

Substrát, půda, vegetace a měkkýši

1. Ekologie evropských měkkýšů ve světle současných poznatků

V souvislosti s výzkumem změn globálního podnebí a jejich dopadem na přírodu ožívá v poslední době i zájem o měkkýše jako indikátory stavu prostředí v nejmladší geologické minulosti – období od konce posledního glaciálu do současnosti. Tento stav se snaží zachytit G. A. Goodfriend ve své vyčerpávající rešeršní studii *The use of land snail shells in paleoenvironmental reconstruction* (Využití suchozemských měkkýšů v rekonstrukci historie prostředí; 1992). Cílem studie je usnadnit orientaci ve změti dat nahromaděných v posledních dekádách a probírá využití ulit ze všech dostupných aspektů, přičemž největší důraz klade na novodobé chemické a fyzikální metody. Obsahuje řadu cenných poznatků s kritickými komentáři a postřehy, vychází však z údajů velmi různé hodnoty a hlavně spolehlivosti. Z našeho středoevropského hlediska končí značně skeptickým závěrem: „Nícméně dvojsmyslnost všech (malakozoologických) metod znamená, že spolehlivé paleoenvironmentální analýzy vyžadují, aby jejich výsledky byly potvrzeny jinými nezávislými doklady.“ To je sice správný názor pro jakékoli badatelské závěry, ovšem s ohledem na stav prozkoumanosti našeho regionu jde s mírnou nadsázkou téměř o slovo do prance. A proto je nejvyšší čas podat aspoň ve stručné črtě, jaké poznatky dnes nabízí malakozoologie v našich zemích i v sousedství.

Podkladem k úspěšnému využití malakozoologických dat při rekonstrukci vývoje podnebí i přírodního prostředí je co možná nejpřesnější vědomost o ekologii daných plžů i jejich společenstev známých jak ve fosilním, tak v recentním stavu z našeho území.

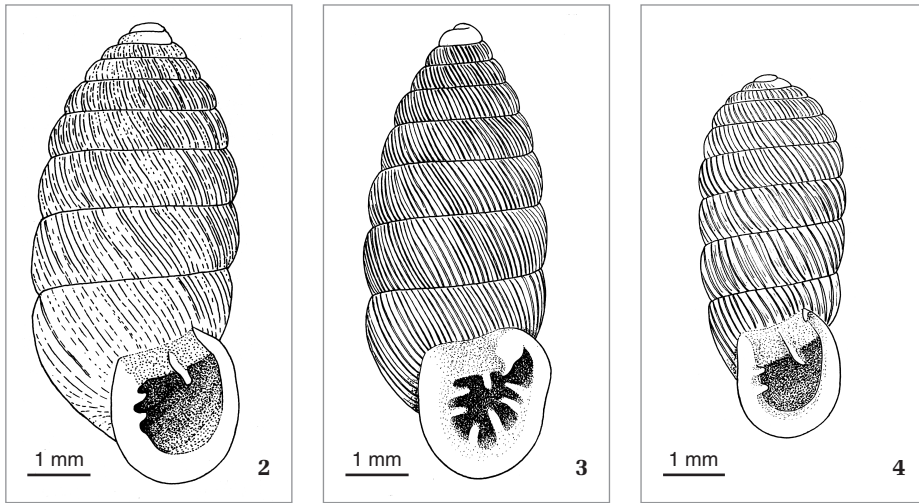
Neuškodí krátký pohled do historie. Ve starších souborných dílech (např. J. Uličný: *Měkkýši čeští*, Praha 1892–95) najdeme jen krátké a dosti povšechné údaje, což

platí i pro většinu soudobých děl. V první polovině 20. stol. ovlivnila středoevropskou malakozoologii dvě základní díla: *Unsere Land- und Süßwasser-mollusken* (D. Geyer 1927) a také svazek *Mollusken* (Weichtiere) v edici *Tierwelt Mitteleuropas* (P. Ehrmann 1933). V první práci najdeme dvě obecné kapitoly o ekologii současné i kvartérní malakofauny (dohromady 36 stran!, v té době velký rozsah), které sice zahrnují cenné postřehy, přesto

však nedokázaly rozlišit specifický charakter kvartérní, především glaciální fauny. Obsahují ale i názor, který praktického malakozoologa uvádí přinejmenším do rozpaků: „Plži jsou v Německu na vápničem podkladě hojnější než na pískovci či prahorním podkladě. To, že by ale byli ovlivněni jeho chemismem, je jen domněnka.“ Dále se dozvíme, že vápenec působí na plže pouze svými fyzikálními vlastnostmi. P. Ehrmann je v tomto směru daleko objektivnější: „Zda se význam vápničého substrátu pro život plžů zakládá pouze na mechanicko-fyzikálních vlastnostech, jak se dnes téměř obecně předpokládá, nebo do jaké míry je nutné přímé chemické využití obsahu CaCO_3 pro stavbu ulity, nelze ještě rozhodnout.“ Dnes už víme, že vápníkem bohatý substrát je jedním z nejdůležitějších faktorů ovlivňujících výskyt měkkýšů, což bylo dokázáno řadou studií. Běžně se o tom ale můžeme přesvědčit i v přírodě. Citované práce jsou ideální případ, kdy se oba autoři hlouběji zabývali vlivem substrátu na plže, o čemž se občas diskutuje dodnes, aniž by se blíže sledovaly poměry v přírodě, kde se lze poučit na názorných příkladech. Z nich uvádím dva: 1. Stěny silikátových vyvěřelin jílovského pásma v kaňonu Vltavy bývají narušeny puklinami vyhojenými kalcitem indikovaným i výskytem kapradiny sleziník routička (*Asplenium ruta-muraria*). Na taková místa se slézají plži, třeba závrnatka malá (*Clausilia parvula*), přičemž karbonát zde sotva může působit jinak než svým chemismem. 2. Obdobně výskyt plžů v subxerothermních trávnících vápencových Vyšenských kopců u Českého Krumlova se soustředí na malé plochy s mělkou půdou s hojnými úlomky vápenců, zatímco v okolním travním drnu je počet druhů i jedinců mnohem nižší. Podobných příkladů v různých obměnách lze uvést ještě mnoho, zde se však zmíním o dalším významném jevu souvisejícím se substrátem – totiž o působení půdy vznikající z hornin a zemin podkladu. Její vliv je pro plže rozhodující, protože většina z nich tráví svůj život na jejím povrchu, nebo se do něj aktivně zavrtává. Půda ovšem může značně měnit vlastnosti matečné horniny, avšak existující malakozoologická díla na to většinou neberou patřičný zřetel, což může vést k mylným závěrům.

Názorným příkladem je dvojice půd charakterizující krasové oblasti. Obě vznikají z vápenců, chemismem se však zásadně liší. Obvykle tmavé humózní rendziny obsahují úlomky a detrit vápence, takže jejich jemnozem je karbonátově vápničitá a poskytuje velmi příznivé prostředí pro rozvoj bohaté plžů fauny. Naproti tomu na plošších svazích a planinách, kde po dlouhou dobu probíhá půdotvorný pochod, se časem vytvářejí půdy tvořené z velké části nerozpustným jílovitým reziduem, které karbonátově vápničné nejsou. Počet měkkýšů i jedinců je na nich proto nápadně nižší než na rendzinách, což neznalého malakozoologa může svést k představě, že vliv vápencového podkladu je mnohem menší, než se běžně píše. Podobně je tomu i v případě výskytu vápnomilných druhů na nevápničitých horninách, třeba na karpatském flyšu nebo některých vyvěřelinách. Ve skutečnosti jde o místa,





1 Pralesovitý smíšený horský les na úživném vápnitém podkladě s bujným bylinným patrem hostí nejbohatší lesní malakocenózy střední Evropy s řadou druhů s charakteristickými ulitami, které snadno rozpoznáme přímo v terénu. Pramenná oblast doliny Velké Studienky v jižní části NP Velká Fatra

2 Sudovka skalní (*Orcula dolium*) se podobá soudkovce (viz obr. 4), je však větší, čistě válcovitá a jen jemně rýhovaná. Žije místy v lesích na vápnitých místech, ale daleko hojněji se vyskytuje na vápencových a dolomitových skalách až do vysokohorských poloh. Přežila glaciál na našem území.

3 Žitovka obilná (*Granaria frumentum*) má válcovitě vejčitou, pravidelně jemně žebrovanou ulitu s nezaměnitelným osmizubým ústím. Jde o vysoce teplomilný druh stepí a především slunných vápencových skal a srázů.

4 Soudkovka žebnatá (*Sphyradium doliolum*) se vyznačuje válcovitou, směrem dolů se zužující šikmo žebnatou ulitou s trojzubým ústím. Je obyvatel teplejších pahorkatin až vrchovin a dává přednost vápnitým půdám.

5 Zuboústka trojzubá (*Isognomostoma isognomostomos*) charakterizuje stinné lesy od pahorkatin do hor a bezpečně se pozná podle charakteristické trojzubé masky v ústí.

6 Trojlaločka pyskatá (*Helicodonta obvolvata*) se váže na smíšené listnaté lesy vlhkých pahorkatin až vrchovin teplejších oblastí. Její tlustě terčovité ulity s trojlaločným ústím lze rozeznat na první pohled.

7 Aksamítka sametová (*Causa holosericea*) má podobnou ulitu jako trojlaločka, ústí je však zúženo dvěma výraznými zuby. Je typickým obyvatel lesních sutí vyšších poloh.

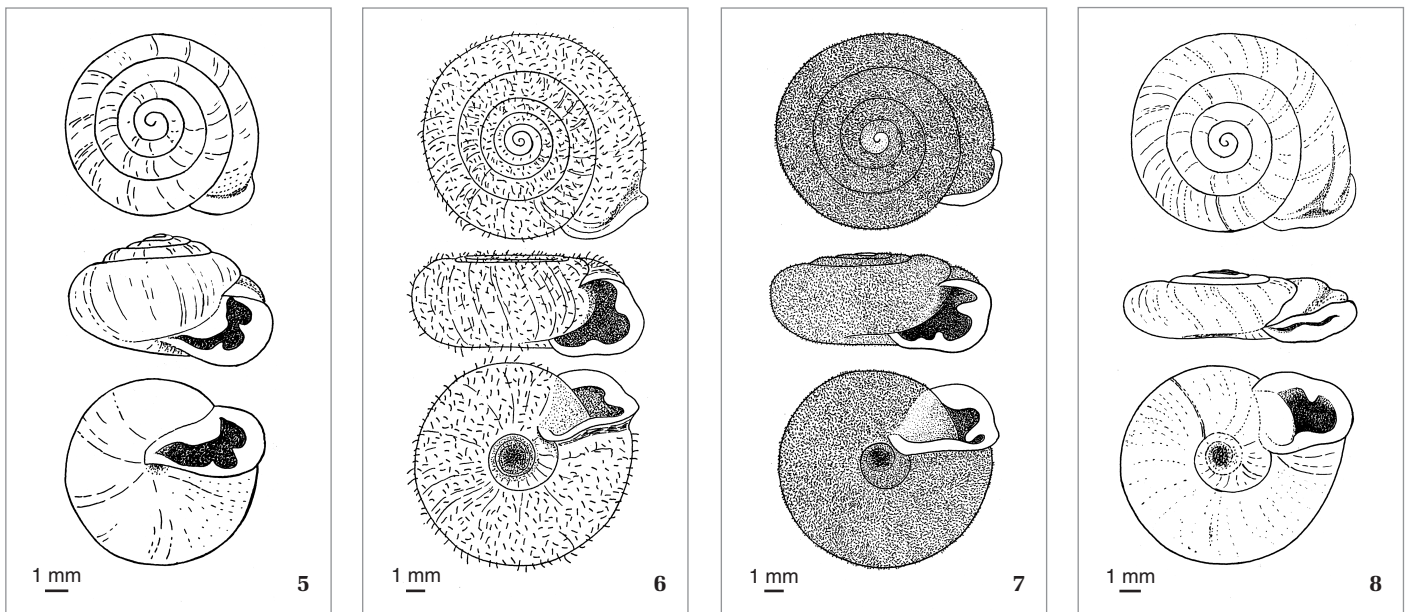
8 V meziledových dobách (interglaciálech) žila v našich lesích elona dvojzubá (*Soosia diodonta*), která indikuje vyšší teplotu a dodnes přežívá v jižních Karpatech. Její zploštělá „knoflíkovitá“ ulita s bizarně modelovaným ústím vylučuje záměnu s jinými plži.

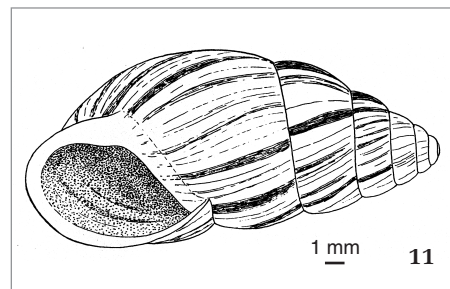
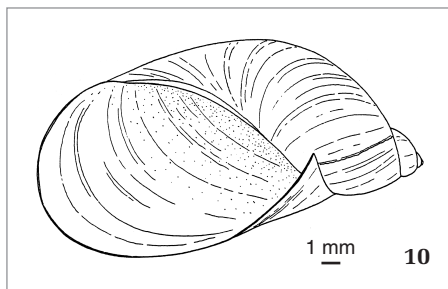
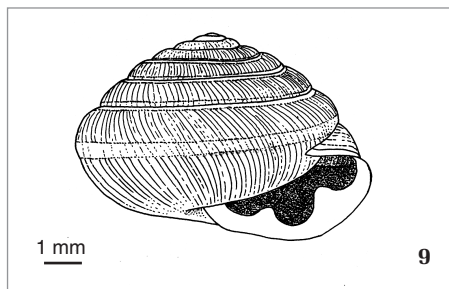
kde CaCO_3 je přimísen v půdě v důsledku průsaku z vápnitých vložek, příměsí spraše nebo specifických zvětrávacích pochodů některých bazických vyvřelin (čediče, diabasy). Příkladem je výskyt sudovky skalní (*Orcula dolium*, obr. 2), jinak typického obyvatele vápencových a dolomitových skal slovenských Karpat, na flyši Bílých Karpat – ovšem jen v místech výchozů vápnitějších vložek nebo průsaků, z nichž se sráží CaCO_3 jako pěnovec. Proto se mnozí plži s vyššími nároky na vápník, jako jsou žitovka obilná (*Granaria frumentum*, obr. 3), bezočka šídlovitá

(*Cecilioides acicula*), zrnovka žebnatá (*Pupilla sterrii*) nebo soudkovka žebnatá (*Sphyradium doliolum*, obr. 4) a další, v holocenních vrstvách často nacházejí mimo svůj dnešní areál a tím indikují vyšší vápnitost tehdejších půd než současných, podmíněnou postupným okyselením v průběhu holocénu (Iversenův cyklus popisující sled rostlinných formací podmíněný klimatickým cyklem – viz např. V. Ložek: Příroda ve čtvrtohorách, Nakladatelství Academia, Praha 1973).

Co do potřeby vápníku plži nejsou zdaleka odkázáni jen na vápence nebo vápnité horniny. Zdrojem v oblastech, kde karbonátové vápno chybí, jim jsou rostliny, které obsahují vápník v organických vazbách nebo ho dokonce vylučují v podobě CaCO_3 na svém povrchu, např. jako lomikámen vždyživý (*Saxifraga paniculata*). Rostliny tak mohou vytvořit vhodné prostředí pro vápnomilné druhy i na horninách, v nichž vápník téměř chybí. Příkladem takových stanovišť jsou hrubé volné sutě bulizníků nebo kyselých žul, na něž dopadá opadanka z lip, popřípadě jilmů nebo javorů mlčů (*Acer platanoides*), která na ploše balvanů vytváří zvláštní formy humusu – pseudomul a semimul, popsané K. Mrázem (1969). V nich prospívá společenstvo drobných plžů, jako jsou hrotice obrácená (*Balea perversa*), vrkoč horský (*Vertigo alpestris*) a v teplejších polohách i zrnovka třízubá (*P. triplicata*) nebo náročný submediteránní prvek drobnička jižní (*Truncatellina claustralis*) na žulových drolních v národním parku Podyjí. To jsou ale již zvláštní, extrémní případy, mohou však snadno zmást nezavěšeného pozorovatele.

Tím jsme se dostali k dalšímu základnímu činiteli ovlivňujícímu výskyt měkkýšů – vegetaci, která v našem regionu patří mezi nejvýznamnější biotické faktory v tomto směru. V současném geologickém období – holocénu – stejně jako v pleistocenních interglaciálech byl hlavní vegetační formací nižších a středních poloh smíšený les s převahou listnatých dřevin, jenž na vrcholu teplejších období pokrýval téměř celé území, jak máme doloženo z mnoha interglaciálů. V holocénu k takovému rozsahu lesa nedošlo vzhledem





k zemědělské kolonizaci, která les v teplých polohách časem rozdrobila do různé velkých ploch oddělených pásy polní krajiny. Nicméně se místy zachovaly lesní porosty blízké přírodě, jejichž malakocenózy se v celkovém rámci měkkyších společenstev vyznačují největším počtem druhů. Mnohé z nich jsou vázány na prostředí stinných zapojených lesů se svým vnitřním porostním klimatem, které podstatně ovlivňuje i půdní mikroklima. Rozdíl oproti makroklimatu spočívá především ve vyrovnání výkyvů teploty i vlhkosti, což může mít značný dopad právě na ty druhy, které v zóně půdního mikroklimatu trvale žijí. O dopadu těchto změn na životní prostředí zmíněných druhů svědčí pozorování slovenského lesnického pedologa Rudolfa Šályho (1978), který píše: „Lesní půdy ve středních a vyšších polohách (500–600 m) zpravidla vůbec nepromrzají,“ což platí především pro pralesovité porosty se skladbou blízkou přírodě, kde se dodnes zachovala plně rozvinutá lesní společenstva plžů. Málokterý sběratel plžů si uvědomil, že takové lesní prostředí, které spíše pokládá za chladné, představuje v našich poměrech místo, kde mohou přežívat druhy citlivé k nízkým teplotám. Význam této skutečnosti vynikne, když si uvědomíme, že „vysoce teplomilné“ druhy xerothermních skal a stepí musejí v zimě snášet mnohem nižší teploty; jejich působením zejména na svazích obrácených k jihu se ještě zvyšují velké rozdíly denních a nočních teplot při jejich kolísání kolem 0 °C, což je pro naše zimy typické. Na vyrovnané lesní prostředí se váže velký počet druhů, hlavně z čeledí závrnatkovití (*Clausiliidae*), zemounovití (*Zonitidae*) a hlemýžďovití (*Helicidae*), které lze hodnotit jako spolehlivé indikátory nejen přítomnosti lesa výše zmíněného typu, ale i určitého rozmezí teplot. Často jde o nápadné druhy, které i zasvěcený laik pozná na první pohled – např. zubostka trojzubá (*Isogonomostoma isogonomostomos*, obr. 5), trojlaločka pyskatá (*Helicodonta obvoluta*, obr. 6), aksamítka sametová (*Causa holosericea*, obr. 7) nebo zemoun skalní (*Aegopis verticillus*), případně menší druhy jako žebnatěnka drobná (*Ruthenica filograna*) nebo jehlovka hladká (*Platyla polita*). Odborník jejich počet ještě vydatně rozmnoží. Výpověď těchto měkkyšů je jednoznačná – stinný středně vlhký les v teplém období; případný nález v jiném prostředí je mimořádnou výjimkou.

K těmto čistě lesním obyvatelům se druží poměrně bohatá skupina plžů méně vyhraněných nároků, kteří žijí i ve světlých hájích nebo jen křovinách a často pronikají na patřičně stinné antropogenní biotopy od suchothermních zakrslých porostů po zarostlá vlhká stanoviště. Pa-

trí k nim obecně známý hlemýžď zahradní (*Helix pomatia*), páskovka keřová (*Cepaea hortensis*) i keřovka plavá (*Fruticicola fruticum*), ze závrnatkovitých vřetenatka obecná (*Alinda biplicata*) a řada menších nenápadných druhů. Indikují rovněž přítomnost lesa, ale zároveň možnou existenci otevřených ploch a parkové krajiny teplých období včetně jejich chladnějších počátečních i konečných úseků. Třetí skupinu pak tvoří obyvatelé vlhkých lesů, zejména luhů, jejichž významným představitelem je dvojzubka lužní (*Perforatella bidentata*, obr. 9).

Protikladem lesních plžů jsou obyvatelé otevřené krajiny – bezlesí. I zde máme k dispozici celou řadu druhů osídlujících nejen stepní trávníky, např. suchomilky (v širším smyslu, tedy rody sucholibka – *Helicella*, suchomilka – *Xerolenta*, suchobytky – *Cernuella*, suchobělka – *Candidula*, suchorypka – *Helicopsis*), trojzubka stepní (*Chondrula tridens*) i dva plži žijící v půdě – bezočka šídlovitá a skelnatka zemní (*Oxychilus inopinatus*), dále obyvatelé skalních a hlavně krasových stepí jako zrnovka třízubá a z. žebnatá, ovsenky (*Chondrina*) a do značné míry také žitovka obilná. Vedle těchto xerothermních druhů vyznačují bezlesí i druhy méně suchomilné, popřípadě žijící na otevřených stanovištích od vlhkých luk po vyslovené xerothermní biotopy – zrnovka mechová (*P. muscorum*), vrkoč malinký (*V. pygmaea*) a zástupci rodu údolníček (*Vallonia*). Zrnovky a suchorypka rýhovaná (*H. striata*) kdysi žily v bohatých populacích na sprašových stepích pleistocenních glaciálů. Ve střední Evropě ale všechny právě jmenované druhy spolehlivě dokládají bezlesí.

Další ekologicky vyhraněnou skupinou jsou obyvatelé vod – plovatky (čeleď *Lymnaeidae*), okružáci (čeleď *Planorbidae*), předožábří plži a ovšem všichni mlži. Na přítomnost vod ukazují také plži vázaní na trvale vlhká až zamokřená stanoviště – jantarky (čeleď *Succineidae*; např. jantarka obecná – *Succinea putris*, obr. 10), některé druhy rodu vrkoč a síměnky (*Carychium*). Přitom je zajímavé, že mnoho z nich dává přednost otevřeným plochám.

Kromě popsaných ekologicky vyhraněných skupin zbývají ještě přizpůsobivé druhy schopné žít v lese i bezlesí, přičemž některé z nich jsou suchomilné, jiné vlhkomilné, nebo indiferentní (v anglické literatuře označované jako catholic neboli obecné). Nicméně i mezi nimi najdeme některé specializované prvky, především petrofilny dávající přednost skalním a kamenitým podkladům, jako jsou závrnatka drsná (*C. dubia*) a z. malá, skalnice kýlnatá (*Helicigona lapicida*) nebo sudovka skalní, a zároveň vázané na stanoviště převážně

9 Dvojzubku lužní (*Perforatella bidentata*) snadno určíme podle ploše kuželovité hustě vnuté ulity s dvěma nápadnými zuby v ústí. Představuje významný indikátor nivních olšin a poříčních luhů.

10 Jantarka obecná (*Succinea putris*) je běžným druhem žijícím na březích vod a v mokřadech, kde s oblibou vylézá na rákosiny a vysokou bylinnou vegetaci. Její tenkostěnné ulity většinou medové barvy se podobají ulitám příbuzného rodu jantarovka (*Oxyloma*), ale všechny tyto druhy spolehlivě dokládají přítomnost vod nebo trvalého zamokření jak v lese, tak v otevřené krajině.

11 Lačník stepní (*Zebrina detrita*) se vyznačuje nápadnou bílou ulitou, většinou zdobenou tmavohnědým žiháním. Představuje u nás novodobý prvek submediteránních stepí na vápnitých podkladech, který pronikl z jihu na naše území převážně až v historické době. Foto a orig.: V. Ložek

přírodního rázu. Řada z nich přežila glaciál mimo sprašovou step.

Ve výčtu indikačních možností bychom mohli pokračovat. Ovšem vzhledem k omezenému prostoru, který máme v jednom článku k dispozici, postačí tento stručný přehled ukazující, že naše malakofauna zahrnuje dostatek druhů indikujících stav základních typů stanovišť, což je hlavní předpoklad pro úspěšné využití měkkyšů v rámci výzkumu změn prostředí v prostoru i čase.

Ve srovnání s dalšími významnými skupinami fosilií – rostlinami a obratlovci – poskytují měkkyši následující výhody:

- jde o daleko nejhojnější kvartérní fosilie v oblastech budovaných vápnitými horninami a zeminami;
- sběr fosilních schránek lze jednoduše provádět odběrem vzorků zemin, jejich rozplavením ve vodě i přímým sběrem v profilech, orientační plavení můžeme v mnoha případech uskutečnit přímo v terénu;
- řadu indikačních druhů lze určit prostým okem přímo na lokalitě;
- sběr pozůstává z celých jedinců nebo jejich charakteristických zlomků;
- fosilní soubory odpovídají jak původním malakocenózám v místě odběru, tak směsí více malakocenóz, jejichž charakter se dá v terénu snadno odhadnout podle konfigurace prostoru, z něhož mohou být ulity sneseny na místo fosilizace;
- současná malakofauna u nás i v sousedních státech je natolik známá a často podrobně prozkoumaná, že dává spolehlivý základ pro srovnání s fosilními soubory.

Článek vznikl za podpory grantu GA ČR P504/10/0688 a v rámci přípravných studií k řešení grantu GA ČR 13–08169S.