retenční doba je ovlivňována mnoha faktory jak ze strany procházejících organismů či jejich propagulí, tak také ze strany vektoru. Kromě stravitelnosti, velikosti a hmotnosti procházejících organismů (či propagulí) a druhu ptáka (DeVlaming & Proctor 1968; Proctor 1968; Traveset 1998) závisí retenční doba také na jeho hmotnosti, věku, pohlaví a stupni aktivity nebo stresu (Figuerola & Green 2002). Mezi jednotlivými skupinami ptáků existují v retenční době značné rozdíly, dlouhou retenční dobou pro část semen se vyznačují například bahňáci (Proctor 1968), kteří i proto bývají poměrně často používáni ve studiích zabývajících se endozoochorií vodních organismů.

Retenční doba je do určité míry daná také morfologií trávicího traktu (Figuerola et al. 2004). Ten zejména u migrujících ptáků dosahuje značné plasticity (Piersma & Lindström 1997; McWilliams & Karasov 2001; 2014), která v experimentálních studiích věnujících se endozoochorii často nebývá zohledněna (Figuerola & Green 2002).

Studie mezi sebou navíc porovnávají většinou relativně malé množství propagulí, které se neliší jen velikostí, ale také jinými znaky (Van Leeuwen et al. 2012a). Z tohoto hlediska jsou zajímavé výsledky experimentů s použitím plastových (a tedy dokonale nestravitelných) markerů různých velikostí (Van Leeuwen et al. 2012a), i když na ně trávicí trakt ptáků může reagovat trochu odlišně než na propagule či organismy skutečné.

Ve studii van Leeuwena et al. (2012c) množství živých prošlých plžů obecně s retenční dobou klesalo. Nejprve vycházeli živí plži a potom neporušené ulity, které už živé plže neobsahovaly. To naznačuje, že možná právě delší retenční doba vedla k tomu, že většina ulit vyloučených po čtyřech hodinách od krmení byla neporušená, nicméně bez živých plžů.

5.2.1 Některé faktory ovlivňující retenční dobu plžů v ptačím trávicím traktu

Přestože má retenční doba zásadní vliv na možnosti endodisperze plžů v jednotlivých druzích ptáků, někdy bývá věnována malá pozornost faktorům, které retenční dobu ovlivňují. Zanedbání vlivu těchto faktorů může výrazně ovlivnit výsledky experimentů zabývajících se endodisperzí či zkreslit jejich interpretaci. Na zhodnocení vlivu některých faktorů zatím nicméně nemáme dostatek dat.

Velikost těla ptáků

Ve studii van Leeuwena et al. (2012c) menší velikost těla ptáka (v rámci jednoho druhu) zvyšovala množství vyloučených neporušených schránek. Autoři to považují za efekt pravděpodobně menšího žaludku a kratších střev (jejichž velikost bývá korelovaná s celkovou tělesnou velikostí, Ricklefs 1996), které vedly ke kratší retenční době propagulí. Závislost množství neporušených vyloučených propagulí na velikosti těla ptáka byla ještě výraznější pro dlouhé retenční doby, což zdůrazňuje možný význam tohoto efektu pro disperzi. Vztah mezi tělesnou hmotností a dobou průchodu potravy u několika druhů kachen zjištěný Mayhewem et al. (1993) nicméně nebyl příliš signifikantní. Karasov (1990) uvádí, že retenční doba tráveniny roste s tělesnou hmotností, nicméně variabilita na tělesné hmotnosti nezávislá je značná. V případě větších mezidruhových rozdílů má zásadní roli také obecně rychlejší metabolismus menší druhů živočichů (Hudson et al. 2013).

Druh ptáka

Většina prací věnujících se endozoochorii bezobratlých a sledujících retenční dobu se zatím soustředila na kachny nebo na bahňáky. Více údajů existuje pro retenční doby semen. Zdůrazňován bývá značný potenciál bahňáků pro dálkovou endozoochorii, v jejichž trávicím traktu byla životaschopná semena nalezena i po více než 300 hodinách (Proctor 1968). Pro srovnání, v té samé studii je maximální retenční doba pro kachnu divokou (*Anas platyrhynchos*) 28 hodin, pro holuba skalního (*Columba livia*) 24 hodin a pro špačka obecného (*Sturnus vulgaris*) 15 hodin. Podle studie Charalambidou et al. (2003b) se nicméně retenční doby mezi pěti různými druhy kachen s různou potravní ekologií nelišily a rozdíly na druhové úrovni tak nemusejí být velmi výrazné.

Velkou dobu zdržení životaschopných semen Proctor (1968) připisuje jemnějšímu mechanickému i chemickému trávení bahňáků. Obecně totiž životaschopnost menších a středních semen s retenční dobou rychle klesá. Zkoumané druhy bahňáků (*Charadrius vociferus* a *Calidris minutilla*) navíc nedávají kompaktní vláknité pelety, ale v nepravidelných intervalech vyvrhují nezpevněné částičky potravy, což také může zvyšovat životaschopnost vyloučených propagulí (Proctor 1968).

Potrava ptáků

Typ a množství přijímané potravy těsně souvisí s morfologií trávicího traktu, která do značné míry určuje retenční dobu tráveniny (Figuerola et al. 2004). Velikost žaludku, délka střev či míra jejich prokrvení se u konkrétních jedinců může výrazně měnit s typem a množstvím potravy (Kehoe et al. 1988; Starck 1999). Tyto změny nastávají někdy už v řádu dnů a je tedy důležité, jakou potravou se pták v době předcházející experimentům živí (Kehoe et al. 1988; Figuerola & Green 2002). Bylo prokázáno, že potrava konzumovaná přímo během experimentů může až několikanásobně měnit retenční dobu organismů, u nichž je schopnost endozoochorie zkoumána (Malone 1965c). Životaschopná vajíčka korýšů vyšla po nejdelší době, když byla krmená spolu s kukuřicí, naopak spolu s vodními makrofyty či korýši procházela rychle. Přidání makrofyt

v studii van Leeuwena et al. (2012c) také změnilo průběh vyloučení neporušených schránek plžů v čase, nepoškozené schránky vyšly z ptáků po kratší retenční době.

Další faktory ovlivňující retenční dobu

Studie zabývající se endozoochorií často neberou v potaz vliv fyzické aktivity ptáků, která může výrazně ovlivňovat intenzitu a průběh trávení. Protože většina experimentů probíhá s ptáky v klidu, zjištěná retenční doba může být nadhodnocená a přežívání organismů či jejich propagulí podhodnocené (Kleyheeg et al. 2015). Více se fyzické aktivitě ptáků během experimentů věnuji v kapitole 5.6.

Práce věnující se závislosti velikosti propagulí na jejich retenční době v ptácích docházejí k různým výsledkům a zhodnotit vliv velikosti organismů či jejich propagulí na rychlost průchodu trávicím traktem je tedy obtížné (viz kapitola 5.1.2). Pravděpodobně jsou velmi důležité jiné charakteristiky procházejících organismů a na zhodnocení samotného vlivu velikosti zatím nemáme dostatek informací.

5.3 Tvar schránky plže

Tvar schránky může být další charakteristikou, která ovlivňuje schopnost endozoochorie plžů. U plochých schránek lze předpokládat menší odolnost vůči tlaku, kterým je potrava ve svalnatém žaludku rozmělnována. Zároveň by schránky s větším povrchem mohly být citlivější k chemicky agresivnímu prostředí trávicího traktu. Podlouhlá schránka většiny plžů čeledi závornatkovitých (Clausillidae) připomíná tvarem čípek, což by také mohlo usnadňovat jejich průchod ptačím trávicím traktem.

Zatím byla schopnost přežít průchod trávicím traktem prokázána u plžů s kónickou (Anders et al. 2009; van Leeuwen et al. 2012c; Wada et al. 2012), podlouhlou i plochou (Simonová et al. 2016) schránkou. Také mezi plži, jejichž schopnost úspěšného průchodu v experimentech potvrzena nebyla, byly druhy s plochou i kónickou schránkou (Malone 1965a; van Leeuwen et al. 2012c; Simonová et al. 2016), plži s podlouhlou schránkou byli testováni pouze v jedné studii. K posouzení vlivu tvaru schránky na pravděpodobnost přežití je tedy nutné testovat více druhů plžů různých tvarů.

I v případě ostatních organismů není role tvaru pro úspěšný průchod trávicím traktem jasná. Traveset (1998) považuje rozdíly ve tvaru za jedno z možných vysvětlení vysoké vnitrodruhové variability v přežívání semen rostlin. Pollux et al. (2005; 2006) porovnávali schopnost endozoochorie dvou druhů semen vodních rostlin (Pollux et al. 2005 v kachně a Pollux et al. 2006 v kaprovi) a zjištěné značné rozdíly přisuzovali právě morfologii semen. Ze studií založených na porovnání pouze dvou druhů však těžko můžeme vyvozovat nějaké závěry o obecném významu některé jejich charakteristiky (Garland & Adolph 1994).

Pro větší množství druhů rostlin nebyl nalezen žádný vliv tvaru semen na jejich schopnost úspěšného průchodu trávicím traktem dobytka (Bruun & Poschlod 2006; D'hondt & Hoffmann 2011). D'hondt & Hoffmann (2011) se domnívají, že význam tzv. jednoduchých znaků semen (hmotnost, délka a tvar) je

překryt jinými, strukturálními znaky, například schopností osemení zabránit průchodu vody. Podobně i u plžů může být vliv tvaru schránky v mnoha případech překryt její mechanickou i chemickou odolností a schopností plže ochránit své tělo před agresivním prostředím zažívacího traktu ptáků. Důležitější pravděpodobně také je celková kombinace různých znaků spíše než jejich jednotlivé hodnoty.

5.4 Aperturální struktury a víčko plžů

Mnoho druhů plžů zmenšuje prostor ústí schránky či jej přímo uzavírá různými tzv. aperturálními strukturami (od *aperture*, ústí). Mezi ně u mnoha druhů suchozemských plžů patří různé zuby a výběžky ústí, u předožábřých plžů ústí navíc kryje víčko (*operculum*) a u zástupců čeledi závornatkovitých (*Clausiliidae*) uzavírá poslední závit závorka (*clausilium*). Ochranný efekt těchto struktur může být ještě doprovázen produkcí slizu či tvorbou blanité vrstvy epifragmy (Wada et al. 2012).

Během experimentů zabývajících se endozoochorií plžů byly zatím testovány druhy s výše uvedenými strukturami i bez nich. U dvou druhů plžů byla prokázána schopnost projít trávicím traktem, přestože nemají víčko, zuby ani závorku (Wada et al. 2012, Simonová et al. 2016), u jednoho z těchto druhů (*Tornatellides boenigi*) byla úspěšnost průchodu navíc velmi vysoká (průměrně 15 %). U zástupců závornatkovitých byla pozorována vysoká úspěšnost přežití jedinců v nepoškozených schránkách (Simonová et al. 2016), což by mohlo ukazovat na schopnost efektivně bránit (pravděpodobně závorkou a slizem) průniku trávicích šťáv a enzymů k tělu plže v případě, že schránka jinak není poškozená.

Aperturální struktury bývají obvykle považovány za adaptace poskytující ochranu před predátory a omezující ztráty vody (Solem 1972; Goodfriend 1986; Sulikowska-Drozd et al. 2014). Jejich účinnost v ochraně před predátory byla v konkrétních případech skutečně prokázána (např. Schilthuizen et al. 2006; Wada & Chiba 2013; Liew & Schilthuizen 2014). Formace těchto struktur je však energeticky náročná a může například omezovat viviparní reprodukci. Ochrana těla plže v agresivním prostředí trávicího traktu by mohla být další výhodou složitých morfologických struktur v oblasti ústí, které jsou pravděpodobně odpovědí na celkovou kombinaci různých selekčních tlaků ze strany prostředí i biologie jednotlivých druhů plžů (Schilthuizen & Chiba 2013; Sulikowska-Drozd et al. 2014).

5.5 Mechanická, chemická a teplotní odolnost plže

Klíčovou roli pro přežití plžů hraje jejich celková odolnost, která je do určité míry daná výše zmiňovanou velikostí či tvarem schránky a mechanismy, kterými plž dokáže ochránit měkké tkáně exponované v ústí (aperturální struktury, epifragma, sliz). Důležitou roli však hraje i celková odolnost schránky daná tloušťkou její stěny a také vzájemným poměrem ostrakálních a periostrakálních vrstev. Tyto charakteristiky však zatím nebyly u zkoumaných druhů plžů zjišťovány.

Pro plže také může být riziková vysoká teplota ptačího těla. Nicméně mnoho druhů plžů exponovaných stanovišť a horkých oblastí snáší relativně vysoké teploty přirozeně, a to i teploty výrazně

vyšší, než je teplota ptačího těla (Prinzinger et al. 1991; Dittbrenner et al. 2009). S odolností k vysoké teplotě souvisí i adaptace bránící přílišné ztrátě vody a schopnost vystačit s malým množstvím kyslíku (Košťál et al. 2013), které mohou být také výhodné pro schopnost plžů přežít v trávicím traktu ptáků.

5.6 Aktivita ptáků

Je známo, že fyzická aktivita u obratlovců významně ovlivňuje průběh a intenzitu jejich trávení. Ptáci jsou však v průběhu většiny experimentů zabývajících se endodisperzí v klidu, přestože jsou v těchto experimentech zkoumány procesy, ke kterým by pro efektivní dálkovou disperzi mělo docházet během letu (Van Leeuwen et al. 2012a; Kleyheeg et al. 2015).

Tři ze čtyř studií zaměřených na endodisperzi plžů se stupněm aktivity ptáka nijak nepracují. Wada et al. (2012) ani Simonová et al. (2016) nezmiňují parametry klecí či voliér, ve kterých pokusy probíhaly. Fotografie klece připojená ke článku Wada et al. (2012) ukazuje, že experimenty probíhaly patrně v malých klecích, nicméně konkrétní chování ptáků a míra jejich pohybu není uvedena. Experimenty Simonové et al. (2016) probíhaly ve voliérách záchranných stanic, které jsou většinou určené na dlouhodobý až trvalý pobyt ptáků a jsou proto relativně velké. Míra pohybové aktivity však zase závisí především na chování ptáků v průběhu experimentů, a to ve studii nebylo popsáno. Kachny v studii van Leeuwena et al. (2012c) byly v průběhu experimentů v klecích o rozměrech 54×46×48 cm, kde byla tedy případná pohybová aktivita ptáků dosti omezená.

Naopak přímo vlivu pohybové aktivity na průchod plžů či semen rostlin se věnovaly studie van Leeuwena et al. (2012a) a Kleyheega et al. (2015). Experimenty byly prováděny s kachnami odpočívajícími na souši, sedícími na stojaté vodě a plovoucími různými rychlostmi v proudící vodě. Kachny byly krmeny plastovými markery a živými plži (*Hydrobia ulvae*, Leeuwen et al. 2012a) nebo semeny několika druhů mokřadních rostlin (Kleyheeg et al. 2015).

Množství vyloučených plžů, semen a plastových markerů se při aktivitě ptáků zvýšilo. Nicméně s rostoucí aktivitou ptáků se množství vyloučených jednotek měnilo nekonzistentně. Kleyheeg et al. (2015) to vysvětlují kombinací vlivu termoregulace a svalové aktivity na celkovou intenzitu metabolismu. Pouhý pobyt kachny ve vodě může zvýšit její intenzitu metabolismu o 25–30 % (Prange & Schmidt-Nielsen 1970). Pokud se kachna aktivně pohybuje, nárůst tepla daný samotným pohybem může tedy energii potřebnou pro termoregulaci snížit. Proto byl nárůst intenzity metabolismu plavajících ptáků ve srovnání s ptáky pouze odpočívajícími na vodě nižší, než bychom mohli předpokládat ze samotného součtu výdajů pro svalový pohyb a termoregulaci.

Rychlost průchodu semen trávicím traktem se obecně s aktivitou jedinců mírně zvyšovala v obou studiích, což nasvědčuje tomu, že k přenosu semen dochází spíše na kratší vzdálenosti, než bylo odhadováno podle delší retenční doby semen u jedinců v klidu. Retenční doba plastových markerů byla nicméně

pro všechny stupně aktivity kachen delší než 24 hodin (van Leeuwen et al. 2012a), z čehož vyplývá, že některé nestrávené organismy či jejich propagule mohou v trávicím traktu i při vyšší aktivitě ptáků zůstat dlouhou dobu.

Efekt fyzické aktivity na trávicí procesy bývá připisován přemístění krve od zažívacích orgánů ke svalům potřebným pro pohyb (Oetlé 1991; Ter Steege & Kolkman 2012). Závěry studií van Leeuwena et al. (2012a) a Kleyheega et al. (2015) se nicméně shodují na tom, že intenzita metabolismu kachen (a nejen stupeň jejich aktivity) je primárním faktorem ovlivňujícím průchod propagulí trávicím traktem a jejich dobu zdržení. Retenční dobu také ovlivňuje přímo aktuální intenzita metabolismu, která se u van Leeuwena et al. (2012) lišila v první a druhé části experimentu. Odhadovaná intenzita metabolismu v průběhu letu je skoro třikrát vyšší než při plavání nejvyšší udržitelnou rychlostí (Prange & Schmidt-Nielsen 1970). Nelze přímo převést výsledky z experimentů s plavajícími ptáky na situaci v průběhu letu, je ale možné, že priorita letových svalů při zásobování kyslíkem může vést ke značně prodloužené retenční době pozřených organismů či jejich propagulí (McGaw 2007; Kleyheeg et al. 2015).

Je samozřejmě otázkou, nakolik má smysl snažit se, aby míra pohybové aktivity ptáků byla během experimentů o něco vyšší, než je u ptáků v klidu, když je i tak jen těžko porovnatelná s aktivitou, kterou pták vynakládá během letu. Podle studie Prange & Schmidt-Nielsena (1970) je metabolická aktivita u kachen při letu asi třikrát vyšší než u ptáků plavajících největší dlouhodobě udržitelnou rychlostí a je možné, že intenzita trávení se s aktivitou nemění lineárně. Velmi zajímavé by byly tedy výsledky pokusů s ptáky, kteří by po nakrmení propagulemi opravdu létali.

5.7 Dávení potravy ptáky

Dávení (zvracení) částí potravy je známé u mnoha ptáků. Může být součástí krmení mlád'at, způsobem, jak se zbavit nestravitelných zbytků potravy nebo strategií zvyšující efektivitu jejího příjmu. Dávení může být také vyvoláno požitím velkého množství potravy najednou (Malone 1966; Stewart 1967).

Vydávení potravy ptáky může být velmi výhodné i pro vyloučené organismy či jejich propagule, pokud průchod částí trávicího traktu a vyzvracení přežijí. Dávení je už dlouho známé jako jeden z mechanismů endodisperze semen (Levey 1987). Na rozdíl od vyloučení propagulí defekací, v tomto případě propagule nemusí projít celým trávicím traktem, a vliv trávicích procesů proto může mít menší vliv na jejich životaschopnost.

Zajímavý je časový průběh frekvence dávení během experimentů Kleyheega & van Leeuwena (2015). Nejvíce případů dávení bylo zaznamenáno v prvních třech hodinách po krmení (35 % případů) a potom po deseti hodinách od krmení (30 % případů). Během prvního dávení byly často vyloučeny celé pelety s nepoškozenými semeny či částí pelet, což naznačuje, že potrava byla vyloučena spíše z volete než ze žaludku.

Semena vyloučená po deseti až dvanácti hodinách po krmení měla poškozené až úplně chybějící osemení (příp. oplodí), což ukazuje spíše na vyloučení ze svalnatého žaludku. Vysvětlením by mohl být příliš úzký průměr začátku dvanáctníku (při roztžení maximálně 23 mm, E. Kleyheeg v Kleyheeg & van Leeuwen 2015, nepubl.) – když semena neprojdou dvanáctníkem a jsou příliš tvrdá na to, aby byla svalnatým žaludkem rozdrčena, musí být vydána.

Ptáci vydávaná semena někdy opět pozřou (Proctor 1968), což ještě zvyšuje jejich disperzní potenciál. K dávení je potřeba zvláštních pohybů (*suffocate movement*), ke kterým dochází také během dušení, a tyto pohyby pravděpodobně nemohou být vykonávány za letu (Breitbach et al. 2012). Lze tedy předpokládat, že dávení probíhá až po přistání, a tak může dopravovat pozřené propagule na vhodné habitaty s daleko větší přesností, než když jsou vyloučeny defekací.

Někteří ptáci svůj žaludek před migrací vyprazdňují (Morton 1967; Fransson 1998; Santamaría & Klaassen 2002; Figuerola & Green 2005), nicméně pravděpodobně k tomu nedochází u všech druhů a také nejsou úplně vyprázdněny všechny části trávicího traktu (Clench & Mathias 1992; Clausen et al. 2002). Výsledky studie sledující efekt období hladovění před migrací u čírky úzkozobé (*Marmaronetta angustirostris*) dokonce ukazují, že hladovění zvýšilo množství semen s nejdelší retenční dobou (Figuerola & Green 2005). To může souviset s prodloužením retenční doby u hladových ptáků, které pravděpodobně umožňuje důkladnější strávení potravy (Clench & Mathias 1992).

6 Závěr

Pasivní disperze plžů prostřednictvím ptáků je zatím málo prozkoumanou oblastí ekologie těchto bezobratlých, kteří jsou často vnímáni jako symbol pomalosti. Naše poznání o tom, jak se plži s ptáky mohou šířit, se většinou zakládá jen na ojedinelých anekdotických zprávách, především nálezech malého počtu plžů přichycených na ptačím těle. O endodisperzi plžů, tedy jejich přenosu uvnitř trávicího traktu, toho víme ještě mnohem méně. Většina studií se zatím soustředila na vodní plže a teprve nedávno byla schopnost přežít průchod ptačím trávicím traktem prokázána i pro suchozemské plicnaté plže.

Metodiky dosavadních studií nejsou jednotné a často také chybí podstatné informace o průběhu experimentů. Zkoumání byli plži různé morfologie a ekologie, což omezuje možnosti vzájemného porovnání jednotlivých studií. Důkazy o úspěšné pasivní disperzi takto rozličných druhů v různých částech světa nicméně také naznačují možný velký rozsah tohoto způsobu šíření.

Dosavadní experimenty byly prováděny především s malými druhy plžů. Středně velké druhy byly zkoumány v jediné studii a o potenciální endodisperzi velkých plžů nevíme zatím nic. Celkově velmi nízký počet zkoumaných druhů neumožňuje zhodnotit celkové rozšíření tohoto fenoménu, ani nedovoluje posouzení významu jednotlivých morfologických charakteristik schránky pro přežití plže.

Jen málo studií se zatím věnovalo retenční době plžů v ptácích a pro kvantifikaci disperzní vzdálenosti tedy zatím není dostatek dat. Domnívám se však, že dokud máme jen minimum informací o tom, které druhy plžů mohou průchod trávicím traktem ptáků přežít, je potřebnější zabývat se nejprve testováním samotné schopnosti endodisperze pro širší spektrum druhů plžů i ptáků. Zjišťování retenční doby je metodicky velmi problematické a je ze strany ptáků ovlivněno často těžko kontrolovatelnými behaviorálními faktory. Pro endodisperzi mohou být také významné především koncové části retenční křivky, které jsou obtížně zjištělné.

Je vhodné nezanedbávat vliv aktivity a typu potravy ptáků na průběh trávení, a tedy i výsledky pokusů. Z metodického hlediska může být také přínosné využít zkušeností ze studií věnovaných endozoochorii jiných organismů. Zajímavé srovnání může poskytnout pozorovaný vliv velikosti, tvaru a dalších charakteristik zkoumaných organismů na úspěšnost potenciální endodisperze. Také poznatky o retenční době jsou pravděpodobně dobře převeditelné mezi studii zabývajícími se endodisperzí semen a plžů.

Tématu endodisperze suchozemských plžů bych se chtěla věnovat i ve své diplomové práci, v rámci které se chci soustředit na experimentální ověřování možnosti endodisperze pro širší spektrum druhů plžů i ptáků.

7 Citovaná literatura

Sekundárně citované práce jsou označeny *.

- Águas, M., Banha, F., Marques, M. & Anastácio, P. M. (2014) Can recently-hatched crayfish cling to moving ducks and be transported during flight? *Limnologica*. 48:65-70.
- Allen, J. A. (2004) Avian and mammalian predators of terrestrial gastropods. In: Barker, G.M. (ed.): Natural enemies of terrestrial mollusks. CABI Publishing, UK. 1-36.
- Anastácio, P. M., Ferreira, M. P., Banha, F., Capinha, C. & Rabaça, J. E. (2014) Waterbird-mediated passive dispersal is a viable process for crayfish (*Procambarus clarkii*). *Aquatic Ecology*. 48(1):1-10.
- Anders, N., Churchyard, T. & Hiddink, J. (2009) Predation of the shelduck *Tadorna tadorna* on the mud snail *Hydrobia ulvae*. *Aquatic ecology*. 43(4):1193-1199.
- Angel, A. & Cooper, J. (2006) A review of the impacts of introduced rodents on the islands of Tristan da Cunha and Gough: research report. Royal Society for the Protection of Birds, Bedfordshire, UK.
- *Ant, H. (1963) Faunistische, ökologische und tiergeographische Untersuchungen zur Verbreitung der Landschnecken in Nordwestdeutschland. *Abhandlungen Landesmuseum für Naturkunde Münster*. 25:(5-125).
- Astor, T., Strengbom, J., Berg, M. P., Lenoir, L., Marteinsdóttir, B. & Bengtsson, J. (2014) Underdispersion and overdispersion of traits in terrestrial snail communities on islands. *Ecology and Evolution*. 4(11):2090-2102.
- Aubry, S., Labaune, C., Magnin, F., Roche, P. & Kiss, L. (2006) Active and passive dispersal of an invading land snail in Mediterranean France. *Journal of Animal Ecology*. 75(3):802-813.
- Baker, H. B. (1958) Land snail dispersal. *Nautilus*. 71(4):141-148.
- Banha, F. & Anastácio, P. M. (2012) Waterbird-mediated passive dispersal of river shrimp *Athyaeephyra desmaresti*. *Hydrobiologia*. 694(1):197-204.
- Bell, R. C., Drewes, R. C., Channing, A., Gvoždík, V., Kielgast, J., Lötters, S., Stuart, B. L. & Zamudio, K. R. (2015) Overseas dispersal of *Hyperolius* reed frogs from Central Africa to the oceanic islands of São Tomé and Príncipe. *Journal of Biogeography*. 42(1):65-75.
- Bengtsson, J. & Baur, B. (1993) Do pioneers have r-selected traits? Life history patterns among colonizing terrestrial gastropods. *Oecologia*. 94(1):17-22.
- Bergey, E. A., Figueroa, L. L., Mather, C. M., Martin, R. J., Ray, E. J., Kurien, J. T., Westrop, D. R. & Suriyawong, P. (2014) Trading in snails: plant nurseries as transport hubs for non-native species. *Biological invasions*. 16(7):1441-1451.
- Biggs, H. (1968) *Succinea putris* (L.) in a pigeon's crop. *Conchologist Newsletter*. 24:36.
- Boag, D. A. (1986) Dispersal in pond snails: potential role of waterfowl. *Canadian Journal of Zoology*. 64(4):904-909.
- Bondesen, P. & Kaiser, E. W. (1949) *Hydrobia (Potamopyrgus) jenkinsi* Smith in Denmark illustrated by its ecology. *Oikos*. 1(2):252-281.
- *Brandes, J. (1951) Verschleppung von Landschnecken durch einen Singvögel. *Arch. Moll.* 8:85.
- Breitbach, N., Böhning-Gaese, K., Laube, I. & Schleuning, M. (2012) Short seed-dispersal distances and low seedling recruitment in farmland populations of bird-dispersed cherry trees. *Journal of Ecology*. 100(6):1349-1358.

- Brochet, A., Guillemain, M., Fritz, H., Gauthier-Clerc, M. & Green, A. J. (2009) The role of migratory ducks in the long-distance dispersal of native plants and the spread of exotic plants in Europe. *Ecography*. 32(6):919-928.
- Brochet, A., Gauthier-Clerc, M., Guillemain, M., Fritz, H., Waterkeyn, A., Baltanas, A. & Green, A. (2010a) Field evidence of dispersal of branchiopods, ostracods and bryozoans by teal (*Anas crecca*) in the Camargue (southern France). *Hydrobiologia*. 637(1):255-261.
- Brochet, A., Guillemain, M., Fritz, H., Gauthier-Clerc, M. & Green, A. (2010b) Plant dispersal by teal (*Anas crecca*) in the Camargue: duck guts are more important than their feet. *Freshwater Biology*. 55(6):1262-1273.
- Bruun, H. H. & Poschlod, P. (2006) Why are small seeds dispersed through animal guts: large numbers or seed size per se? *Oikos*. 113(3):402-411.
- Cadée, G. (1988) Levende wadslakjes in bergeend faeces. *Correspondentieblad van de Nederlandse Malacologische Vereniging*. 243(4):443-444.
- Cadée, G. C. (2011) *Hydrobia* as "Jonah in the whale": shell repair after passing through the digestive tract of shelducks alive. *Palaios*. 26(3-4):245-249.
- Cameron, R. A. D. & Cook, L. M. (1989) Shell size and shape in Madeiran land snails: do niches remain unfilled? *Biological Journal of the Linnean Society*. 36(1-2):79-96.
- Clausen, P., Nolet, B. A., Fox, A. & Klaassen, M. (2002) Long-distance endozoochorous dispersal of submerged macrophyte seeds by migratory waterbirds in northern Europe – a critical review of possibilities and limitations. *Acta oecologica*. 23(3):191-203.
- Clench, M. H. & Mathias, J. R. (1992) Intestinal transit: how can it be delayed long enough for birds to act as long-distance dispersal agents? *The Auk*. 109(4):933-936.
- Cockerell, T. D. A. (1922) The dispersal of snails by birds. *Nature*. 108(2720):496-497.
- Costa, J. M., Ramos, J. A., da Silva, L. P., Timoteo, S., Araújo, P. M., Felgueiras, M. S., Rosa, A., Matos, C., Encarnação, P., Tenreiro, P. Q. & Heleno, R. H. (2014) Endozoochory largely outweighs epizoochory in migrating passerines. *Journal of Avian Biology*. 45(1):59-64.
- Cotton, B. C. (1960) Mollusca eaten by birds. *South Australian Ornithologist*. 23: 44-47.
- Coughlan, N. E., Kelly, T. C., Davenport, J. & Jansen, M. A. K. (2017) Up, up and away: bird-mediated ectozoochorous dispersal between aquatic environments. *Freshwater Biology*. 62(4):631–648.
- Cramp, S. P., C.M. (1993) Handbook of the birds of Europe, the Middle East and North Africa: the birds of the Western Palearctic Vol. 7: Old World Flycatchers to Shrikes. Oxford University Press, Oxford.
- Čihák, K. & Hromádka, M. Plži jako zavazadla skřivana. *Živa* (2):77.
- D'hondt, B. & Hoffmann, M. (2011) A reassessment of the role of simple seed traits in mortality following herbivore ingestion. *Plant Biology*. 13:118-124.
- Darwin, C. (1859) On the origin of species by means of natural selection, or the preservation of favoured races in the struggle for life. John Murray, London.
- De Bie, T., De Meester, L., Brendonck, L., Martens, K., Goddeeris, B., Ercken, D., Hampel, H., Denys, L., Vanhecke, L., Van der Gucht, K., Van Wichelen, J., Vyverman, W. & Declerck, S. A. J. (2012) Body size and dispersal mode as key traits determining metacommunity structure of aquatic organisms. *Ecology Letters*. 15(7):740-747.
- De Queiroz, A. (2005) The resurrection of oceanic dispersal in historical biogeography. *Trends in ecology & evolution*. 20(2):68-73.
- De Vlaming, V. & Proctor, V. W. (1968) Dispersal of aquatic organisms: viability of seeds recovered from the droppings of captive killdeer and mallard ducks. *American Journal of Botany*. 55(1):20-26.

- Dittbrenner, N., Lazzara, R., Köhler, H.-R., Mazzia, C., Capowiez, Y. & Triebkorn, R. (2009) Heat tolerance in Mediterranean land snails: histopathology after exposure to different temperature regimes. *Journal of Molluscan Studies*. 75(1):9-18.
- Dörge, N., Walther, C., Beinlich, B. & Plachter, H. (1999) The significance of passive transport for dispersal in terrestrial snails (Gastropoda, Pulmonata). *Zeitschrift für Ökologie und Naturschutz*. 8(1-2):1-10.
- Douris, V., Robert, A. D. C., Rodakis, G. C. & Lecanidou, R. (1998) Mitochondrial phylogeography of the land snail *Albinaria* in Crete: long-term geological and short-term vicariance effects. *Evolution*. 52(1):116-125.
- Douris, V., Giokas, S., Thomaz, D., Lecanidou, R. & Rodakis, G. C. (2007) Inference of evolutionary patterns of the land snail *Albinaria* in the Aegean archipelago: is vicariance enough? *Molecular Phylogenetics and Evolution*. 44(3):1224-1236.
- Dundee, S. D., Philips, P. H. & Newsom, J. D. (1967) Snails on migratory birds. *Nautilus*. 80(3):81-91.
- Evans, W. (1915) *Vitrina pellucida* adhering to the feathers of a bird, and other records of land shells from the Butt of Lewis. *The Scottish Naturalist*. 47:336.
- Figuerola, J. & Green, A. J. (2002) Dispersal of aquatic organisms by waterbirds: a review of past research and priorities for future studies. *Freshwater Biology*. 47(3):483-494.
- Figuerola, J., Green, A. J., Black, K. & Okamura, B. (2004) Influence of gut morphology on passive transport of freshwater bryozoans by waterfowl in Doñana (southwestern Spain). *Canadian Journal of Zoology*. 82(6):835-840.
- Figuerola, J. & Green, A. J. (2005) Effects of premigratory fasting on the potential for long distance dispersal of seeds by waterfowl: an experiment with marbled teal. *Revue d'Ecologie (La Terre et la Vie)*. 60(3):283-287.
- Figuerola, J., Charalambidou, I., Santamaria, L. & Green, A. J. (2010) Internal dispersal of seeds by waterfowl: effect of seed size on gut passage time and germination patterns. *Naturwissenschaften*. 97(6):555-565.
- Fischer, S. F., Poschlod, P. & Beinlich, B. (1996) Experimental studies on the dispersal of plants and animals on sheep in calcareous grasslands. *Journal of Applied Ecology*. 33(5):1206-1222.
- Fransson, T. (1998) Patterns of migratory fuelling in whitethroats *Sylvia communis* in relation to departure. *Journal of Avian Biology*. 569-573.
- Frisch, D., Green, A. J. & Figuerola, J. (2007) High dispersal capacity of a broad spectrum of aquatic invertebrates via waterbirds. *Aquatic Sciences*. 69(4):568-574.
- Garland, T. J. & Adolph, S. C. (1994) Why not to do two-species comparative studies: limitations on inferring adaptation. *Physiological Zoology*. 67(4):797-828.
- Gittenberger, E., Groenenberg, D. S. J., Kokshoorn, B. & Preece, R. C. (2006) Molecular trails from hitch-hiking snails. *Nature*. 439(7075):409.
- Goodfriend, G. A. (1986) Variation in land-snail shell form and size and its causes: a review. *Systematic Zoology*. 35(2):204-223.
- Graveland, J., van der Wal, R., van Balen, J. H. & van Noordwijk, A. J. (1994) Poor reproduction in forest passerines from decline of snail abundance on acidified soils. *Nature*. 368(6470):446-448.
- Graveland, J. (1996) Avian eggshell formation in calcium-rich and calcium-poor habitats: importance of snail shells and anthropogenic calcium sources. *Canadian Journal of Zoology*. 74(6):1035-1044.
- Green, A. J. & Sánchez, M. I. (2006) Passive internal dispersal of insect larvae by migratory birds. *Biology Letters*. 2(1):55-57.

- Green, A. J., Frisch, D., Michot, T. C., Allain, L. K. & Barrow, W. C. (2013) Endozoochory of seeds and invertebrates by migratory waterbirds in Oklahoma, USA. *Limnetica*. 32(1):39-46.
- Gudger, E. W. (1929) More rains of fishes. *Annals and Magazine of Natural History*. 3(13):1-26.
- Hájek, M., Roleček, J., Cottenie, K., Kintrová, K., Horsák, M., Poulíčková, A., Hájková, P., Fránková, M. & Dítě, D. (2011) Environmental and spatial controls of biotic assemblages in a discrete semi-terrestrial habitat: comparison of organisms with different dispersal abilities sampled in the same plots. *Journal of Biogeography*. 38(9):1683-1693.
- Hausdorf, B. (2000) Biogeography of the Limacoidea sensu lato (Gastropoda: Stylommatophora): vicariance events and long-distance dispersal. *Journal of Biogeography*. 27(2):379-390.
- Hedenström, A. (2010) Extreme endurance migration: what is the limit to non-stop flight? *PLOS Biology*. 8(5):e1000362.
- Holzappel, E. & Gressitt, J (1965) Airplane trapping of organisms and particles. In: *Athmospheric Biology Conference*, 14.–15. 4. 1963, University of Minnesota, Minneapolis, Minnesota. Sukalo, L.H. (ed.): Proceedings of the Athmospheric Biology Conference, 156-168.
- Horsák, M., Juříčková, L. & Picka, J. (2013) Měkkýši České a Slovenské republiky. Molluscs of the Czech and Slovak Republics. Kabourek, Zlín.
- Hudson, L. N., Isaac, N. J. B. & Reuman, D. C. (2013) The relationship between body mass and field metabolic rate among individual birds and mammals. *Journal of Animal Ecology*. 82(5):1009-1020.
- Huey, L. M. (1936) *Succinea* carried by bird. *Nautilus*. 50:31.
- Charalambidou, I. & Santamaría, L. (2002) Waterbirds as endozoochorous dispersers of aquatic organisms: a review of experimental evidence. *Acta Oecologica*. 23(3):165-176.
- Charalambidou, I., Ketelaars, H. A. M. & Santamaria, L. (2003a) Endozoochory by ducks: influence of developmental stage of *Bythotrephes* diapause eggs on dispersal probability. *Diversity and Distributions*. 9(5):367-374.
- Charalambidou, I., Santamaria, L. & Langevoord, O. (2003b) Effect of ingestion by five avian dispersers on the retention time, retrieval and germination of *Ruppia maritima* seeds. *Functional Ecology*. 17(6):747-753.
- Charalambidou, I. & Santamaria, L. (2005) Field evidence for the potential of waterbirds as dispersers of aquatic organisms. *Wetlands*. 25(2):252-258.
- Jenkins, D. G., Brescacin, C. R., Duxbury, C. V., Elliott, J. A., Evans, J. A., Grablow, K. R., Hillegass, M., Lyon, B. N., Metzger, G. A. & Olandese, M. L. (2007) Does size matter for dispersal distance? *Global Ecology and Biogeography*. 16(4):415-425.
- Juříčková, L. & Kučera, T. (2005) Ruins of medieval castles as refuges for endangered species of molluscs. *Journal of Molluscan Studies*. 71:233-246.
- Juříčková, L. & Kapounek, F. (2009) *Helix (Cornu) aspersa* (OF Müller, 1774) (Gastropoda: Helicidae) in the Czech Republic. *Malacologica Bohemoslovaca*. 8(53-55).
- Karasov, W. H. (1990) Digestion in birds: chemical and physiological determinants and ecological implications. *Studies in avian biology*. 13(39):1-4.
- Kawakami, K., Wada, S. & Chiba, S. (2008) Possible dispersal of land snails by birds. *Ornithological Science*. 7(2): 167-171.
- Kehoe, F. P., Ankney, C. D. & Alisauskas, R. T. (1988) Effects of dietary fiber and diet diversity on digestive organs of captive mallards (*Anas platyrhynchos*). *Canadian Journal of Zoology*. 66(7):1597-1602.
- Kew, H. W. (1893) The dispersal of shells: an inquiry into the means of dispersal possessed by fresh-water and land Mollusca. *International Scientific Series*, Vol. 75. K. Paul, Trench, Trübner & Company, Limited, London.

- Kirchner, C., Kratzner, R. & Welter-Schultes, F. W. (1997) Flying snails – how far can *Truncatellina* (Pulmonata: Vertiginidae) be blown over the sea? *Journal of Molluscan Studies*. 63:479-487.
- Klasing, K. C. (1999) Avian gastrointestinal anatomy and physiology. *Seminars in Avian and Exotic Pet Medicine*. 8(2):42-50.
- Kleyheeg, E. & van Leeuwen, C. H. A. (2015) Regurgitation by waterfowl: an overlooked mechanism for long-distance dispersal of wetland plant seeds. *Aquatic Botany*. 127:1-5.
- Kleyheeg, E., van Leeuwen, C. H. A., Morison, M. A., Nolet, B. A. & Soons, M. B. (2015) Bird-mediated seed dispersal: reduced digestive efficiency in active birds modulates the dispersal capacity of plant seeds. *Oikos*. 124(7):899-907.
- Koštál, V., Rozsypal, J., Pech, P., Zahradníčková, H. & Šimek, P. (2013) Physiological and biochemical responses to cold and drought in the rock-dwelling pulmonate snail, *Chondrina avenacea*. *Journal of Comparative Physiology B*. 183(6):749-761.
- Kramarenko, S. S. (2014) Active and passive dispersal of terrestrial mollusks: a review. *Ruthenica*. 24(1):1-14. [In Russian]
- Laux, J. J. & Kölsch, G. (2014) Potential for passive internal dispersal: eggs of an aquatic leaf beetle survive passage through the digestive system of mallards. *Ecological Entomology*. 39(3):391-394.
- *Leege, O. (1914) Die Land- und Süßwassermollusken der Ostfriesischen Inseln. *Festschr. Naturf. Ges. Emden*. 115-148.
- Levey, D. J. (1987) Seed size and fruit-handling techniques of avian frugivores. *The American Naturalist*. 129(4):471-485.
- Liew, T.-S. & Schilthuisen, M. (2014) Association between shell morphology of micro-land snails (genus *Plectostoma*) and their predator's predatory behaviour. *PeerJ*. 2(e329).
- Literák, I., Literáková, Z., Horsák, M., Hromádka, M. (2012) S ptáky se mohou stěhovat i plži – pěníce hnědokřídlá a skleněnka průsvitná. *Živa*. 5/2012(245).
- Ložek, V. (1964) Quartärmollusken der Tschechoslowakei. *Rozpravy Ústředního Ústavu Geologického, Praha*.
- Ložek, V. (1976) Klimaabhängige Zyklen der Sedimentation und Bodenbildung während des Quartärs im Lichte malakozoologischer Untersuchungen. *Rozpravy Československé akademie věd* 86(8). Academia, Praha.
- Lyell, C. (1832) Principles of geology: being an attempt to explain the former changes of the Earth's surface, by reference to causes now in operation. J. Murray, London.
- Maciorowski, G., Urbanska, M. & Gierszal, H. (2012) An example of passive dispersal of land snails by birds – short note. *Folia Malacologica*. 20(2):139.
- Maguire, B. (1963) The passive dispersal of small aquatic organisms and their colonization of isolated bodies of water. *Ecological Monographs*. 33(2):161-185.
- Malone, C. (1965a) Dispersal of aquatic gastropods via the intestinal tract of water birds. *Nautilus*. 78(4):135-139.
- Malone, C. R. (1965b) Killdeer (*Charadrius vociferus* Linnaeus) as a means of dispersal for aquatic gastropods. *Ecology*. 46(4):551-552.
- Malone, C. R. (1965c) Dispersal of plankton: rate of food passage in mallard ducks. *The Journal of Wildlife Management*. 29(3):529-533.
- Malone, C. R. (1966) Regurgitation of food by mallard ducks. *The Wilson Bulletin*. 78(2):227-228.
- Mänd, R., Tilgar, V. & Leivits, A. (2000) Calcium, snails, and birds: a case study. *Web Ecology*. 1(1):63-69.
- Mayhew, P. W. & Houston, D. C. (1993) Food throughput time in European wigeon *Anas penelope* and other grazing waterfowl. *Wildfowl*. 44(44):174-177.

- McAtee, W. (1914) Birds transporting food supplies. *The Auk*. 31(3):404-405.
- McGaw, I. J. (2007) The interactive effects of exercise and feeding on oxygen uptake, activity levels, and gastric processing in the graceful crab *Cancer gracilis*. *Physiological and Biochemical Zoology*. 80(3):335-343.
- McWilliams, S. R. & Karasov, W. H. (2001) Phenotypic flexibility in digestive system structure and function in migratory birds and its ecological significance. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology*. 128(3):577-591.
- McWilliams, S. R. & Karasov, W. H. (2014) Spare capacity and phenotypic flexibility in the digestive system of a migratory bird: defining the limits of animal design. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*. 281(1783):20140308.
- Mienis, H. (1993) A living snail in a faecal pellet of the green toad. *Basteria*. 57:2.
- Miura, O., Torchin, M. E., Bermingham, E., Jacobs, D. K. & Hechinger, R. F. (2012) Flying shells: historical dispersal of marine snails across Central America. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B: Biological Sciences*. 279(1731):1061-1067.
- Morton, M. L. (1967) Diurnal feeding patterns in white-crowned sparrows, *Zonotrichia leucophrys gambelii*. *The Condor*. 69(5):491-512.
- Mueller, M. H. & van der Valk, A. G. (2002) The potential role of ducks in wetland seed dispersal. *Wetlands*. 22(1):170-178.
- Mylonas, M. (1984) *The influence of man: a special problem in the study of the zoogeography of terrestrial molluscs on the Aegean islands*. Brill/Backhuys, Leiden.
- Nekola, J. C. (2009) Big ranges from small packages: North American vertiginids more widespread than thought. *The Tentacle*. 17:26-27.
- Nekola, J. C., Barker, G. M., Cameron, R. A. & Pokryszko, B. M. (2013) Latitudinal and longitudinal variation of body size in land snail populations and communities. In: Smith, Elisa F. (ed.): *Animal Body Size*. The University of Chicago Press, Chicago.
- Nogales, M., Delgado, J. D. & Medina, F. M. (1998) Shrikes, lizards and *Lycium intricatum* (Solanaceae) fruits: a case of indirect seed dispersal on an oceanic island (Alegranza, Canary Islands). *Journal of Ecology*. 86(5):866-871.
- Nogales, M., Heleno, R., Traveset, A. & Vargas, P. (2012) Evidence for overlooked mechanisms of long-distance seed dispersal to and between oceanic islands. *New Phytologist*. 194(2):313-317.
- Oettlé, G. (1991) Effect of moderate exercise on bowel habit. *Gut*. 32(8):941-944.
- Owen, D. (1956) The food of nestling jays and magpies. *Bird Study*. 3(4):257-265.
- Ožgo, M., Örstan, A., Kirschenstein, M. & Cameron, R. (2016) Dispersal of land snails by sea storms. *Journal of Molluscan Studies*. 82(2):341-343.
- Pearce, T. A., Mulvihill, R. S. & Porter, K. A. (2012) Land slugs (Gastropoda: Pulmonata) on birds demonstrate dispersal potential. *Nautilus*. 126(1):38-40.
- Peltanová, A., Dvořák, L. & Juříčková, L. (2012a) The spread of non-native *Cepaea nemoralis* and *Monacha cartusiana* (Gastropoda: Pulmonata) in the Czech Republic with comments on other land snail immigrants. *Biologia*. 67(2):384-389.
- Peltanová, A., Petrusek, A., Kment, P. & Juříčková, L. (2012b) A fast snail's pace: colonization of Central Europe by Mediterranean gastropods. *Biological Invasions*. 14(4):759-764.
- Pfenninger, M., Posada, D. & Magnin, F. (2003) Evidence for survival of Pleistocene climatic changes in Northern refugia by the land snail *Trochoidea geyeri* (Soós 1926) (Helicellinae, Stylommatophora). *BMC Evolutionary Biology*. 3(1):8.
- Piersma, T. & Lindström, Å. (1997) Rapid reversible changes in organ size as a component of adaptive behaviour. *Trends in Ecology & Evolution*. 12(4):134-138.

- Pollux, B. J. A., Santamaria, L. & Ouborg, N. J. (2005) Differences in endozoochorous dispersal between aquatic plant species, with reference to plant population persistence in rivers. *Freshwater Biology*. 50(2):232-242.
- Pollux, B. J. A., De Jong, M., Steegh, A., Ouborg, N. J., Van Groenendael, J. M. & Klaassen, M. (2006) The effect of seed morphology on the potential dispersal of aquatic macrophytes by the common carp (*Cyprinus carpio*). *Freshwater Biology*. 51(11):2063-2071.
- Prange, H. D. & Schmidt-Nielsen, K. (1970) The metabolic cost of swimming in ducks. *Journal of Experimental Biology*. 53(3):763-777.
- Prinzinger, R., Preßmar, A. & Schleucher, E. (1991) Body temperature in birds. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Physiology*. 99(4):499-506.
- Proctor, V. W. (1964) Viability of crustacean eggs recovered from ducks. *Ecology*. 45(3):656-658.
- Proctor, V. W. & Malone, C. R. (1965) Further evidence of the passive dispersal of small aquatic organisms via the intestinal-tract of birds. *Ecology*. 46(5):728-729.
- Proctor, V. W., Malone, C. R. & DeVlaming, V. L. (1967) Dispersal of aquatic organisms: viability of disseminules recovered from the intestinal tract of captive killdeer. *Ecology*. 48(4):672-676.
- Proctor, V. W. (1968) Long-distance dispersal of seeds by retention in digestive tract of birds. *Science*. 160(3825):321-322.
- Rachalewski, M., Banha, F., Grabowski, M. & Anastácio, P. M. (2013) Ectozoochory as a possible vector enhancing the spread of an alien amphipod *Crangonyx pseudogracilis*. *Hydrobiologia*. 717(1):109-117.
- Ramsden, C. T. (1913) Land shells carried by birds. *Nautilus*. 27:71-72.
- Ramsden, C. T. (1914) The Bobolink (*Dolichonyx oryzivorus*) as conveyor of Mollusca. *The Auk*. 31(2):250.
- Raulings, E. L. I. S., Morris, K. A. Y., Thompson, R. O. S. S. & Mac Nally, R. (2011) Do birds of a feather disperse plants together? *Freshwater Biology*. 56:1390–1402.
- Rees, W. J. (1965) The aerial dispersal of Mollusca. *Proceedings of Malacological Society of London*. 36:269-282.
- Ricklefs, R. E. (1996) Morphometry of the digestive tracts of some passerine birds. *The Condor*. 98(2):279-292.
- Ronce, O. (2007) How does it feel to be like a rolling stone? Ten questions about dispersal evolution. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*. 38:231-253.
- Roscoe, E. J. (1955) Aquatic snails found attached to feathers of white-faced glossy ibis. *The Wilson Bulletin*. 67(1):66-67.
- Rusiecki, S. & Rusiecka, A. (2013) Hairy snail *Trochulus hispidus* (Linnaeus, 1758) in flight – a note on avian dispersal of snails. *Folia Malacologica*. 21(2):111-112.
- Santamaria, L. & Klaassen, M. (2002) Waterbird-mediated dispersal of aquatic organisms: an introduction. *Acta Oecologica*. 23:115–119.
- Shikov, E. V. & Vinogradov, A. A. (2013) Dispersal of terrestrial gastropods by birds during the nesting period. *Folia Malacologica*. 21(2):105-110.
- Schilthuizen, M., Van Til, A., Salverda, M., Liew, T.-S., James, S. S., Bin Elahan, B. & Vermeulen, J. J. (2006) Microgeographic evolution of snail shell shape and predator behavior. *Evolution*. 60(9):1851-1858.
- Schilthuizen, M. & Chiba, S. (2013) Adaptation in land snail shell shape—30 years since Goodfriend. In: *World Congress of Malacology*, 21.–28. 7. 2013, Azores, Portugal. Martins, A.M. de Frias (ed.): AÇOREANA, Suplemento 8, 84.

- Simonová, J., Simon, O. P., Kapic, Š., Nehasil, L. & Horsák, M. (2016) Medium-sized forest snails survive passage through birds' digestive tract and adhere strongly to birds' legs: more evidence for passive dispersal mechanisms. *Journal of Molluscan Studies*. 82(3):422-426.
- Solem, A. (1972) Microarmature and barriers in the aperture of land snails. *Veliger*. 15(2):81-87.
- Soons, M. B., Van Der Vlugt, C., Van Lith, B., Heil, G. W. & Klaassen, M. (2008) Small seed size increases the potential for dispersal of wetland plants by ducks. *Journal of Ecology*. 96(4):619-627.
- Sousa, W. P. (1993) Size-dependent predation on the salt-marsh snail *Cerithidea californica* Haldeman. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. 166(1):19-37.
- Starck, J. M. (1999) Phenotypic flexibility of the avian gizzard: rapid, reversible and repeated changes of organ size in response to changes in dietary fibre content. *Journal of Experimental Biology*. 202(22):3171-3179.
- Stewart, P. A. (1967) Disgorging of food by Wood ducks. *The Wilson Bulletin*. 79(3):339-340.
- Sulikowska-Drozd, A., Walczak, M. & Binkowski, M. (2014) Evolution of shell apertural barriers in viviparous land snails (Gastropoda: Pulmonata: Clausiliidae). *Canadian Journal of Zoology*. 92(3):205-213.
- Ter Steege, R. & Kolkman, J. (2012) Review article: the pathophysiology and management of gastrointestinal symptoms during physical exercise, and the role of splanchnic blood flow. *Alimentary pharmacology & therapeutics*. 35(5):516-528.
- Tolkien, J. (1937) *The Hobbit, or there and back again*. George Allen & Unwin, London.
- Traveset, A. (1998) Effect of seed passage through vertebrate frugivores' guts on germination: a review. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*. 1(2):151-190.
- Traveset, A., Robertson, A. W. & Rodríguez-Pérez, J. (2007) A review on the role of endozoochory in seed germination. In: Dennis, Andrew J. (ed.): *Seed dispersal: theory and its application in a changing world*. CABI Publishing, UK. 78-103.
- Uit de Weerd, D. R., Schneider, D. & Gittenberger, E. (2005) The provenance of the Greek land snail species *Isabellaria pharsalica*: molecular evidence of recent passive long-distance dispersal. *Journal of Biogeography*. 32(9):1571-1581.
- Uličný, J. (1892–1895) Měkkýši čeští. *Klub přírodovědný, Praha*. 1-4.
- Vagvolgyi, J. (1975) Body size, aerial dispersal, and origin of Pacific land snail fauna. *Systematic Zoology*. 24(4):465-488.
- Van Leeuwen, C. H. A., Tollenaar, M. L. & Klaassen, M. (2012a) Vector activity and propagule size affect dispersal potential by vertebrates. *Oecologia*. 170(1):101-109.
- Van Leeuwen, C. H. A. & van der Velde, G. (2012) Prerequisites for flying snails: external transport potential of aquatic snails by waterbirds. *Freshwater Science*. 31(3):963-972.
- Van Leeuwen, C. H. A., van der Velde, G., van Groenendael, J. M. & Klaassen, M. (2012b) Gut travellers: internal dispersal of aquatic organisms by waterfowl. *Journal of Biogeography*. 39(11):2031-2040.
- Van Leeuwen, C. H. A., van der Velde, G., van Lith, B. & Klaassen, M. (2012c) Experimental quantification of long distance dispersal potential of aquatic snails in the gut of migratory birds. *Plos One*. 7(3):e32292.
- Viana, D. S., Santamaría, L. & Figuerola, J. (2016) Migratory birds as global dispersal vectors. *Trends in Ecology & Evolution*. 31(10):763-775.
- Wada, S., Kawakami, K. & Chiba, S. (2012) Snails can survive passage through a bird's digestive system. *Journal of Biogeography*. 39(1):69-73.
- Wada, S. & Chiba, S. (2013) The dual protection of a micro land snail against a micro predatory snail. *PLOS ONE*. 8(1):e54123.

- Welter-Schultes, F. W. (2012) European non-marine molluscs, a guide for species identification. Planet Poster Editions, Göttingen.
- Wesselingh, F., Cadée, G. & Renema, W. (1999) Flying high: on the airborne dispersal of aquatic organisms as illustrated by the distribution histories of the gastropod genera *Tryonia* and *Planorbarius*. *Geologie en Mijnbouw*. 78(2):165-174.
- *Williamson, K., Parslow, J. & Dance, S. (1959) Snails carried by birds. *Bird Migration*. 1:91-93.
- Yang, H.-Y., Chen, B., Ma, Z.-j., Hua, N., van Gils, J. A., Zhang, Z.-W. & Piersma, T. (2013) Economic design in a long-distance migrating molluscivore: how fast-fuelling red knots in Bohai Bay, China, get away with small gizzards. *Journal of Experimental Biology*. 216(19):3627-3636.