

UNIVERZITA KARLOVA V PRAZE

Přírodovědecká fakulta

Katedra zoologie

**Taxonomické postavení, biologie a ekologie
endemického poddruhu Krkonoš *Cochlodina
dubiosa corcontica* (Brabenec, 1967)**

**Taxonomic position, biology and ecology of endemic
subspecies of Krkonoše Mts. *Cochlodina dubiosa
corcontica* (Brabenec, 1967)**

Diplomová práce

Pavel Tlachač

Vedoucí diplomové práce: RNDr. Lucie Juříčková, PhD.

Praha 2008

Bibliografický záznam:

Abstrakt:

Práce se týká krkonošského endemického plže – *Cochlodina dubiosa corcontica* (Brabenec, 1967) (Mollusca: Gastropoda: Clausiliidae). Cílem je objasnit jeho dosud neznámou biologii a ekologii, stejně jako spornou taxonomii i původ.

Konstrukce fylogenetické analýzy přinesla nový pohled na vztahy uvnitř rodu *Cochlodina*. Na vyšší úrovni se jedná zejména o zpochybnění platnosti některých současně přijímaných podrodů. Naopak na nižší úrovni vyšla najevo vysoká variabilita uvnitř několika koncových linií, které v sobě zahrnují zástupce různých populací určitého druhu. Byl prokázán sesterský vztah mezi *C. d. dubiosa* a *C. d. corcontica* stejně jako blízká příbuznost této skupiny s *C. laminata* a hybridizace vřetenovky krkonošské se zástupci tohoto morfologického druhu.

Na základě terénních pozorování i dat z domácího chovu byla popsána ekologie krkonošského endemita i základní charakteristiky jeho životního cyklu.

Dále byla v Krkonoších nalezena vhodná lokalita holocénních vápnitých uloženin, kde byl proveden úspěšný průzkum fosilní fauny. V jednotlivých vrstvách bylo nalezeno veliké množství fosilních kostí a zubů pocházejících až období konce glaciálu. Ve výrazně menším objemu zachovalých schránek měkkýšů byla nalezena ulita vřetenovky krkonošské pouze v nejsvrchnější vrstvě.

Abstract:

An endemic snail from Krkonoše Mts. – *Cochlodina dubiosa corcontica* (Brabenec, 1967) (Mollusca: Gastropoda: Clausiliidae) and its unknown biology, ecology, taxonomic position and origin is the principal topic of this paper.

Phylogenetic analysis revealed taxonomic position among members of genus *Cochlodina* from Central Europe. There are several disagreements between our results and conventional taxonomy which is based on conchological and anatomical features. First the present setting of subgenus must be revalued as well as some morphological species which is actually complex of cryptic lineages. Sister relation between *C. d. dubiosa* and *C. d. corcontica* was confirmed. The study also recovered close relation and hybridization between *C. laminata* and *C. d. corcontica*.

On account of field and indoor observation, ecology and life cycle of czech endemic snail was described.

There was discovered the first locality of suitable fossiliferous sediments in Krkonoše Mts. and successful exploration brought plenty of bones and teeth till late glacial. Quantity of fossil molluscs was far less. Shell of *C. d. corcontica* was found just in the most recent layer.

Klíčová slova: suchozemští plži, Clausiliidae, životní cyklus, ekologie, taxonomie, fylogeografie, 16S rDNA, kvartér, radiokarbonové datování

Keywords: terrestrial snails, Clausiliidae, life cycle, ecology, taxonomy, phylogeography, 16S rDNA, quaternary, radiocarbon age

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

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

Svoluji k zapůjčení této práce pro studijní účely a souhlasím s tím, aby byla řádně vedena v evidenci vypůjčovatelů.

V Praze dne 1. září 2008

.....
podpis

Poděkování

Jelikož je předkládaná práce metodologicky pestrá, potřeboval jsem při jejím zpracování pomoc z mnoha stran.

Chtěl bych poděkovat zejména mé školitelce RNDr. Lucii Juříčkové, PhD., která mně velmi pomáhala jak s přípravou, tak i s vlastním zpracováním práce.

Dále mé poděkování patří RNDr. Vlastimilu Pilousovi za ukázání vhodné lokality pro fosilní výkop v Krkonoších, RNDr. Vojenu Ložkovi, Dr.Sc. za vedení prací na výkopu a pomoc při zpracování vzorků fosilní fauny. Prof. RNDr. Ivanovi Horáčkovi, CSc. z Katedry zoologie děkuji za určení fosilních pozůstatků obratlovců.

Naopak část mojí diplomové práce týkající se molekulárních analýz by byla neuskutečnitelná bez vedení RNDr. Adama Petruska, PhD z Katedry ekologie.

Také spolupráce se Správou Krkonošského národního parku byla celkově příjemná, největší díky patří zejména RNDr. Janu Vaňkovi, který mi poskytl celou řadu důležitých materiálů a informací.

V neposlední řadě děkuji také mnoha dalším, kteří mi pomohli se sběrem vzorků a všem těm, kteří mi byli oporou při práci na tomto úkolu.

Projekt se mohl uskutečnit díky finanční podpoře studentského grantu číslo 2355/2007 - BIO/PřF uděleného Grantovou agenturou Univerzity Karlovy pro rok 2007 a 2008.

Obsah:

1. Cíle a členění studie	1
2. Úvod	2
2.1 Historie výzkumu	2
2.2 Taxonomické postavení a rozšíření druhu <i>Cochlodina dubiosa</i>	3
2.2.1 Rod <i>Cochlodina</i>	3
2.2.1.1 Systematické postavení rodu	3
2.2.1.2 Středoevropští zástupci rodu <i>Cochlodina</i>	4
2.2.2 <i>Cochlodina dubiosa</i>	4
2.2.2.1 Rozdíly anatomie pohlavní soustavy od příbuzných druhů rodu	4
2.2.2.2 Konchologie druhu <i>C. dubiosa dubiosa</i> a srovnání s jejími třemi sympatrickými druhy	5
2.2.2.3 Konchologie <i>C. dubiosa corcontica</i> ve srovnání s <i>C. laminata</i>	6
2.2.2.4 Vymezení poddruhů <i>C. dubiosa</i>	8
2.3 Možnost řešení taxonomických nejasností v rámci rodu <i>Cochlodina</i> pomocí molekulárních metod	8
2.4 Charakteristika Krkonoš jako areálu taxonu <i>Cochlodina dubiosa corcontica</i>	10
2.4.1 Geologická stavba Krkonoš	10
2.4.2 Krkonoše z hlediska malakologického	11
2.4.3 Šíření měkkýšů v postglaciálu – jak se <i>Cochlodina dubiosa corcontica</i> mohla dostat do Krkonoš	12
3. Metodika	14
I. Geografické rozšíření <i>Cochlodina d. corcontica</i>	14
II. Fylogenetické postavení v rámci rodu <i>Cochlodina</i>	16
A) Sběr vzorků	16
B) Genetická analýza	19
C) Alignment a fylogenetické analýzy	20
III. Biologie a ekologie	20
A) Charakteristika sledovaných lokalit	20
B) Sledování lokalit	22
C) Domácí chov	25
D) Statistické zpracování	25
IV. Fosilní záznam v Krkonoších	26
A) Poloha a popis lokality	26
B) Malakozoologická analýza	28
C) Radiokarbonové datování	30
4. Výsledky	30
I. Geografické rozšíření endemického druhu Krkonoš <i>Cochlodina d. corcontica</i>	30
II. Fylogenetické postavení v rámci rodu <i>Cochlodina</i>	34
III. Biologie a ekologie	40
IV. Fosilní záznam v Krkonoších	50
A) Sonda č. 1 a 2, Horní Maršov - Vodovodní údolí, 2007	50
B) Sonda č. 3: Horní Maršov - Vodovodní údolí, 11. 5. 2008	51
5. Diskuze	55
I. Geografické rozšíření <i>Cochlodina d. corcontica</i>	55
A) Srovnání se staršími sběry	55
A-1 Souhrn	55
A-2 Nepotvrzený výskyt	55

A-3 Nenavštívené lokality	55
A-4 Nové lokality	56
B) Stanovištní nároky	56
B-1 Preferovaná stanoviště	56
B-2 Rovnoměrnost rozšíření	56
B-3 Početnost	57
B-4 Obývaná nadmořská výška	57
B-5 Biotop	58
B-6 Ochrana	58
C) Izolované lokality mimo Krkonoše	59
II. Fylogenetické postavení v rámci rodu <i>Cochlodina</i>	59
A) Fylogeneze a systematika	60
A-1 Podrody	60
A-2 Divergence uvnitř uznávaných druhů	61
B) Hybridizace	64
III. Biologie a ekologie	65
A) Aktivita v průběhu roku	66
B) Hibernace	67
C) Velikost populací na sledovaných lokalitách	68
D) Rychlost růstu	70
E) Maturace	72
F) Délka života	72
G) Rozmnožování	73
G-1 Páření	73
G-2 Snůška	74
IV. Fosilní záznam v Krkonoších	78
6. Závěr	82
7. Citovaná literatura	83
Přílohy	

1. Cíle a členění studie

Po detailním průzkumu rozšíření vřetenovky krkonošské v Krkonoších (zpracované v mojí bakalářské práci v roce 2006) bylo nezbytné objasnit i řadu jiných otázek týkajících se tohoto endemického plže. Hlavní z nich jsem se pokoušel vyřešit v této diplomové práci. Na začátku jsem si proto vytyčil 3 hlavní cíle, a to:

1. Srovnání molekulárních charakteristik mezi populacemi poddruhu *Cochlodina dubiosa dubiosa*, *C. d. corcontica* a ostatními střeoevropskými zástupci rodu *Cochlodina*:

Cílem této části práce bylo pomocí srovnání sekvencí mitochondriálního genu pro ribozomální podjednotku 16S otestovat, jestli jsou *C. d. dubiosa* a *C. d. corcontica* skutečně sesterské taxony tvořící monofyletickou skupinu oddělenou od jiných druhů (zejména *C. laminata*) a určit jejich celkovou pozici v rámci střeoevropských zástupců rodu *Cochlodina*. Dále byla testována hypotéza o blízké příbuznosti s druhem *C. laminata* a zjišťovali jsme taxonomickou pozici přechodných morfotypů mezi *C. d. corcontica* a *C. laminata* z jejich společných lokalit.

2. Detailní popis biologie druhu a doplnění poznatků k jeho ekologickým nárokům:

Shrnutí podrobných pozorování získaných během dvou vegetačních sezón, a poznat tak doposud v podstatě neznámou biologii krkonošského endemita.

3. Průzkum lokality fosilní malakofauny v Krkonoších, datování dálkového výsadku:

Nalezení vhodné lokality holocénních vápnitých uloženin v Krkonoších. V případě úspěchu při vykopání profilu provedení rozboru a datování sukcesní řady s cílem datovat období, kdy se *C. dubiosa* v Krkonoších uchytila.

Jelikož moje bakalářská práce úzce tématicky souvisí s předkládanou diplomovou prací, rozhodl jsem se výsledky obou prací spojit. Předkládaná práce tak obsahuje 4 vzájemně související části. Úvod obsahuje jednak literární rešerši dosud publikovaných údajů zaměřenou na taxonomické vymezení vřetenovky krkonošské v rámci rodu, pozornost je dále

věnována možnostem molekulárních metod při objasňování vytyčených problémů Úvodní část uzavírá kapitola s nastíněním přírodních poměrů Krkonoš a charakteru migrace u měkkýšů, tedy znalostí nezbytných pro provedení malakostratigrafický průzkum. Celý úvodní oddíl potom představuje základní souhrn poznatků, které s touto studií bezprostředně souvisí.

Dále již následují tradiční členění na metodiku, výsledky a diskuzi. Protože je ale práce značně metodicky i tématicky různorodá, jsou tyto tři oddíly ještě děleny na 4 části:

I. Geografické rozšíření *Cochlodina dubiosa corcontica*

II. Fylogenetické postavení v rámci rodu *Cochlodina*

III. Biologie a ekologie

IV. Fossilní záznam v Krkonoších

Část týkající se rozšíření krkonošského endemita, je z větší části přebraná z mojí bakalářské práce. Doplněno je jen několik nově nalezených lokalit. Zbylé části jsou již zcela nové.

Celá diplomová práce je ukončena závěrem. Následuje seznam citací a za nimi je přiloženo šest stran příloh. Zde jsou umístěny pouze barevné fotografie a seznam lokalit výskytu. Ostatní obrázky, tabulky a grafy jsou uváděny přímo v textu.

2. Úvod

Česká republika je z hlediska malakologického jednou z nejlépe prozkoumaných zemí vůbec (Ložek 1973), z hlediska výskytu endemických druhů je to však území chudé, žije u nás jeden endemický druh a dva poddruhy plžů. Jeden z nich - *Cochlodina dubiosa corcontica* (Brabenec, 1967) obývá pouze Krkonošský národní park a nejbližší okolí. V Krkonoších navíc žijí celkově pouze dva endemické poddruhy bezobratlých kromě studované vřetenovky krkonošské je to ještě motýl huňatec žlutopásný krkonošský (*Torula quadrifaria sudetica*) (Flousek & Vaněk 2000). Proto je nanejvýš překvapující, že jednomu z nejzajímavějších prvků naší malakofauny, krkonošskému endemickému poddruhu *Cochlodina dubiosa corcontica* (Brabenec 1967), nebyla dosud věnována patřičná pozornost. Od sedmdesátých let, kdy zemřel Jaroslav Brabenec, neproběhl na tomto poli žádný soustavný systematický průzkum. Toto jsem se snažil napravit v této diplomové práci.

2.1 Historie výzkumu

Historie poznání tohoto druhu byla poměrně složitá, a to u obou předpokládaných poddruhů. Nominátní jihoalpský poddruh *Cochlodina dubiosa dubiosa* byl nejprve

Rossmässlerem (1838) v literatuře označen jako forma „*Clausilia bidens cum varietatibus*“. Schmidt (1868) synonymizoval na základě konchologie tuto formu a druh *C. commutata* a definoval druh *Clausilia silesiaca*. Až Clessin (1884) znovu rozdělil tento druh na dva – *Clausilia commutata* a *Clausilia laminata* var. *dubiosa*. Poté se většina malakologů domnívala, že *Cochlodina dubiosa* je pouze jeden nebo více geografických poddruhů *C. laminata* (Nordsieck 1969a). Oba druhy definitivně oddělil až Hartmut Nordsieck (1969).

V Krkonoších byl původně nález *Cochlodina dubiosa corcontica* z Obřího dolu chybně určen jako alpsko-dinárský druh *Cochlodina commutata*. Tento nález uvádí studie, kterou uveřejnil Cypers (1885) v místním vlastivědném časopise a tento údaj přejal Uličný (1892-5) do své monografie „Měkkýši čeští“. Tuto milnou domněnku vyvrátil až Jaroslav Brabenec, který zahájil nové období výzkumu malakofauny Krkonoš po více jak padesátiletém útlumu. Výsledkem jeho práce byla podrobně zmapovaná zejména malakofauna Rýchor – 21 lokalit (Brabenec 1970) a také celé východní části Krkonoš – 43 lokalit. Na základě svých nálezů zrevidoval Cypersovu sbírku a kriticky zhodnotil staré údaje, jedním z výsledků byl popis nového taxonu *Cochlodina dubiosa corcontica*. Své dílo však nedokončil, neboť zemřel v roce 1978 (Ložek & Juříčková 2007).

2.2 Taxonomické postavení a rozšíření druhu *Cochlodina dubiosa*

2.2.1 Rod *Cochlodina*

2.2.1.1 Systematické postavení rodu

Rod *Cochlodina* Férussac, 1821 z čeledi Clausiliidae (závornatkovití) patří do podčeledi Aloiinae (Cochlodininae) na základě stavby pohlavní soustavy a schránky (Nordsieck 1969c). Tento rod se vyznačuje velmi jednoduchou stavbou. Mezi hlavní rozlišovací znaky patří zejména úprava hltanového mozolu, povrchová struktura a také velikost (Ložek 1956).

Rod *Cochlodina* je rozdělován na čtyři podrody. Podrod *Cochlodina*, který obsahuje příbuzné druhy *C. triloba*, *C. liburnica*, *C. inaequalis*, *C. fimbriata*, *C. commutata*, *C. laminata* a *C. dubiosa*. Uzavřenou skupinu druhů západního Středomoří *C. bavayana*, *C. incisa*, *C. kuesteri* a *C. meisneriana* shrnuje podrod *Procochlodina* (Nordsieck 1969b). Druhy *Cochlodina cerata*, *C. marisi* a *C. orthostoma* patří do podrodu *Paracochlodina* a podrod *Cochlodinastra* zahrnuje druh *Cochlodina comensis* (Nordsieck 2007).

2.2.1.2 Středoevropští zástupci rodu *Cochlodina*

Na území střední Evropy můžeme nalézt 7 zástupců tohoto rodu, jedná se o druhy: *Cochlodina laminata* (Montagu, 1803), která je rozšířená na většině území Evropy (kromě Skotska a části Irska a Skandinávie), *Cochlodina fimbriata* (Rossmässler, 1835) žijící ve francouzských a švýcarských Alpách a v pohoří Švábský Jura, v Rakousku a na JV Německa, také v pohoří Vtáčnik na Slovensku, kde je izolovaná populace. Dalším druhem je *Cochlodina commutata* (Rossmässler, 1836) vyskytující se ve středním Německu, v jižní části Rakouska, v SV Čechách a na jihu Polska, *Cochlodina comensis* (L. Pfeiffer, 1850) obývá ve střední Evropě pouze malé území na jihu Švýcarska a severu Itálie, *Cochlodina orthostoma* (Menke, 1830) se místy vyskytuje téměř na celém území České republiky a Slovenska a dále ji také můžeme nalézt v určitých částech Švýcarska, Rakouska, Německa i Polska, její výskyt má však mozaikovitý charakter. *Cochlodina cerata* (Rossmässler, 1836) žije ve Slezsku v ČR, ve východní polovině Slovenska a v severní části Maďarska. Posledním zástupcem rodu *Cochlodina* ve střední Evropě je druh *Cochlodina dubiosa* (Clessin, 1882) žijící pouze v jižní části Rakouska, severní Itálii a Slovensku a v izolovaně v Krkonoších v České republice. Zde se jedná o geograficky izolovaný poddruh *Cochlodina dubiosa corcontica* (Brabenec, 1969). Na území České republiky tedy žije 5 druhů rodu *Cochlodina* (Cameron *et al.* 1983, Juříčková *et. al.* 2001).

2.2.2 *Cochlodina dubiosa*

2.2.2.1 Rozdíly anatomie pohlavní soustavy od příbuzných druhů rodu

Stavba pohlavní soustavy tohoto druhu je velice podobná jako u *C. laminata*, nicméně lze vysledovat několik odlišností. Nasazení truncu receptaculi je stejné jako u *C. laminata*, ale bez vyhraněného kruhovitěho zesílení. Vagina je + - stejnoměrně široká, přičemž distální část je minimálně zduřelá. Penis je podobný jako u *C. laminata*, zaškrcení může být zřetelné až úplně chybět. Epiphallus je delší než penis, jeho proximální část je stejně tak dlouhá i široká jako distální, která je delší než polovina délky penisu a na konci nenadále zúžená. Byl zjištěn také rozdíl v poměru délky epiphallu a distální části epiphallu, a stejně tak v poměru délky distální části epiphallu ku proximální části epiphallu. Kvalitativní i kvantitativní znaky ukazují, že oddělení *C. dubiosa* od *C. laminata* jako samostatného druhu je správné, ačkoliv oba druhy jsou si blízce příbuzné (Nordsieck 1969c).

Na rozdíl od *C. laminata* byla u *C. dubiosa corcontica*, *C. fimbriata* a *C. comensis* zjištěna přibližně stejná délka proximální a distální části trunku. Navíc u všech těchto tří druhů se

retraktor upíná na proximální část trunku zhruba v jeho první třetině. U *C. comensis* je penis delší než epiphallus na rozdíl od *C. dubiosa* a *C. fimbriata*, kde je tomu naopak, penis delší než epiphallus. Druhy *C. dubiosa* a *C. fimbriata* lze zase snadno odlišit podle místa, kde se retraktor upíná k epiphallu. U *C. dubiosa* je to na proximální části a u *C. fimbriata* k distální části epiphallu (Brabenec 1967).

2.2.2.2 Konchologie druhu *C. dubiosa dubiosa* a srovnání s jejími třemi sympatrickými druhy

C. dubiosa má ulitu celkově menší a užší než *C. laminata*. Na horních závitech je zřetelné a na spodních závitech zřetelné či + - zaniklé žebrování. Ústí je úzké, vejčité až hruškovité, horní deska dosahuje k úrovni spirální desky, kterou + - přesahuje. Deska cívková vyčnívá, lunella (příčka srpovitá) více postoupila směrem kupředu než u *C. laminata*. Hlavní záhyb hltanový je víceméně zřetelně ohnutý směrem dolů, vůbec nebo jen lehce prodloužený přes horní hltanový záhyb. Hltanový mozol je silný. Jeho spodní konec se táhne až k nejspodnější části hltanového záhybu. Střední část hltanového záhybu je slabě naznačena či úplně chybí, spodní část je + - dlouhá a končí u hltanového mozolu nebo se zde ztrácí. Okraje závorky jsou celokrajné až slabě vroubkované. Spirální deska je, stejně jako u druhu *C. laminata*, kratší než dolní deska.

Cochlodina dubiosa má podobnou pevnost schránky jako *Cochlodina fimbriata*. S tímto druhem ji také spojuje podobná stavba hltanového mozolu a dolního patrového záhybu jakož i laloku závorky. Avšak mezi těmito druhy je také řada rozdílů, v příčce srpovité ve velikosti, tvaru schránky a zejména ve stavbě pohlavní soustavy (část 2.2.1). Tyto rozdílné znaky ukazují, že *C. dubiosa* není blízce příbuzná s *C. fimbriata*, takže podobnosti musí do určité míry vysvětlovat paralelní evoluce.

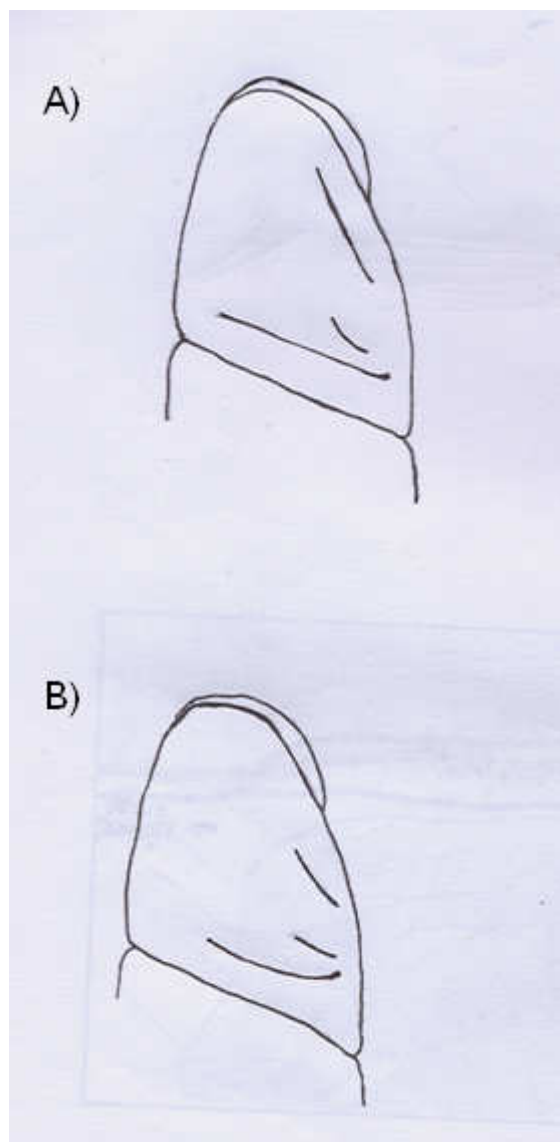
Podobnost s druhem *Cochlodina commutata* je vnější a omezuje se na velikost a tvar schránky, silnější patrový mozol a postavení srpovité příčky. Rozdíly jsou v množství znaků na závorce a také ve stavbě pohlavní soustavy (část 2.2.1). Přechodné formy k druhu *C. fimbriata* ani k *C. commutata* nejsou známé (Nordsieck 1969a).

Co se týče srovnání ulity druhu *C. dubiosa* s druhem *Cochlodina laminata*, je situace zdaleka nejsložitější. Ulity těchto dvou druhů jsou si vzájemně nejpodobnější, proto byla v minulosti *C. dubiosa* považována pouze za rasu druhu *C. laminata*. Avšak při bližším prozkoumání lze nalézt několik poměrně stabilních odlišností ve stavbě schránky těchto dvou druhů. Za prvé má *C. dubiosa* menší relativní šířku ulity (v přepočtu na celkovou výšku ulity) a dále má větší relativní výšku ústí než *C. laminata*. Patrná je také menší šířka ústí u *C. dubiosa*, rozdíl však není signifikantní. Úlohu zde hraje negativní korelace, kdy větší *C.*

laminata má i relativně užší ústí, což v praxi neumožňuje přijmout danou hypotézu. Ve větší části areálu je *C. dubiosa* celkově menší. Kromě toho se *C. dubiosa* liší také pevností schránky, stavem srpovité příčky, stavbou hlavního hltanového záhybu, patrového mozolu a dolního patrového záhybu i koncovým lalokem závorky.

Celkově ale znaky ukazují na vzájemnou blízkou příbuznost těchto druhů, zatímco od druhů *C. fimbriata* a *C. commutata* se *C. dubiosa* více liší. V praxi se u sympatrických populací *C. dubiosa* lehce pozná podle menší ulity od *C. laminata*. Avšak v severozápadní části areálu se rozdíl ve velikosti téměř smazává, v tomto případě je vhodné sledovat menší relativní šířku ulity. Jsou známé také přechodné formy, pak nemusí být jasné, zda jde o křížence nebo o extrémní formy, v tomto případě je vhodné užít pitvu či chov (Nordsieck 1969a).

Obr. 1 : Nákres posledního závitu u druhu *Cochlodina laminata* a B) *Cochlodina dubiosa corcontica* s vyznačeným typickým uspořádáním hltanových záhybů



2.2.2.3 Konchologie *C. dubiosa corcontica* ve srovnání s *C. laminata*

C. dubiosa corcontica žije syntopicky ze zástupců rodu *Cochlodina* pouze s druhem *C. laminata*, a to jen na některých lokalitách. Stejně jako u nominátního alpského druhu, i zde nemusí být vzájemné odlišení těchto dvou druhů úplně jednoduché. Zejména na společných lokalitách ležících ve vyšších polohách se stírá rozdíl ve velikosti a ulity *C. laminata* zde bývají stejně velké nebo dokonce i menší než ulity *C. d. corcontica* (Brabenec 1967). Při porovnávání relativní šířky a výšky ústí u obou druhů došel Brabenec (1967) k podobným výsledkům jako Nordsieck (1969 a) viz výše. Další rozdíly jsou patrné na strukturách schránky a Brabenec (1967) je shrnul do tabulky, která následuje na další straně.

<i>Cochlodina dubiosa corcontica</i>	<i>Cochlodina laminata</i>
Tvar ústí	
Vejčitý až protáhle hruškovitý.	Většinou čtyřhranně hruškovitý.
Hltanový mozol	
Silný, prahovitý, ostře ohraňovaný, uprostřed svého průběhu od obústí nejdálčenější. Končí zřetelným zesílením a téměř vždy vysíla z konce klínovitý záhybek do ústí.	Velmi slabý, rozplynulý. Často téměř nezatelný, obzvláště v dolní partii.
Horní deska	
Krátká, začíná v úrovni konce spirální desky, takže její začátek není umístěn v prostoru mezi cívkou a spirální deskou.	Je delší a začíná zpravidla zřetelně na mezeře mezi cívkou a spirální deskou.
Dolní deska	
Končí na obústí nástavkem ve formě zřetelného hrbolku, posazeného níže pod její konec.	Končí na obústí většinou jednoduše.
Cívková deska	
Zpředu velmi zřetelná a dosahuje na obústí dál než dolní deska.	Zpředu téměř neviditelná.
Horní hltanový záhyb	
Krátký, začíná současně s prostředním záhybem. Není se švem rovnoběžný. Od začátku je obloukovitý, se švem je rovnoběžný až před koncem.	Dlouhý, začíná často zdatelně dříve než prostřední záhyb. Se švem je rovnoběžný v celém svém průběhu.
Prostřední hltanový záhyb	
Krátký, rovnoběžný se švem.	Krátký, není rovnoběžný se švem.
Dolní hltanový záhyb	
Asi stejně dlouhý jako střední záhyb. Velmi šikmý, končí před mozolem a zředu je jen nepatrně viditelný.	Asi dvakrát delší než střední záhyb a je zřetelně s mozolem spojen, takže zředu je velmi dobře viditelný.
Závorka	
Horní lalok nad výřezem čepele jednoduchý, nezesílený, trochu jazykovitě zúžený a dolů sehnutý.	Horní lalok nad výřezem čepele rozdělen menším zářezem na dva díly, ukončené a zesílené zřetelnými hrbolky.

2.2.2.4 Vymezení poddruhů *C. dubiosa*

Oddělení *C. dubiosa corcontica* od nominátního druhu *C. dubiosa dubiosa* jako geografického poddruhu bylo provedeno na základě drobných odlišností ve stavbě schránky a na pohlavním ústrojí.

Ve stavbě schránky se *C. d. corcontica* odlišuje od alpské formy kratší horní deskou, která u ní dosahuje jen k úrovni spirální desky, dále také chybějícím středním hltanovým záhybem.

Ve stavbě pohlavního ústrojí má *C. d. corcontica* kratší násadu truncus receptaculi, delší pochvu a také delší proximální část epiphallu (Nordsieck 1969a).

2.3 Možnost řešení taxonomických nejasností v rámci rodu *Cochlodina* pomocí molekulárních metod

Čeleď Clausiliidae, zejména její evropské podčeledi, je z hlediska systematiky jednou z nejlépe prozkoumaných skupin suchozemských plžů. Současný systém je založen na morfologii ulity a pohlavní soustavy. Řadu taxonomických otázek ale není možné na základě morfologie vyřešit. Důvodem může být veliká podobnost v morfologických znacích, obrovský počet taxonomických skupin, nejasnost v hodnocení jednotlivých znaků, nedostatek synapomorfii a vysoká frekvence homoplazií (Nordsieck 2007c).

Tyto v minulosti neřešitelné případy je ale dnes už možné rozluštit díky molekulárním metodám. Pomocí dostupné metodiky tak můžeme objasnit i velmi složité situace zařazení a vzájemné příbuznosti jednotlivých populací, druhů i vyšších tax. Právě díky DNA metodám došlo u řady druhů plicnatých plžů k objevu značné kryptické diverzity. Příkladem může být např. vysoká diverzita mitochondriální DNA mezi několika liniemi uvnitř rodu *Trochulus* (Pfenninger *et al.* 2005), *Radix* (Pfenninger *et al.* 2006), či u druhu *Ancylus fluviatilis* (Pfenninger *et al.* 2003a), *Candidula unifasciata* (Pfenninger & Magnin 2001), *Arion subfuscus* (Pinceel *et al.* 2005), *Cepaea nemoralis* (Thomas *et al.* 1996) nebo *Euhadra quaesita* (Chiba & Watanabe 2002).

Analýzou DNA je možné vysvětlit i značnou diverzitu mezi liniemi uvnitř rodu *Cochlodina*. Můžeme tak objasnit i otázku původu a příbuznosti krkonošského endemita - vřetenovky krkonošské. Jak je nastíněno v části 2.1, byl uvedený problém v minulosti předmětem výzkumu řady malakologů. Avšak ani jednomu z nich se nepodařilo celý problém uspokojivě vysvětlit. Již několik desítek let tedy přetrvává koncepce H. Nordsiecka (1969a), předpokládající, že krkonošská vřetenovka je geografickým poddruhem nominátního jihoalpského druhu *C. dubiosa*.

Hybridizace u měkkýšů

Na řadě lokalit v Krkonoších se vyskytuje *C. d. corcontica* společně s druhem *C. laminata*. Tyto dva taxony mají značně podobné ekologické nároky a také morfologicky si jsou velice podobné. Stejná je i situace v Alpách, kde *C. laminata* koexistuje zase s místním poddruhem *C. d. dubiosa*. Převládá proto názor o blízké příbuznosti mezi těmito dvěma druhy (Nordsieck 1969c). Vyhraněné formy těchto druhů lze však od sebe poměrně spolehlivě odlišit pomocí řady konchologických znaků (Brabenec 1967). Na základě mnoha pozorování v terénu – vlastních i zprostředkovaných (Juříčková in verb) není pochyb, že na některých společných lokalitách těchto taxonů v Krkonoších se nachází škála přechodných morfotypů, které není možné podle jejich schránek zařadit ani do jednoho taxonu. Rozlišující znaky mezi těmito druhy, zejména pokud jde o tvar ústí, sílu hltanového mozolu, podobu horní a dolní desky nebo uspořádání hltanových záhybů (viz tab. v části 2.2.2), vykazují u takových jedinců rozlišné podoby. Přechodní jedinci přitom nejsou morfologicky uniformní ani mezi sebou, ale vzájemně se odlišují. Podobná je i situace v Alpách, kde se zase vyskytují přechodné morfotypy mezi *C. laminata* a místní *C. d. dubiosa*. Dříve byl druh *C. dubiosa* dokonce považován pouze za jeden nebo více geografických poddruhů *C. laminata* (Nordsieck 1969a). Cílem bylo tedy zjistit, zda je *C. dubiosa* ve skutečnosti pouze vnitřní linie druhu *C. laminata* s velikou divergencí, nebo jestli se jedná o dva samostatné druhy s mezidruhovým křížením.

Případy mezidruhové hybridizace jsou u plicnatých plžů známy, byly demonstrovány jak pomocí morfologických studií (např. Nordsieck 1984), tak i molekulárními analýzami (např. Chiba 1998), ať už se jedná o vodní zástupce (např. Dillom *et al.* 2002, Katoh & Ribi 1996) či o druhy suchozemské (např. Chiba 2007, Elejalde *et. al.* 2008).

U čeledi Clausiliidae byly případy vzájemné hybridizace demonstrovány např. Nordsieckem (1984) pomocí morfologických studií u některých mediteránních skupin závornatek. Kemperman (1992) zase prokázal hybridizaci pomocí analýzy allozymů u rodu *Albinaria*. V těchto zjištěných případech se ale jedná o mediteránní skupiny, u kterých jsou areály jednotlivých druhů často velmi malé. Tato drobná území jsou často izolovaná od areálů příbuzných druhů (tzn. rozšíření je allopatrické) a mnoho druhů není potom navzájem plně reprodukčně izolovaných (Nordsieck 2007a). Nordsieck (2007a) se také domnívá, že ačkoliv je v současnosti množství mezidruhového křížení u závornatek zřejmě stále výrazně podhodnoceno, týká se zejména případů u jihoevropských druhů. Stejný autor usuzuje, že v podmínkách střední Evropy, kde jsou příbuzné druhy závornatek rozšířené většinou na

velkých územích, k jejich vzájemné hybridizaci v podstatě nedochází. Takové tvrzení však není podpořené žádnými genetickými analýzami, a proto je velice spekulativní.

2.4 Charakteristika Krkonoš jako areálu taxonu *Cochlodina dubiosa corcontica*

2.4.1 Geologická stavba Krkonoš

Krkonoše jsou - podobně jako značná část Českého masivu, do jehož severní části patří - geologicky velice pestré. Naprostá většina území spadá do geologického celku, zvaného krkonoško-jizerské krystalinikum . To spolu s krkonoško-jizerským plutonem tvoří staré jádro hor (Plamínek 2007). Tvoří jej rozsáhlý žulový masív, obklopený věncem metamorfovaných hornin (fylity, svory, kvarcity, ortoruly, zelené břidlice, atd.). Tento věnec se na českém území táhne od Ještědu k Rýchorám, kdežto zmíněný žulový masív leží severněji [v Krkonoších v úseku od Harrachova po západní svahy Sněžky] (Plamínek 2000). Další tři regionálně geologické jednotky toto horské jádro buď nesouvisle pokrývají (podkrkonošský permokarbon a kvarterní sedimenty) nebo je, ovšem jen zcela ojediněle, pronikají (terciérní vulkanity).

Ačkoliv terciérní sedimenty nebyly v Krkonoších prokázány, kvartér je zde zastoupen velmi pestře a pokrývá nezanedbatelnou část území. Jedná se zejména o svahové, říční a v horských karech a údolích i ledovcové sedimenty a nejrůznější přechody mezi těmito typy (Plamínek 2007).

Krkonošský kras patří typologicky k neúplnému krasu v krystalických vápencích, které prošly ve svém vývoji intenzivní přeměnou a obsahují značné množství nerozpustných nekrasových vložek (fylitů, svorů a křemene) a příměsí (ponejvíce slinitých), obecně bychom mohli říct nečistot. Navíc vytvářejí jen plošně malé ostrůvky a čočky, obklopené nekrasovými horninami.

Krkonošský kras se nachází v pruhu nesouvislých ostrůvků a čoček krystalických vápenců až dolomitů, který je součástí krkonoško-jizerského krystalinika a táhne se podél jeho jižního okraje od Ještědského hřbetu přes Semilsko, Jilemnicko a Vrchlabsko a na Maršovsku se stáčí k severu do Horních Albeřic, kde vyznívá. Menší nesouvislé pruhy a čočky jsou ještě na Rokytnicku, ve Vítkovicích a Strážném.

V krkonošské části tohoto pruhu jsou kompaktnější vápence a dolomity více odolné proti erozi než okolní měkčí, silně břidličnaté a drcené fylity a proto vytvářejí strukturní suky a hřbítky v krajině, někdy i skalnaté, které vystupují nad své okolí. Výchozy vápenců jsou

nejvýraznější na Vrchlabsku a hlavně na Maršovsku, kde jsou navíc zvýrazněné bukovými porosty v nezalesněném anebo smrky zalesněném okolí. Vápenec jako cenná surovina se zde v minulosti intenzivně těžil (Pilous 2000).

2.4.2 Krkonoše z hlediska malakologického

Krkonoše jsou nepochybně velmi specifickým pohořím, v rámci středohor České vysočiny zauímají výjimečné postavení, což platí i v případě měkkýší fauny. I přesto, že podobně jako ostatní pohraniční pohoří Čech neposkytují příliš příznivé podmínky pro bohatší rozvoj malakofauny. Horniny, které je budují, jsou v drtivé většině chudé na vápník, ať již jde o granodiority převládající v západní části nebo o silně metamorfované horniny na východě, které jsou stavebními kameny vysokých Krkonoš. Řídké vložky karbonátových hornin nebo průniky vyvřelin tento stav ovlivňují jen nepatrně.

Z hlediska malakologického můžeme vytyčit tři hlavní rysy Krkonoš. Je to jednak prudký úbytek druhového bohatství plžů směrem do vyšších poloh. Současně se snižují také hustoty populací jednotlivých druhů. Tento jev se silně projevuje již v montánním stupni a týká se zejména lesních společenstev, která jsou často v jiných výškově srovnatelných pohořích České republiky druhově bohatší i s většími populačními hustotami (Hrubý Jeseník, Šumava). Toto je zřejmě výsledek zejména dlouhodobého narušení lesních stanovišť (hlavně těžbou dřeva a postižením imisemi).

Dalším význačným rysem je velmi nerovnoměrné rozložení měkkýšů v rámci pohoří. Největší bohatství se soustředí na určitá příznivá stanoviště. Nejbohatší jsou výchozy vápenců, zejména pokud vystupují jako skály. Dalšími příznivými místy jsou některé porosty ušlechtilých listnáčů (jasany, javory), zejména na údolních nivách.

A konečně jsou to negativní zásahy člověka, zejména těžba dřeva a přeměna původně smíšených montánních lesů na čisté, víceméně stejnověké smrčiny, což zdecimovalo horská lesní společenstva. Na druhé straně však osídlení větších údolí a zejména jižního úpatí pohoří nepochybně přispělo k rozvoji některých společenstev, hlavně druhů bezlesí nebo druhotně obohacených víceméně ruderalizovaných míst.

Je pravděpodobné, že měkkýší faunu Krkonoš ovlivnila i jejich exponovaná poloha na samém severním okraji pásma středoevropských středohor, kam v době postglaciální expanze lesních druhů již řada druhů nepronikla. Hlavní bohatství horské malakofauny by bylo možné očekávat ve smíšených lesích montánního stupně, podobně jako tomu třeba je v blízkých Orlických horách nebo dále v Hrubém Jeseníku. Bohužel dnešní stav těchto porostů je takový, že se z jejich původních malakocenóz již mnoho nezachovalo. Tyto zbytky dnes představují

jakési „relikty“ z doby před narušením horských lesů přílišnou těžbou dřeva a ve větším rozsahu se zachovaly spíše v okrajových částech pohoří, především v údolí Jizery pod Harrachovem a v oblasti Rýchor.

Po malakozoologické stránce je proto nejbohatší submontánní stupeň při úpatí pohoří, kde navíc vystupují na řadě míst vápence a kde i lidské aktivity nepochybně přispěly k šíření některých druhů (Ložek & Juříčková 2007). Zde je také právě centrum výskytu sledovaného endemita.

2.4.3 Šíření měkkýšů v postglaciálu – jak se *Cochlodina dubiosa corcontica* mohla dostat do Krkonoš

Změny měkkýší fauny vyvolané výkyvy podnebí jsou velmi zřetelné. Měkkýši přes svou zdánlivě malou pohyblivost sledují chod klimatických změn stejně citlivě jako rostliny a dovedou se velmi rychle šířit i do vzdálených oblastí, jakmile tam nastanou příznivé stanovištní podmínky (Ložek 1973). U některých druhů se předpokládá nepřímé šíření pomocí vody, větru nebo transportem různými živočichy. Často jsou v této souvislosti zmiňováni ptáci a to i navzdory tomu, že bylo přenášení měkkýšů za jejich pomoci málo pozorováno. Tato teorie totiž poskytuje jediné přijatelné a přirozené vysvětlení pronikání měkkýšů na ostrůvkovité izolované biotopy vzdušnou cestou. I dnes je možné sledovat rychlost šíření některých druhů na základě pozorování na nově vzniklých biotopech (Ložek 1955). V moderní době ale čím dál tím větší funkci na šíření přebírá člověk.

Ze srovnání společenstev posledního glaciálu s postglaciálními vyplývá, že více než 50% druhů současné fauny prodělalo ve starším holocénu rozsáhlou migraci (Ložek 1965a).

Postglaciál vykazuje podobné poměry jako interglaciály, ovšem průnik jižních druhů na sever je podstatně menší. Jistá obdoba tohoto interglaciálního jevu je však pozorovatelná, jak dosvědčují výskyty druhů *Aegopis verticillus* (Lamarck, 1822), *Truncatellina claustralis* (Gredler, 1856), *Discus perspectivus* (Megerle von Mühlfeld, 1816), *Cochlodina commutata* (Rossmässler, 1836) a *Itala ornata* (Rossmässler, 1836) v česko-německých středohorách a zejména průnik *Macrogastra densestriata* (Rossmässler, 1836) do Čech a středního Německa v epiatlantiku (Ložek 1973). Podobně má u nás izolované výskyty řada druhů ze vzdálenějších oblastí jižní Evropy, např. vřetenatky *Itala ornata* nebo *Cochlodina commutata*, jejichž nejbližší výskyty se nacházejí až v oblasti jižních Alp a přilehlých Dinarid. O tom, jakým způsobem se jejich dálkový přenos odehrál, se můžeme jen dohadovat, v každém případě však probíhal vzdušnou cestou, nejspíš prostřednictvím ptáků. (Ložek 2004). Avšak každý z našich nebo kvarterních měkkýšů dosahuje optima vagility v určitém období

(časově omezeném). Kvůli tomu se měkkýší společenstva v otázce vagility nechovají jako celek a je nutné brát tento fakt v úvahu při biostratigrafickém hodnocení jednotlivých období (Ložek 1955).

Disjunkce areálu recentních druhů se často vykládá jako zbytek původně souvislého rozšíření. Výzkum recentních a fosilních měkkýšů však v mnohých případech jednoznačně ukázal, že areál může být již primárně přerušovaný. Např. úplně osamocený ostrov výskytů druhu *Chondrina avenacea* (Bruguière, 1792) v Českém krasu není reliktem dřívějšího většího areálu, nýbrž vznikl přirozeným výsadkem v holocénu (Ložek 1964). Ještě lépe to můžeme sledovat u současného šíření různých stepních hlemýžďů z čeledi Hygromiidae, kde dochází k náhlému osídlení daleko odloučených míst v podobě výsadeků a kde se mohou touto cestou vyvinout i nové druhy (Ložek 1973).

Staré relikty jsou z hlediska ektogeneze velkým problémem, protože jejich stáří a vznik lze jen zřídka prokázat fosilními nálezy. U měkkýšů, kde taková kontrola je poměrně snadná, se totiž ukázalo, že odhady vycházející ze současného rozšíření a jeho anomálií jsou velmi nejisté (Ložek 1965b). Mnohé endemismy, jež by většina zoogeografů neváhala prohlásit za relikty, jsou zcela mladého data. Představují totiž výsadky nevelkého (středoholocenního) stáří, jež pronikly daleko mimo mateřský areál, udržely se na omezeném prostoru a obvykle se díky izolaci i mírně tvarově odlišily [*Bulgarica nitidosa* (Uličný, 1893), *Alopija bielzi clathrata* (Rossmässler, 1857)] (Ložek 1973).

Stáří výsadku taxonu *Cochlodina dubiosa corcontica* ovšem není, na rozdíl od výše uvedených příkladů, doloženo fosilními nálezy, protože v Krkonoších zatím žádný výzkum fosilní malakofauny neprobíhal. Proto je v literatuře zatím pouze hypoteticky uváděn jako výsadek z období klimatického optima.

3. Metodika

I. Geografické rozšíření *Cochlodina d. corcontica*

Vlastní práce nebyla metodicky příliš náročná. Šlo vlastně o mapování výskytu druhu *Cochlodina dubiosa corcontica* (Brabenec 1967) v Krkonošském národním parku a v jeho blízkém okolí. Vzdálenější izolované výsadky jsem téměř nezjišťoval, pouze jsem z různých zdrojů shrnul již dříve zjištěná data. Ověřoval jsem jednak již známé lokality výskytu (především Brabencovy lokality) a také jsem se pokoušel nalézt co největší množství lokalit nových. V tomto případě jsem užíval turistickou mapu i mapu z geografického informačního systému Krkonošského národního parku znázorňující porosty s více než padesátí procentním zastoupením buku, protože v takovýchto porostech se hledaný druh často vyskytuje. V závislosti na typu stanovišť, které *Cochlodina dubiosa corcontica* osídluje, jsem se pomocí těchto map snažil nalézt co největší počet možných lokalit rozšíření (zejména listnaté či smíšené lesy) a vyloučit místa, na kterých se tento druh téměř jistě nevyskytuje.

Poté následovala samotná práce v terénu, tj. objížďení jednotlivých lokalit. Z praktického hlediska bylo nejlepší provádět sběratelské práce za vlhka (nejlépe po dešti), jelikož v tomto případě *Cochlodina dubiosa corcontica* nejvíce aktivuje, vylézá hojně i na kmeny stromů, a tudíž je možné ji nejsnadněji nalézt. V opačném případě bylo neúčinnější sbírat pod kůrou stromů a to zejména padlých, nebo v lesní hrabance pod kmeny. Při sběru jsem užíval standardní základní malakozoologickou výbavu, tj. pinzetu, plátěné pytlíčky, lupu a zápisník.

Ke každé lokalitě jsem zaznamenával základní údaje (poloha, nadmořská výška, dominantní složení bylinného i stromového patra, popř. jiná specifika) do připravené tabulky. V případě nálezu *Cochlodina dubiosa corcontica* jsem si poznamenal i četnost tohoto druhu na dané lokalitě. Jelikož pozorování nebylo na všech lokalitách za stejného počasí ani ve stejnou roční dobu, a protože z časových důvodů nebylo možné se na všechny lokality opakovaně vracet, není tento údaj příliš objektivní. Proto jsem se všechny proměnné snažil zohlednit a početnost populace jsem rozdělil do tří kategorií – 1. málo početná, 2. středně početná a 3. hojná. Tyto hodnoty jsou spíše orientační, nicméně u většiny lokalit by měly poskytnout první odhad početnosti populace. Ke každé lokalitě jsem navíc připojil její přibližnou velikost, kterou jsem rozdělil do čtyř stupňů – 1. velmi malá; 2. menší; 3. středně velká a 4. větší lokalita. Kdy velmi malá lokalita představuje malé území s několika, či několika desítkami stromů, kde větvenky žijí, obklopené jiným typem biotopu. Menší lokalita má velikost zhruba do 25 arů, středně velká lokalita do 2 ha a větší lokalita má rozlohu zhruba do 20 ha. Žádnou velmi velkou lokalitu, pokrývající např. většinu rozlohy

nějakého kopce jsem nenašel, proto ani tento stupeň neuvádím. Základní popis lokalit podle uvedených kritérií je zařazen mezi přílohami práce.

Zaznamenanou lokalitu výskytu jsem zakreslil do mapy Krkonošského národního parku pomocí bodu (zhruba do středu lokality), což se jeví jako výhodnější než užití síťového mapování. První mapa znázorňuje pouze lokality s výskytem *C. d. corcontica*. Navštívené lokality již známé z minulosti s ověřeným výskytem jsou na této mapě znázorněny bodem červené barvy, lokality zcela nové, bodem zeleným. Lokality, které jsem nenavštívil, ale v minulosti, zde byla vřetenovka nalezena, jsou označeny prázdným bodem a lokality starší, kde jsem výskyt nepotvrdil, mají fialovou barvu. Jednotlivé body jsou očíslovány a seznam lokalit s příslušnými charakteristikami shrnuje přiložená tabulka 1. Tabulka 2 shrnuje lokality nacházející se mimo Krkonoše. Druhá mapa znázorňuje všechny navštívené lokality, kde byl proveden výzkum. Lokality s nálezem *C. d. corcontica* jsou zde znázorněny bodem růžové barvy a lokality bez nálezu bodem světle zelené barvy. Některé lokality byly bez nálezu *C. d. corcontica*, ale s nálezem *C. laminata*, která svými znaky připomíná spíše přechodnou formu mezi *C. d. corcontica* a *C. laminata*. Tyto lokality jsou označeny stejným bodem jako lokality bez nálezu *C. d. corcontica*, navíc jsou ale označeny otazníkem. Tato mapa má zejména ilustrovat rozmístění navštívených lokalit.

Z literárních pramenů jsem převážně užíval články J. Brabence (1967, 1970) obsahující seznam nebo mapu s nalezenými lokalitami, ale v menší míře také záznamy Jaroslava Brabence uložené v depozitáři Národního muzea v Praze a také soukromé záznamy Jana Vaňka ze správy KRNAP. V některých případech bylo poměrně složité určit přesnou polohu starší lokality, z důvodů nedostatečného popisu její polohy, nicméně ve většině případů se mi lokalitu podařilo dohledat. Jako samostatné lokality jsem označil pouze takové, které byly od sebe významně geograficky vzdálené (cca. více než 1 km), či pokud byly výrazně odlišného charakteru a navíc byly od sebe navzájem ostře ohraničené.

II. Fylogenetické postavení v rámci rodu *Cochlodina*

A) Sběr vzorků

Ručním sběrem na vybraných lokalitách byla shromážděna pouze dospělá stádia vybraných druhů. Identifikace byla provedena na základě určovacích klíčů (zejména Cameron *et al.*, 1983, Ložek, 1956). Při vzájemném rozlišování *C. fimbriata* a *C. d. dubiosa* přímo v terénu je nutná zvýšená opatrnost. Pokud je totiž determinace materiálu založená pouze na znacích na schránce a nikoliv také na stavbě pohlavní soustavy či závorčky, může, při

nedostatečné znalosti těchto druhů, dojít k jejich vzájemné záměně. Druh *C. commutata* se sice ještě nápadně odlišuje postavením srpovité přičky, avšak *C. dubiosa dubiosa* a *C. fimbriata* vykazují značnou shodu v determinačních konchologických znacích. Nejdůležitějším měřítkem je zde potom celkový vzhled. Základní rozlišovací znaky těchto dvou druhů použité v této studii jsou uvedeny v následující tabulce a vycházejí z Cameron *et al.* (1983).

znak	<i>Cochlodina fimbriata</i>	<i>Cochlodina dubiosa dubiosa</i>
Šířka ulity	Širší, robustnější	Výrazně štíhlá
Barva ulity	Světlá, rohovitá	Tmavší, kaštanová
Rýhování	Hladší, pravidelnější	Více rýhovaná, nepravidelnější, hl. na posl. závitě náznak příčných rýh
Dolní hltanový záhyb	Nedosaňuje hltanového mozolu	Dosaňuje hltanového mozolu

Na dvou lokalitách, kde žije syntopicky *Cochlodina laminata* a *Cochlodina dubiosa corcontica*, byli vybráni dva zástupci s přechodnými znaky mezi *C. laminata* a *C. d. corcontica*. Sběr vzorků byl většinou soustředěn do krátkého časového úseku, po který bylo možné přechovat plže živé (nejčastěji uskladněním v chladničce). Celkově bylo do fylogenetických analýz užito 39 jedinců (zástupců osmi dosud popsanych druhů). Podrobný seznam použitých zástupců s vyznačeným původem sběru shrnuje tabulka č. 1 V pokusu byly jako outgroup použity sekvence dvou druhů závornatky ze stejné podčeledi (Alopiinae) rodu *Albinaria* (Douris *et al.* 2007): *A. turrita* (Genbank acc.no. DQ665362) a *A. discolor* (DQ665354).

Kódy použité pro jednotlivé zástupce jsou založené na sběrné lokalitě. Zahraniční lokality obsahují třípísmenný kód, zatímco české lokality pouze kód dvoupísmenný. Výjimkou jsou pouze přechodné formy ze dvou krkonošských lokalit značené KJX a KBX.

Tab. 1 : Seznam použitých zástupců do fylogenetické analýzy

Lokalita	Geografická pozice	Sběratel	Datum	Kód
<i>Cochlodina cerata</i> (Rossmässler, 1836)				
Slezsko, ČR		Hrabáková	07/ 2006	SL
Slovensko, Vtáčnik	48°38' 18"N 18°36' 47"E	Tlachač	13.5.2008	SKV
<i>Cochlodina comensis</i> (L. Pfeiffer, 1850)				
Paluzza, Itálie	46°32' 31"N 13°00' 57"E	Juříčková & Tlachač	3.8.2006	ITP
<i>Cochlodina commutata</i> (Rossmässler, 1836)				
Choceň, ČR	50°00'08"N 16°14'00"E	Tlachač	21.8.2007	PL1
Choceň, ČR	50°00'08"N 16°14'00"E	Tlachač	21.8.2007	PL2
<i>Cochlodina dubiosa dubiosa</i> (Clessin, 1882)				
Bärental, Karavanky, Rakousko	46°27' 11"N 14°09' 31"E	Juříčková & Tlachač	31.7.2006	RKB1
Bärental, Karavanky, Rakousko	46°27' 11"N 14°09' 31"E	Juříčková & Tlachač	31.7.2006	RKB2
<i>Cochlodina dubiosa corcontica</i> (Brabenec, 1967)				
Bártův les, ČR	50°37'31"N 15°51'02"E	Tlachač	7.8.2006	KV1
Bártův les, ČR	50°37'31"N 15°51'02"E	Tlachač	7.8.2006	KV2
Špindlerův Mlýn, ČR	50°44'47"N 15°36'06"E	Tlachač	8.8.2006	KS1
Špindlerův Mlýn, ČR	50°44'47"N 15°36'06"E	Tlachač	8.8.2006	KS2
Úpa pod Rýzmburkem, ČR	50°25'46"N 16°02'24"E	Tlachač	10.5.2008	UP1
Úpa pod Rýzmburkem, ČR	50°25'46"N 16°02'24"E	Tlachač	10.5.2008	UP2
<i>Cochlodina fimbriata</i> (Rossmässler, 1835)				
Bärental, Karavanky, Rakousko	46°28' 57"N 14°10' 13"E	Juříčková & Tlachač	31.7.2006	RKK1
Bärental, Karavanky, Rakousko	46°26' 57"N 14°09' 45"E	Juříčková & Tlachač	1.8.2006	RKK2
Tramonti di Sopra, Itálie	46°21' 10"N 12°46' 59"E	Juříčková & Tlachač	2.8.2006	ITT1
Tramonti di Sopra, Itálie	46°21' 10"N 12°46' 59"E	Juříčková & Tlachač	2.8.2006	ITT2
Vtáčnik, Slovensko	48°38' 18"N 18°36' 47"E	Tlachač	13.5.2008	SKN1
Vtáčnik, Slovensko	48°38' 18"N 18°36' 47"E	Tlachač	13.5.2008	SKN2
<i>Cochlodina laminata</i> (Montagu, 1803)				
Steinfeld, Rakousko	46°45' 01"N 13°15' 31"E	Juříčková & Tlachač	4.8.2006	RKS
Claviere, Itálie		Šťáhlavský	15.6.2007	ITC
Bártův les, ČR	50°37'31"N 15°51'02"E	Tlachač	24.6.2007	KB1
Bártův les, ČR	50°37'31"N 15°51'02"E	Tlachač	24.6.2007	KB2
PR Myslivna u Ohře, ČR	50°23'47"N 14°04'49"E	Tlachač	28.6.2007	OH1
PR Myslivna u Ohře, ČR	50°23'47"N 14°04'49"E	Tlachač	28.6.2007	OH2
Jizerské hory, ČR		Juříčková	28.9.2007	JH
Retězát , Rumunsko		Šťáhlavský	září 2007	RUM
Vtáčnik, Slovensko	48°38' 18"N 18°36' 47"E	Tlachač	13.5.2008	SKL
Český kras, ČR	49°57'39"N 14°09'40"E	Tlachač	23.5.2008	CK
Šumava, ČR	49°06'54"N 13°14'17"E	Tlachač	17.5.2008	SU

Český les, ČR	49°40'51"N 12°39'59"E	Schläglová	2.5.2008	CL
Choceň, ČR	50°00'08"N 16°14'00"E	Tlachač	14.5.2008	CH
Jizera u Vilémova, ČR	50°44'55"N 15°24'23"E	Tlachač	24.5.2008	KJ1
Jizera u Vilémova, ČR	50°44'55"N 15°24'23"E	Tlachač	24.5.2008	KJ2
<i>Cochlodina orthostoma</i> (Menke, 1830)				
Křivoklátsko ČR	49°57'11"N 13°45'00"E	Tlachač	25.8.2007	OK
Přechodná forma <i>C.laminata</i> a <i>C.d.corcontica</i>				
Jizera u Vilémova, ČR	50°44'55"N 15°24'23"E	Tlachač	24.5.2008	KJX1
Jizera u Vilémova, ČR	50°44'55"N 15°24'23"E	Tlachač	24.5.2008	KJX2
Bártův les, ČR	50°37'31"N 15°51'02"E	Tlachač	25.5.2008	KBX1
Bártův les, ČR	50°37'31"N 15°51'02"E	Tlachač	25.5.2008	KBX2

B) Genetická analýza

Izolace DNA

DNA byla získána extrakcí pomocí proteinázy K z části chodidla čerstvě utopených jedinců podle protokolu v Schwenk *et al.* (1998). Část tkáně každého jedince byla dána do 1,5 mililitrové ependorfy s 400 µl připraveného H3-bufferu (10 mm Tris-HCl, pH 8.3 při 25°C, 0.05 M potassium chlorid, 0.005% Tween-20 a 0.005% NP-40; Replitherm Reaction Buffer, Biozym) a 15 µg proteinázy K. Následně byla směs homogenizována, a poté stočena na centrifuze. Takto připravená směs byla inkubována minimálně 4 h a maximálně přes noc ve vodní lázni za teploty 56°C. Nakonec byla proteináza K denaturována při 10 minutové inkubaci za teploty 96°C. Izoláty DNA byly uskladněny při teplotě -80°C.

Ke zhodnocení fylogenetické příbuznosti mezi taxony a k odhadu diverzity haplotypů uvnitř taxonů byly použity částečné sekvence mitochondriálního genu pro ribozomální podjednotku 16S (16S rDNA). Tento relativně konzervativní gen, pro který existují univerzální primery, je dobrý marker pro studium fylogeneze na úrovni druhů a druhových komplexů a je často používán v podobných studiích.

PCR amplifikace

Směs pro amplifikační reakci obsahovala 0,1 mM DTP, 2,5 mM MgCl₂ v 1 × PCR bufferu, 0,2 µM každého primeru - 16S universal (5'-CGGCCGCCTGTTTATCAAAAACAT-3'; 5'-GGAGCTCCGGTTTGAAGTCAGATC-3'; Palumbi *et al.* 1991), 0,8 U Taq polymerázy a 2 µl izolátu DNA. Amplifikace byla provedena v termocykleru iCycler Thermal Cycler (od firmy Bio-Rad) s následujícím programem: počáteční denaturace: 90°C, 2,5 min; následovalo

10 cyklů: 92°C, 50 s, 44°C, 30 s, 72°C, 40 s a 36 cyklů: 92°C, 30 s, 48°C, 40 s, 72°C, 40 s. Nakonec proběhla závěrečná amplifikace za teploty 72°C po dobu 3 min.

PCR produkt byl purifikován pomocí kitu Qiagen PCR purification kit (Qiagen) buď přímo, nebo po vyřezání z 1.5% agarózového gelu. Sekvence byla provedena v externí laboratoři (Macrogen, Soul, Korejská republika).

C) Alignment a fylogenetické analýzy

Získané sekvence byly nejprve zkontrolovány pomocí programu Chromas 2.33 (Techelysium, Austrálie). Následně byl proveden v programu MEGA 4.0 (Tamura *et al.* 2007) alignment pomocí algoritmu CLUSTALW (Thompson *et al.* 1994). Získaný alignment byl následně manuálně upraven. Variabilní oblasti smyček, u nichž nebylo možno spolehlivě určit homologické úseky, byly z analýzy vyřazeny. Pro následnou analýzu byl použit upravený alignment o délce 374 bp. Divergence mezi jednotlivými sekvencemi byly počítány pomocí Kimurovy dvojparametrové metody (Kimura 2-parameter distance; Kimura 1980).

Pro zobrazení variability v rámci analyzováno genu pro 16S rRNA byla použita metoda spojování nejbližších objektů (neighbor-joining). Strom založený na této metodě byl vytvořen v programu MEGA 4.0 pomocí modelu Maximum Composite Likelihood (Tamura *et al.* 2004), oblasti s chybějícími daty či insercemi/delecemi byly vyřazovány při srovnávání jednotlivých párů sekvencí (*pairwise deletion of gaps*). Podpora jednotlivých větví byla počítána pomocí bootstrapu o 500 pseudoreplikacích.

Dále jsme vytvořili fylogenetický strom pomocí Bayesovy analýzy v programu MRBAYES 3.1.2 (Ronquist & Huelsenbeck 2003). Markov Chain Monte Carlo (MCMC) metoda proběhla po 3 miliony generací se dvěma paralelníma běhy čtyř řetězců a s vzorkování stromů každých 100 generací. První třetina stromů, obsahující mimo jiné stromy vzorkované před dosažením konvergence obou běhů (zahořovací, *burn-in*, fáze), byla vyřazena. Zbývajících 2 x 20 tisíc stromů bylo použito ke konstrukci fylogramu.

Další fylogenetický strom byl vytvořen pomocí metody maximální parsimonie (maximum parsimony). Zde byl použit získaný datový soubor v programu PAUP* 4.0b10 (Swofford 2002). Heuristické hledání bylo vedeno metodou dělení a znovuspojování větví (tree bisection–reconnection branch swapping) s desetinásobným, náhodným přidáváním sekvencí. Všem pozicím byla přidělena stejná váha. Jednotlivé větve spadly do polytomie, když jejich maximální délka byla nulová. Podpora jednotlivých větví byla odhadnuta pomocí bootstrapu o 1000 replikacích.

III. Biologie a ekologie

A) Charakteristika sledovaných lokalit

Bártův les

Poloha:

Zeměpisná šířka: 50°37'31"

Zeměpisná délka: 15°51'02"

Nadmořská výška: ca 620 m

Lokalita se nachází zhruba 3 km od obce Mladé Buky ve 2. zóně východní části Krkonošského národního parku.

Jedná se o květnatou bučinu středního stáří s příměsí smrku ztepilého. Charakteristickým znakem je silné zbrzdění velkými jámami [pozůstatek po dolování zlata v 11. až 18. století (Bartoš *et al.* 2007)]. Kromě převažujícího buku je ve stromovém patře zastoupen také smrk ztepilý, javor klen, jilm horský a jedle bělokorá. V podrostu se vyskytuje mařinka vonná, věsenka nachová, vraní oko čtyřlisté, bažanka vytrvalá, kopytník evropský, papratka samičí, kaprad' samec, samorostlík klasnatý, pstroček dvoulistý, šťavel kyselý, čistec lesní, pitulník žlutý, kakost smrdutý, netýkavka nedůtklivá, zběhovec plazivý, ostřice lesní a místy dokonce i lilie zlatohlavá.

Na několika místech na dně pozůstatků po kutacích rýhách vyvěrají drobné prameny. Celkově je ale lokalita sušší, vysychá zejména v letních měsících.

Z plžů se zde vyskytuje *Cochlodina dubiosa corcontica*, *Cochlodina laminata*, *Macrogastra plicatula*, *Laciniaria plicata*, *Alinda biplicata*, *Oxychilus cellarius*, *Discus rotundatus*, *Ena montana*, *Semilimax semilimax*, *Aegopinella minor*, *Vitrea diaphana*, *Monachoides incarnatus*, *Arianta arbustorum*, *Isognomostoma isognomostoma*, *Euconulus fulvus*, *Arion subfuscus*, *Arion rufus*, *Limax cinereoniger*, *Lehmania marginata*, *Malacolimax tenellus*. Poměr početnosti *Cochlodina dubiosa corcontica* a *Cochlodina laminata* je zde asi 3:1.

Celkově je zde ponecháno relativně velké množství tlejících polomů, které představují vhodný habitat pro studovaný druh. Přestože je však tato lokalita poměrně velká (cca 20 ha), vřetenovky se tu zdaleka nevyskytují všude. Populace jsou izolovány na jednotlivá místa, mezi kterými se vřetenovky vůbec nevyskytují, nebo se vyskytují pouze v nepatrném

množství. Takovéto izolované populace jsou často vázané na tlející polomy ve vhodném stádiu rozkladu.

Janská hora

Poloha:

Zeměpisná šířka: 50°37'32"

Zeměpisná délka: 15°47'16"

Nadmořská výška: ca 670 m

Lokalita se nachází zhruba 1,5 km od města Janské Lázně v ochranném pásmu východní části Krkonošského národního parku.

Jedná se o lokalitu ležící u bývalého vápencového lomu na Janské hoře s poměrně atypickou vegetací. Ze stromů je tu zastoupen jeřáb obecný, bříza bělokorá, buk lesní, javor klen, smrk ztepilý. V podrostu se vyskytuje bažanka vytrvalá, kyčelnice devítelistá, kyčelnice cibulkonosná, devětsil bílý, bledule jarní, pitulník žlutý, kopytník evropský, čistec lesní, netýkavka nedůtklivá, šřavel kyselý, samorostlík klasnatý, kaprad' samec, kopřiva dvoudomá, pstroček dvoulistý, hrachor lecha jarní. Je zde mnoho pramenišť a podmáčených míst. Lokalita plně vysychá jen velmi zřídka.

Z plžů se zde vyskytuje *Cochlodina dubiosa corcontica*, *Cochlodina laminata*, *Laciniaria plicata*, *Alinda biplicata*, *Ruthenice filograna*, *Macrogastera plicatula*, *Clausilia pumila*, *Clausilia cruciata*, *Cochlicopa lubrica*, *Ena montana*, *Discus rotundatus*, *Discus ruderatus*, *Punctum pygmaeum*, *Euconulus fulvus*, *Aegopinella pura*, *Aegopinella minor*, *Vitrea crystalina*, *Arianta arbustorum*, *Helix pomatia*, *Monachoides incarnatus*, *Acanthinula aculeata*, *Carychium tridentatum*, *Semilimax sp.*, *Arion subfuscus*, *Arion silvaticus*, *Arion circumscriptus*, *Lehmania marginata*, *Limax cinereoniger*, *Boettgerila pallens*. Poměr početnosti *Cochlodina dubiosa corcontica* a *Cochlodina laminata* je zde asi 2:1.

Na zemi je zde velké množství tlejících polomů či menších větví, což je důsledkem toho, že se zde již delší dobu nehospodaří, a les je tak ponechán vlastnímu vývoji. Lokalita je také poměrně velká (cca 10ha), ale na rozdíl od Bártova lesa je zde výskyt vřetenovky krkonošské kontinuální na cele ploše. Početnost vřetenovek je zde velmi vysoká až masivní.

B) Sledování lokalit

V roce 2006 započalo sledování lokality Bártův les. Od roku 2007 přibyla k této lokalitě lokalita Janská hora. Na těchto dvou lokalitách následně probíhalo sledování biologie a ekologie vřetenovek krkonošských s pravidelnou intenzitou ca jedna návštěva každých 14 dní. Přitom byla snaha navštěvovat lokality za vlhkého počasí, kdy šneci nejvíce aktivují. V praxi to však nebylo vždy možné. V roce 2007 byl také založen domácí chov vřetenovek. Naprostá většina získaných dat tedy pochází z uvedených dvou lokalit a z domácího chovu z roku 2007 a z roku 2008, kdy byl monitoring ukončen v červenci. Část údajů nicméně pochází i z jiných lokalit studovaného druhu navštívených v průběhu let 2005 – 2008.

Jak ukazuje popis lokalit (viz výše), v případě lokality Bártův les i lokality Janská hora se jedná o poměrně velká území. K vlastnímu studiu byla ale na každé lokalitě vybraná menší plocha. V případě lokality Bártův les to byl padlý kmen buku – dále označovaný jako kmen BL - (obr. 4 v příloze) o délce ca 20 m a průměru ca 40 až 60 cm. Kmen byl ve fázi rozkladu ideálním pro život vřetenovek. Zhruba polovina kmene leží na zemi a druhá polovina trčí asi 1,2 m nad zemí. Jedná se o společnou lokalitu druhu *Cochlodina laminata* a *Cochlodina dubiosa corcontica*.

Na Janské hoře byl vybrán také padlý kmen buku – dále jen jako kmen JH - v ideálním stádiu rozkladu (obr. 3 v příloze). Délka tohoto kmenu je ca 10 m plus 3 m postranní výběžek a šířka 35 až 60 cm. Původně, na základě několika sledování lokality a také na základě pozorování J. Brabence, se předpokládalo, že jde o čistou lokalitu *Cochlodina dubiosa corcontica*. Později však i zde byl nalezen příbuzný druh *Cochlodina laminata*. Od poloviny května 2007 byly k monitoringu na obou lokalitách k padlým kmenům přidány ještě stojící stromy. Důvodem byla zejména možnost srovnání a poznání populační dynamiky na stojících kmenech, což může vylepšit naše odhady početnosti na lokalitách s výskytem. Na lokalitě Janská hora byly vybrány dva javory kleny (Φ v jednom metru klen 1 - 40 a klen 2 - 45 cm) a jeden buk lesní – buk 3 (Φ 35 cm), v Bártově lese to byl jeden javor klen – klen BL (Φ 45 cm).

Průzkum v letech 2005/2006 byl zaměřen zejména na základní charakteristiky životního cyklu či pozorování začátku a konce hibernace. Od roku 2007 došlo k výraznému rozšíření sledovaných charakteristik.

K získání údajů o biologii a ekologii byli v roce 2007 všichni jedinci nalezení při dvou návštěvách v období 11. – 19. 5. označeni červeným lakem na nehty. Pro zajištění lepší odolnosti tohoto značení bylo vždy označené místo překryto ještě jednou vrstvou bezbarvého

laku. Značení byli jak dospělá stádia, tak i juvenilní jedinci. Značka většinou pokrývala několik posledních závitů, vždy přitom musela výrazně zasahovat do nejmladšího závitu. Při dalším nálezů takového jedince potom nebylo těžké odečíst počet závitů při značení a při nálezů. To umožnilo jednoduché zjištění rychlosti růstu. Bohužel nebylo později možné nalézt většinu značených juvenilních jedinců v daný termín, aby mohlo dojít ke srovnání velikosti přírůstku za určené časové období.

V dalším roce tj. 2008 byly vřetenovky značeny lakem fialové barvy, aby bylo možné vzájemně odlišit jedince značené v různých letech. Byli značeni všichni jedinci nalezení při třech návštěvách v období 10. – 26. 4. Delší perioda značení (tj. rozmezí šestnácti dnů) oproti roku 2007 souvisí s celkově nižší aktivitou v období značení. Aby bylo možné označit větší počet jedinců, muselo být proto toto období protaženo. Šestnáctidenní rozmezí přitom (po zkušenostech z předcházejícího roku) nepředstavuje možnost nechtěného zkreslení při sledování rychlosti růstu. Dále však byla zvolená jiná strategie značení. Při každé nové návštěvě lokality byli znovu označeni všichni nalezení neoznačení dospělí jedinci. Neoznačení juvenilní jedinci ale už značeni nebyli. Důvodem byla snaha získat lepší představu o tom, jaká je dynamika sledovaného místa. Kolik dospělých vřetenovek se bude na daném místě za danou dobu vyskytovat apod. Kvůli nedostatku údajů o rychlosti růstu juvenilních stádií označených v roce 2008 lakem fialové barvy, nebyla získaná data dále zpracovávána. Pro ilustraci je uvádí pouze tabulka č. 12.

V obou letech byli na lokalitách značeni zástupci druhu *Cochlodina dubiosa corcontica* i druhu *Cochlodina laminata*. Protože je v terénu obtížné tyto dva druhy od sebe navzájem odlišit, bylo by selektivní značení v praxi téměř nemožné. Výraznou většinu však na studovaných lokalitách zaujímá právě studovaný druh (viz charakteristika lokalit).

Při každé návštěvě lokality byl spočítán počet označených a neoznačených dospělých i juvenilních jedinců. V několika případech však bylo téměř nemožné spočítat přesný počet nedospělých stádií na lokalitě kvůli jejich obrovskému počtu a často velmi drobným rozměrům. Do výsledků je zahrnuto číslo, kterého se podařilo dosáhnout. I celkově je asi počet juvenilních stádií podhodnocen, jelikož zejména nejmladší stádia o několika milimetrech lehce uniknou pozornosti sběratele. Počítání byli pouze jedinci nacházející se na povrchu kmene nikoliv např. ukrytí pod kůrou. Naopak nebyl brán zřetel na stupeň aktivity počítaných jedinců. Tento fakt ve výsledku favorizuje spíše dospělá stádia, která při rychlém poklesu vlhkosti zůstávají přichyceni na povrchu kmene chráněni dočasným víčkem. Tento jev se u nedospělých stádií vyskytuje jen zřídka.

Původně bylo v plánu sledovat počet závitů u nalezených juvenilních jedinců. Postupně se ale ukázalo, že počet závitů u nalezených nedospělých stádií varíruje velmi silně bez zjevné závislosti na průběhu roku ani na jiném faktoru. Z tohoto důvodu bylo od tohoto postupu ustoupeno jakožto od zbytečně pracného. Dále byl zaznamenáván už jen počet nalezených juvenilů.

Lokality byly navštěvovány s vyšší frekvencí od začátku tání sněhu na jaře a také před prvními mrazy na podzim. Důvodem bylo monitorování doby ukončení a začátku hibernace. Jelikož byly poslední dvě zimy velice nestandardní, byly lokality několikrát navštíveny i v průběhu zimy při výrazných teplých a vlhkých výkyvech. Pro zjištění, zda nedochází za příznivých podmínek k přerušování hibernace. Před ukončením hibernace byl na lokalitě Bártův les 3krát odebrán vzorek hrabanky a vrstvy půdy do hloubky asi 20 cm. Vzorek o objemu cca 6 l byl následně přebrán, aby se zjistilo, kde vřetenovky přečkávají zimní období.

Při každé návštěvě studovaných lokalit, ale i ostatních lokalit vřetenovky krkonošské bylo pátráno po specifických životních projevech, které byly poté zaznamenávány a vyhodnocovány.

C) Domácí chov

Domácí chov byl založen 12.5. 2007. Bylo označeno 12 juvenilních jedinců o různé velikosti kvůli sledování rychlosti růstu. Pro chov byly vytvořeny podmínky víceméně simulující poměry v přírodě. Do nádob o objemu ca 0,1 l až 3 l byla dána vrstva zeminy a na ní hrabanka s klacíky. Nádoby byly uzavřeny prodyšným plátnem a jednou za čas byl jejich obsah vlhčen vodou. Umístěny byly ven do krabice s hlínou a hrabankou (kvůli udržení stabilních podmínek). Takto připravený chov dále sloužil v odchovu vajíček. Nalezení pářící se jedinci byli odneseni z lokality a umístěni do zvláštní lahvičky a zde posléze pravidelně sledováni. Tento postup byl však úspěšný jen částečně. Pářící vřetenovky totiž ve většině případů při pokusu o přesun rychle páření ukončily, a to i při velmi opatrné manipulaci. V takovém případě předčasného ukončení páření poté nebyly nakladeny vajíčka ani jednou.

Tento poznatek vypořádaný v roce 2007 umožnil změnu strategie v následujícím roce, a tím i zvýšení úspěšnosti odchovu. Jako úspěšnější strategie se v tomto případě ukázal zejména sběr jedinců nalezených již za sucha avšak po vlhkém období, zavíčkovaných v pozici ústími těsně u sebe. V některých případech přímo připomínající vzájemnou pozici při páření, tj. kdy jeden jedinec je orientován ústím k podkladu a druhý je otočen ústím k 1. jedinci po jeho levé straně (viz příloha obr. 5).

D) Statistické zpracování

Kvůli malým datovým souborům platí použité statistiky pouze pro sledované jedince a ne pro celý druh. Pro základní statistické zpracování popisných statistik naměřených hodnot a korelace jednotlivých faktorů bylo využito programu Microsoft Office Excel 2003.

Získané výsledky jsou shrnuty v tabulkách, jejichž grafické zobrazení představují přiložené grafy.

V Tab. 9 pro vyjádření korelace mezi aktivitou plžů a proměnnými prostředí jsou u Janské hory pro rok 2007 korelována data získaná při všech návštěvách (tj. od 12.5. do 6.11.) zatímco u Bártova lesa, z důvodu řady údajů získaných před započítáním plné aktivity po zimním období, jsou do korelace použita data pouze z období od 17.5. do 6.11. Pro rok 2008 jsou u obou lokalit použita data z každé návštěvy (tj. 4.4.-26.6. pro Janskou horu a 3.3.-26.6. pro Bártův les).

IV. Fosilní záznam v Krkonoších

A) Poloha a popis lokality:

Zeměpisná šířka: 50°39'21"

Zeměpisná délka: 15°49'34"

Nadmořská výška: ca 610 m

Lokalita se nachází ve Vodovodním údolí, které leží východně od Horního Maršova. Tři profily byly vykopány v rozmezí asi 400 m² na jižně orientovaném svahu údolí +/- 50 m od cesty a zhruba 150 m od cedule označující ochranné pásmo Krkonošského národního parku (viz Obr. 2). Profil č. 1 se nachází nedaleko vchodu do menší jeskyně, druhá sonda je od něho položena asi 10 m směrem ze svahu. Třetí a největší profil byl odkryt pod skalním převisem asi 30 m západním směrem od první sondy.

Vodovodní údolí je součástí krkonošského krystalinika, které zde místy dosahuje mocnosti až několika desítek metrů (Mrázová & Smutek 2005). Dno údolí je široké asi 100 m. Jsou zde patrné stopy po těžební činnosti v minulosti, kdy byl nepotřebný materiál získaný při těžbě (pravděpodobně vápence z okolních skal) vrstven pod jeskyní. Dnem údolí protéká Maxův potok sbírající vody z vrcholových partií Rýchor. Kolem se zdvihají prudké suťovité svahy, které v horní části přecházejí v obnažené skály převážně dolomitických vápenců. Tyto skály vytvářejí v některých částech drobné i větší jeskynní systémy, kde může docházet místy ke

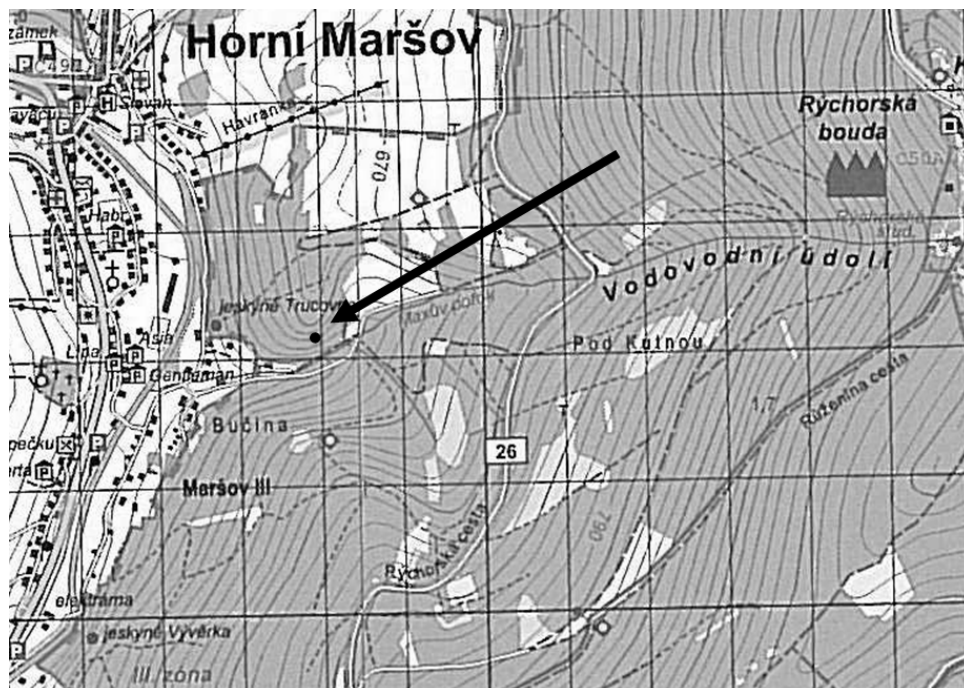
krasovění. Je patrné, že na některých místech došlo v minulosti k odlámání okolí jeskynních vchodů. Bylo tedy nutné se takovým sekundárním uloženinám při výkopových pracích vyhnout.

Území pokrývá květnatá bučina. Ze stromů jsou zastoupeny: buk lesní, javor klen, jilm horský, javor mléč, jasan ztepilý a smrk ztepilý. V podrostu převažuje bažanka vytrvalá, kopřiva dvoudomá, pitulník žlutý, čistec lesní, mařinka vonná, netýkavka nedůtklivá, starček hajní, kopytník evropský, ostružiník křovitý, ostružiník maliník, kakost smrdutý, devěsíl bílý či bršlice kozí noha.

V závislosti na přírodních poměrech jsou zde recentně vyvinuty rendziny.

Zjištěné druhy recentních měkkýšů jsou: *Cochlodina dubiosa corcontica*, *Cochlodina orthostoma*, *Macrogastera plicatula*, *Clausilia dubia*, *Laciniaria plicata*, *Alinda biplicata*, *Clausilia parvula*, *Ruthenica filograna*, *Ena montana*, *Oxychilus depressus*, *Helix pomatia*, *Helicigona lapicida*, *Arianta arbustorum*, *Causa holosericeum*, *Isognomostoma isognomostoma*, *Cepaea hortensis*, *Discus rotundatus*, *Aegopinella pura*, *Aegopinella minor*, *Vitrea diaphana*, *Euconulus fulvus*, *Monachoides incarnatus*, *Trochulus sericeus*, *Arion subfuscus*, *Arion hortensis*, *Limax cinereoniger*, *Malacolimax tenellus*, *Lehmannia marginata*

Obr.2 : Poloha lokality ve Vodovodním údolí u Horního Maršova



Klimatická charakteristika území:

Roční průměrná teplota.....	5,8°C
Průměrná teplota ledna.....	-3,6°C
Průměrná teplota červen.....	15,2°C
Roční průměrné srážky.....	1074 mm
Průměrný počet dní se sněhovou pokrývkou...	100-130

Údaje o podnebí se v případě množství srážek vztahují na Horní Maršov. Udané průměrné teploty se vztahují k Janským Lázním a nebudou se od poměrů ve Vodovodním údolí příliš lišit. Průměrný počet dní se sněhovou pokrývkou je obecný údaj pro nižší polohy Krkonoš. Data jsou převzaty z publikace Krkonoše – příroda, historie, život (Halášová *et al.* 2007). Ukazují, že se jedná o přechod mezi mírně teplou a chladnou oblastí s poměrně velkými teplotními výkyvy. Typicky podhorský charakter podnebí dokresluje také poměrně vysoký roční srážkový úhrn nebo velké množství dní se sněhovou pokrývkou.

B) Malakozoologická analýza

Výkop profilu, odběr a zpracování vzorků na několika vybraných místech byl proveden standardní metodou podle Ložka (1964).

K práci na výkopu byly použity tradiční zahradnické nástroje jako: lopata, krumpáč, lopatka, hrábě, zahradnické nůžky, pila apod.. Mezi vybavení pro zpracování odebraných vzorků patří: různě hrubá síta, nádoby na vodu, přepravky, binolupa apod. Při vlastních výkopových pracích nejprve došlo ke zhodnocení terénu a výběru nejvhodnější polohy pro výkop. Ve Vodovodním údolí byla postupně vybrána 4 místa vhodná pro výkop sondy. První místo leží u částečně odlámaného vchodu do jeskyně a zdálo se tak pro zachování fosiliferních osypů jako ideální. Při samotných výkopových pracích bylo ale záhy zjištěno, že materiál ležící na tomto místě je zřejmě nepůvodní (asi pozůstatek těžby) a práce zde byly proto ukončeny. Druhé místo leží cca 2 m směrem ze svahu od prvního místa. Je situované pod velký kámen (ca 1,6×0,6 m), lze tedy předpokládat, že pod ním uložené vrstvy jsou původní. Zde se podařilo vykopat profil (dále označovaný jako sonda č. 1) jen do hloubky 75 cm, odebrány byly dva vzorky o objemu 5 dm³. Stáří fosilní ulity druhu *Monachoides incarnatus* ze spodní vrstvy bylo v roce 2007 určeno pomocí radiokarbonové metody. Výsledek této analýzy pomohl lepšímu porozumění místních podmínek, přinesl možnost kvalitněji reagovat na situaci v terénu, a ve výsledku tak vybrat vhodné místo pro další sondu. Ještě v roce 2007 byl vykopána další sonda (dále označovaná jako sonda č. 2), tentokrát

položená ca 10 m směrem k cestě od místa č. 2. Hloubka tohoto profilu byla 1,8 m. Jelikož však bylo v jednotlivých vrstvách stejně jako u sondy č. 1 nalezeno pouze malé množství, zejména fragmentů fosilních pozůstatků malakofauny, nebyly výsledky z obou sond podrobněji zpracovávány. Bylo provedeno pouze sumární zhodnocení nálezů.

V roce 2008 bylo vybráno místo situované ve svahu ca 1 m pod vápencovým převisem asi 30 m západním směrem od prvních třech míst. Zde byl vykopán profil vysoký 230 cm o šířce cca. 70 cm až 1 m (dále označovaný jako sonda č. 3).

Výška se u jednotlivých profilů lišila v závislosti na místních podmínkách, jelikož výkop probíhal ve stráni suťového lesa. Takový terén je obecně pro výkopové práce velice náročný, a tudíž nebylo možné v některých případech pokračovat v kopání do požadované hloubky kvůli příliš velkému kusu kamene, který nebylo možné odstranit.

V roce 2008 byla ještě odkryta drobná sonda u lomu Peklo u Lánova. Zde je stržena část svahu pod bukovým lesem. Výkopové práce tudíž byly výrazně ulehčené. Nicméně protože lokalita byla shledána jako nepříliš nadějná, byl vykopán profil pouze do hloubky 120 cm a byly odebrány 2 vzorky o objemu cca 3 dm³. Účelem tohoto postupu nebyla malakostratigrafická charakteristika území, nýbrž předběžný průzkum fosilizačních podmínek panujících na této lokalitě.

Po vykopání příslušného profilu byl ten vždy náležitě očištěn. Následovalo vyhodnocení na základě vzhledu, přibližný nákres zahrnující jednotlivé vrstvy, změření hloubky vrstev a vyfotografování.

Z jednotlivých rozlišených vrstev takto připraveného profilu byly odebrány vzorky. Každý vzorek o objemu cca. 5 dm³ byl po odebrání malou lopatkou vložen do igelitového pytle a označen. Odebrané vzorky byly poté rozprostřeny na vrstvu papíru v přepravce a ponechány na usušení.

Každý takto usušený vzorek byl posléze nasypán do kýble s vodou. Část vzorku, která poté vyplavala na hladinu (zejména celé ulity) byla vybrána jemným sítkem. Přes toto sítko byla ještě prolita horní část výplavu. Zbytek kalu se cedil přes hrubé síto (s oky 1,5 cm), čímž byly odstraněny větší kameny. V několika případech, zejména u vzorků z povrchových vrstev, bylo třeba provést ještě rozrušení koloidních částic v takto přecezeném kalu. Do něj se nalil technický peroxid vodíku (40%). Směs se nechala zreagovat, poté se do ní přilila voda a následně se cedila přes jemné sítko. To se ještě propláchno ve dvou vodních lázních, a poté nechalo usušit. Po usušení přecezeného materiálu zbývalo již jen přebrání získaného materiálu. Tímto postupem se získávaly zejména už jen střepey ulit.

U sondy č. 3 byly celé ulity, vrcholové části ulit stejně jako i ostatní určitelné fragmenty ulit určeny a následně zahrnuty do dalších analýz v souladu s obvyklým postupem (Ložek 1964). Získané fosilní pozůstatky obratlovců byly na určení předány Profesoru Ivanu Horáčkovi z Katedry zoologie PřF UK v Praze.

Protože byly získané vzorky relativně malé, jsou shrnuty v samostatné stati a nikoliv tabulce. Jedině vrstva číslo 1 přitom obsahovala větší množství fosilních měkkýš ulit. Zde a také u vrstvy č. 2 je z tohoto důvodu uveden pouze přehled nalezených druhů. U dalších vrstev je v případě nutnosti uvedena stručná charakteristika nalezených pozůstatků.

C) Radiokarbonové datování

Již jen podle složení společenstev druhů získaných ulit z daných vrstev lze usuzovat na stáří vrstvy (Ložek in verb). Avšak z důvodu získání přesných dat a v souladu s dnes standardní praxí bylo v roce 2007 provedeno datování ulity druhu *Monachoides incarnatus* odebrané z hloubky 75 cm ze spodní vrstvy sondy č. 1. V roce 2008 byly datovány dva vzorky ze sondy č. 3 (profil „pod převisem“ ve Vodovodním údolí). U této sondy bylo díky značně reprezentativnímu vzorku zachovalé obratlovčí fauny možné (minimálně orientačně) nejspodnější - tedy pátou vrstvu chronologicky zařadit do časového měřítka. Hlavním cílem práce bylo datování počátku výskytu druhu *Cochlodina dubiosa corcontica* v Krkonoších. Tento druh byl ale nalezen pouze ve vrstvě č. 1 uvedeného profilu. Nicméně i spodních 30 cm vrchní vrstvy, odkud byl vzorek odebrán, by mohlo představovat časové období v řádu několika tisíc let. I takový údaj by byl potom cenný pro určení stáří krkonošského endemita. Z tohoto důvodu bylo také zvoleno datování stáří vrstvy č. 1 a 2 pomocí radiokarbonové metody. U obou vrstev byla použita ulita druhu *Oxychilus depressus* (odebraná z hloubky 0,7 m pro první vrstvu a z hloubky 1 m pro vrstvu č. 2). Datování bylo provedeno radiokarbonovou metodou v laboratoři Poznań Radiocarbon Laboratory v Polsku.

4. Výsledky

I. Geografické rozšíření endemického druhu Krkonoš *Cochlodina d. corcontica*

Tab.2: Seznam známých lokalit *Cochlodina dubiosa corcontica* v Krkonoších

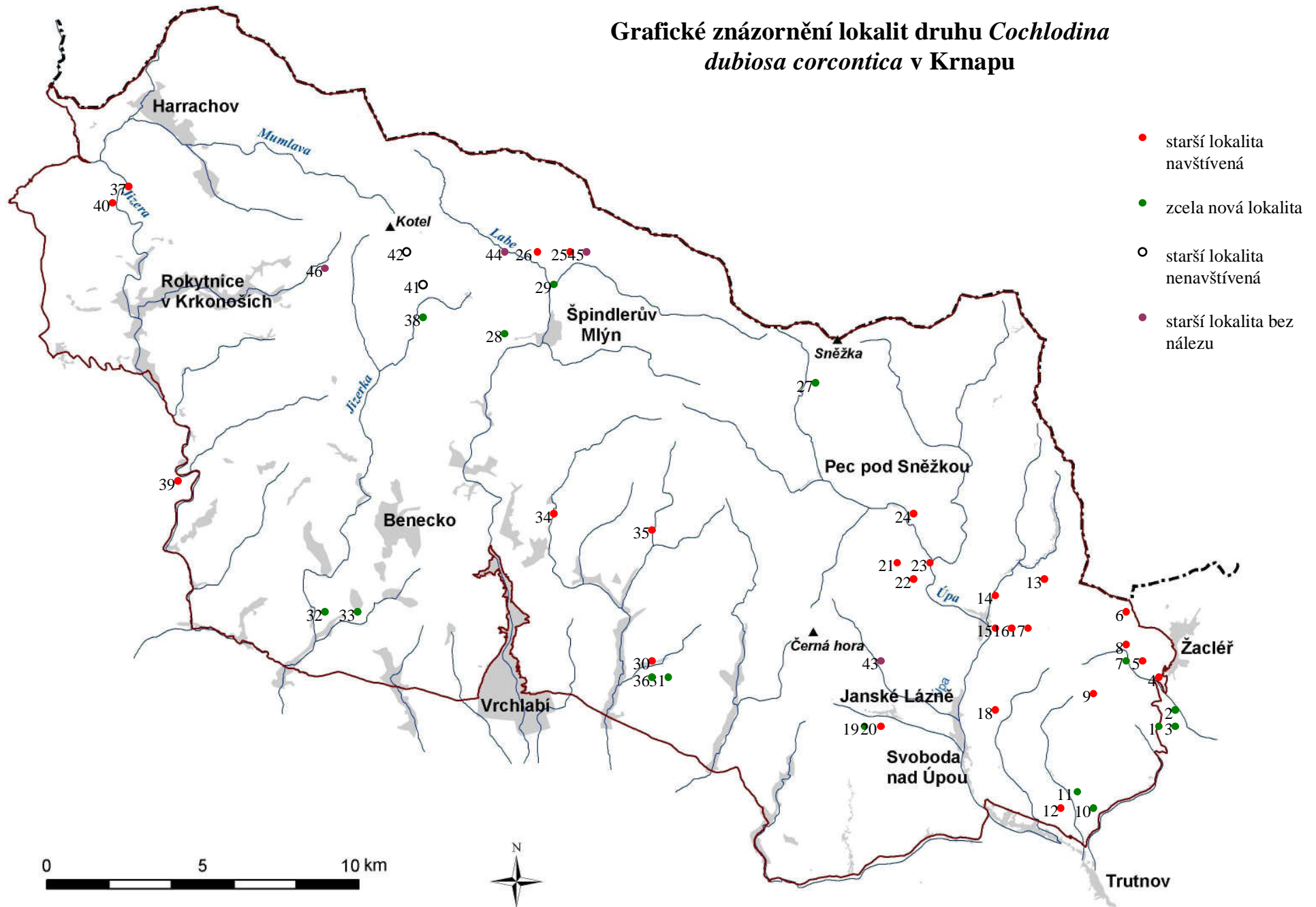
číslo lokality	souřadnice	nadm.výška [m n. m.]	sběratel
1	50°38'21", 15°53'23"	780	Tlachač 2005
2	50°38'33", 15°54'09"	575	Tlachač 2006
3	50°38'15", 15°54'05"	690	Tlachač 2006
4	50°39'06", 15°54'03"	600	Brabenec 1970, Tlachač 2006
5	50°39'07", 15°53'31"	620	Brabenec 1970, Tlachač 2005
6	50°40'10", 15°52'46"	860	Brabenec 1970, Tlachač 2006
7	50°39'23", 15°53'08"	640	Tlachač 2006
8	50°39'31", 15°53'15"	700	Brabenec 1967, Tlachač 2005
9	50°38'39", 15°52'43"	860	Brabenec 1967, Tlachač 2005
10	50°37'45", 15°51'27"	610	Tlachač 2005
11	50°37'50", 15°51'07"	620	Tlachač 2005
12	50°37'31", 15°51'02"	675	Brabenec 1967, Vaňek 1998, Tlachač 2005
13	50°40'29", 15°50'45"	695	Brabenec 1967, Tlachač 2005
14	50°39'51", 15°49'26"	620	Brabenec 1970, Tlachač 2006
15	50°39'21", 15°49'34"	610	Brabenec 1970, Tlachač 2006
16	50°39'26", 15°50'09"	690	Brabenec 1970, Tlachač 2006
17	50°39'28", 15°50'40"	960	Brabenec 1967, Tlachač 2005
18	50°38'23", 15°50'05"	620	Brabenec 1968 (nepubl.), Tlachač 2005
19	50°37'35", 15°46'16"	700	Tlachač 2006
20	50°37'32", 15°47'16"	700	Brabenec 1967, Tlachač 2006
21	50°40'06", 15°47'24"	730	Brabenec 1967, Tlachač 2006
22	50°40'35", 15°46'36"	730	Brabenec 1967, Tlachač 2006
23	50°40'31", 15°47'40"	640	Brabenec 1967, Tlachač 2006
24	50°41'06", 15°47'02"	670	Brabenec 1968, Tlachač 2006
25	50°45'01", 15°36'40"	850	Brabenec 1966 (nepubl.), Vaňek 1998 (nepubl.), Tlachač 2006
26	50°44'47", 15°36'06"	820	Brabenec 1967 (nepubl.), Vaňek 1998 (nepubl.), Tlachač 2006
27	50°43'52"; 015°43'54"	1300	?, Juříčková & Tlachač 2005
28	50°43'43"; 15°34'57"	825	Juříčková & Tlachač 2005
29	50°44'29"; 15°36'23"	730	Juříčková & Tlachač 2005
30	50°38'10"; 15°40'12"	540	Brabenec 1970 (nepubl.), Juříčková & Tlachač 2005
31	50°37'50"; 15°40'57"	620	Juříčková & Tlachač 2005
32	50°38'49"; 15°30'40"	470	Juříčková & Tlachač 2005
33	50°38'23"; 15°32'23"	500	Juříčková & Tlachač 2005
34	50°40'14", 15°37'07"	700	Brabenec 1967, Tlachač 2006
35	50°40'29", 15°39'49"	725	Vaňek 2003, Tlachač 2006
36	50°37'56", 15°40'15"	560	Tlachač 2006
37	50°45'21", 15°24'34"	545	Vaňek 1999 (nepubl.), Tlachač 2006?

38	50°43'37",15°32'48"	800	Tlachač 2006
39	50°40'28"; 015°26'49"	420	Juříčková 2005
40	50°44'55",15°24'23"	525	Vaňek 1999, Tlachač 2008
41		900	Brabeneč 1967
42		950	Brabeneč 1961 (nepubl.)
43	50°38'51",15°46'17"	825	Brabeneč 1967 (1959)
44	50°44'53",15°35'45"	815	Brabeneč 1967
45	50°44'59",15°37'38"	850	Brabeneč 1967
46	50°44'11",15°29'48"	800	Brabeneč 1947 (nepubl.)

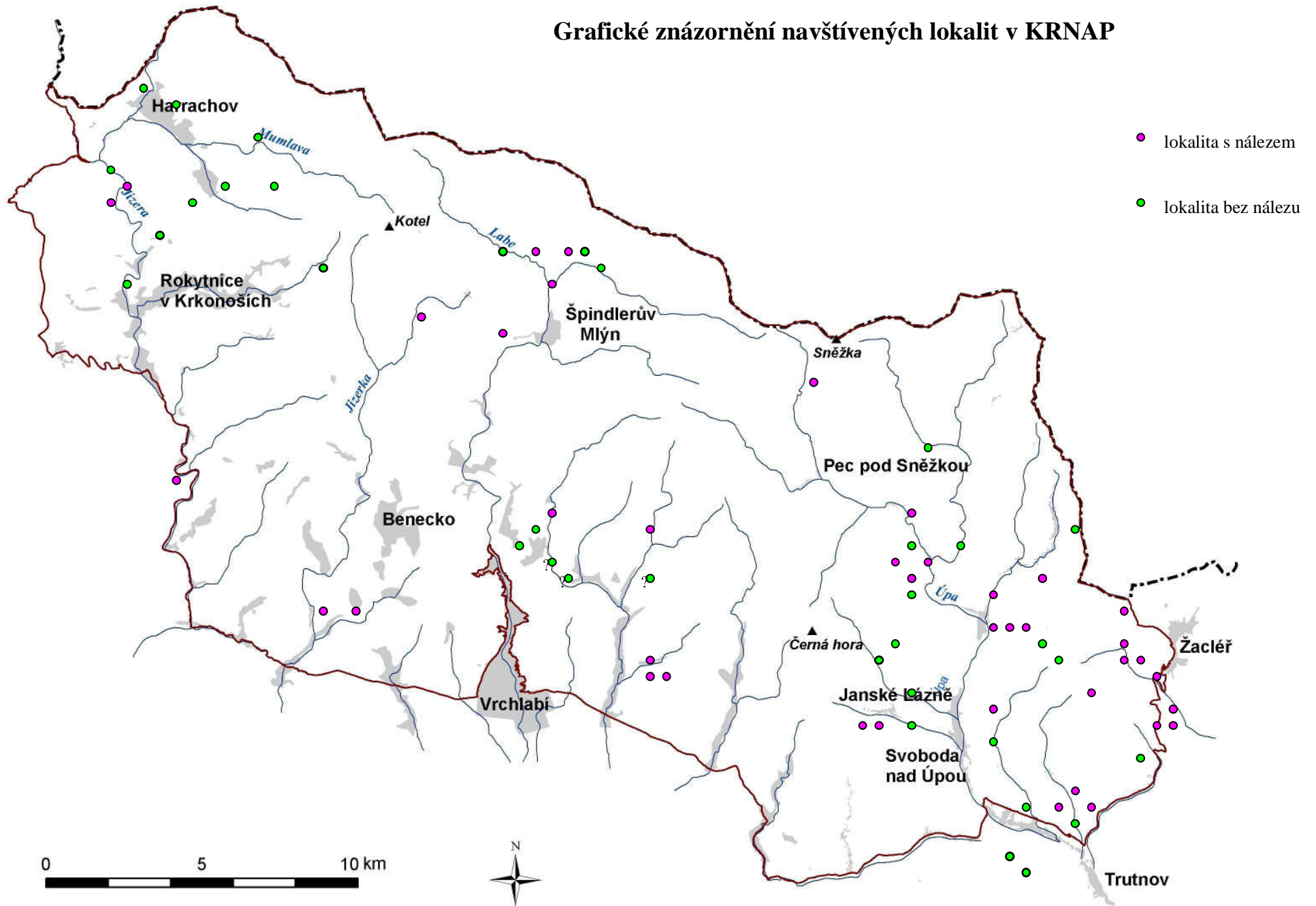
Tab. 3: Seznam lokalit *Cochlodina dubiosa corcontica* mimo Krkonoše

Lokalita	souřadnice	nadm. výška [m. n. m.]	sběratel
<i>seznam Jaroslava Brabence uložený v Národním muzeu v Praze</i>			
Vraní hory – Dlouhé údolí	50°40'08,4";15°59'25"	650	Brabeneč 1959, Tlachač 2007
pod Čápem – Teplické skály		780	Brabeneč 1961
zřícenina Adršpach – Adršpašské skály	50°37'03";16°06'01"	655	Brabeneč 1967
Adamovský potok u Úpice	50°32'17,3";15°58'38,7"	430	Brabeneč 1967, Tlachač 2007
údolí Úpy pod Rýzmburkem	50°25'46,5";16°02'24,2"	325	Brabeneč 1968, Tlachač 2008
údolí Úpy, Bohuslavice - Adamov	50°32'41,7";15°59'04,3"	415	Brabeneč 1972, Tlachač 2007
Břecštejský kaňon	50°35'16",15°50'03"	470	Brabeneč 1959
Zřícenina Břecštejn u Trutnova	50°35'05,8",15°49'44,8"	489	Brabeneč 1959
<i>Muzeum východních Čech v Hradci Králové</i>			
Nová Paka - Dolní Nová ves - les U vany		480	V. Hlaváč 1931
Frýdlant - Raspenava - lom		340	Šlapák 1953
Jaroměř - Zvole - stráž nad Úpou		275	1947
zřícenina Bradlec	50°29'30";15°24'44"	520	V. Hlaváč, Vais 1937
Hořice - Lukavec - les Soví důl		430	V. Hlaváč 1937
zřícenina Kumburk	50°29'36";15°26'41"	640	Duchoň 1934
<i>Nové nálezy</i>			
Pravý břeh Úpy v Mladých Bukách	50°36'31,5";15°49'24"	535	Tlachač 2008
Pravý břeh Úpy u Svobody nad Úpou	50°37'15,2";15°48'55"	520	Tlachač 2008

Grafické znázornění lokalit druhu *Cochlodina dubiosa corcontica* v Krnapu



Grafické znázornění navštívených lokalit v KRNP



II. Fylogenetické postavení v rámci rodu *Cochlodina*

Fylogenetické vztahy

Výsledky na základě získaného datového souboru částečných sekvencí 16S rDNA ukazují na značnou divergenci uvnitř rodu *Cochlodina* i v rámci některých tradičních druhů (Obr. 3). Variabilita sekvencí použitého genu mezi liniemi označenými na Obr. 4 je znázorněna v Tab. 4. Průměrná divergence mezi těmito liniemi je 17,8%. Pohybuje se v rozmezí 2,19% až 33,67%.

Druhy *C. cerata* a *C. orthostoma* řazené společně do podrodu *Paracochlodina* zde tvoří monofyletickou skupinu, která je sesterská k ostatním liniím rodu. Divergence těchto dvou druhů od ostatních druhů jsou velmi vysoké, pohybují se v rozmezí 26,2-33,67% od ostatních linií. Pro srovnání se hodnota vzájemných divergencí mezi outgroup, zastupovanou zde dvěma druhy rodu *Albinaria*, a jednotlivými liniemi rodu *Cochlodina* pohybuje v rozsahu 30-36,8% (průměr je 34,3%). Zástupci dvou druhů současného podrodu *Paracochlodina* zde tedy tvoří skupinu, která má velmi podobnou genetickou vzdálenost k ostatním studovaným zástupcům rodu *Cochlodina* jako zástupce nepříbuzného rodu.

C. comensis a *C. commutata*, dva konchologicky značně odlišné druhy tradičně řazené do odlišných podrodů, jsou relativně blízce příbuzné (divergence 6,2%) a tvoří na kladogramu monofyletickou linii.

Zástupci zbylých morfospecií použitých v této analýze patří do podrodu *Cochlodina*. Na fylogenetickém stromu vytváří monofyletickou skupinu. Každá z použitých populací morfologického druhu *C. fimbriata* - rakouská, italská a slovenská - tvoří vlastní linii s divergencemi 4,6 až 10,7% (Tab. 4).

Obecně přijímaná blízká příbuznost mezi druhem *C. laminata* a *C. dubiosa* (Nordsieck 1969a) je zde podpořena jejich sesterským postavením. V rámci *C. dubiosa* se na kladogramu vyskytují 2 sesterské linie. První linie zahrnuje zástupce krkonošských populací *C. d. corcontica* a druhá zástupce *C. d. dubiosa* z jedné alpské lokality (okolí Bärenthalu v Rakousku). Divergence mezi těmito dvěma liniemi je 3%. Tato míra variability je ve srovnání s ostatními pozorovanými divergencemi mezi jednotlivými liniemi dosti nízká.

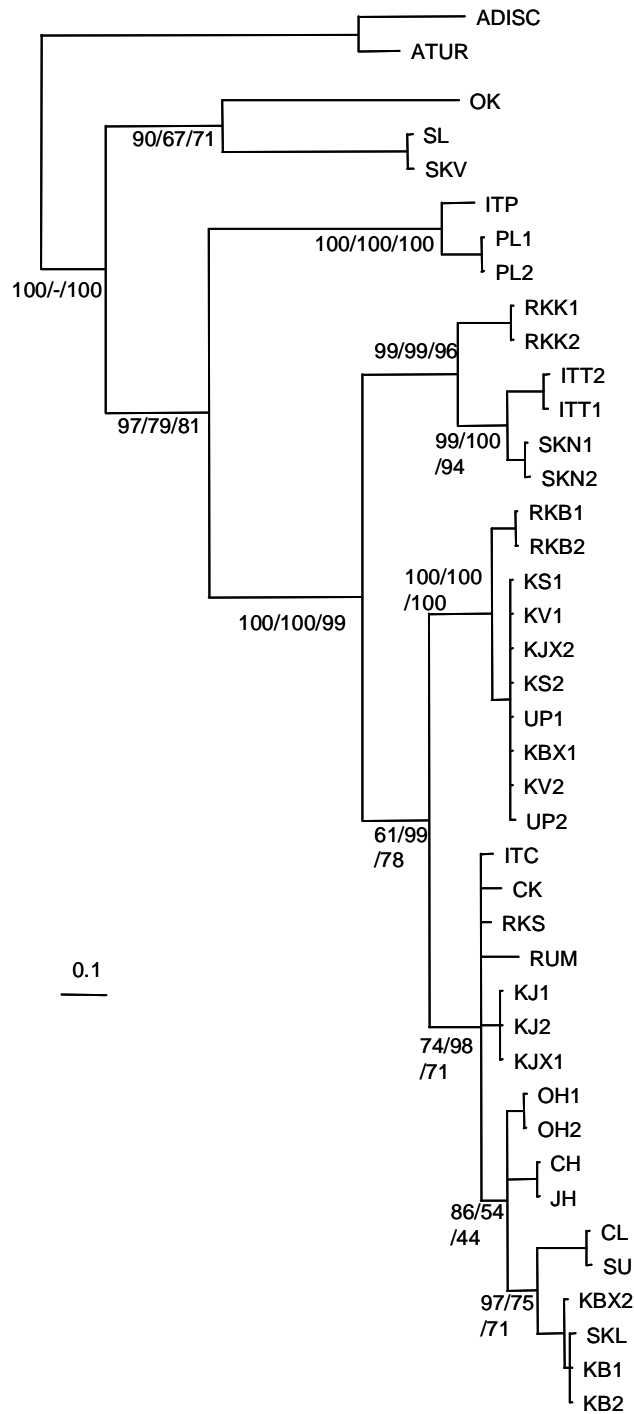
Ve zbývajícím skupině zahrnující zástupce morfospecie *C. laminata* panují zdaleka nejsložitější příbuzenské vztahy. Pokud budeme považovat velmi heterogenní skupinu, která zahrnuje zástupce ze čtyř geograficky vzdálených lokalit – italské, rakouské, rumunské a české (z Českého krasu), jako jedinou linii, pak zde můžeme nalézt 6 vzájemně odlišených

linií (s divergencemi 3,3 až 9,9%). Geograficky blízké populace přitom mohou patřit do rozdílných linií. První skupina zahrnuje zástupce východokrkonoské a slovenské populace. Méně překvapující je spojení zástupců ze Šumavy a z Českého lesa do společné linie. Vlastní oddělenou skupinu, ke které představují sesterskou linii dva zástupci z lokality u Ohře, tvoří i zástupci z populace v okolí Chocně a Jizerských hor. Samostatnou linii tvoří i zástupci z údolí Jizery na západě Krkonoš.

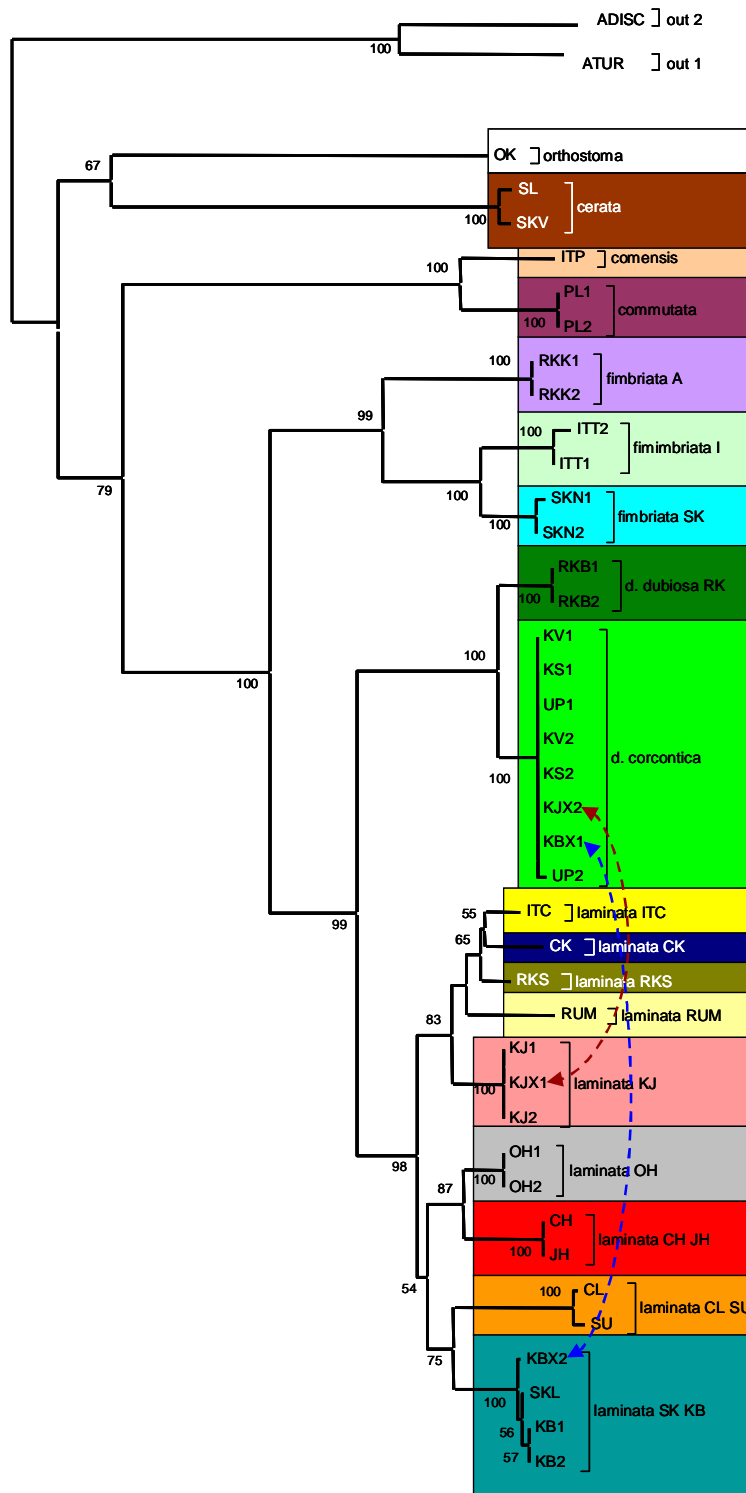
Hybridizace

Dále byla zjišťována taxonomická pozice přechodných morfotypů mezi *C. d. corcontica* a *C. laminata* z jejich společných lokalit. Čtyři zástupci takových morfotypů byli vybráni ze dvou různých krkonoských lokalit (dva z každé lokality). Cílem bylo otestovat, zda jsou jejich sekvence 16S rDNA asociované s jedním, oběma nebo s žádným haplotypem. V obou případech byl haplotyp přechodných morfotypů mezi *C. laminata* a *C. d. corcontica* asociován jak s haplotypem druhu *C. laminata* tak i *C. d. corcontica*. A to vždy s haplotypem pocházejícím ze stejné lokality jako daný vzorek přechodného morfotypu.

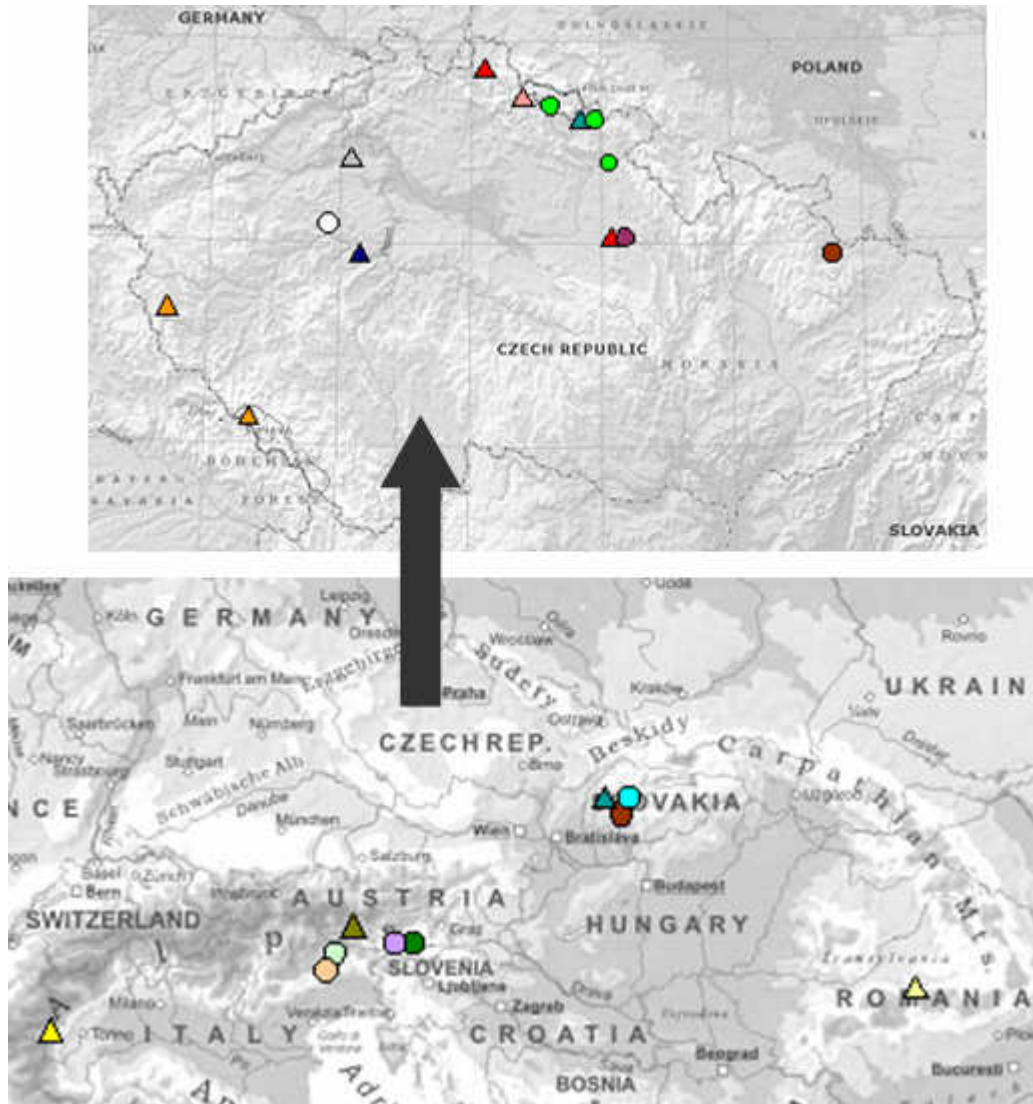
Obr. 3 : Fylogenetické vztahy mezi střeoevropskými zástupci rodu *Cochlodina* založené na Bayesově analýze. Čísla u jednotlivých větví označují hodnotu Bayesovy posteriorní pravděpodobnosti a dále podporu bootstrapu pro analýzu počítanou pomocí metody neighbor-joining (500 replikací) a maximum parsimony (1000 replikací). Strom byl zakořeněn pomocí dvou druhů rodu *Albinaria*.



Obr. 4 : Strom založený na neighbor-joining metodě byl vytvořen v programu MEGA 4.0 pomocí modelu Maximum Composite Likelihood (Tamura et al. 2004). Podpora jednotlivých větví je znázorněna pouze v případě, že je vyšší než 50%. Byla počítána pomocí bootstrapu o 500 pseudoreplikacích. Koncové linie jsou odlišeny barvami, které odpovídají barevnému značení míst sběru (Obr. 5). Šipkami různé barvy jsou spojeni 2 přechodné morfotypy z každé lokality. Strom byl zakořeněn pomocí dvou druhů rodu *Albinaria*.



Obr. 5 : Mapa střední Evropy s vyznačenými místy sběru zástupců jednotlivých linií. Pro zástupce *C. laminata* je trojúhelník a pro zástupce ostatních druhů kruh. Barvy bodů oddělují jednotlivé získané linie a korespondují s barevným označením na NJ stromu.



Základní topologie je, u stromů získaných pomocí Bayesovy analýzy (BA) (Obr. 3), metodou spojování nejbližších objektů (neighbor-joining, NJ) (Obr. 4) a metodou maximální parsimonie (maximum parsimony), shodná. To ukazuje na silný signál obsažený v naměřených datech. Rozdíl panuje pouze u několika koncových linií komplexu *C. laminata*, které u BA stromu nejsou (na rozdíl od NJ stromu) odlišené, ale spadají do polytomie. I u NJ stromu je nicméně podpora takových větví nízká.

Tab. 4 : Odhad evolučních divergencí srovnávané oblasti 16S rDNA mezi jednotlivými liniemi v rámci rodu *Cochlodina*. Tabulka znázorňuje průměrnou hodnotu divergence počítané podle Kimurova dvou-parametrového modelu ze všech párů sekvencí mezi jednotlivými liniemi. Barvami jsou zvýrazněné divergence mezi samostatnými liniemi v rámci tradičních druhů: oranžovou barvou v rámci *C. laminata*, zelenou barvou v rámci *C. dubiosa* a světle modrou barvou v rámci *C. fimbriata*. Žlutá barva označuje divergenci mezi konchologicky značně odlišnými druhy *C. commutata* a *C. comensis*. Kódy pro jednotlivé linie odpovídají kódům jednotlivých zástupců (Tab. 1) sdružených v linii a jsou založené na geografické poloze (např. IT – Itálie, RK – Rakousko, SK – Slovensko).

	lam_ITC	lam_CK	lam_RKS	lam_RUM	lam_KJ	lam_OH	lam_CH-JH	lam_CL-SU	am_SK-KB	dub_RK	corcontica	fimbr_RK	fimbr_IT	fimbr_SK	comsis_ITP	comm_PL	orthost	cerata	out_1_at
laminata_ITC																			
laminata_CK	0,0302																		
laminata_RKS	0,0219	0,0304																	
laminata_RUM	0,0443	0,0558	0,0417																
laminata_KJ	0,033	0,0359	0,0304	0,0558															
laminata_OH	0,05	0,0588	0,0475	0,0763	0,0502														
laminata_CH-JH	0,0676	0,0768	0,0505	0,0794	0,068	0,0389													
laminata_CL-SU	0,0869	0,0901	0,0753	0,099	0,081	0,0765	0,0856												
laminata_SK-KB	0,087	0,0841	0,0769	0,0868	0,0691	0,0635	0,062	0,0647											
dubiosa_RK	0,1131	0,1228	0,1142	0,1193	0,1133	0,11	0,1297	0,1479	0,1151										
corcontica	0,1103	0,1199	0,1112	0,1197	0,1042	0,1041	0,1203	0,1315	0,1123	0,0305									
fimbriata_RK	0,1714	0,1782	0,159	0,1748	0,1647	0,1714	0,1817	0,1766	0,1681	0,1582	0,1587								
fimbriata_IT	0,1816	0,1818	0,1692	0,1851	0,1715	0,1582	0,1684	0,1803	0,1813	0,1772	0,1809	0,1071							
fimbriata_SK	0,1698	0,1665	0,1575	0,1766	0,1597	0,1564	0,1734	0,17	0,1794	0,1708	0,1744	0,0961	0,0457						
comensis_ITP	0,273	0,2692	0,2669	0,2651	0,2654	0,2692	0,2689	0,2713	0,2579	0,2905	0,2676	0,2772	0,2799	0,2608					
commutata_PL	0,2688	0,2612	0,2589	0,2611	0,2615	0,2612	0,2649	0,2632	0,2576	0,2935	0,2746	0,2732	0,2873	0,2661	0,0621				
orthostoma	0,2724	0,2682	0,282	0,2838	0,272	0,2642	0,284	0,2683	0,2865	0,2866	0,2986	0,3172	0,2877	0,2947	0,3367	0,3238			
cerata	0,2696	0,2734	0,2752	0,2619	0,2676	0,2774	0,2932	0,2755	0,2921	0,3167	0,3169	0,2842	0,2997	0,278	0,2826	0,2957	0,2438		
out_1_albtur	0,3597	0,3501	0,3589	0,3683	0,3597	0,3505	0,3447	0,3613	0,3414	0,334	0,3534	0,3473	0,3385	0,3528	0,3405	0,3266	0,3001	0,3467	
out_2_albdisc	0,3302	0,3299	0,3392	0,3484	0,335	0,335	0,3392	0,3516	0,3359	0,334	0,3487	0,3266	0,3451	0,357	0,3441	0,3455	0,3227	0,3587	0,1117

III. Biologie a ekologie

V tabulkách a grafech jsou použity následující zkratky:

Pro větvenky:

DN – dospělý jedinec neznačený

DZ – dospělý jedinec značený lakem červené barvy (rok 2007)

DF – dospělý jedinec značený lakem fialové barvy (rok 2008)

JN – juvenilní jedinec neznačený

JZ – juvenilní jedinec neznačený lakem červené barvy (rok 2007)

JF – juvenilní jedinec neznačený lakem fialové barvy (rok 2008)

Pro lokality:

JH – lokalita Janská hora

BL – lokalita Bártův les

DCH – domácí chov

Tab. 5 : Pozorovaná aktivita na lokalitě Janská hora v průběhu roku 2007

datum	kmen JH				klen 1				klen 2				buk 3			
	DN	DZ	JN	JZ	DN	DZ	JN	JZ	DN	DZ	JN	JZ	DN	DZ	JN	JZ
12.5.	110	0	62	0	5	0	1	0	5	0	6	0	4	0	6	0
19.5.	28	16	18	1	0	2	0	0	0	2	0	0	1	1	0	1
3.6.	38	24	80	11	1	4	0	0	2	1	17	1	5	2	11	0
18.6.	2	4	6	1	2	2	0	0	1	1	2	0	2	1	3	2
1.7.	8	3	41	8	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1
15.7.	9	4	23	3	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
31.7.	18	8	63	3	0	2	0	0	2	0	10	0	1	0	5	0
12.8.	36	15	100	6	3	3	0	0	7	3	19	0	9	2	15	1
27.8.	6	6	24	3	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
11.9.	11	5	72	1	1	1	0	0	3	1	14	1	1	0	16	0
22.9.	14	2	35	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
6.10.	8	3	36	0	0	0	0	0	2	2	1	0	0	0	5	0
12.10.	1	0	6	0	1	0	0	0	2	0	5	0	0	0	0	0
28.10.	30	2	32	0	2	0	1	0	7	2	3	0	3	1	2	0
6.11.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0

Značení červeným lakem provedeno při dvou návštěvách dne 12.5. a 19.5.

Celkový počet označených jedinců: Kmen: 109 dospělců, 37 juvenilních jedinců

Klen 1: 5 dospělců, 1 juvenilní jedinec

Klen 2: 5 dospělců, 6 juvenilních jedinců

Buk 3: 5 dospělců, 6 juvenilních jedinců

Tab. 6 : Pozorovaná aktivita na lokalitě Bártův les v průběhu roku 2007

Datum	kmen BL				klen BL			
	DN	DZ	JN	JZ	DN	DZ	JN	JZ
18.3.	1	0	11	0				
23.3.	0	0	0	0				
31.3.	1	0	7	0				
7.4.	0	0	0	0				
22.4.	1	0	0	0				
11.5.	37	0	6	0				
17.5.	56	10	34	0	0	4	0	1
25.5.	13	1	0	0	2	0	0	0
2.6.	55	32	26	1	7	0	0	0
16.6.	7	3	0	0	1	1	1	0
2.7.	4	3	0	0	2	0	0	0
15.7.	5	2	1	0	0	0	0	0
30.7.	62	20	43	4	2	0	1	1
14.8.	9	3	11	0	0	0	0	0
27.8.	2	1	1	0	0	0	0	0
10.9.	18	4	14	0	0	0	0	0
22.9.	6	1	1	0	0	0	0	0
7.10.	13	2	2	0	0	0	0	0
12.10.	2	1	0	0	0	0	0	0
28.10.	54	10	0	0				
6.11.	0	0	0	0	0	0	0	0

Značení červeným lakem provedeno při dvou návštěvách dne 11.5. a 17.5.

Celkový počet označených jedinců: Kmen: 57 dospělců, 16 juvenilních jedinců

Klen BL: 4 dospělci, 1 juvenilní jedinec

Tab. 7 : Pozorovaná aktivita na lokalitě Janská hora v průběhu roku 2008

datum	kmen JH						klen 1						klen 2						buk 3					
	DN	DZ	DF	JN	JF	JZ	DN	DZ	DF	JN	JF	JZ	DN	DZ	DF	JN	JF	JZ	DN	DZ	DF	JN	JF	JZ
4.4.	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
10.4.	4	1	0	19	0	2	0	0	0	0	0	0	0	1	0	4	0	0	0	0	0	5	0	0
17.4.	1	0	1	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	1	0	0	0	1	0
26.4.	18	5	1	16	1	1	0	2	0	1	0	0	1	1	0	7	0	0	1	1	0	2	1	0
5.5.	24	9	9	27	2	2	0	2	0	0	0	0	0	1	1	3	3	0	1	1	2	7	3	0
17.5.	31	4	17	25	1	1	0	0	0	0	0	0	3	2	0	5	0	1	1	0	1	1	0	0
3.6.	12	4	9	5	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
17.6.	11	8	11	42	1	1	1	0	0	0	0	0	0	1	0	2	2	0	1	0	0	3	0	0
26.6.	7	5	16	83	1	1	0	1	0	0	0	0	7	2	0	11	2	1	0	1	2	4	0	0

Značení juvenilních stádií fialovým lakem provedeno při třech návštěvách dne 10.4., 17.4. a 26.4. Neoznačení dospělí jedinci značení při každé návštěvě od 10.4.

Celkový počet označených jedinců: Kmen: 106 dospělců, 37 juvenilních jedinců

Klen 1: 1 dospělce, 1 juvenilní jedinec

Klen 2: 11 dospělci, 12 juvenilních jedinců
 Buk 3: 5 dospělců, 7 juvenilních jedinců

Tab. 8 : Pozorovaná aktivita na lokalitě Bártův les v průběhu roku 2008

datum	kmen BL						klen BL					
	DN	DZ	DF	JN	JF	JZ	DN	DZ	DF	JN	JF	JZ
3.3.	3	1	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0
4.4.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
12.4.	0	4	0	25	0	0	0	0	0	14	0	0
18.4.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0
26.4.	12	6	12	6	0	0	0	0	0	2	0	0
6.5.	16	6	14	2	0	1	0	0	0	2	0	0
16.5.	23	10	17	6	1	1	7	1	0	7	3	0
4.6.	44	16	30	66	7	1	4	0	0	2	0	0
17.6.	3	5	8	5	0	1	0	0	1	1	0	0
26.6.	17	15	57	52	6	1	0	2	1	2	0	0

Značení juvenilních stádií fialovým lakem provedeno při třech návštěvách dne 12.4., 18.4. a 26.4. Neoznačení dospělí jedinci značení při každé návštěvě od 12.4.

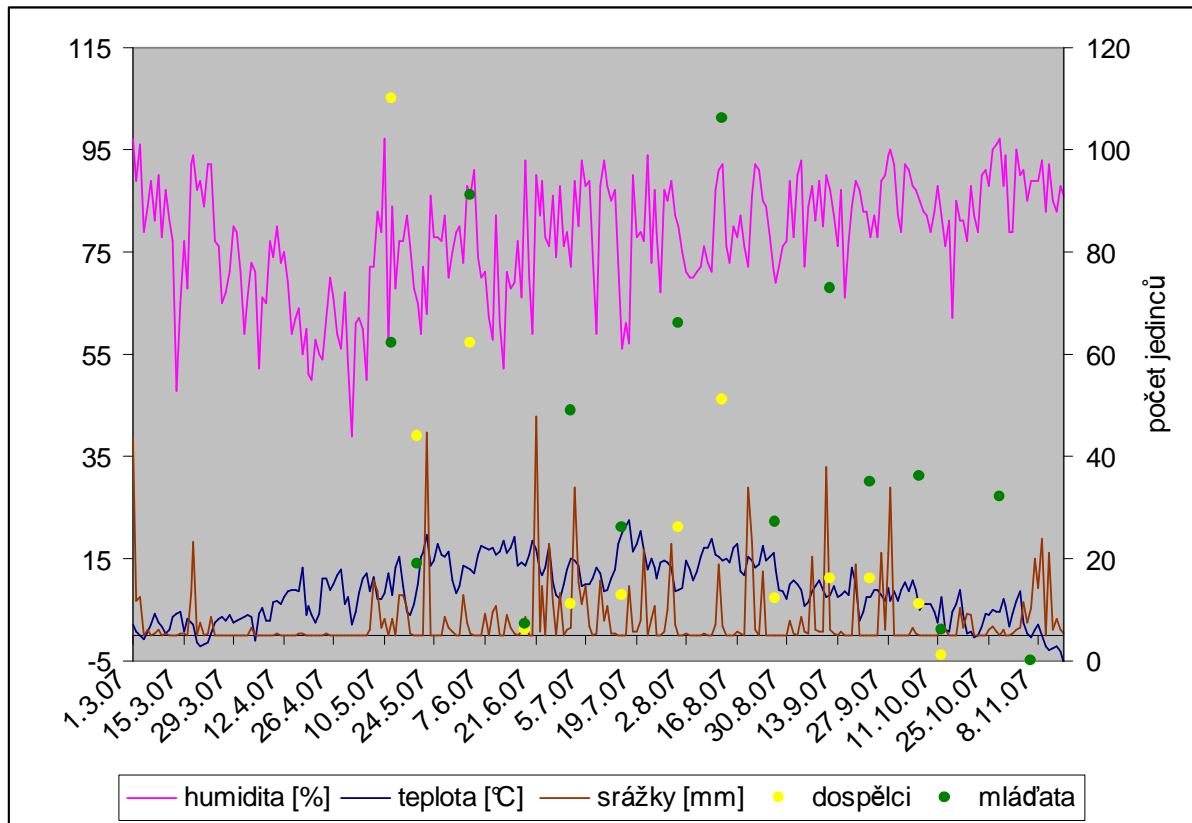
Celkový počet označených jedinců: Kmen BL: 115 dospělců, 10 juvenilních jedinců

Klen BL: 11 dospělců, 19 juvenilních jedinců

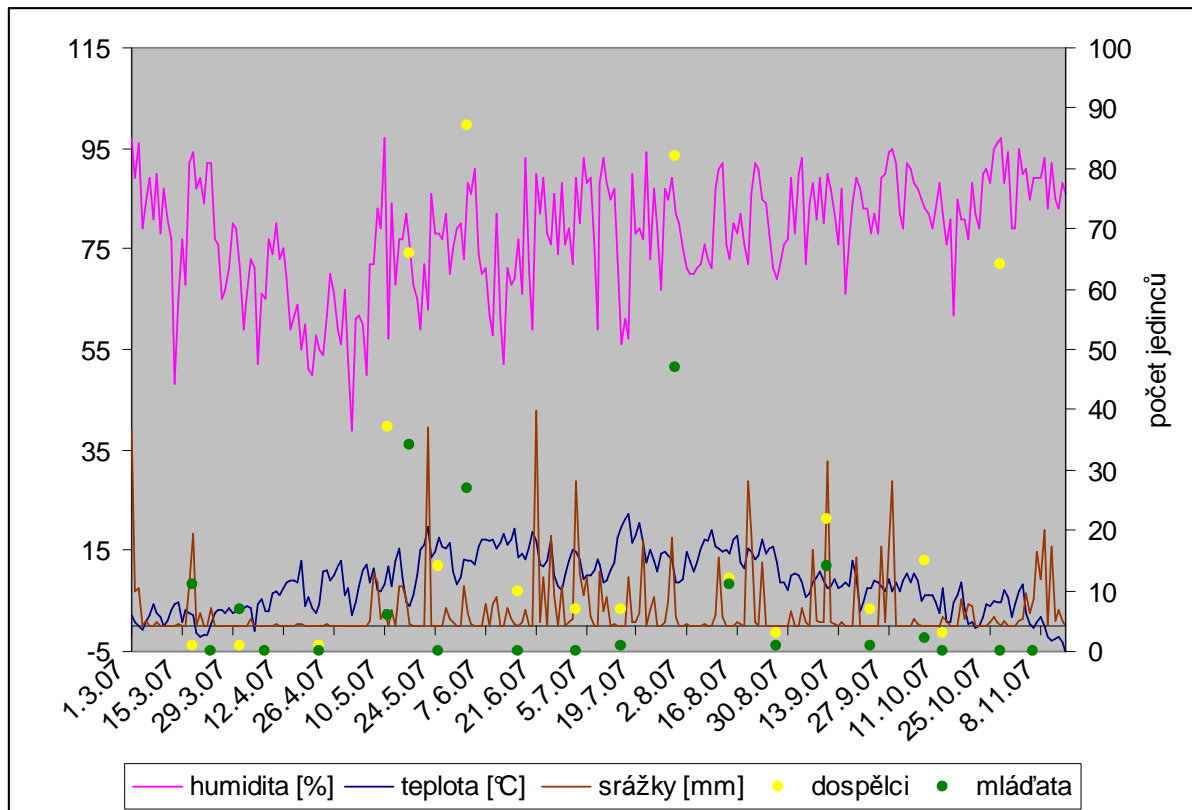
Tab. 9 : Hodnoty korelace závislosti aktivity větvenek na jednotlivých proměnných prostředí

		2007			2008	
		teplota	humidita	srážky	teplota	humidita
Janská hora	Dospělci	0,08686	0,12509	0,01534	0,62343	0,55509
	Mláďata	0,29464	0,22036	-0,2623	0,47225	0,85156
Bártův les	Dospělci	-0,1758	0,24405	-0,1454	0,89580	0,60301
	Mláďata	-0,1629	0,08600	-0,0133	0,61924	0,65637

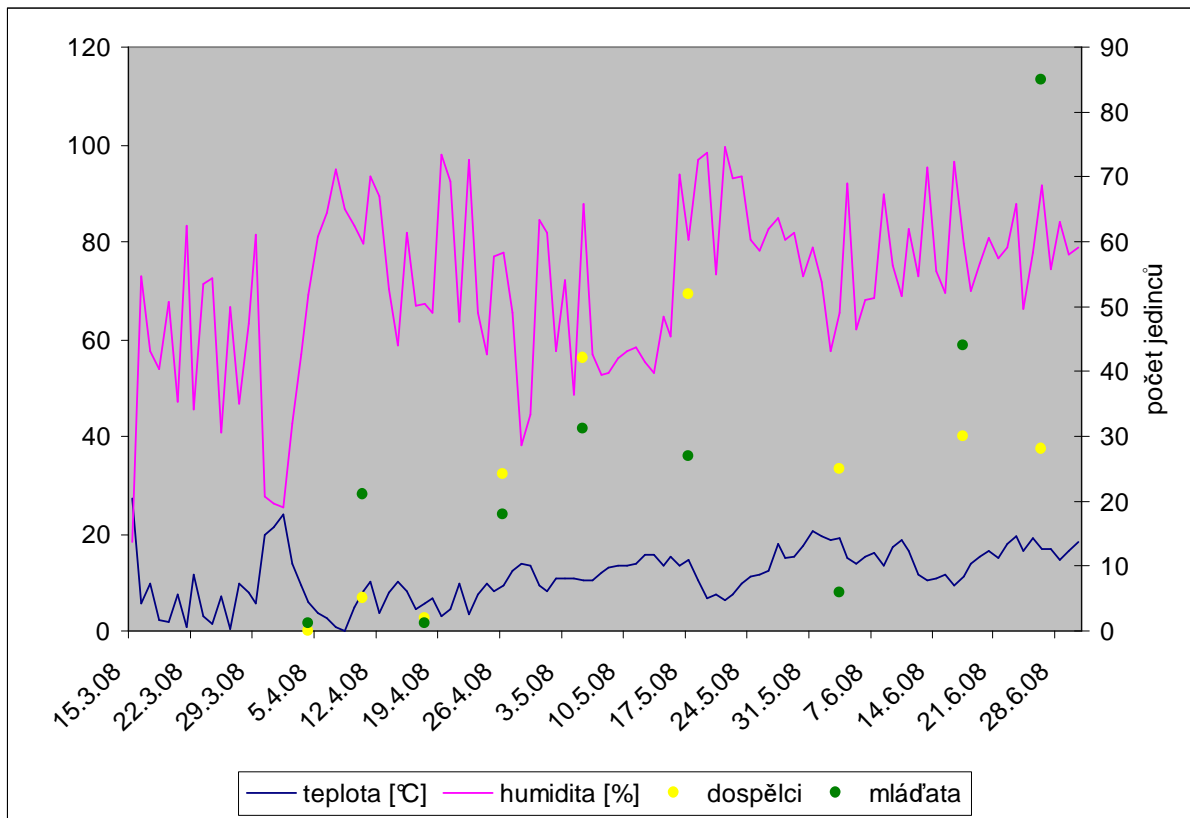
Obr. 6 : Pozorovaná aktivita na lokalitě Janská hora v průběhu roku 2007 v závislosti na počasí



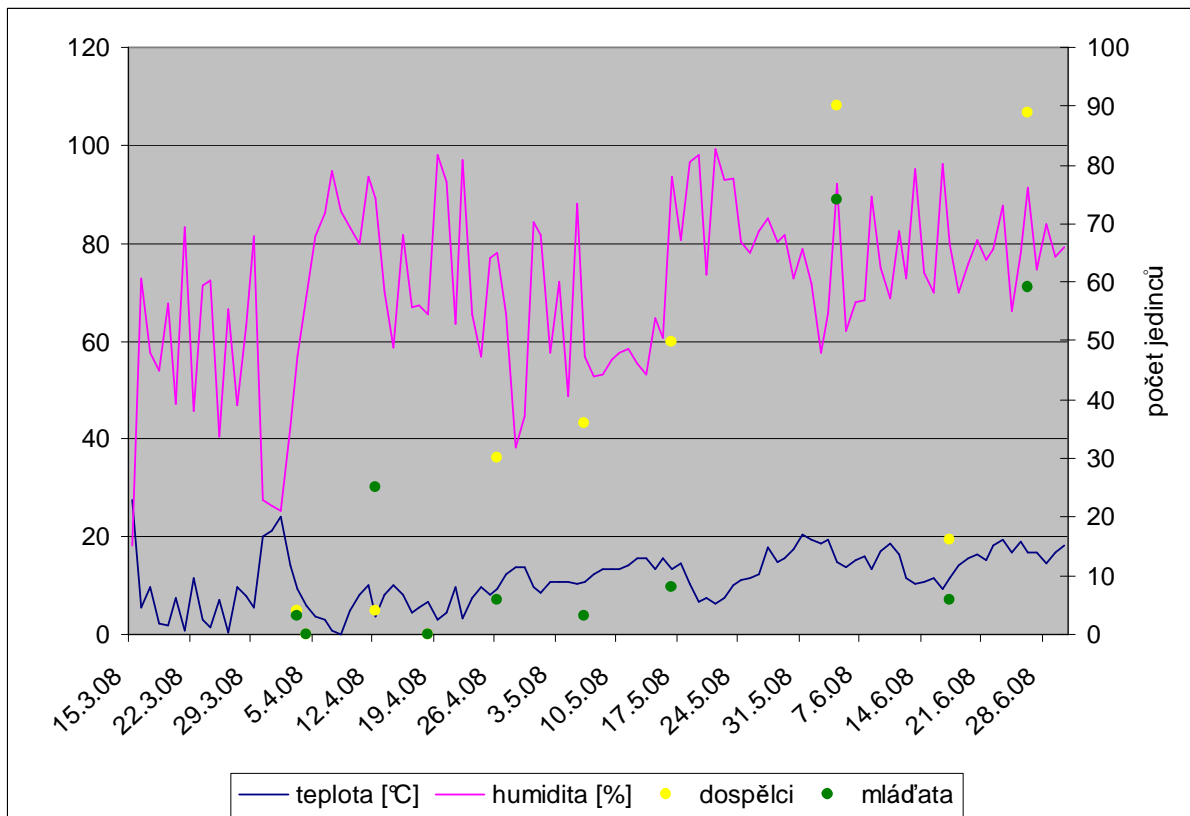
Obr. 7 : Pozorovaná aktivita na lokalitě Bártův les v průběhu roku 2007 v závislosti na počasí



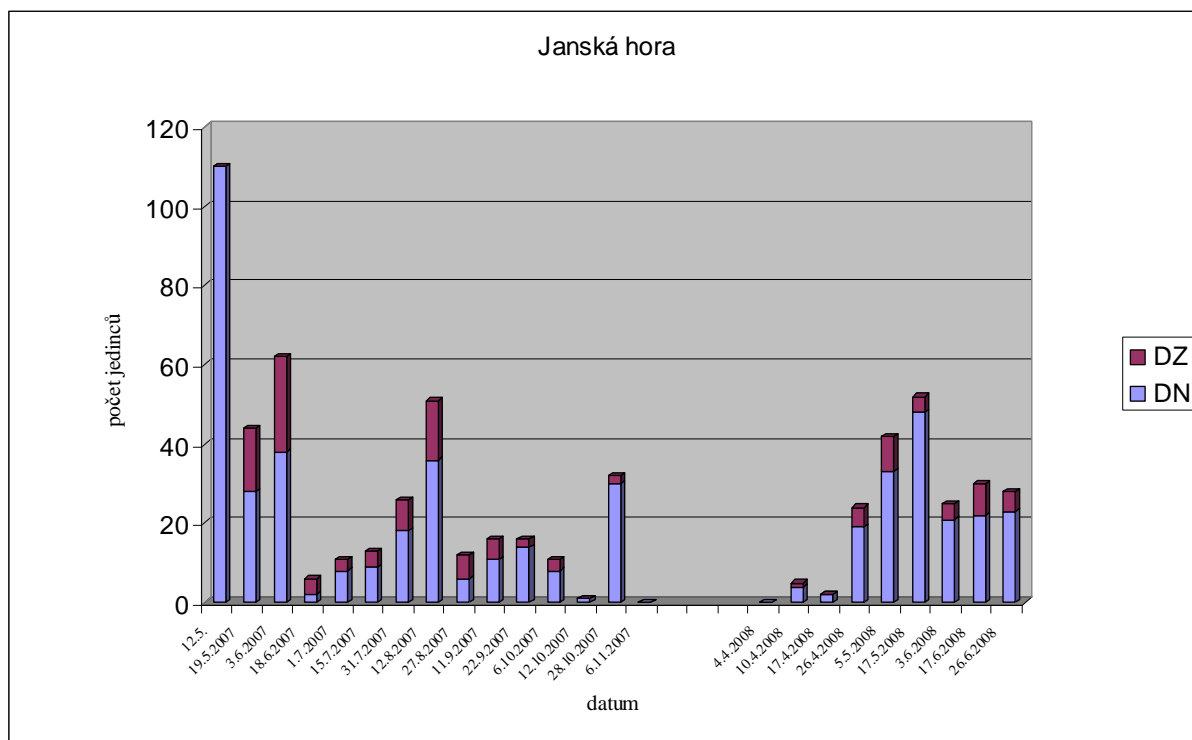
Obr. 8 : Pozorovaná aktivita na lokalitě Janská hora v průběhu roku 2008 v závislosti na počasí



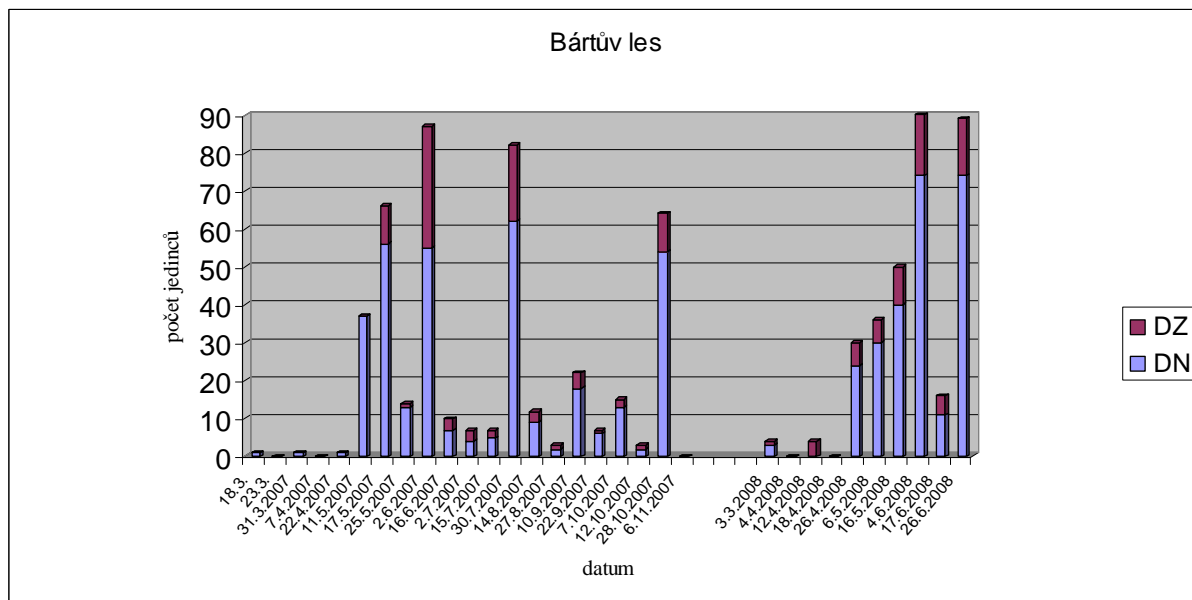
Obr. 9 : Pozorovaná aktivita na lokalitě Bártův les v průběhu roku 2008 v závislosti na počasí



Obr. 9 : Poměr nalezených označených (DZ) a neoznačených dospělců (DN, DF) na lokalitě Janská hora v roce 2007 a 2008



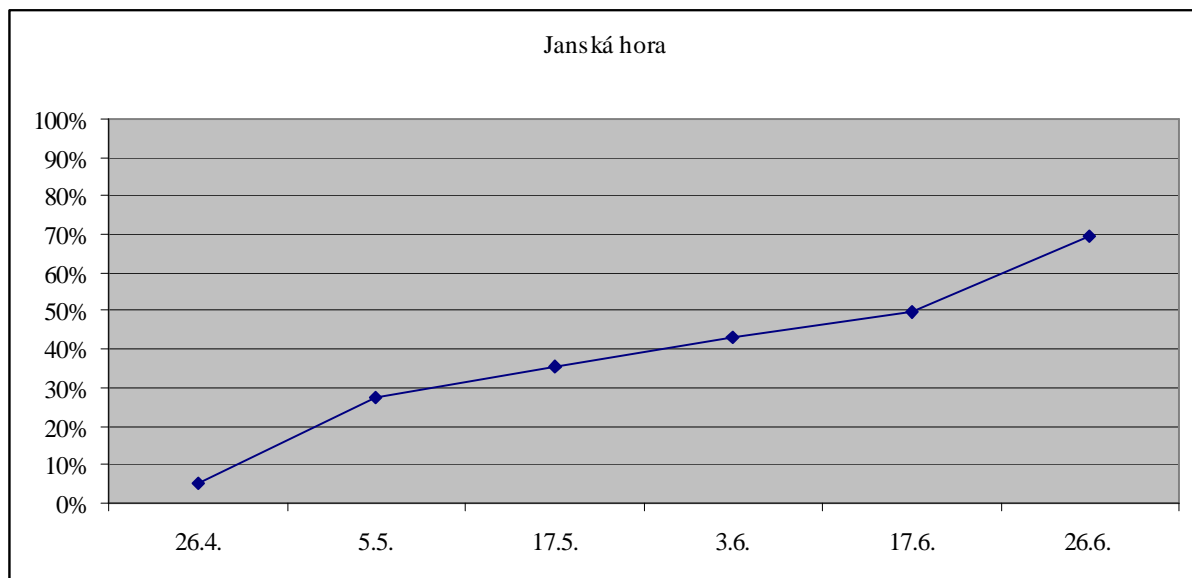
Obr. 10 : Poměr nalezených označených (DZ) a neoznačených dospělců (DN, DF) na lokalitě Bártův les v roce 2007 a 2008



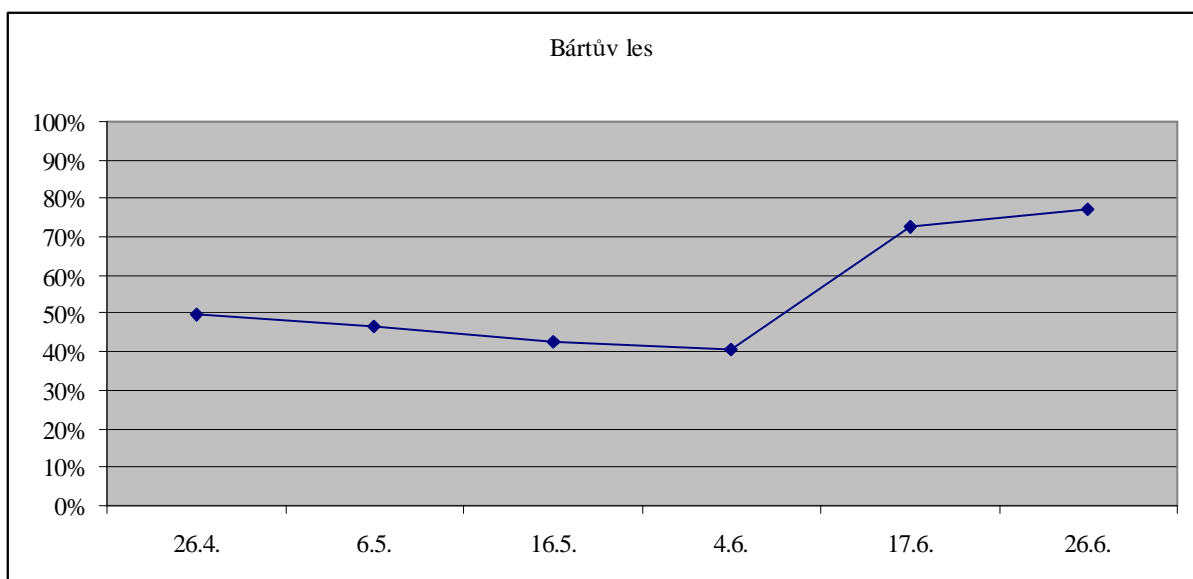
Tab. 10 : Znázornění vybraných popisných statistik pro poměr DZ/DN+DZ

	Janská hora			Bártův les		
	2007	oba roky	2008	2007	oba roky	2008
1. kvartil	0,2727	0,16	0,139225	0,152625	0,1672	0,175525
medián	0,308	0,2666	0,1895	0,247	0,222	0,2
2. kvartil	0,364	0,308	0,209525	0,32475	0,309	0,2655

Obr. 11 : Poměr nalezených fialově značených dospělců (DF) vůči celkovému počtu nalezených dospělců (DN+DF, bez DZ) na lokalitě Janská hora v roce 2008



Obr. 12 : Poměr nalezených fialově značených dospělců vůči celkovému počtu nalezených dospělců (DN+DF, bez DZ) na lokalitě Bártův les v roce 2008



Tab. 11 : Sledování přírůstků na lokalitách (značení 11.-19. 5. 2007)

datum	Janská hora	Bartův les	Domácí chov
2007			
3.6.	6→6½	6→6	5→5
	6→7		6→6½
	7→7½		8→9
	7→7½		8→9½
	7→7⅓		
	7→7⅔		
	8→8½		
	8→8½		
	8→9		
	9→9¼		
	9→9½		
18.6.	7→7½		6→6½
	7→8		6→7
	8→8½		7→8½
			8→10
			8→9½
1.7.	4→5		
	5→6		
	5→6		
	5→6⅔		
	6→7		
	6→7¼		
	7→8¾		
	8→9		
9→10			
15.7.	6→7⅓		
	6→7½		
	9→9½		
30.7.	4→6	7→10	
	7→10	7→8⅓	
	9→10 D	7→9	
		9→10 D	
		9→10 D	
12.8.	5→9⅓		5→6
	6→6		6→7
	6→7		
	7→10		
	8→10 D		
	8½→10		
9→10 D			
27.8.	5→8		5→5
	5→8⅓		6→7
	6→9½		7→8
	7→9½		8→10
			8→9⅓
11.9.	8→10 D		

	8→10 D		
13.10.			4→4
			6→7
			6→7¾
			9→10½
2008			
10.4.	5→8½		4→4¾
	9→10 D		6→7
			6→7¾
			9→10½
26.4.	5→10 D	6→10 D	6→8
5.5.	4→7		
	5→9		
17.5.	7→10		
3.6.	9→10 D	6→8⅓	6→7⅔
17.6.	7→10 D	6→10 D	

Průměrný denní přírůstek pro lokality Janská hora a Bartův les počítaný podle vzorce (počet nových závitů u každého jednotlivce)/(počet dní od značení)/(počet jedinců) činí 0,024 závitů.

Průměrný denní přírůstek pro domácí chov počítaný podle stejného vzorce činí 0,02255.

Maximální pozorovaná rychlost růstu:

JH – záznam ze dne 12.8. 2007, přírůstek o 4⅓ závitů za 89 dní od značení

BL – záznam ze dne 30.7. 2007, přírůstek o 3 závitů za 76 dní od značení

DCH – záznam ze dne 3. 6. 2007, přírůstek o 1,5 závitů za 19 dní od značení

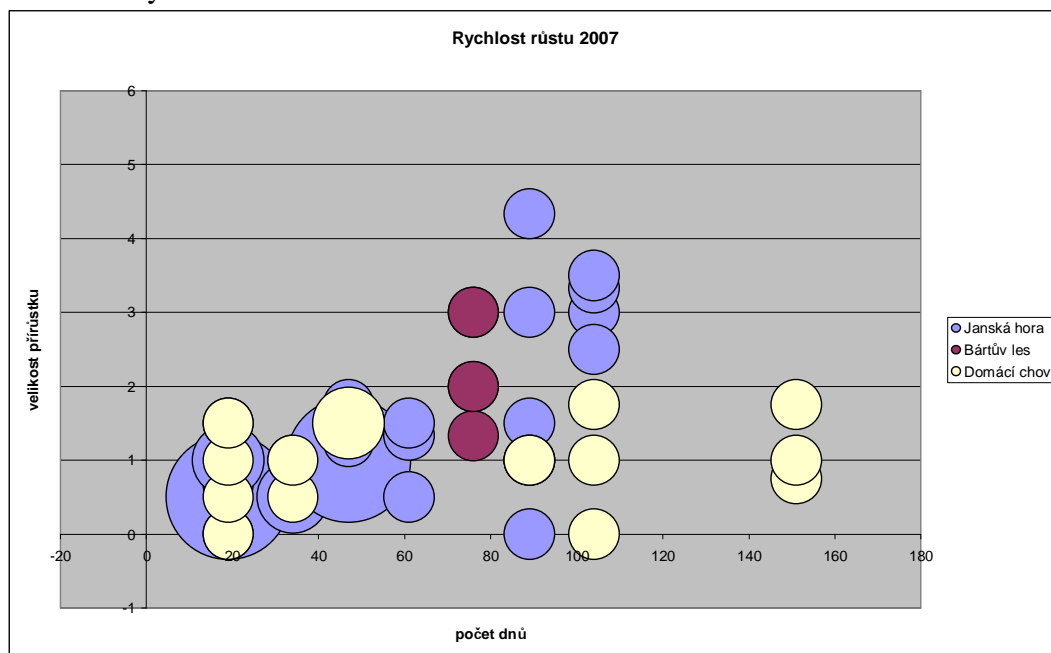
Minimální pozorovaná rychlost růstu:

JH – záznam ze dne 12.8. 2007, přírůstek o 0 závitů za 89 dní od značení

BL – záznam ze dne 3.6. 2007, přírůstek o 0 závitů za 19 dní od značení

DCH – záznam ze dne 13.10. 2007, přírůstek o 0 závitů za 154 dní od značení

Obr. 13 : Rychlost růstu 2007



Bublinový graf znázorňuje pozorovanou rychlost růstu během roku 2007. Na ose x je počet dní od značení (tj. počátku pozorování), na ose y je vynesena velikost přírůstku vyjádřená v počtu přirostlých závitů. Velikost každé bubliny znázorňuje počet jedinců se stejnou rychlostí růstu pro dané období. Bubliny jsou barevně rozlišeny podle lokality, kde k pozorování docházelo.

Tab. 12 : Sledování přírůstků na lokalitách (značení fialovou barvou 10. – 26. 4. 2008)

datum	Janská hora	Bartův les
4.6.2008	7→7	4→4
		4→4
		4→4¼
		7→7
		7→7⅓
		8→8
		8→8
17.6.2008	6→6	
	5→5¼	
	8→8¼	
26.6.2008	6→6⅔	5→5
	7→7	7→7
	7→7	
	7→7⅓	
	8→8⅔	

Tab. 13 : Sledování kladení a líhnutí vajíček

datum páření	datum snůšky	datum inkubace	počet vajec	poznámka
19.5.2007	30.5.2007	12.6.2007	15	pod kůrou klacíku, inkubace čtrnácti vajec
26.4.2008	9.5.2008	28.5.2008	15	mezi mokrým listím, inkubace všech vajec
	13.5.2008	1.6.2008	8	mezi mokrým listím, inkubace sedmi vajec
5.5.2008	12.5.2008	1.6.2008	9	pod kůrou klacíku, inkubace šesti vajec, další den kanibalismus nevyhlých vajec
5.5.2008	14.5.2008	3.6.2008	12	pod kůrou klacíku, inkubace šesti vajec, další den kanibalismus nevyhlých vajec

V obou letech 2007 i 2008 data pocházejí z jarního reprodukčního období na přelomu května a června.

datum	lokality	počet
<i>2005</i>		
31.7.	na lokalitě č. 31 u Bínerovy boudy	1 pár
<i>2006</i>		
1.5.	Janská hora (mimo transekt)	1 pár
<i>2007</i>		
11.5.	Bártlův les	2 páry
12.5.	Janská hora (mimo transekt)	1 pár
17.5.	Bártlův les	1 pár
19.5.	Janská hora	1 pár
3.7.	Janská hora (mimo transekt)	1 pár
30.7.	Bártlův les	7 párů
12.8.	Janská hora	2 páry
14.9.	Adamovský potok (pravý břeh Úpa)	1 pár
15.9.	Úpa u Svobody nad Úpou	1 pár
22.9.	Janská hora	1 pár
6.10.	Janská hora	1 pár
28.10.	Janská hora	1 pár
28.10.	Bártlův les	3 páry
<i>2008</i>		
10.4.	Úpa u Svobody n. Ú.	2 páry
12.4.	Bártlův les	1 pár
26.4.	Janská hora	1 pár
26.4.	Bártlův les	3 páry
5.5.	Janská hora	1 pár
6.5.	Bártlův les	2 páry
16.5.	Bártlův les	2 páry
17.5.	Janská hora	4 páry
26.6.	Bártlův les	3 páry
26.6.	Janská hora (mimo transekt)	1 pár

Tab. 14 : Pozorování pářících se jedinců

Tabulka shrnuje nálezy pářících se jedinců z posledních čtyř let. Kompletní záznam soustavného pozorování celé vegetační sezóny pochází pouze z roku 2007 a první poloviny roku 2008, kdy byl monitoring ukončen koncem června.

Většina pozorování pochází z obou sledovaných lokalit (celkem 33) a menší počet ze stejných lokalit mimo pravidelně sledovaný transekt (celkem 3) či z lokalit jiných (celkem 5).

Páření jsem pozoroval od počátku aktivity tj. od dubna (rok 2008) resp. od května v r. 2007 a poté hned několikrát v každém měsíci.

IV. Fosilní záznam v Krkonoších

A) Sonda č. 1 a 2, Horní Maršov - Vodovodní údolí, 2007

Horní sonda pod obřím balvanem odkryla pouze suť s narezle hnědou hlinitou výplní. Spodní sonda, níže v osypu, odkryla tutéž suť s obdobnou výplní, překrytou poměrně mohutnou polohou volné suti s černou humózní výplní, která vyplňuje meziprostory suti jen při spodní hranici.

Vzhledem k tomu, že obě sondy poskytly jen poměrně chudou, převážně fragmentárně zachovanou malakofaunu složenou z těchto druhů, je provedeno jen sumární zhodnocení těchto nálezů.

Seznam druhů:

Discus rotundatus – poměrně četně, často celé ulity

Oxychilus depressus – jako předchozí

Clausilia parvula – ojedinělé kusy

Helicigona lapicida – roztroušené zlomky, ojediněle celé poškozené ulity

Isognomostoma isognomostomos – roztroušené zlomky, ojediněle celé ulity

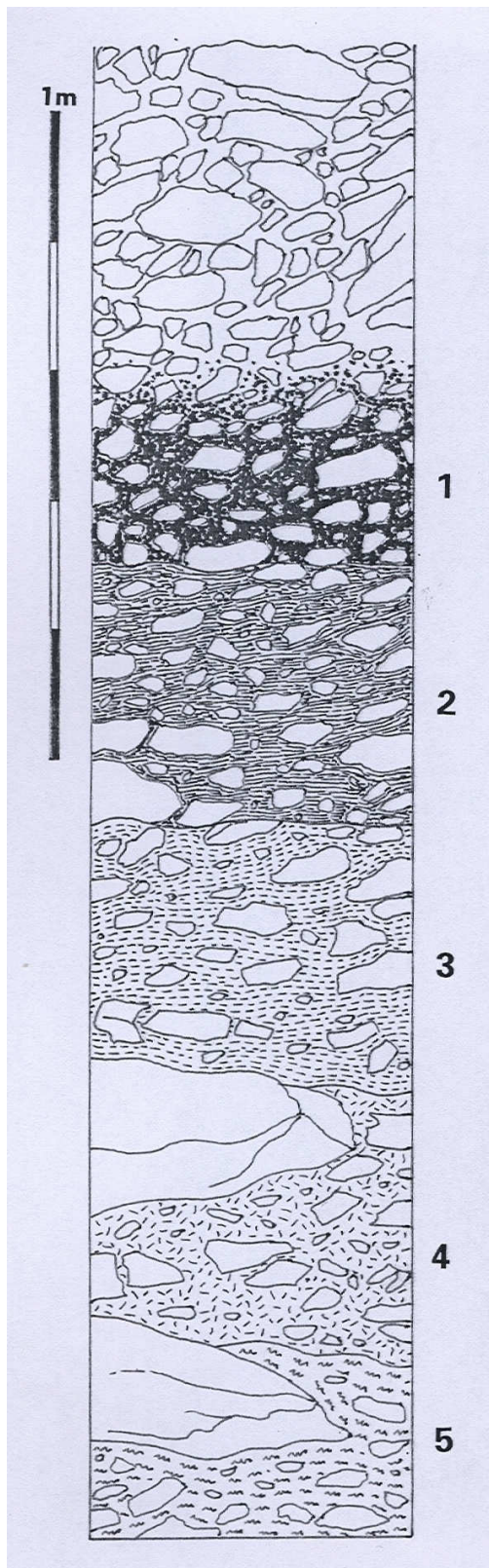
Causa holosericea – 1 dobře zachovalá ulita pod balvanem, jinak zlomky

Cepaea hortensis – pořídka zlomky

Jde o poměrně chudou mladoholocénní faunu, na níž bezprostředně navazují místní recentní malakocenózy. Vzhledem k charakteru stanoviště (suťový listnatý les na vápenci) a ve srovnání s recentní malakofaunou je společenstvo překvapivě chudé jak co do počtu druhů tak i jedinců. Celkový ráz odpovídá mladému holocénu, což souhlasí s radiometrickým datem (viz níže).

B) Sonda č. 3: Horní Maršov - Vodovodní údolí, 11. 5. 2008

Obr. 15 : Profil suťovým osypem pod vápencovým převisem na pravém boku údolí



- 1) střední až hrubá vápencová suť; svrchních 50 cm má volné meziprostory, v nichž se nacházejí subrecentní ulity a kam pronikají i živí plži; spodních 30 cm je vyplněno černou silně humózní kyprou hlínou s hojnými ulitami
- 2) střední až hrubá suť s tmavě šedohnědou humózní hlinitou výplní a podstatně nižším množstvím ulit
- 3) temně rzivě hnědá hlinitá výplň suti obdobné jako v nadloží
- 4) světleji spíše béžově hnědá hlinitá výplň pod velkým balvanem, roztroušené převážně ve zlmcích zachované ulity a kosti a zuby drobných savců
- 5) béžově hnědá hlinitá výplň, velký balvan a četné kosti a zuby, ulity jen roztroušeně, většinou ve zlmcích

Přehled malakofauny:

vrstva 1

Platyla polita

Carychium tridentatum

Vertigo pusilla

Acanthinula aculeata

Ena montana

Discus rotundatus

Semilimax semilimax

Oxychilus depressus

Vitrea contracta

Vitrea subrimata

Clausilia parvula

Macrogastra plicatula

Macrogastra ventricosa

Laciniaria plicata

Cochlodina laminata

Cochlodina dubiosa corcontica

Cochlodina orthostoma

Monachoides incarnatus

Causa holosericea

Helicigona lapicida

Isognomostoma isognomostomos

Cepaea hortensis

Helix pomatia

vrstva 2

Discus rotundatus

Oxychilus depressus

Clausilia parvula

Cepaea hortensis

vrstva 3

Oxychilus depressus – 1 celý nedospělý jedinec

vrstva 4

Discus rotundatus

Oxychilus depressus – celí mladí jedinci, četné fragmenty

Vitrea contracta – celá

vrstva 5

Oxychilus depressus – 1 celý nedospělý jedinec, četné fragmenty

Vitrea contracta – 1 celá, mírně poškozená

Fruticicola fruticum – 1 fragment pšítěle, 2 fragmenty se zachovalou skulpturou

Přehled obratlovčí fauny (MNI):

vrstva 1

6 *Myodes glareolus*: 11 M/1: 6d:5s

Výlučné zastoupení norníka rudého jednoznačně vypovídá o lesním prostředí v době sedimentace.

vrstva 2 a 3

Vrstvy téměř bez zachovalého materiálu.

vrstva 4

Svým charakterem odpovídá vrstvě 5.

vrstva 5 (base sondy)

- 1 Pisces indet, 1 drobný obratel
- 2 Aves indet. : 1 dist. humerus cf. *Lagopus*, 1 dist coracoid Passeriformes indet.
- 1 *Sorex cf. araneus*: md.s. I/1-Z/2, senilní jedinec
- 1 *Sorex minutissimus*: md.d. M/2-M/3 1,7 mm - velmi drobné avšak robustně stavěné moláry s výrazně tmavou pigmentací odpovídají poměrům u recentního taxonu, objevujícího se vzácně v kontextu středoevropských glaciálních společenstev (ca 10 nálezů).
- 7 *Chionomys nivalis*: 8 M/1 - 7d:1s
- 1 *Microtus cf. oeconomus*: 1 M/1
- 17 *Microtus gregalis*: 26 M/1: 17d:9s
- 21 *Microtus arvalis/agrestis*: 40 M/1: 21d:19s., 7 M/1 mft. *agrestis*, 6M2/ simplex
- 11 *Dicrostonyx cf. gulielmi*: 19 M/1: 11d:8s.
- 2 *Lepus* sp. (I1/ juv, I/1 sad.)

Celkem MNI: 64 (11 spp.)

Radiokarbonové datování

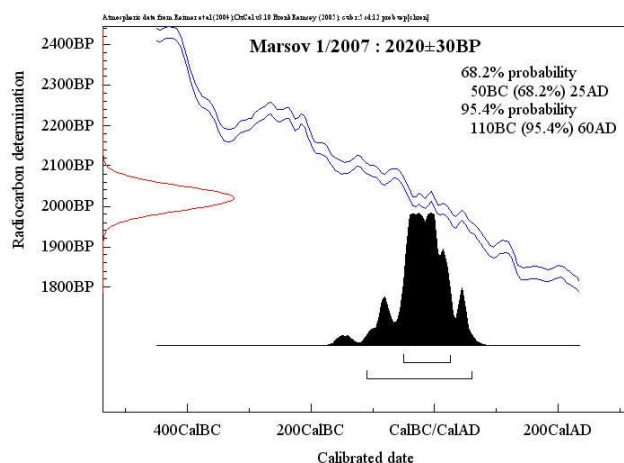
Stáří ulity druhu *Monachoides incarnatus* odebrané v roce 2007 ze spodní vrstvy sondy č. 1 bylo pomocí radiokarbonové metody odhadnuto na 2020 ± 30 let.

Odhadované stáří ulity *Oxychilus depressus*, která byla v roce 2008 odebrána z horní vrstvy sondy č. 3, je 545 ± 30 let BP. A stáří ulity stejného druhu z druhé vrstvy této sondy je odhadováno na 1165 ± 30 let BP. Uvedené výsledky shrnuje Tab. 15 a graficky jsou znázorněné na Obr. 16 a 17.

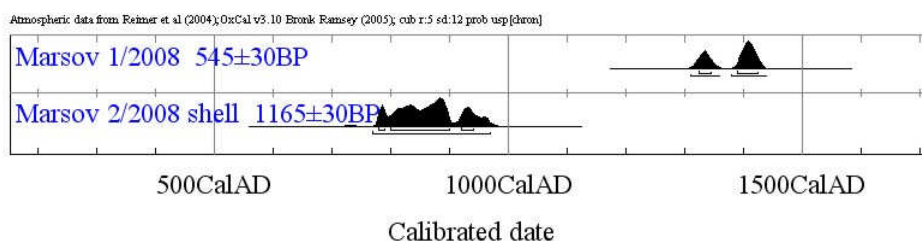
Tab. 15 : Přehled stanoveného stáří vzorků z Vodovodního údolí pomocí radiokarbonové metody izotopu uhlíku ^{14}C

Název vzorku	Materiál	Stáří vzorku [BP] \pm str. chyba	Kalibrované stáří na 95,4% pravděpodobnost
Marsov 1/2007	ulita <i>Monachoides incarnatus</i>	2020 ± 30	110 př. n. l.- 60 n. l.
Marsov 1/2008	ulita <i>Oxychilus depressus</i>	545 ± 30	1310 n. l. – 1360n. l. (34.6%) 1380 n. l. - 1440 n. l. (60.8%)
Marsov 2/2008	ulita <i>Oxychilus depressus</i>	1165 ± 30	770 n. l. - 970 n. l.

Obr. 16 : Grafické znázornění kalibrovaného stáří vzorku Marsov 1/2007



Obr. 17 : Grafické znázornění kalibrovaného stáří vzorku Marsov 1/2008 a Marsov 2/2008



5. Diskuze

I. Geografické rozšíření *Cochlodina d. corcontica*

A) Srovnání se staršími sběry

A-1 Souhrn

Celkově jsem navštívil více než sedmdesát lokalit na území nebo v blízkém okolí Krkonošského národního parku, výskyt jsem zjistil na 46 lokalitách. Z toho 30 lokalit bylo již známo z minulosti, a 16 lokalit jsem tedy našel nových. Z toho 12 leží v národním parku, 4 leží za hranicí parku a 4 lokality byly potvrzeny ve vzdálenějším okolí Krkonoš.

A-2 Nepotvrzený výskyt

U následujících pěti lokalit jsem výskyt zjištěný Jaroslavem Brabencem nepotvrdil. Jde jednak o dvě sousedící lokality nacházející se několik kilometrů od hranice NP, jmenovitě o Břecštejnský kaňon a o zříceninu Břecštejn u Trutnova. Poslední záznamy sice pocházejí od Jaroslava Brabence z konce padesátých let, ale právě ten zde tenkrát zjistil poměrně silnou populaci, a navíc se od té doby zdejší poměrně velký bukový les zřejmě příliš nezměnil. Proto jsem tuto lokalitu navštívil opakovaně, ale bezúspěšně. Další dosti velká lokalita se nachází v Těsném dole, kde Brabenec sbíral v roce 1970. Jde o lokalitu s velkým množstvím ponechaného tlejícího dřeva a celkově příznivými podmínkami. Ale ani po podrobném opakovaném průzkumu jsem zde vřetenovku nenašel, stejně jako Jan Vaněk v roce 1998. V těchto třech případech je nenalezení vřetenovek překvapující a těžko vysvětlitelné. Opakovaně jsem ještě hledal v okolí Hřímavé bystřiny, odkud má Brabenec publikovaný nález. Nyní je zde, ale smrkový porost s menším množstvím buku lesního. U další lokality je nepotvrzený výskyt vřetenovek již méně překvapující. Na soutoku Medvědího potoka s Labem našel J. Brabenec v r. 1970 pouze jediný exemplář, zřejmě ve zbytcích původního porostu. Dnes je zde všude vysazena smrková monokultura, kde další výskyt nelze očekávat. Na poslední lokalitě s nepotvrzeným výskytem, u Huťského vodopádu, leží poměrně pěkná bučina a toto místo je ještě nutné opakovaně navštívit, aby se zde mohl výskyt s jistotou zamítnout.

A-3 Nenavštívené lokality

Z lokalit, které byly známy již z minulosti, jsem nenavštívil dvě lokality nacházející se na Mísečkách, a které jsou nazvané 1. Mísečky a 2. Kotel – Mísečky. Nedaleko těchto lokalit jsem však několik míst, přičemž jsem na jednom z nich (podél toku Jizerky) našel lokalitu novou.

Dvě Brabencovy lokality, zapsané pouze na jeho seznamu uloženém v Národním Muzeu, jsou označeny velmi obecně. Z tohoto důvodu nebo z důvodu jejich zániku se mi je nepodařilo naleznout. Jedná se o lokality nazvané – Jeleního potok a Bílé Labe.

A-4 Nové lokality

Nových lokalit jsem popsal celkem 16, ale jedná se spíše o 15 lokalit. Jelikož jsem nenalezl záznam o sběrech v Obřím dole, nicméně H. Nordsieck ve své práci (1969a) užívá vzorky ulit mimo jiné i z této lokality.

Nové lokality leží jak ve východní polovině Krkonoš, tak i v polovině západní. Zde se mi však nepodařilo najít žádnou novou lokalitu v nejzápadnější části okolo Harrachova a Rokytnice nad Jizerou. Pokud jsem na tomto území našel vhodný biotop, žila na něm pouze *Cochlodina laminata*. Naopak na východě Krkonoš tomu tak nebylo, čtyři nové lokality hledaného druhu jsem dokonce objevil až kousek za východní hranicí národního parku, což potvrzuje teorii o centru areálu ve východních Krkonoších.

B) Stanovištní nároky

B-1 Preferovaná stanoviště

Vřetenovku krkonošskou jsem nalézal především pod kůrou mrtvých stromů, zejména pokud byly kmeny ve vhodném stádiu rozkladu, to znamená, že prostor mezi kůrou a dřevem je prorostlý hyfami hub. Dále bylo možné vřetenovky nalézt na kůře stromů (zejména po dešti, kdy začaly aktivovat). Méně často jsem je nacházel v hrabance nebo v trouchnivějícím dřevě, ale i zde je možné občas vřetenovky objevit. Co se týče preferovaných stromů, je to především javor klen, buk lesní, jeřáb obecný a jasan ztepilý, je tedy jasné, že dává přednost hladší kůře a nezáleží jí na dostupném vápníku, obsaženém v opadu těchto stromů (Wärenborn 1969, 1979). Javor a jasan jsou totiž stromy s citrátovým a tedy snadno dostupným Ca v opadu, kdežto buk má Ca vázaný v oxalátové a tedy pro měkkýše nevyužitelné vazbě. Jeřáb je pak indiferentní. Opakovaně jsem ale také vřetenovku našel pod kůrou trouchnivějícího smrku ztepilého a břízy bělokoré. Zdá se tedy, že vřetenovka při vylézání na kmeny okusuje spíše nárosty řas či jiných organismů.

B-2 Rovnoměrnost rozšíření

Z výsledků vyplývá, že *Cochlodina dubiosa corcontica* se v Krkonoších vyskytuje na mnoha příhodných lokalitách, které mohou být často i velmi malé, naopak na některých vhodných místech, kde by bylo možné výskyt očekávat, chybí. Větší počet lokalit leží ve východní části Krkonoš (zejména na Rýchorách), což souvisí s celkově větším počtem vhodných stanovišť pro tento druh v této části Krkonoš. I Rýchory jsou sice jako zbytek Krkonoš převážně zalesněny smrkovým porostem, ale přeci jen je zde (zejména v mokřinách,

na prameništích nebo v údolích potoků, popřípadě na skalnatých místech) větší poměr listnáčů či jejich zbytků. Můžeme zde tedy najít řadu míst vhodných pro měkkýše (Brabenec 1970). Východní část je tvořena krkonošskými rulami a fylity a najdeme zde také (dále ještě při jižním okraji Krkonoš) několik míst s výstupy krystalických vápenců (Heimrichová & Ludvík 1984), jako vhodných stanovišť pro malakofaunu. Právě zde, ve východních Krkonoších, byl také velmi dobře a podrobně zmapován výskyt již J. Brabencem. Současná revize ukázala, že se zde areál rozšíření od 60. let v podstatě nezměnil, což je zpráva pro orgány ochrany přírody rozhodně potěšující. Toto území tedy považuji za centrum areálu poddruhu *Cochlodina dubiosa corcontica*. Naopak v západní části areálu je podstatně méně vhodných biotopů pro přežití našeho druhu. V této části Krkonoš se tedy *Cochlodina dubiosa corcontica* vyskytuje mnohem řidčeji. Také zde v mnohem větší míře na lokalitách alternuje nebo žije s příbuzným druhem *Cochlodina laminata*. Zdá se tedy, že její areál zde již vyznívá.

B-3 Početnost

Co se týká početnosti, ukázalo se, že populace vřetenovky krkonošské mohou mít jak ve velmi malou tak i naopak ve velmi velkou abundanci. Na větších lokalitách také často tvoří agregace koncentrované na nejpříhodnější místa a ne nevyskytuje se tedy ani zdaleka rovnoměrně. Podobná pozorování uvádí u některých druhů suchozemských plžů i Barker (2003).

B-4 Obývaná nadmořská výška

Na rozdíl od alpského druhu *Cochlodina dubiosa*, nevystupuje náš endemit až do subalpínského stupně (Mildner 1981). Nelze ji nalézt ani v čistě smrkových porostech. Je však jasné, že lze jen těžko srovnávat poměrně teplé jižní Alpy (zejména Karavanken) s areálem našeho poddruhu ve střední Evropě. Rozdílnou reakci na nadmořskou výšku lze doložit i v případě běžného teplomilného hlemýždě zahradního, který u nás vzácně dosahuje 900 m (Ložek pers. com.), zatímco v Karavankenu žije běžně i ve výšce kolem 1300 m (Mildner 1981). Nicméně se zdá, že ne ve všech případech je u nás maximální dosažená nadmořská výška limitována pouze složením vegetace. Např. ve středu centra rozšíření ve Dvorském lese (1033 m n. m.) na Rýchorách se i přes vhodné složení vegetace (bukový prales) nevyskytuje, a to zřejmě z důvodů nepříznivých klimatických podmínek. Nadmořská výška lokalit se pohybuje nejčastěji v rozmezí 600 až 800 metrů nad mořem. Přičemž nejvýše položená lokalita leží v nadmořské výšce 1300 m, zde jde o výjimečnou lokalitu v Obřím dole, kde vřetenovky dokáží přežívat na velmi malé a izolované lokalitě i přes tak velkou nadmořskou výšku. Nejnižší zjištěná lokalita (z navštívených lokalit) leží v nadmořské výšce 325 m. Jedná

se o údolí Úpy pod Rýzmburkem. V Krkonoších je to zřícenina hradu Nístějky u Poniklé ve 420 m n. m.

B-5 Biotop

Lokality jsou vázány na vlhká až mokrá místa v listnatých či smíšených porostech, nikdy ji nenalzáme v čistě smrkových lesích. Jedná se tedy zejména o prameniště a údolí potoků. Zde *C. d. corcontica* žije na kmenech listnáčů, za kůrou pařezů a někdy i v napadaném listí. Mezi preferované stromy patří hlavně buky, vrby jívy a javory kleny .

Z čeledi Clausiliidae se ve společnosti *C. d. corcontica* nalzáají druhy: *Cochlodina laminata*, *Macrogastra plicatula*, *Alinda biplicata* a *Clausilia cruciata* (Brabenec 1967).

Z výsledků tedy vyplývá, že druh *Cochlodina dubiosa corcontica* preferuje biotopy patřících do kategorie bučiny (L5). Což jsou listnaté či smíšené lesy s dominantním bukem (*Fagus sylvatica*) a někdy s příměsí dalších mezofilních listnáčů (např. *Acer platanoides*, *A. pseudoplatanus* a *Tilia cordata*) nebo jehličnanů (*Abies alba* a *Picea abies*). Stromové patro je u hospodářsky ovlivněných stejnověkových porostů silně zapojené. Pralesovité porosty mají rozrůzněnou věkovou strukturu, jejich zápoj je spíše nerovnoměrný s množstvím světlin a vyvinutým nižším stromovým patrem. Keřové patro je silně závislé na stavech zvěře, proto v přezvěřených lesích chybí nebo je jen slabě vyvinuto. Bylinné patro je velmi variabilní. V závislosti na množství a kvalitě humusu a dostupných živin je většinou středně zapojené, u tzv. nahých bučin však může úplně chybět (Chytrý *et al.* 2001).

Lokality, kde byla vřetenovka krkonošská zjištěna patří zejména mezi acidofilní bučiny (L5.4), horské klenové bučiny (L5.2) a nebo květnaté bučiny (L5.1). Mezi těmito biotopy pochopitelně existuje celá řada přechodů a také se navzájem liší mírou narušení původního přírodního charakteru.

B-6 Ochrana

Cochlodina dubiosa corcontica je podle Červeného seznamu ohrožených živočichů České republiky (Beran *et al.* 2005) řazena mezi ohrožené druhy (EN). Zranitelnost tohoto druhu je zapříčiněna zejména jeho malým areálem rozšíření. Navíc je tento endemit svým výskytem vázán zejména na podhorské a horské porosty, které svým složením připomínají původní lesy, ve kterých byly obvyklými dřevinami buky, javory, jasany, jeřáby, olše a také jedle. Tyto lesy dnes patří mezi nejvíce ohrožené biotopy v důsledku antropogenního využívání těchto stanovišť, které na většině míst způsobilo výrazné ochuzení druhové diverzity lesní malakofauny. Nejvíce jsou přitom postiženy právě druhy vázané svým vývojem na padlé rozkládající se dřevo (Beran *et al.* 2005). V takových porostech dnes můžeme nalézt také

celou řadu vzácných nebo ohrožených krkonošských rostlin. Mimo jiné jde o lilii zlatohlavou, česnek hadí a medvědí, bleduli jarní, kyčelnici devítilistou, a cibulkatou, vraní oko čtyřlísté, dymnivku dutou, sasanku hajní a pryskyřníkovitou, kaprad' laločnatou či sleziník zelený (Štursa 1999).

Znalost biologie a ekologie vřetenovek nám umožňuje navrhnout vhodný management hospodaření na lokalitách vřetenovek krkonošských. Z ochranářského hlediska se jeví jako velmi důležité příslušné typy biotopů chránit zejména před umělým vysazováním smrkových monokultur. Naopak je vhodné na příslušných stanovištích zvyšování poměru listnatých dřevin (zejména buku, javoru, jasanu a jilmu) oproti jehličnanům. Zajistíme tím (nejen) vřetenovkám jejich přirozené prostředí a tím i jejich přežití. Stejně jako u většiny jiných organismů je i zde ochranářská logika jasná. Základem ochrany druhu je ochrana jeho stanoviště. Při výzkumu jejich biologie prokázaly vřetenovky velkou schopnost osidlovat nová příhodná stanoviště a na nich velmi dobře prosperovat. Velmi důležité je také ponechání dostatečného množství spadaného dřeva na místě, to vřetenovce poskytuje vhodné prostředí k přežití i v jinak poměrně kyselých lesích.

C) Izolované lokality mimo Krkonoše

Existuje také 15 známých lokalit, nacházejících se mimo Krkonoše (cca. do okruhu padesáti kilometrů). Šest z těchto lokalit jsem navštívil (viz Tab. 3) a výskyt vřetenovky jsem u čtyřech potvrdil. Výskyt jsem nepotvrdil pouze u dvou lokalit u zříceniny Břečtejn nedaleko Mladých Buků (viz kapitola 3.3.1.2). Na ostatních lokalitách se izolované populace vřetenovek krkonošských udržely.

Další dvě lokality byly nově objeveny v těsném sousedství Krkonošského národního parku (č. 53 a 54). Obě tyto lokality leží na břehu Úpy stejně jako další 4 známé lokality (z nichž 3 jsem navštívil a výskyt potvrdil) ležící mimo Krkonoše. Dá se tedy předpokládat, že se vřetenovky krkonošské poměrně dobře šíří korytem této východočeské řeky a můžeme zde zřejmě očekávat i další, doposud neznámé lokality.

II. Fylogenetické postavení v rámci rodu *Cochlodina*

Tato studie přináší nejen objasnění příbuzenských vztahů mezi druhem *C. dubiosa corcontica* a jemu příbuznými druhy, ale jedná se zároveň o první molekulární analýzu věnující se středoevropským závornatkám postavenou na 16S rDNA mitochondriálním genu.

Výsledky umožňují zajímavé srovnání s doposud uznávanými hypotézami založenými na stavbě a utváření morfologických a anatomických znaků.

A) Fylogeneze a systematika

A-1 Podrody

Získaný fylogenetický strom obsahuje všechny střeoevropské zástupce rodu *Cochlodina*. Jsou zde zahrnuti zástupci tří z celkově čtyř přijímaných podrodů. Konkrétně se jedná o podrod: *Cochlodina* (*C. commutata*, *C. dubiosa*, *C. laminata*, *C. fimbriata*), *Paracochlodina* (*C. cerata*, *C. orthostoma*) a monotypického podrodu *Cochlodinastra* (*C. comensis*). Zbývající podrod *Procochlodina*, který obsahuje jihoevropské zástupce s omezeným rozšířením, nebyl do této studie zařazen, protože jsme neměli vzorky příslušných druhů.

Již na této vyšší úrovni je nutná korekce obecně přijímaného taxonomického uspořádání. Důvodem je zejména blízká příbuznost mezi druhy *C. commutata* a *C. comensis*, kterou odhalila molekulární analýza (Obr. 3). Jak je již uvedeno ve výsledcích, oba druhy jsou v současnosti řazeny do jiných podrodů. Důvodem je značná odlišnost v řadě konchologických i anatomických znaků, proto je zjištění blízké příbuznosti těchto dvou druhů značně překvapující. *C. commutata* by neměla být dále řazena do společného podrodu *Cochlodina*, kam podle Nordsiecka (2007) doposud patřila mimo jiné i s druhy *C. laminata*, *C. fimbriata* a *C. dubiosa*, jejichž zástupci tvoří monofyletickou skupinu (.

Podrod *Paracochlodina* zahrnující druhy *C. cerata*, *C. orthostoma* a *C. marisi* (Nordsieck, 1969) odpovídá našim výsledkům. Avšak linie, kterou vytváří zástupci druhu *C. cerata* a *C. orthostoma*, se od ostatních linií v rámci rodu odlišuje velmi výrazně. Divergence sekvencí od zbylých linií rodu *Cochlodina* je velmi výrazná (viz Tab. 4) a to dokonce i v porovnání s divergencemi mezi dvěma zástupci blížeji nepříbuzného rodu *Albinaria*, kteří byli použiti jako outgroup. V budoucnu bude ještě vhodné srovnání se sesterským rodem *Delima*. Nyní nelze vyloučit, že by současný podrod *Paracochlodina* mohl být samostatný rod.

V současnosti musí být uznávané podrody minimálně přehodnoceny. V souladu se získanými výsledky by měl být druh *C. commutata* zařazen do společného podrodu s druhem *C. comensis*. Avšak za situace, kdy lze očekávat další více či méně významné posuny v příbuzenských vztazích uvnitř rodu *Cochlodina*, se jeví jako vhodnější současné podrody prozatím nepoužívat, dokud nebude tato problematika uspokojivě objasněna dalšími, komplexnějšími, molekulárními analýzami.

A-2 Divergence uvnitř uznávaných druhů

Štěpení jednotlivých fylogenetických linií v rámci druhu *C. laminata*, *C. dubiosa* i *C. fimbriata* (Obr. 3) je velice výrazné, nicméně mezi plicnatými plži se nejedná o unikátní záležitost (např. Pfenninger *et al.* 2005, Pfenninger & Magnin 2001, Pinceel *et al.* 2005, Thomas *et al.*). Vystává proto otázka, od jaké míry divergence v získaných sekvencích 16S rDNA lze již jednotlivé linie považovat za samostatné druhy.

Molekulární studie, při kterých dochází k objevu nových kryptických druhů nebo linií, jsou často, stejně jako tato studie, založené na analýze mitochondriálních genů, nejčastěji právě 16S rDNA nebo genu pro cytochrom-c-oxidázu I (COI). Nejproblematictější momentem přitom zřejmě zůstává určení minimální míry divergence k možnému oddělení jednotlivých linií jako samostatných druhů. Situace u různých skupin je často poměrně odlišná, a proto je jakékoliv paušalizování v tomto případě dosti nebezpečné. Nicméně pokud bude přihlédnuto ke specifitě situace pro rod *Cochlodina*, může být určité srovnání našich výsledků s výsledky podobných prací velice užitečné.

Řada studií proběhla například u zástupců čeledi Hygromiidae. U rodu *Trochulus* se analýzou COI a 16S získalo 18 terminálních linií. Divergence sekvencí mezi těmito skupinami byla stejného rozsahu mezi devíti nepopsanými liniemi jakožto mezi popsanými morfologicky a ekologickými druhy (Pfenninger *et al.* 2005). U druhu *Trochoidea geyeri* byla zjištěná divergence sekvencí pro gen 16S rDNA 2,88% mezi fylogenetickými liniemi a 0,28% mezi sekvencemi uvnitř linií (Pfenninger *et al.* 2003b). V rámci druhu *Candidula unifasciata* se objevily 2 odlišné linie. Průměrná divergence sekvencí pro 16S mezi těmito liniemi byla 20,9%, zatímco uvnitř linií 1,7%. Takto vysoká variabilita mezi liniemi je v souladu s morfologickými rozdíly, navíc jsou uvnitř dané linie dosti uniformní, a tak autoři navrhují jejich rozčlenění na samostatné druhy (Pfenninger & Magnin 2001). U plzáků čeledi Arionidae byl proveden výzkum u druhu *Arion subfuscus*. Bylo zjištěno, že rámci tohoto druhu můžeme rozlišit 5 fylogenetických linií s velmi vysokou vzájemnou divergencí sekvencí v rozmezí 9 – 21% pro gen 16S. Autoři navrhují vytvoření samostatných druhů z jednotlivých získaných skupin. Přes tuto vysokou variabilitu však není těchto pět fylogenetických linií podpořeno studiem sekvencí jaderného genu ITS1 (Pinceel *et al.* 2005). Zdá se tedy, že mezi těmito divergentními liniemi může stále docházet k horizontálnímu přenosu genů. To by mohlo poukazovat na to, že se nejedná o staré, dobře oddělené fylogenetické linie. Naopak to může být důkaz o akcelerované rychlosti evoluce u mitochondriální DNA, což, jak udává Chiba (1999), není u plicnatých plžů neobvyklé.

Z uvedeného vyplývá, že zjištěná divergence mezi kryptickými liniemi u plicnatých plžů se pohybuje v širokém rozmezí hodnot. U uvedených studií nabývá hodnot od ca 3 až do 21% a to i v rámci pouze jediné morfospecie. Divergence sekvencí mitochondriálních genů mezi známými druhy bývají často menší než mezi kryptickými liniemi. Autoři většinou bez větších pochybností navrhnou popsat nově objevené linie jako nové druhy při divergenci genu pro 16S rRNA větší než 5%. V jiných případech se musí být kladena vyšší pozornost na morfologii, ekologii nebo distribuci příslušných jedinců.

Dobrym vodítkem při posuzování nutné míry divergence k odlišení druhů u rodu *Cochlodina* se v našem případě jeví situace mezi morfologicky výrazně odlišnými druhy *C. commutata* a *C. comensis*. Divergence jejich sekvencí je 6,2%. Uvnitř jednotlivých skupin tvořených zástupci druhu *C. laminata*, *C. dubiosa* nebo *C. fimbriata* je přítomná divergence sekvencí často i výrazně vyšší (Tab. 4), proto je nutné charakter jednotlivých větví řádně diskutovat.

C. dubiosa

Prvotním cílem předkládané práce bylo objasnit míru příbuznosti mezi stanovenými poddruhy *C. dubiosa dubiosa* a *C. dubiosa corcontica*. Tyto dvě fylogenetické linie vzájemně vytvářejí sesterskou skupinu (Obr. 3) a mezi sekvencemi 16S rDNA se liší v 3%. Tato míra vzájemné divergence by teoreticky mohla stačit na oddělení dvou linií jako samostatných druhů, avšak není rozhodně postačující k tomu, aby to bylo provedeno bez důkladného posouzení všech okolností. Bohužel se nám ale pro naši studii podařilo získat vzorek pouze z jediné alpské lokality. Ve fylogenetické analýze jsou tudíž zahrnuti jen 2 zástupci alpského poddruhu z jediné lokality. Nelze proto vyloučit výraznější vnitřní variabilitu u této alpské vřetenovky, Avšak vzhledem k tomu, že se jedná o allopatrické taxony s možnou hybridizací i mezi značně divergentními liniemi, nebylo by možné určit jejich přesné taxonomické postavení, i kdyby žádná variabilita mezi alpskými populacemi neexistovala. Významným zjištěním je nicméně potvrzení faktu o blízké příbuznosti mezi těmito krkonošskými a alpskými vřetenovkami – v každém případě se jedná o sesterské taxony.

V minulosti se předpokládalo, že došlo k dálkovému výsadbku z Alp někdy během klimatického optima tj. ca před nějakými sedmi tisíci lety. Míra divergence mezi těmito dvěma taxony jsou 3%. Rychlost evoluce mitochondriálních genů u plžů je udávána různě. Obecně pro bezobratlé je široce užívaná 2% rychlost mutace za 1 milión roků (např. Gomez *et al.* 2000, Masta 2000). U suchozemských šneků se ale častěji užívá model potenciálně

rychlejších molekulárních hodin. Např. Pfenninger *et al.* (2005) uvažuje u rodu *Trochulus* 5% rychlost mutací za 1 milión roků pro 2 mitochondriální geny – COI a 16S. Pro druh *Trochoidea geyeri* navrhuje Pfenninger *et al.* (2003) hodnotu rychlosti vývoje sekvencí pro lokus 16S rDNA 5,6%/mil. let. Obecně je tedy mutační rychlost mitochondriálních genů u suchozemských plžů odhadována kolem pěti procent. Desetiprocentní rychlost za milion let je již považována jako extrémní (Pfenninger & Magnin 2001).

Ať už vezmeme kteroukoliv hodnotu rychlosti evoluce uvažovanou u suchozemských plžů, vyjde nám, že k oddělení společných předků krkonošské a studované alpské populace muselo dojít ještě během pleistocénu. Nicméně je i v tomto případě nezbytné znát variabilitu v rámci alpských populací k tomu, aby bylo možné s jistotou poznat společnou historii těchto dvou taxonů. V tomto okamžiku není možné hypotézu o dálkovém výsadku během holocenního klimatického optima vyloučit.

C. laminata

Složitá situace uvnitř druhu *C. laminata* není úplně překvapující. Tento druh vytváří mnoho regionálních forem, které se vzájemně mírně odlišují. Takový jev je popisován např. Nordsieckem (2007b), který na základě rozdílné délky kopulačních orgánů rozlišuje několik geografických forem. Avšak rozdíly v anatomii pohlavní soustavy jsou většinou drobné a obtížně rozpoznatelné i pro specialisty na tuto skupinu, proto není jejich užití v praxi příliš významné. Stanovení společných morfologických či ekologických specifik u jednotlivých nově zjištěných skupin je ale téměř nemožné. Jedná se viditelně o výraznou radiaci uvnitř druhu, kdy výraznější rozlišovací znaky ještě nejsou vytvořeny. Takovou situaci známe např. i u suchozemských plžů rodu *Trochulus* (Pfenninger *et al.* 2005). Dalším faktorem, který komplikuje jakékoli morfologické analýzy bez znalosti genetického pozadí, je uvažovaná hybridizace s *C. concortica* (viz níže). Za takové situace není vyloučena i hybridizace mezi jednotlivými liniemi v rámci *C. laminata* s příslušným dopadem na fenotyp.

Zajímavé je zejména postavení mezi populacemi z jednotlivých lokalit v rámci diverzifikovaných linií (Obr. 3). Východokrkonostští zástupci (z lokality Bártův les) jsou například dosti geneticky vzdáleni od těch západokrkonostských (z lokality Jizera u Vilémova). Naopak jsou velmi blízce příbuzní s vřetenovkou pocházející z pohoří Vtáčnik na Slovensku. Zmíněné západokrkonostské vřetenovky nejsou blízce příbuzné ani s geograficky blízkou vřetenovkou z Jizerských hor. Místo toho patří do velmi divergentní skupiny zahrnující vřetenovky z Itálie, Rakouska, Rumunska, a překvapivě také z Českého krasu,

jejichž detailní příbuzenské vztahy nejsou jasné. Uvedená situace nasvědčuje složitým migračním procesům v minulosti.

Většina získaných linií uvnitř druhu *C. laminata* se od sebe dostatečně odlišuje k tomu, aby je bylo možné považovat za samostatné druhy. Většina genetických vzdáleností mezi liniemi dosahuje hodnoty vyšší než 5%. V některých případech, zejména mezi italskými, rakouskými, a dvěma českými (z Českého krasu a údolí Jizery) populacemi je vzájemná příbuznost o něco nižší (Tab. 4). Na základě analýzy mitochondriální DNA nelze nicméně s jistotou říci zda se jedná o samostatné druhy s výraznou variabilitou a meziliniovou hybridizací. Dokud nebude známo více o distribuci zástupců jednotlivých linií, není možné vyloučit hypotézu o vysoce diverzifikovaném druhu, nicméně lze předpokládat, že některé linie skutečně jsou kryptickými druhy, zatímco někdy jde pouze o vnitrodruhovou variabilitu.

C. fimbriata

Podobný závěr jako v případě *C. laminata* je možné učinit i v případě *C. fimbriata* kde jsme objevili 3 značně diverzifikované linie (Obr. 3). Zástupci italské, rakouské a slovenské populace se vzájemně výrazně odlišují (průměrná divergence je 8,3%, viz Tab. 4) . V morfologii jejich schránek však nebyly nalezeny výraznější odlišnosti.

Pozoruhodná divergence v rámci rodu *Cochlodina* ukazuje, že by tento rod mohl být zajímavý jako model fylogeografických procesů v rámci středoevropských šneků.

B) Hybridizace

Další otázkou položenou před započítím práce byla možnost křížení mezi druhem *C. laminata* a *C. dubiosa corcontica*. Na společných lokalitách těchto dvou druhů se často objevují přechodné tvary.

Na základě pozorování v terénu lze výskyt přechodných forem mezi *C. laminata* a *C. d. corontica* prohlásit za výjimečný jev mezi středoevropskými závornatkami, avšak vyloučení či minimalizování možnosti hybridizace u závornatek ne-mediteránních oblastí, jaké předpokládá Nordsieck (2007a), bude nezbytné ještě přehodnotit. Důvodem může být zjištěná situace u druhu *C. laminata*, který je ve skutečnosti druhovým komplexem (viz výše) a křížení mezi jednotlivými druhy tohoto komplexu můžeme očekávat.

Výsledky této práce možnost hybridizace mezi dvěma krkonošskými vřetenovkami výrazně podporují. Získané haplotypy přechodných morfotypů jsou totiž v obou případech

asociovány jak s haplotypem *C. laminata*, tak i *C. d. corcontica*. To lze v situaci, kdy se na společných lokalitách relativně často vyskytují morfologicky přechodné formy těchto dvou druhů, nejnázve vysvětlit vzájemnou hybridizací.

Podíváme-li se na situaci na kladogramu (Obr. 3), jsou si linie, u kterých je předpokládána hypotéza o vzájemném křížení, značně vzdáleny. Takové zjištění by přitom nebylo v rozporu s výsledky pokusu na několika druzích rodu *Albinaria*, kde míra reprodukční izolace nekoresponduje s mírou vzájemné divergence (Giokas *et al.* 2006).

Zdali jsou mezi druhy *C. laminata* a *C. d. corcontica* v případě jejich křížení přítomné nějaké postzygotické izolační mechanismy, jako tomu je např. u jiných závornatek *Albinaria discolor* a *Albinaria campylauchen* (Giokas *et al.* 2008), nelze zatím říci vůbec. Jde přitom spíše o další téma na samostatnou studii. V tomto momentě můžeme hybridizaci brát za prokázanou.

Lze ji očekávat i u jiných středoevropských druhů. Jedním kandidátem je i *C. laminata*. Zde by mohlo docházet ke křížení mezi liniemi i mezi přechodnými formami. Možnost vzájemného křížení uvnitř druhového komplexu by potom korespondovala se situací u rodu *Albinaria* (viz Kemperman 1992,) nebo u druhu *Arion subfuscus*, kde je vysoká divergence mezi mitochondriální DNA doprovázená pouze částečnou reprodukční izolací (Pinceel *et al.* 2005). Případné křížení mezi jednotlivými liniemi druhu *C. laminata* bude nutné ještě prozkoumat.

III. Biologie a ekologie

Přestože bylo získávání dat týkajících se biologie krkonošských vřetenovek dosti pracné a časově náročné, jejich kvantita neumožňuje použití standardních statistických metod pro jejich zpracování. To znamená, že výsledky nemohou být vztahovány na celé populace. Ačkoliv je tomu tak, nelze jejich význam úplně ztratit. Umožňují nám nahlédnout do zatím zcela nepoznané biologie těchto krkonošských endemitů. Některé poznatky mohou být sice nepřesné, ovlivněné mnoha faktory, i tak ale tato studie významně načrtává základní biologické a ekologické charakteristiky druhu. Navíc jsem se pokoušel všechny možné nepřesnosti podchytit a zmínit v diskuzi nad výsledky.

I z výše uvedených důvodů je velmi vhodné srovnání závěrů práce s výsledky podobných studií. Ačkoliv je celkově málo prací zabývajících se životním cyklem závornatek a znalosti jsou často pouze fragmentární a neúplné, přesto je možné většinu zjištěných charakteristik

krkonošského endemita srovnat alespoň s nějakým ze zástupců závornatek. Často je dokonce možné i srovnání i s blízce příbuzným druhem *Cochlodina laminata*.

A) Aktivita v průběhu roku

Před započítáním výzkumu byla předpokládána silná korelace mezi aktivitou vřetenovek a podmínkami prostředí zejména vlhkostí a teplotou prostředí. Z tohoto důvodu byly při každé návštěvě zaznamenávány počty aktivních jedinců, které byly korelovány s jednotlivými charakteristikami počasí pro příslušné dny. Výsledné hodnoty příslušných korelací jsou vyjádřeny v tabulce č. 9.

Získané výsledky jsou však velmi neočekávané. Pro hodnoty z roku 2007 je výsledná korelace téměř nulová. Pro rok 2008 jsou hodnoty obecně výrazně vyšší. Takové výsledky jsou minimálně pozoruhodné, jelikož v obou studovaných letech byla zaznamenána zhruba stejná vazba aktivity vřetenovek na chod počasí.

Příčinou by mohl být fakt, že klimatická data pro rok 2007 pocházejí z meteorologické stanice na rozdíl od roku 2008, kdy byla měřena pomocí data-loggeru přímo na lokalitě Janská hora. Ačkoliv je tedy meteorologická stanice umístěna nedaleko studovaných lokalit (a to i v podobné nadmořské výšce), nemohou naměřená data odrážet podmínky přímo na jednotlivých lokalitách uvnitř lesa, kde je vývoj počasí v reálu velmi odlišný. Drobné přeháňky se sem například vůbec nedostanou a vysoká vlhkost se zde naopak může udržet podstatně déle než na otevřených plochách.

Z výše uvedených důvodů vyplývá nutnost užívání data-loggerů pro měření průběhu počasí přímo na jednotlivých lokalitách.

Dalším faktorem zkreslujícím výsledky by mohlo být určité zpoždění nástupu aktivity např. po vydatnějších deštích. V takovém případě je výhodnější sledovat uvedené grafy než pouze vzájemné hodnoty korelací. To je důležitější i z důvodu možné součinnosti dvou nebo více faktorů, nejčastěji asi teploty a vlhkosti. Tato situace v některých případech částečně přispívá k rozdílným hodnotám mezi oběma studovanými roky a to tím, že pro rok 2008 máme k dispozici hodnoty jen ze začátku vegetačního období. V některých případech ale naopak jde o posunutí hodnot korelace opačným směrem.

U stojících stromů dochází méně často ke vhodnému zvlhčení povrchu, nebo toto zvlhčení je méně intenzivní než u rozkládajících se padlých stromů, a vydrží tak kratší dobu. Vřetenovky žijící na takových stromech jsou tudíž značně znevýhodněny, neboť je u nich období aktivity kratší. Dokazují to výsledky z tabulky č. 5-8. Při mapování rozšíření

vřetenovek, je proto výhodnější sledovat zejména padlé kmeny než kmeny stojící. Naopak v případě silného promočení stojících kmenů vřetenovky vylézají směrem vzhůru po kmenu, běžně do výšky očí ale i do 3,5 m, jak bylo pozorováno.

Míra aktivity vřetenovek tedy pochopitelně závisí na chodu počasí, avšak nelze stanovit žádné zevšeobecnující pravidlo. Důvodem je velká různorodost jednotlivých lokalit ať už jde o nadmořskou výšku, sklon svahu, míru zapojení koruny, zvlnění a strukturu terénu, charakter jednotlivých mikrostanovišť obývaných vřetenovkami a mnoho dalších faktorů. Od individuálních vlastností příslušných lokalit se potom odvíjí všechno ostatní jako délka hibernace, rozmnožování, rychlost růstu apod. (viz jiné kapitoly).

B) Hibernace

Podíváme-li se na graf č. 6-9, můžeme vidět, že počátek aktivity po hibernaci spadá zhruba do začátku dubna. Nicméně zima sezóny 2006/2007 a 2007/2008, to znamená v obou sledovaných letech, byla velmi nestandardní. Ačkoliv se tento rozdíl v podhorských podmínkách Krkonoš promítl daleko méně než např. na většině území republiky, přesto výška sněhové pokrývky byla oproti normálu výrazně nižší. K odtání sněhu na lokalitách tudíž došlo dříve než je obvyklé. Oproti zimě 2005/2006, která byla naopak velmi dlouhá, byl tento rozdíl asi jeden měsíc. Z jara 2006 máme již naštěstí záznam sledování z Bártova lesa, kde byl počátek aktivity vřetenovek zaznamenán 30. dubna. Lze tedy konstatovat, že počátek aktivity spadá vždy do období po úplném roztátí sněhu. Zhruba 14 dní po úplném odtání sněhu už roztává i zmrzlá půda a právě do tohoto období patří ukončení hibernace vřetenovek.

Zajímavé je také srovnání počátku aktivity juvenilních a dospělých jedinců. Z výsledků monitoringu lokalit se zdá, že nejprve začínají aktivovat nedospělá stádia a asi v průměru o 0-54 dní později plně i dospělci. Časový odstup je však zavádějící. Spíše se zdá, že juvenilové jsou po zimě schopní rychleji reagovat na příhodné podmínky, a proto vylézají i při teplejších a vlhčích výkyvech, které však na počátku jara nemají dlouhého trvání. Navíc není taková aktivace v žádném případě masovou záležitostí, ale spíše otázkou několika jedinců.

Jak je zmíněno výše, obě sledovaná zimní období přinesla některé velmi neobvyklé situace. Velmi teplé periody v průběhu zimy umožnily sledovat, zda nedochází v takovýchto období k přerušení hibernace. Při několika návštěvách lokalit za takových podmínek (např. 7. 1. 2007: 8°C, lokality promáčená, bez sněhu) jsem však takovou reakci na vhodné podmínky nezaznamenal. K narušení hibernace tedy zřejmě v průběhu zimy nedochází ani při podmínkách, které jinak normální aktivitu vřetenovek umožňují.

Záznamy z lokalit z podzimních období mám již od roku 2005. Ukazují, že začátek hibernace spadá do přelomu října a listopadu. V roce 2006 byla naposledy aktivita pozorována 12. listopadu, v roce 2007 to bylo 28. října (Bártův les i Janská hora). Přejít do hibernace je zřejmě nejvíce zapříčiněn výrazným zhoršením klimatických podmínek. Je ale zajímavé, že větvenky byly ještě několik dní před takovým přechodem do hibernace velice aktivní. Dokonce se i pářili (28.10. 2007).

Další otázkou zůstává, kde větvenky zimu přečkávají. Odpověď jsem se pokoušel nalézt několika odběry hrabanky se svrchní vrstvou půdy, průzkumem pod tlejícími kusy dřeva či kůrou stromů. Tyto snahy byly ale neúspěšné. Přestože je podobné nalezení takového místa velmi problematické, odpověď na položenou otázku bude zřejmě méně komplikovaná. Předpokládám totiž, že místo hibernace bude podobné jako místo, kde větvenky pasivně přečkávají suché letní periody. Protože při tom nedochází k agregaci jedinců, není snadné tato místa přesně stanovit.

Pojďme ale shrnout nepřímé poznatky, které se týkají této problematiky. Potom dostáváme, že větvenky byly aktivní ještě několik dnů před první sněhovou pokrývkou. To by znamenalo, že větvenky musí reagovat velice rychle na náhlou změnu podmínek. Úkryt před zimou či suchem, pak musí být takzvaně „po ruce“. Na lokalitě Bártův les leží polovina sledovaného kmene vysoko nad zemí. A právě zde bylo nalezeno značné množství označených jedinců z předešlého roku (až 11 DZ najednou z celkového počtu 57 DZ označených v roce 2007). Zpětná migrace na toto místo je prakticky vyloučená, takže k přezimování musí docházet přímo na kmenu, a to pod kůrou nebo hlouběji v prasklinách dřeva. Navíc jak se ukazuje, je takové přečkání nepříznivých podmínek úspěšné. Dne 25.3.2007 (tedy v době nulové zaznamenané aktivity) se mi na Janské hoře přeci jen podařilo nalézt jednu dospělou zavíčkovanou větvenku pod větší větví jeřábu. Po přenesení do tepla a navlhčení začala tato větvenka velmi rychle aktivovat. Jak se tedy zdá, místa přečkávání nepříznivých podmínek jsou velmi obvyčejné – pod kůrou stromů, pod spadlým dřevem či pouze v hrabance. Větvenky tak dokáží velmi rychle reagovat na změny podmínek prostředí.

C) Velikost populací na sledovaných lokalitách

Jak ukazuje Tab. 5 a 6 bylo při dvou jarních návštěvách v roce 2007 označeno na lokalitě Janská hora celkově 109 dospělců, na lokalitě Bártův les to bylo celkově 57 dospělců. Obr. 9 a 10 potom graficky znázorňují poměr označených a neoznačených dospělých větvenek při následných návštěvách (v roce 2007 i 2008).

Na Janské hoře se podíl označených dospělců vůči celkovému počtu nalezených dospělců pohybuje v rozmezí 0% (12.10. 2007, 17.4. 2008) až 66,7% (18.6. 2007). Tyto krajní hodnoty však pocházejí ze dnů s velmi nízkou aktivitou, a proto jsou výrazně ovlivněny celkově malým počtem nalezených jedinců v těchto dnech. Pro dny se směrdatnějšími počty nalezených jedinců je pozorovaný minimální poměr 6,25% pro rok 2007 (28.10. 2007). Maximální poměr označených jedinců pak činí 38,7% (3.6. 2007).

U lokality Bártův les se mezní hodnoty pohybují v rozsahu 7,1% (25.5.2007) až 42,9% (2.7. 2007) respektive 36,8% (2.6. 2007) bráno pro vyšší počty nalezených jedinců.

Na základě vztahu mezi počtem označených jedinců a poměrem později nalézaných značených jedinců se lze pokusit o odhad celkového počtu dospělých vřetenovek na jednotlivých lokalitách a následně také na procento aktivujících jedinců v závislosti na podmínkách. Tento odhad by dále mohl být pomůckou při stanovování početnosti vřetenovek na lokalitách bez ohledu na klimatické podmínky panující v době návštěvy takové lokality.

Na lokalitě Janská hora je rozmezí hodnot mezi 1. a 3. kvartilem 0,2727 až 0,364 pro rok 2007 (viz tab. 10). V tomto roce bylo označeno celkem 109 dospělců. Po vynásobení tak dostáváme odhad celkového počtu dospělých vřetenovek na daném místě tj. 299 až 400 jedinců. Pro Bártův les je rozsah kvartilů mezi 0,152625 až 0,32475 pro rok 2007. Zde bylo v tomto roce celkově označeno 57 dospělců. Odhad celkového počtu tedy vychází v rozmezí 176 až 373 jedinců.

Zajímavé je srovnání výsledků z roku 2008, kdy docházelo ke kumulativnímu značení dospělých jedinců (fialovou barvou, viz metodika) při každé návštěvě. Nevýhodou představuje malý počet pozorování, ze kterých je možné odhady vyvozovat. Obr. 11 a 12 přitom znázorňují, jak se měnil poměr fialově označených a neoznačených dospělců. Pro odhad je ale dobré si vybrat pouze výsledky ze dnů s vysokou aktivitou a pozdějším datem (kvůli vyššímu počtu označených). Jde zejména o dny 17. 6. a 26. 6. pro Janskou horu a 4. 6. a 26. 6. pro Bártův les. Po vypočtení odhadu celkové početnosti pomocí počtu nalezených označených a neoznačených jedinců, dostáváme hodnoty: 142 – 176 jedinců pro JH a 126 - 127 jedinců pro BL.

Srovnání odhadů početnosti provedených různou metodikou pro jednotlivé roky je velmi rozpačité. Výsledky si navzájem neodpovídají. Odhad pro rok 2007 přitom přináší zhruba dvojnásobné hodnoty než pro rok 2008. Taková situace se dá vysvětlit několika příčinami.

Velmi zavádějícím faktorem v případě takovýchto výpočtů by mohla být rozsáhlá migrace vřetenovek mimo rámec pozorované lokality. Tuto skutečnost lze však na základě soustavného pozorování zamítnout téměř s jistotou. Okolí sledovaných kmenů bylo při každé

návštěvě zevrubně kontrolováno. Pouze ve čtyřech případech na Janské hoře byl nalezen označený dospělec mimo sledovaný kmen. Nejdále však ca 1,5 m od paty kmenu. Na druhé lokalitě v Bártově lese, kde se v blízkosti padlého kmene nenachází příliš vhodná potencionální stanoviště, jsem žádný takový doklad o migraci nenalezl. Stejně to bylo v případě sledovaných stojících stromů na obou lokalitách. Výjimku v tomto případě představuje situace na Janské hoře, kdy došlo k odloupení velké části kůry javoru, pod kterou se trvale nacházelo velké množství větvenek. Po pádu na zem tedy došlo tedy k následné migraci způsobené přirozenými nicméně specifickými podmínkami.

D) Rychlost růstu

Cochlodina dubiosa corcontica patří stejně jako všechny závornatky [kromě druhu *Balea perversa* (Baur & Baur 1991)] do skupiny terestrických plžů s ukončeným růstem. Růst je u nich ukončen vytvořením obústí a závorcky (Maltz & Sulikowska-Drozd 2008).

Výsledky několika studií ukázaly dobu potřebnou pro dosažení dospělosti u některých zástupců čeledi Clausiliidae. U *P. funiculum* byla tato doba 4-5 měsíců (Páll–Gergely & Németh 2008), u druhu *B. perversa* ca 3-4,5 měsíce (Baur & Baur 1992). Pro srovnání s mou studií je asi nejzajímavější Balmanův (1996) údaj pro druh *C. laminata*, tj. 3-12 měsíců.

Podrobněji se této problematice věnoval Maltz a Sulikowska-Drozd (2008). Jejich výsledky nicméně pocházejí z laboratorních chovů, kde byly udržovány stále optimální podmínky. Výsledky proto představují maximální možné růstové rychlosti. Ty se u patnácti studovaných zástupců závornatek pohybují v rozmezí 3-8 měsíců. Mezi jednotlivými druhy je přitom patrný rozdíl, kdy je možné podle rychlosti růstu rozlišit 3 skupiny: a) druhy pomalu rostoucí (26 – 32 týdnů) b) druhy středně rychle rostoucí (18-22 týdnů) c) druhy rychle rostoucí (14-18 týdnů). *C. laminata* (i např. *I. ornata*) patří do druhé skupiny.

Avšak na rozdíl od uvedené studie probíhalo sledování rychlosti růstu u větvenek krkonošských v přírodních podmínkách (viz metodika). To bude s největší pravděpodobností i důvod, proč se výsledky obou prací výrazně liší.

Jak ukazuje tab. 11, rychlost růstu se u jednotlivců větvenky krkonošské značně lišila a to i na stejné lokalitě. Stejně jako v práci Staikou (1998), dělané na druhu *Cepaea vindobonensis*, lze i u větvenek počítat s vysokou závislostí rychlosti růstu na klimatických podmínkách. To, že se rychlost růstu liší i uvnitř jednotlivých lokalit, můžeme vysvětlit rozdílnými mikroklimatickými poměry. Bylo vypořádáno, že se u větvenek střídají období aktivity a klidová období, kdy si plži kvůli zhoršeným životním podmínkám vytvářejí dočasné víčko a jejich aktivita je v podstatě nulová. Ke střídání těchto období dochází

pravidelně během vegetační sezóny. Frekvence je tím výraznější, čím lokalita rychleji vysychá a čím více k tomu přispívá počasí (tj. hlavně střídání suchých a deštivých period). Největší přírůstky potom mají jedinci, kteří jsou díky své vhodné poloze na lokalitě schopni aktivovat celkově nejdelší dobu. Takovýto úzký vztah mezi rychlostí růstu a vlhkostí prostředí byl popsán např. i u závornatek z oblastí s velmi výrazným střídáním vlhké a suché periody. Závornatky z takových míst obvykle potřebují několik vlhkých období k dospění (např. Giokas a Mylonas 2002, Heller & Dolev 1994, Wirth *et al.* 1997).

Počet naměřených dat sice nepostačuje k vyvození konečných závěrů, přesto z nich lze vyvodit některé předběžné výsledky. Průměrný denní přírůstek vypočítaný společně pro obě sledované lokality činí 0,024 závitů. Za měsíc by to potom bylo 0,72 závitů. Budeme-li předpokládat, že období plné aktivity na sledovaných lokalitách trvá přibližně 5 až 6 měsíců v každém roce, dostáváme průměrný roční přírůstek 3,6 až 4,32 závitů. Podobný výsledek dostáváme i u dat z domácího chovu. Průměrný denní přírůstek zde činí 0,02255 závitů. To odpovídá ročnímu růstu asi o 3,38 až 4,06 závitů. Dosažení dospělosti by v tomto případě zabralo asi 2-3 roky. Přestože mi tyto dvě hodnoty vyšly nápadně podobné, nelze to považovat za plně směrodatné, nýbrž pouze jako orientační. Podíváme-li se totiž blíže na jednotlivé případy není rychlost růstu zdaleka homogenní (Obr. 13). Navíc si musíme uvědomit, že tento postup vůbec nepočítá se závislostí rychlosti růstu na fázi roku ani se závislostí na velikosti juvenilního jedince.

Vynecháme-li extrémní případ z domácího chovu, kdy došlo k přírůstku o 1,5 závitů za 19 dní, můžeme za nejrychlejší pozorovanou rychlost růstu považovat údaj z 12.8.2007 na Janské hoře. Za ca 89 dní po označení došlo k nárůstu o 4,33 závitů. To představuje rychlost růstu o 0,0486 závitů denně. Teoreticky by to tedy znamenalo možnost dosažení dospělosti už po prvním roce života. Takovou možnost nelze v případě optimálních klimatických podmínek zamítnout. Maximální zjištěná rychlost růstu se pak již blíží datům Maltze a Sulikowske-Drozd (2008) pro skupinu pomalu rostoucích závornatek. Autoři však popsali také 3 fáze růstu, kdy v první (1. dva týdny) a třetí fázi (posledních 4-6 týdnů) růstu dochází k až k několikanásobnému zrychlení růstu. Tento jev není možné na základě mých dat potvrdit. Jestliže se ale jedná o obecnou vlastnost závornatek, která má své jasné příčiny, jak navrhuje Maltz a Sulikowska-Drozd (2008) (křehkost tělního závitů před ukončením růstu, rychlé vytvoření závorky jako ochrana apod.), můžeme tuto vlastnost očekávat i u vřetenovky krkonošské.

Ve stejný den i na stejné lokalitě jako při pozorování nejrychlejšího růstu byl naopak pozorován i růst nejpomalejší, respektive žádný přírůstek ani po 89 dnech od značení. Tato

skutečnost nám na dvou zmíněných extrémních případech ilustruje hypotézu navrženou na začátku této stati. Ačkoliv lze tedy průměrnou dobu potřebnou k dosažení dospělosti předpokládat v rozmezí dvou až tří let, bude se v přírodě díky velmi rozdílným mikroklimatickým podmínkám rychlost růstu mezi jedinci výrazně lišit. Je nutné však ještě poznamenat, že na jiných lokalitách lišících se svými přírodními poměry (zejména asi klimatickými) od dvojice sledovaných lokalit může být rychlost růstu respektive doba do dosažení dospělosti z důvodů výše uvedených velmi odlišná. Závislost rychlosti růstu nemusí být přitom pouze na množství srážek. Výzkum karpatských populací druhu *V. gulo* odhalil např. i závislost na nadmořské výšce. Rozdíl je zde značný. Pro nadmořskou výšku 420 m trvá růst 1 rok oproti 3 letům ve výšce 1150 m (Maltz a Sulikowska-Drozd nepublikováno). Vliv může mít dále i denzita populací, jak ukazuje studie Baur a Baur (1992) na druhu *Balea perversa*. Tuto teorii potvrzují i údaje z domácího chovu. Zde v první fázi docházelo k průměrným až nadprůměrným nárůstům ulity u sledovaných jedinců. Posléze však došlo k markantnímu zpomalení až zastavení růstu, což lze velmi jednoduše vysvětlit tím, že nebylo z časových důvodů možné pravidelně vlhčit chovné nádoby. Obsah (tj. hrabanka s vřetenovkami) proto vysychal, v důsledku čehož šneci neaktivovali.

Když vezmeme v úvahu, že u vřetenovek téměř neexistuje vazba období rozmnožování na nějakou krátkou periodu v průběhu roku a připočteme k tomu variabilní rychlost růstu, vychází nám to, co bylo velmi výrazně na lokalitách patrné. Totiž že v průběhu roku se na lokalitě vyskytují juvenilní jedinci všech velikostí. Dokonce ihned po ukončení hibernace jsem na lokalitách mohl sledovat juvenilní jedince s variabilním počtem závitů – tzn. od těch nejmenších se dvěma závitů až po jedince jen bez dodělaného obústí.

E) Maturace

Protože tato práce neobsahuje průzkum anatomie ani monitorování kopulačního chování u odrostlých mláďat, není možné stanovit dobu dospění pohlavních orgánů. Maltz a Sulikowska-Drozd (2008) se období dozrávání pohlavních buněk pokusili stanovit a došli u studovaných zábornatek k číslu 4,5 až 7,5 měsíců po dokončení růstu. Jediné, co je možné u vřetenovek krkonošských vyloučit, je reprodukce u nedospělých stádií. To nebylo pozorováno ani v jednom případě, což je v souladu s výsledky Maltze a Sulikowske-Drozd (2008).

F) Délka života

Délku života nelze na základě dvouletého monitoringu určit. V každém případě to bude několik let. Jak ukazují výsledky předcházející části, jen průměrná doba k dosažení dospělosti

je mezi 2 – 3 lety. K tomu je nutné připočíst i zatím neznámý počet roků v dospělosti. Zatím lze pouze konstatovat, že to bude jistě více než rok jeden. Důvodem pro toto tvrzení je fakt, že část označených jedinců (až 28% Bártův les 4.6.2008) jsem na lokalitě opět našel i následující rok. Jde ale o poměr nalezených označených jedinců při jedné návštěvě a celkového počtu označených jedinců na lokalitě během roku 2007. Lze proto předpokládat, že přežila větší část dospělců z předcházejícího roku.

Délka života řádově několik let je také v souladu s doposud známými informacemi o délce života u závornatek (Nordsieck 2007). Výsledky terénních studií na jiných druzích závornatek přinesly např. tyto výsledky: *V. elata* min. 8 roků (Piechocki 1982), *C. genezoretana* ca 16 roků (Heller & Dolev 1994), *B. perversa* min. 7 let (Wirth *et al.* 1997), zástupci rodu *Albinaria* ca 7 let (Giokas a Mylonas 2002) nebo *I. ornata* a *V. gulo* min. 6 let (Maltz & Sulikowska-Drozd unpublished).

G) Rozmnožování

G-1 Páření

Páření vřetenovek jsem pozoroval v průběhu téměř celé vegetační sezóny. Jak ukazuje tabulka č. 14, nejranější zaznamenané páření je z 10. dubna a naopak záznam o nejpozdějším páření pochází z 28. října. Mezi těmito daty však existuje množství záznamů páření z jednotlivých měsíců. Z toho se dá usuzovat, že páření vřetenovek není omezeno na určitý krátký časový úsek v průběhu roku, jako je tomu u některých jiných plžů jako např. u druhu *Punctum pygmaeum*, *Arianta arbustorum*, *Helix pomatia* (Dziabaszewski 1975, Baur 1989 a 1990).

U druhu *C. laminata* byla reprodukční sezóna pozorována v přírodě i v laboratoři v dubnu a květnu a potom v září (Balman 1996) popřípadě srpnu a září (Frömming 1954). Dokonce i Maltz a Sulikowska-Drozd (2008) popisují zaznamenané reprodukční periody u studovaných závornatek, které se pohybují v období března-květen a srpen-říjen. Přestože jde o data z laboratorního chovu, kde byly pouze částečně simulovány přírodní podmínky, u několika druhů mj. i vřetenovky hladké zde autoři nepozorovali striktní reprodukční periodu. Spíše drobné vrcholy v rozmnožování.

Vazba rozmnožování u vřetenovky krkonošské je nejspíše na příhodné klimatické poměry, zejména vlhkost a teplotu prostředí a nikoliv na délku dne [stejně jako u některých druhů závornatek ve studii Maltze a Sulikowske-Drozd (2008)]. Na rozdíl od laboratorních podmínek, kde je udržovaná stabilní vysoká vlhkost prostředí, je situace v přírodě jiná. Plži

musí velmi operativně reagovat na příhodné podmínky a ohraničená období rozmnožování tak splývají či úplně mizí.

Na jaře se vřetenovky mohou pářit téměř ihned po ukončení hibernace. Vlhkost prostředí bývá v této době vysoká. S dalším průběhem roku jsou tyto periody tím více vázané na období po silnějších srážkách, čím je počasí sušší. Avšak přeci jen lze určitou fázi bez páření na lokalitách zaznamenat. Tímto obdobím je fáze po hlavní jarní aktivaci, kdy se většina vřetenovek spáří. Konec května a červen tudíž zůstávají v tomto ohledu obdobím klidovým. Ačkoliv jsem obě lokality v tomto období pravidelně navštěvoval a to i za vlhkého počasí, nenalezl jsem pářící se jedince ani jednou. Zaznamenání takového období rozmnožování na lokalitách je přitom poměrně snadné. Jednak jsou tato období vázaná na vlhké počasí a páření navíc probíhá velmi dlouhou dobu, tudíž není nalezení pářících se jedinců pouze věcí náhody. Na konci června jsem už opět za příznivých podmínek mohl pářící se vřetenovky pozorovat.

Naproti tomu se mi stanovení přesné doby páření nepovedlo. Těžko lze v tomto případě určit přesný začátek páření a při tak dlouhém průběhu i vlastní konec. Z dostupných údajů, které se mi podařilo vypořádat, lze odhadovat délku páření v rozmezí 12 – 24 h. Jde sice jen o odhad, ale minimální délka páření bude s největší pravděpodobností delší než 12 hodin. Svědčí o tom pozorování páření, které bylo ukončeno ca 13 hodin po nález. Tito pářící se jedinci přitom byli nalezeni již v průběhu páření, a nelze tak stanovit začátek ani přesnou délku páření. Že nešlo o výjimku potvrzují četná pozorování, kdy při opakované kontrole lokality nebylo páření přerušeno ani po několika hodinách.

Mezi další nezodpovězené otázky patří, zda se vřetenovky páří během života opakovaně a pokud, tak kolikrát do roka mají snůšku. Předpokládá se, že u většiny závornatek dochází k reprodukci více než během jedné sezóny (Nordsieck 2007). U vřetenovek krkonošských jsem (ve čtyřech případech) jedince označené jeden rok jako dospělé následující rok pozoroval při páření. Tento fakt by částečně podporoval domněnku o iteroparii krkonošských vřetenovek. Nelze to však říci s jistotou.

G-2 Snůška

Získat snůšku vřetenovek nebyla snadná záležitost (viz metodika). Po řadě neúspěšných pokusů se mi ale nakonec podařilo získat 5 snůšek po přenesení spářených jedinců do domácího chovu. Výsledky shrnuje tabulka č. 13. Pouze v jediném případě jsem od spářených jedinců získal 2 snůšky tj. od každého jedince jednu. V ostatních případech byla u každého páru nakladena pouze snůška jedna. Nicméně nelze tuto situaci považovat za pravidlo. Transport z lokality ihned po páření a celková změna podmínek u domácím odchovu

oproti situaci v přírodě představuje stresující faktor pro vřetenovky, který mohl takovou situaci zapříčinit. Důležitý je zejména skutečnost, že byla získána snůška od obou spářených jedinců alespoň v jednom případě. To totiž svědčí o reciproční výměně spermatoforů u pářících se vřetenovek. Tento fakt je v rozporu s pozorováním Nordsiecka (2007), který reciproční výměnu spermatoforů sice pozoroval u všech sledovaných zástupců skupiny Alopinae (celkem 16 druhů) ale s výjimkou druhu *Cochlodina laminata* (tj. jediného zástupce rodu *Cochlodina*). Tento pozorovaný rozdíl mezi rodem *Cochlodina* a ostatními skupinami podčeledi Alopinae přitom vysvětluje tím, že *Cochlodina* je, na rozdíl od ostatních petrofilních zástupců, stromový druh. Nereciproční výměna spermatoforů a s tím spojená kratší doba páření by pak byla důsledkem častější disturbance u stromových druhů např. kvůli většímu predáčnickému tlaku, a tak i častějšího přerušení páření. Potom je tedy nutné k přenosu stejného množství spermatoforu větší počet pokusů než u recipročního přenosu. Tento argument se nezdá být příliš přesvědčivý. Nordsieck (2007) ho ale dále podporuje pozorováním délky kopulace i u dalších druhů závornatek, kde kopulace celkově trvala kratší dobu u stromových druhů. Penis není v takových případech zasunut příliš hluboko, a k ukončení kopulace může tudíž dojít velmi rychle. I v tomto případě přinesly moje sledování opačný výsledek. V části o páření je vidět, že jsem pozoroval až extrémně dlouhou dobu páření (minimálně ca 12h), zatímco Nordsieck naměřil délku páření u druhu *Cochlodina laminata* pouze v rozmezí 65 až 85 min. Tento zásadní rozdíl v naměřených datech by mohl být způsoben tím, že moje data pocházejí zejména z pozorování v terénu. I v případech, kdy došlo k přenosu z lokality, byly v chovu simulovány podmínky ve volné přírodě.

Oviparie je nejběžnější způsob rozmnožování mezi suchozemskými plicnatými plži (Tompa 1984, Heller 2001). Oviparie byla také ve většině případů (73 %) zjištěna mezi patnácti studovanými zástupci rodu Clausiliidae (Maltz & Sulikowska-Drozd 2008). U druhu *C. laminata* oviparii zmiňuje již Frömming (1954), Likharev (1962) i Bulman (1996). Zjištění vejcorodosti u studovaného druhu *C. d. corcontica* potom není příliš překvapující.

Na rozdíl od vodních šneků, suchozemští plži kladou jednotlivá oddělená vejce. To je zřejmě spojeno se zásobováním embrya uhličitanem vápenatým jako adaptací na suchozemské podmínky (Tompa 1976). Vejce studovaných závornatek v práci Maltze a Sulikowske-Drozd (2008) lze zařadit mezi částečně kalcifikované s jasně viditelnými krystaly uhličitanu vápenatého rozmístěnými pod povrchem vejce. Sice se nejedná o obecnou vlastnost u závornatek, jak dokládá práce Pálla-Gerely a Németha (2008), ale u vřetenovky krkonošské byl takový typ vajec pozorován. Vajíčka sledovaných vřetenovek mají mléčně bílou barvu a

průměr asi 1,1 mm (Obr. 6 viz příloha). Tento údaj nebyl ale měřen příliš přesně, proto se jeví jako o dost menší než je 1,5 mm zjištěných u vřetenovky hladké (Bulman 1996). Rozdíl ve velikosti bude ve skutečnosti asi o něco menší.

Výběr polohy pro snůšku je zřejmě instinktivní záležitostí a nezávisí při něm na momentálních podmínkách, nýbrž jsou preferována specifická místa. U druhu *C. laminata* byla pozorována preference mrtvého dřeva (Bulman 1996). Obecně jsou u závornatek vybírána chráněná místa pod kameny, kůrou či ve shlucích mokrého mechu (Maltz & Sulikowska-Drozd 2008). Vajíčka u krkonošských vřetenovek byla nakladena v rozmezí sedmi až sedmnácti dnů po páření. Průměrná doba je 11,4 dnů. Umístění snůšky bylo ve třech případech pod kůrou klacíku (Obr. 6 viz příloha) a ve dvou případech mezi listy mokré hrabanky.

Počet vajec ve snůšce u suchozemských plicnatých plžů varíruje od jednoho do několika desítek v závislosti na druhu a často i na velikosti daného druhu (Heller 2001). Zástupci čeledi Clausiliidae přitom patří mezi středně velké druhy. Vajíčka mohou přitom být kladena ve shlucích nebo jednotlivě (Maltz & Sulikowska-Drozd 2008). U vřetenovky krkonošské jsou kladena ve shlucích. Počet vajíček ve snůšce se pohyboval od osmi do patnácti. Průměrně snůška obsahovala 11,8 vajec. Byla nalezena také snůška vřetenovek ve volné přírodě. Zde obsahovala 17 vajec a byla nakladena pod kůrou padlého stromu. Tedy se příliš nelišila od snůšek z chovu. Získané údaje připomínají situaci zjištěnou Frömmingem (1954) u druhu *C. laminata*, kde byla velikost snůšky stanovena v rozmezí 10-15 vajec. Jiná studie u stejného druhu rozšířila toto rozmezí na 5-17 vajec (průměrně 10,29) (Maltz & Sulikowska-Drozd 2008). Bereme-li v úvahu, že počet vajec je další z indikátorů kvality a kvantity zdrojů, které šnek může investovat do potomstva (Heller 2001), pak větší variabilita v počtu vajec ve snůšce zjištěná v této i v mojí studii není překvapující.

Délka trvání inkubace u suchozemských plžů byla pozorována v rozmezí 2-5 týdnů (Maltz & Sulikowska-Drozd 2008). U střeoevropských závornatek Linkharev (1962) udává rozmezí 3-5 týdnů pro pozorování v přírodě. Uvedená doba je přitom závislá na počasí. O době inkubace u vřetenovky hladké se již zmiňuje Frömming (1954) ve své práci, kde udává 3 týdny. Bulman (1996) respektive Maltz & Sulikowska-Drozd (2008) udávají u stejného druhu inkubační dobu 7-15 resp. 12-14 dní. Výsledky pozorování délky inkubace u blízké příbuzného druhu – vřetenovky krkonošské – přinesly údaje v rozsahu 13-20 dní (průměr 18,2). Jeden nebo dva dny před líhnutím začne skořápkou prosvítat mladý jedinec.

Mlád'ata se u vřetenovek krkonošských líhli téměř současně. Synchronní líhnutí snůšky je u závornatek obecně častější (Maltz & Sulikowska-Drozd 2008). Zatímco u příbuzné

vřetenovky hladké bylo zjištěno asynchronní líhnutí (Bulman 1996, Maltz & Sulikowska-Drozd 2008).

Úspěšnost inkubace byla 81,36%. Toto číslo je velmi podobné jako ve studii Sulikowské (2008), která prováděla laboratorní výzkum na druhu závornatky *Vestia elata* a spočítaná úspěšnost inkubace byla 80,4%. Přesto lze získanou úspěšnost považovat pouze za orientační z důvodu nedostatku pozorování. Navíc jak ukazuje tab...., úspěšnost líhnutí vajíček se velmi lišila v rozmezí 50% - 100% (u Sulikowské až 0 – 100%).

Dvakrát byl pozorován kanibalismus. V jednom případě se z devíti vajíček vylíhla jen šest a následující den byl pak pozorován kanibalismus, když se na každém z nevyhlých vajec krmili dva vylíhlí juvenilové. V druhém případě se z dvanácti vajíček vylíhlo jen šest, následující dva dny se potom vylíhlí jedinci krmili na těch nevyhlých vajíčkách. Takovýto typ kanibalismu není mezi šneky nijak ojedinělý jak dokazují např. pozorování u druhu *Arianta arbustorum* či u rodu *Discus* (Baur 1987, Kužník-Kowalska 2006). Podobné chování popisuje i Bulman (1996) u druhu *C. laminata* stejně jako Maltz & Sulikowska-Drozd (2008) u většího počtu závornatek. Současně ale vyslovují domněnku, že zřejmě nejde o typický vklad u mláďat závornatek. Mláďata podle nich nejeví velký zájem o obsah vajec, a jedná se tak spíše o náhodnou událost. Na základě pozorování u krkonošských vřetenovek, se mi takové vysvětlení situace nezdá být příliš pravděpodobné. V obou případech pozorování kanibalismu, se na něm podíleli všichni vylíhlí jedinci a setrvali v takovém chování velmi dlouhou dobu.

Den až ca 3 dny setrávají vylíhlá mláďata na místě, poté se začínají rozlézat. Doba setrvání na místě závisí zejména na podmínkách prostředí.

Po úspěšném odchování vajíček jediného chovu v roce 2007 jsem pokračoval v domácím chovu vylíhlých jedinců. Při kontrole v půlce července už měli mladí 3 závity, o další měsíc později ale došlo k zastavení růstu. To bylo nejspíše způsobeno nemožností udržovat prostředí odchovného zařízení v dostatečné vlhkosti. Dlouhotrvající sucho poté nepřežili všichni odchovaní jedinci.

V roce 2008 už měli jedinci ze dvou snůšek 3 závity na konci června. Jedinci ze zbývajících dvou snůšek však znatelně nevyrostli. Další průběh růstu však není známý kvůli ukončení studie na konci června tohoto roku.

IV. Fosilní záznam v Krkonoších

Po několika neúspěšných pokusech, kdy se nepodařilo odkrýt dostatečně vysoký profil, nebo kdy v profilu nebylo zachováno větší množství fosilních pozůstatků, se mi v roce 2008 konečně podařilo vykopat dostatečně hlubokou sondu i s větším množstvím fosilního materiálu.

Výsledky analýzy i samotnou strukturu odkrýtoho profilu lze považovat minimálně za velmi specifické. Z povahy suti, která pozůstává z úlomků nejrůznějších rozměrů včetně velkých balvanů, lze soudit na rychlou sedimentaci, při níž se uplatňovalo i skalní řícení. Zatím nejasný je původ povrchové volné suti, jejíž nakupení zřejmě proběhlo velice rychle, takže si zachovala volné meziprostory.

Samostatnou kapitolou je rozvrstvení fosilního materiálu mezi jednotlivými vrstvami. Na fosilní malakofaunu je bohatá pouze nejsvrchnější vrstva a v dalších vrstvách jsou schránky měkkýšů zachovány pouze sporadicky. V rámci holocenních faun se tak dosavadní výsledky, jeví jako poměrně anomální, jednak relativně malým počtem jedinců, jednak překvapivě nízkým počtem druhů, mezi nimiž chybí drobné formy. Podobná, nikoliv však stejná, je situace i u fosilizovaných kostí a zubů. Zde jsou prostřední vrstvy také téměř bez fosilního záznamu. Výrazný rozdíl je nicméně ve vrstvě nejspodnější. Ta je až extrémně bohatá na pozůstatky drobných obratlovců. Tato situace může být způsobená krátkou vzdáleností od skalního převisu (ca 1 m). Vezmeme-li navíc v úvahu, že za uplynulé časové období muselo dojít k poměrně značnému řícení a tudíž i ústupu tohoto převisu (což ostatně dokazuje i mohutné navršení suti v profilu), musela být poloha odkrýté sondy původně v bezprostřední blízkosti převisu. Na takových místech bývají situována hnízda sov a je tak pravděpodobné, že nahromadění zbytků drobných obratlovců je zde v důsledku takového hnízdiště (např. sovice sněžné). I přítomnost drobného obratle ryby svědčí o hromadění obratlovčích zbytků v důsledku činnosti predátora.

Nejspodnější tj. pátá vrstva studovaného profilu nám tak poskytuje možnost relativně přesného časového zařazení. Jedná se totiž o celkem reprezentativní vzorek poskytující zcela jednoznačně doklad glaciálního společenstva bez jakékoliv kontaminace. Početné zastoupení *Chionomys nivalis* naznačuje přítomnost otevřených sutí, *Microtus oeconomus* a rejsci lokální výskyt mokřadního prostředí resp. vlhčí příbřežní vegetace. Formy indikující lesní stanoviště chybí, ve všech případech jde o prvky otevřené krajiny. Poloha lokality na jižním svahu údolí je přitom pro rozvoj lesa příznivá. Dominantní zastoupení *Microtus arvalis* naznačuje spíše

mírnější podmínky, vysoký podíl *Dicrostonyx gulielmi* a *Microtus gregalis* ukazují na mladší úsek glaciálu. Důležitým podpurným argumentem pro tuto interpretaci je i zřetelně velká tělesná velikost všech hrabošů, typická pro závěrečný úsek glaciálu. Faunisticky nejvýznamnějším je doklad *Sorex minutissimus*.

Téměř přesný odhad stáří poslední vrstvy jako mladší úsek glaciálu je tedy možný i navzdory tomu, že malakostratigrafický záznam zde není příliš informativní. Přítomnost druhu *Oxychilus depressus* je zde doložena četnými fragmenty schránek i celou schránkou nedospělého jedince. Tento druh se ale vyskytuje ve všech vrstvách napříč profilem a i recentně je tu hojně zastoupen. Navíc je zde předpoklad, že tento druh u nás přežil glaciál a jeho význam je tedy pro stratigrafické zařazení vrstvy malý (Ložek in verb). V závislosti na obratlovčí fauně je však možné potvrdit názor, že *O. depressus* u nás přežil glaciál. Nález druhu *Vitrea contracta* nasvědčuje, že již jde o poměrně teplé období tj. v tomto případě konec glaciálu. Posledním nálezem z páté vrstvy jsou fragmenty druhu *Fruticicola fruticum*. Četné fosilní doklady z různých částí naší republiky ukazují, že zde byl tento druh v časném holocénu široce rozšířený, na mnohých místech ale v druhé půli holocénu ustoupil (Ložek 2007). Svou preferencí zejména vlhkých křovin a příbřežní vegetace by mohl svými nároky odpovídat zhruba přítomnosti rejsků a druhu *Microtus oeconomus*. To by podporovalo představu o lokálnímu výskytu mokřadního prostředí či vlhké příbřežní vegetace v širším okolí potoka.

Vrstva č. 4 je již mnohem chudší na fosilizovaný materiál, ale víceméně odpovídá vrstvě č. 5 z hlediska zastoupených obratlovců i měkkýšů. Kromě druhu *Oxychilus depressus* a *Vitrea contracta* se zde vyskytuje navíc i druh *Discus rotundatus*. Ten má však poměrně širokou ekologickou valenci a může obývat jak otevřená tak i uzavřená stanoviště.

Následující vrstvy 2 a 3 jsou velmi chudé. Stopy po obratlovčí fauně tu téměř nejsou, respektive se tu nevyskytují žádné určitelné části. U šneků není situace o mnoho lepší. Ve třetí vrstvě je pouze jeden zástupce všudypřítomného druhu *Oxychilus depressus*. Ten se vyskytuje i ve druhé vrstvě, kde jsou kromě něho zastoupeny i druhy *Discus rotundatus*, *Clausilia parvula* a *Cepaea hortensis*. Bohužel není ani toto složení příliš vypovídající. *Cepaea hortensis* je dalším druhem s širokou ekologickou valencí a přítomnost druhu *Clausilia parvula* svědčí zejména o blízkosti obnažené skály. Stáří této vrstvy bylo nicméně pomocí radiokarbonové metody stanoveno v rozmezí 770 n. l. - 970 n. l.

Vzorek nejsvrchnější vrstvy byl odebrán v rozmezí 50 až 80 cm od povrchu, kde je černá silně humózní kyprá hlína svrchu krytá hrubou sutí. Vzorek obsahuje velký počet fosilizovaných ulit, které již svým složením odpovídají recentním společenstvům. To je ve

shodě s údaji z radiokarbonového datování, které přineslo odhad stáří vrstvy na ca 545 let. Ze savců je zde výhradně zastoupen norník rudý, tedy druh lesní.

Jak je již nastíněno v úvodu této části práce, jsou severovýchodní Čechy obdařeny množstvím druhů měkkýšů, jež zde vytvářejí pouze izolované populace druhů, jejichž centrum rozšíření je přitom značně vzdálené (ležící nejčastěji v jižní části Alp). Jedná se o druhy *Cochlodina commutata*, *Itala ornata* či *Aegopis verticillus* žijící v oblasti Orlických hor a podhůří (Ložek 1973, Juříčková *et al.* 2006). Do Krkonoš však tyto druhy nepronikají, což je poměrně překvapující, ale bývá to vysvětlováno poměrně brzkým a razantním narušením lesních stanovišť v důsledku kolonizace zdejších hor (Ložek & Juříčková 2007). Stáří zmíněných výsadek neznáme, nicméně se předpokládá, že, jako v případě *Bulgarica nitidosa* nebo *Alopija bielzi clathrata*, se migrace odehrála v klimatickém optimu holocénu (Ložek 1973).

Krkonoše přesto disponují vlastním endemickým taxonem plže. Objasnění otázky jeho původu je jedním z hlavních cílů předkládané studie. Původní předpoklad, že jde o dálkový výsadek alpského druhu *Cochlodina dubiosa dubiosa*, tato studie v části II, věnované fylogenetickému postavení v rámci rodu *Cochlodina*, v žádném případě nevyvrací. Výsledky molekulárních analýz tohoto endemita řadí do velmi blízké příbuznosti zmíněné alpské vřetenovky. Jedná se o sesterské taxony.

Jako v dalších výše zmíněných případech (např. u druhu *Bulgarica nitidosa* v Českém krasu, nebo u výše zmíněných obyvatelů okolí Orlických hor – *Cochlodina commutata*, *Itala ornata*, *Aegopis verticillus*) lze uvažovat o dálkovém výsadku středoholocenního stáří uskutečněného snad pomocí ptáků (Ložek 2004). Tento předpoklad už ale není možné pomocí výsledků z molekulární analýzy potvrdit (viz diskuze část II). Genetická divergence je totiž mezi fylogenetickou linií zahrnující zástupce *C. d. dubiosa* z jedné rakouské lokality nedaleko Bärenthalu a linií třech krkonošských populací *C. d. corcontica* dostatečně velká k vyvození závěru, že k oddělení společných předků krkonošské a studované alpské populace muselo dojít ještě během pleistocénu a nikoliv holocénu, jak se předpokládá. Stáří společného předka, odhadnuté s pomocí některých modelů rychlosti evoluce příslušného genu, by bylo možné předpokládat na více než půl milionu let. Nicméně v tomto případě neznáme variabilitu v rámci alpských populací, a proto není možné s jistotou poznat společnou historii těchto dvou taxonů. I kdybychom však znali přesnou strukturu alpských populací nebylo by možné vyloučit, že došlo k divergenci v jiné části Evropy s následným výsadkem. Stáří krkonošských populací nelze bohužel stanovit ani na základě výsledku proběhlé malakostratigrafické analýzy. Fosilní záznam *C. d. corcontica* na zkoumané lokalitě byl

nalezen pouze z vrstvy staré ca 545 let. Na základě získaných výsledků tedy prozatím nelze vyvodit žádné konečné závěry. Hypotézu o středoholocenním výsadku během klimatického optima zatím nelze potvrdit ani vyvrátit.

Na hlavní otázku této části studie, která se týkala datování počátku rozšíření vřetenovky krkonošské v Krkonošském pohoří, se mi sice nepodařilo odpovědět, celkově však nelze výsledky práce považovat za neúspěch. Ačkoliv Česká republika představuje v rámci kvartéru zoostatigraficky velmi dobře prozkoumané území (Ložek 2007), v rámci pohoří České vrchoviny se jedná o unikátní lokalitu, která přináší nové poznatky v oblasti vývoje čtvrtohorní přírody v podhorských a horských oblastech. Největším úspěchem je zajisté nález velkého množství fosilizovaného materiálu patřícího do konečné fáze glaciálu.

Pro získání podrobnějších znalostí, zejména týkajících se vývoje malakofauny v průběhu holocénu se zaměřením na fosilní pozůstatky vřetenovky krkonošské, bude ještě nutné pokračovat v započatém výzkumu. Podrobnější průzkum bude pokračovat ve Vodovodním údolí u Horního Maršova, navíc byla, v rámci této studie, předběžným šetřením odhalena nadějnost lokality ležící u lomu Peklo u Lánova pro další paleontologický výzkum.

6. Závěr

Na hlavní vytyčené otázky se mi v této práci podařilo z větší části odpovědět. Pomocí molekulárních metod byla potvrzena domněnka o blízké příbuznosti *C. d. corcontica* a *C. d. dubiosa*. Dále bylo objasněno celkové postavení těchto dvou sesterských taxonů v rámci rodu. Navíc se téměř s jistotou potvrdila hypotéza o vzájemné hybridizaci s *C. laminata*. Část práce věnovaná molekulárním studiím celkově obsahuje řadu nových poznatků o vzájemné příbuznosti v rámci rodu *Cochlodina*. Na základě četných pozorování v terénu a částečně také v domácím chovu se podařilo nastínit hlavní rysy doposud zcela neznámé biologie krkonošského endemita. V Krkonoších byla také nalezena vhodná lokalita holocénních vápnných uloženin, kde byl poměrně úspěšně proveden průzkum fosilní fauny.

Některé věci se ale naopak objasnit nepodařilo. Jedná se o problematické stanovení definitivního rozhodnutí, zda krkonošské a alpské vřetenovky patří do společného druhu či už to jsou samostatné druhy. Otázkou však zůstává jestli je vůbec takové stanovení možné u dvou allopatrických taxonů s možnou mezidruhovou hybridizací. Některé předběžné závěry týkající se životního cyklu budou potřebovat další potvrzení. A i přes relativně veliký úspěch při odkryvu vrstev vápnných uloženin v Krkonoších, bylo v těchto vrstvách obsaženo překvapivě malé množství fosilní malakofauny. Fosilizovaná ulita vřetenovky krkonošské byla nalezena pouze v nejmladší vrstvě staré 540 let.

Získané výsledky nicméně přinášejí celou řadu nových a důležitých informací. Celkově vytvářejí vyváženou a podrobnou studii, kterou si tak významný prvek naší fauny nepochybně zaslouží. Získané informace by měly v budoucnu pomoci zejména při zefektivnění ochrany tohoto druhu v rámci Krkonošského národního parku, ale umožňují navázat na rozjetý výzkum dalšími pokusy řešícími nově vzniklé otázky.

7. Citovaná literatura

- Barker, G.M. (ed.) 2003: The Biology of Terrestrial Molluscs. CABI Publishing, Wallingford, 558 pp.
- Bartoš, M., Pošmourný, K., Jirásek, V., Łaborewicz, I. & Przemysław, W. (2007): Hornictví a hutnictví, pp.447-460. – In: Flousek J., Hartmanová O., Štursa J. & Potocki J. [eds.], Krkonoše – příroda, historie, život. Baset, Praha, 826pp.
- Baur, B. 1987b. Effects of early feeding experience and age on the cannibalistic propensity of the land snail *Arianta arbustorum*. Canadian Journal of Zoology, 65: 3068-3070.
- Baur, B. (1989): Growth and reproduction of the minute land snail *Punctum pygmaeum* (Draparnaud). Journal of Molluscan Studies, 55: 383-387.
- Baur, B. (1990): Possible benefits of egg cannibalism in the land snail *Arianta arbustorum* (L.). Functional Ecology, 4: 679-684.
- Baur, B. & Baur, A. (1992): Reduced reproductive compatibility in *Arianta arbustorum* (Gastropoda) from distant populations. Heredity, 69: 65-72.
- Beran L., Juříčková L. & Horsák M. (2005): Mollusca (měkkýši), pp. 69-74. – In: Farkač J., Král D. & Škorpík M. [eds.], Červený seznam ohrožených druhů České republiky. Bezobratlí. Red list of threatened species in the Czech Republic. Invertebrates. – Agentura ochrany přírody a krajiny ČR, Praha, 760pp.
- Brabeneč, J. (1970): Výzkum měkkýšů Krkonošského národního parku III. Část: Měkkýší fauna Rýchor. Opera Corcontica 6: 77-83.
- Brabeneč, J. (1967b): Výzkum měkkýšů Krkonošského národního parku II. Část: Cochlodina corcontica sp. n. – nový plž z čeledi Clausiliidae. Opera Corcontica 4: 111-127.
- Brabeneč, J. (1972): Měkkýši Babiččina údolí. Práce a Studie - Přír. Pardubice. 4: 73-84.
- Bulman, K. (1996): Cykl życiowy Cochlodina laminata (Mont.). Materiały zjazdowe XII Krajowego Seminarium Malakologicznego, p. 8. Łódź.
- Cameron, R. A. D., Kerney, M. P., & Jungbluth, J. H. (1983): Die Landschnecken Nord- und Mitteleuropas. Hamburg & Berlin (Parey), 384 pp.
- Dillon, R. T., Wethington, A. R., Rhett, J. M., Smith T. P. (2002): Populations of the European freshwater pulmonate *Physa acuta* are not reproductively isolated from American *Physa heterostropha* or *Physa integra*. Invertebrate Biology 121 (3): 226 – 234.

- Douris, V., Giokas, S., Thomaz, D., Lecanidou, R. and Rodakis, G. C. (2007): Inference of evolutionary patterns of the land snail *Albinaria* in the Aegean archipelago: Is vicariance enough? *Molecular Phylogenetic & Evolution* 44 (3): 1224-1236.
- Dziabaszewski, B. (1975): Z biologii ślimaka winniczka (*Helix pomatia* L.) ze szczególnym uwzględnieniem rozrodu. *Prace Komisji Biologicznej PTPN*, 39: 1-48.
- Elejalde, M., A., Madeira, M., J., Arrébola, J., R., Muñoz, B., Gómez-Moliner, B., J. (2008): Molecular phylogeny, taxonomy and evolution of the land snail genus *Iberus* (Pulmonata: Helicidae). *Journal of Zoological Systematics & Evolutionary Research* 46 (3): 193-202.
- Flousek, J. & Vaněk, J. (2000): Fauna Krkonoš, Správa Krkonošského národního parku, Vrchlabí, 34pp.
- Frömming, E. (1954): *Biologie der mitteleuropäischen Landengastropoden*. Duncker und Humblot, Berlín, 404 pp.
- Giokas, S. & Mylonas, M. (2002): Spatial distribution, density and life history in four *Albinaria* species (Gastropoda, Pulmonata, Clausiliidae). *Malacologia*, 44: 33-46.
- Giokas, S., Mylonas, M., Rolan-Alvarez, E. (2006): Disassociation between weak sexual isolation and genetic divergence in a hermaphroditic land snail and implications about chirality. *Journal of Evolutionary Biology* 19(5):1631-1640.
- Giokas, S., Mylonas, M., Sotiropoulos, K. (2008): Gene flow and differential mortality in a contact zone between two *Albinaria* species (Gastropoda; Clausiliidae). *Biological Journal of the Linnean Society* 71 (4): 755-770.
- Gomez, A., Carvalho, G., R. & Lunt, D., H. (2000): Phylogeography and regional endemism of a passively dispersing zooplankton: mitochondrial DNA variation in rotifer resting egg banks. *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Science* 267:2189-2197.
- Halášová, O., Metelka, L. & Mrkvica, Z. (2007): Podnebí, pp. 147-155. – In: Flousek J., Hartmanová, O., Šturma, J. & Potocki, J. [eds.], *Krkonoše – příroda, historie, život*. Baset, Praha, 836pp.
- Heimrichová, R. & Ludvík, M. [eds.] (1984): *Krkonoše*, Olympia, Praha, 404pp.
- Heller, J. & Dolev, A. (1994): Biology and population dynamics of a carevice-dwelling landsnail, *Cristataria genezarethana* (Clausiliidae). *Journal of molluscan Studies*, 60: 33-46.
- Heller, J. (2001): Life History Strategie, pp. 413-445. – In: Barker, G., M. [ed.], *The Biology of Terrestrial Molluscs*. CABI Publishing, Wallingford.

- Hillis, D.M., Moritz, C. and Mable, B.K. (1996): *Molecular Systematics*. Sinauer Associates, Sunderland.
- Chiba, S. (1998): Genetic variation derived from natural gene flow between sympatric species in land snails (*Mandarina*). *Heredity* 80: 617–623.
- Chiba, S. (1999). Accelerated evolution of land snails *Mandarina* in the oceanic Bonin islands: evidence from mitochondrial DNA sequences. *Evolution* 53: 460–471.
- Chiba, S., Watanabe, Y. (2002): High within-population mitochondrial DNA variation due to microvicariance and population mixing in the land snail *Euhadra quaesita* (Pulmonata: Bradybaenidae). *Molecular Ecology* 10 (11): 2635 – 2645.
- Chiba, S. (2007): Appearance of morphological novelty in a hybrid zone between two species of land snail. *Evolution* 59 (8): 1712-1720.
- Chytrý, M., Kučera, T., Kočí, M. [eds.] (2001): *Katalog biotopů České republiky*, Agentura ochrany přírody a krajiny ČR, Praha, 222pp.
- Juříčková, L., Horsák, M., Beran, L. (2001): Check-list of the molluscs (Mollusca) of the Czech Republic. *Acta Soc. Zool. Bohem. Praha* 65 25-40
- Juříčková, L., Horsák, M. & Hrabáková, M. (2006): Měkkýši PR Peliny u Chocně. *Malacologica Bohemoslovaca*, 5: 10–13.
- Juříčková, L. & Ložek V. (2007): Měkkýši, pp.233-235. – In: Flousek J., Hartmanová O., Štursa J. & Potocki J. [eds.], *Krkonoše – příroda, historie, život*. Baset, Praha, 836pp.
- Katoh, M., Ribi G. (1996): Genetic evidence for natural hybridization and apparent introgression between freshwater snail species (*Viviparus ater* and *V. contectus*). *Journal of Evolutionary Biology* 9 (1): 67-82.
- Kemperman, T., C., M. (1992): Systematics and evolutionary history of the *Albinaria* species from the Ionian island of Kephallinia and Ithaka (Gastropoda Pulmonata: Clausiliidae). Thesis Leiden university, Leiden , 251pp.
- Kimura, M. (1980): A simple method for estimating evolutionary rate of base substitutions through comparative studies of nucleotide sequences. *Journal of Molecular Evolution* 16:111-120.
- Kužník-Kowalska, E. 2005. Life cycle and population dynamics of *Discus perspectivus* (Mergerle von Mühlfeld, 1818) (Gastropoda: Pulmonata: Endodontidae). *Folia Malacologica*, 13: 157-168.
- Likharev, I. M. (1962): *Klauziliidy* (Clausiliidae). *Fauna SSSR, N.S.* 83, Molluski III, 4. Moskva-Leningrad, 317 pp.

- Ložek, V. (1955): Měkkýši československého kvartéru. Rozpravy ústředního Ústavu Geologického, sv.17 ČSAV Praha, 510 pp.
- Ložek, V. (1956): Klíč československých měkkýšů. Vydavatelstvo Slovenskej akademie vied, Bratislava, 437pp.
- Ložek, V. (1964): Quartärmollusken der Tschechoslowakei. Rozpravy Ústředního ústavu geologického 31, Praha, 374pp.
- Ložek, V. (1965a): Entwicklung der Molluskenfauna der Slowakei in der Nacheiszeit. Sborník referátov zo seminára: Vývoj fauny na Slovensku v poľadovej době, Informačné správy Vysokej školy poľnohospodárskej v Nitre, 1-4, 9-24.
- Ložek, V. (1965b): Problème of Analysis of the Quarternary Nonmarine Molluscan Fauna in Europe. The Geological Society of America-Spezial Paper 84, New York, 201-218.
- Ložek, V. (1973): Příroda ve čtvrtohorách. Academia, Praha, 372pp.
- Ložek, V. (2004): Vetřelci o jedné noze. Vesmír (10/84): 558-561.
- Ložek, V. (2007): Zrcadlo minulosti, Česká a slovenská krajina v kvartéru. Dokořán, Praha, 198pp.
- Maltz, T., K. & Sulikowska-Drozd, A. (2008): Life cycle of clausiliids of Poland – knowns and unknowns. Annales Zoologici – in press.
- Masta, S.,E. (2000): Phylogeography of the jumping spider *Habronattus pugillis* (Araneae : Salticidae): Recent vicariance of sky island populations?. Evolution 54:1699-1711.
- Mildner, P. (1981): Zur Okologie von Karntner Landgastropoden. Carinthia-II-Sonderhefte 38: 1-93.
- Mrázová, Š. & Smutek, D. (2005): Nový výskyt zkrasovatělých krystalických vápenců, Janské Lázně – Sluneční stráž II, Krkonoše. Zprávy o geologických výzkumech v roce 2005: 31-32.
- Nordsieck, H. (1963a): Zur Anatomie und Systematik der Clausilien. Archiv für Molluskenkunde, 92 (3/4): 81-115.
- Nordsieck, H. (1969a): Zur Anatomie und Systematik der Clausilien, IV. *Cochlodina dubiosa* und ihre Stellung im Genus *Cochlodina*. Archiv für Molluskenkunde, 99 (1/2): 1-20.
- Nordsieck, H. (1969b): Die *Cochlodina*-Arten des westlichen Mittelmeerraumes. Archiv für Molluskenkunde, 99 (1/2): 21-25.
- Nordsieck, H. (1969c): Zur Anatomie und Systematik der Clausilien, V. Genitalsystem und Systematik des Genus *Cochlodina*. Archiv für Molluskenkunde 99 (3/4): 107-132.

- Nordsieck, H. (1984): Neue Taxa rezenter europäischer Clausilien, mit Bemerkungen zur Bastardierdierung bei Clausilien (Gastropoda: Clausiliidae). *Archiv für Molluskenkunde* 114 (4/6): 189-211, pls. 11-12.
- Nordsieck, H. (2007a): *Worldwide Door Snails (Clausiliidae), recent and fossil*. ConchBooks, Hackenheim, 214pp.
- Nordsieck, H. (2007b): *Cochlodina laminata* (Montagu 1803) - polytypic in genital morphology (Gastropoda: Stylommatophora: Clausiliidae). *Mitteilungen-der-Deutschen-Malako zoologischen-Gesellschaft*, 77-78: 23-25.
- Nordsieck, H. (2007c): Problems in the systematics of European Clausiliidae, possibly solvable by DNA analysis. – newsletter, www.clausilia.de, 03/2007.
- Páll-Gergely, B. and Németh, L. (2008): Observations on the breeding habits, shell development, decollation, and reproductive anatomy of *Pontophaedusa funiculum* (Mousson 1856) (Gastropoda, Pulmonata, Clausiliidae, Phaedusinae). *Malacologica Bohemoslovaca*, 7: 11-14.
- Palumbi, S., Martin, A., Romano, S., McMillan, W. O., Stine, L., Grabowski, G. (1991): *The simple fool's guide to PCR version 2.0*. University of Hawaii. Honolulu.
- Pfenninger, M., Magnin, F. (2001): Phenotypic evolution and hidden speciation in *Candidula unifasciata* ssp (Helicellinae, Gastropoda) inferred by 16S variation and quantitative shell traits. *Molecular Ecology* 10:2541-2554.
- Pfenninger, M., Staubach, S., Albrecht, C., Streit, B., Schwenk, K. (2003a): Ecological and morphological differentiation among cryptic evolutionary lineages in freshwater limpets of the nominal formgroup *Ancylus fluviatilis* (O.F. Muller, 1774). *Molecular Ecology* 12:2731-2745.
- Pfenninger, M., Posada, D., Magnin, F. (2003b): Evidence for survival of Pleistocene climatic changes in Northern refugia by the land snail *Trochoidea geyeri* (Soós 1926) (Helicellinae, Stylommatophora). *BMC Evolutionary Biology* 3:8.
- Pfenninger, M., Cordellier, M., Streit, B. (2006): Comparing the efficacy of morphologic and DNA-based taxonomy in the freshwater gastropod genus *Radix* (Basommatophora, Pulmonata). *BMC Evolutionary Biology* 6:100.
- Pfenninger, M., Hrabáková, M., Steinke, D. & Dèpraz, A. (2005): Why do snails have hairs? A Bayesian inference of character evolution. *BMC Evolutionary Biology* 5:59.
- Piechocki, A. (1982): Life cycle and breeding biology of *Vestia elata* (Rossm.) (Gastropoda, Clausiliidae). *Malacologia*, 22: 219-223.
- Pilous, V. (2000): Chvála krasu. *Krkonoše* (4/12):14-15.

- Pinceel, J., Jordaens, K., Backeljau, T. (2005): Extreme mtDNA divergences in a terrestrial slug (Gastropoda, Pulmonata, Arionidae): accelerated evolution, allopatric divergence and secondary contact. *Journal of Evolutionary Biology* 18: 1264-1280.
- Plamínek, J. (2000): Kamenné kořeny biodiverzity. *Krkonoše* (2/12):22-23.
- Plamínek, J. (2007): Geologie, pp.83-102. – In: Flousek J., Hartmanová O., Štursa J. & Potocki J. [eds.], *Krkonoše – příroda, historie, život*. Baset, Praha, 836pp.
- Posada, D. & Crandall, K. A. (1998). MODELTEST: testing the model of DNA substitution. *Bioinformatics*, 14: 817–818.
- Sulikowska-Drozd, A.(2008): Reproduction and growth of *Vestia elata* (Rossmässler, 1836) (Gastropoda, Clausiliidae) kept under laboratory conditions. *Mollusca* 26 (1): 99-104.
- Staikou, A.(1998): Aspects of life cycle, population dynamics, growth and secondary production of the pulmonate snail *Cepaea vindobonensis* (Férussac, 1821) in northern Greece. *Journal of Molluscan Studies*, 64: 297-308.
- Tamura, K., Nei, M. & Kumar S. (2004) Prospects for inferring very large phylogenies by using the neighbor-joining method. *PNAS* 101:11030-11035.
- Tamura, K., Dudley, J., Nei, M. & Kumar, S. (2007) MEGA4: Molecular Evolutionary Genetics Analysis (MEGA) software version 4.0. *Molecular Biology and Evolution* 10.1093/molbev/msm092.
- Thomas, D., Guiller, A., Clarke, B. (1996): Extreme divergence of mitochondrial DNA within species of pulmonate land snails. *Proceedings of the Royal Society of London Serie B-Biological Science* 263: 363-368.
- Thompson, J. D., Higgins, D. G. & Gibson, T. J. (1994). CLUSTALW: improving the sensitivity of progressive multiple sequence alignment through sequence weighting, position-specific gap penalties and weight matrix choice. *Nucleic Acids Research*, 22: 4673–4680.
- Tompa, A., S. (1984): Land snails (Stylommatophora), pp. 47-140. - In: Tompa, A. S. Veronk, N., H. van den Biggelaar, J., A., M. [eds.], *The Mollusca*, vol. 7, Reproduction. Academic Press, New York.
- Tompa, A., S. (1976): A comparative study of the ultrastructure and mineralogy of calcified land snail eggs (Pulmonata: Stylommatophora). *Journal of Morphology*, 150: 861-888.
- Ronquist, F. & Huelsenbeck, J. P. (2003). MRBAYES 3: Bayesian phylogenetic inference under mixed models. *Bioinformatics*, 19: 1572–1574.

- Shimodaira, H. & Hasegawa, M. (1999). Multiple comparisons of log-likelihoods with applications to phylogenetic inference. *Molecular Biology and Evolution*, 16: 1114–1116.
- Schwenk, K., Sand, A., Boersma, M., Brehm, M., Mader, E., Offerhaus, D., Splak, P. (1998): Genetic markers, genealogies and biogeographic patterns in the cladocera. *Aquatic Ecology* 32: 37–51.
- Swofford, D. L. (2002). PAUP*: Phylogenetic Analysis Using Parsimony (*and Other Methods), Version 4. [Computer software]. Sunderland: Sinauer Associates.
- Štursa, J. (1999): Květy Krkonoš. Správa Krkonošského národního parku, Vrchlabí, 34pp.
- Wäreborn, I. (1969): Land molluscs and their environments in an oligotrophic area in southern Sweden. *Oikos*, 20: 461 – 479.
- Wäreborn, I. (1979): Reproduction of two species of land snails in relation to calcium salts in the Foerna layer. *Malacologia*, 18: 177 – 180.
- Wirth, T., Baur, A. & Baur, B. (1997): Mating system and genetic variability in the simultaneously hermaphroditic terrestrial gastropod *Balea perversa* on the Baltic island of Öland, Sweden. *Heredity*, 126: 199-209.

Přílohy



Obr. 1 : Celkový pohled na některé zástupce rodu *Cochlodina*. Zleva: *C. cerata*,
C. commutata, *C. fimbriata*, *C. laminata*, *C. dubiosa dubiosa*, *C. dubiosa corcontica*



Obr. 2 : Srovnání často obtížně rozlišitelných druhů. Zleva: *C. fimbriata*, *C. dubiosa dubiosa*,
C. dubiosa corcontica, *C. laminata*



Obr. 3 : Sledovaný padlý kmen buku na lokalitě Janská hora



Obr. 4 : Sledovaný padlý kmen buku na lokalitě Bártův les



Obr. 5 : Typická poloha pářících se vřetenovek krkonošských



Obr. 6 : Snůška nakladená pod kůru drobného klacíku



Obr. 7 : Čerstvě vylíhlí juvenilní jedinci



Obr. 8 : Nejspodnější vrstva sondy „pod převisem“ obsahovala značné množství fosilizovaných kostí a zubů



Obr. 9 : Vykopaný profil v roce 2008 pod převisem ve Vodovodním údolí



Obr. 10 : Menší profil vykopaný ve Vodovodním údolí pod velkým kamenem

Seznam lokalit lgt. P. Tlachač:

Lokality v Krkonoších

1. vojenský bunkr (pozůstatek vojenského opevnění) u Bednářovy cesty na Rýchorách ve velmi kyselé a mladé smrkové monokultuře, vřetenovka jen na zdi bunkru, četnost - 1, velmi malá lokalita, 780 m n. m.
2. pod silnicí vedoucí z Prkenného dolu, středně stará bučina, buk lesní, javor klen, bika hajní, starček lesní, četnost - 2, menší lokalita, 575 m n. m.
3. stráň pod kopcem Vrchy, středně stará bučina, bika hajní, mařinka vonná, četnost - 2, středně velká lokalita, 690 m n. m.
4. v Prkenném dole nad silnicí, poměrně hezká středně stará bučina s javorem klenem a v podrostu s bikou hajní, mařinkou vonnou, četnost - 2, středně velká lokalita, 600 m n. m.
5. listnatý les nad Sněžným potokem a pod Žacléřským hřbetem, dominují buky lesní, jilm horský, javor klen, smrk ztepilý, podrost chudší, četnost - 1, středně velká lokalita, 620 m n. m.
6. Boberská stráň, buk lesní, javor klen, smrk ztepilý, mařinka vonná, bažanka vytrvalá, čistec lesní, četnost - 2, středně velká lokalita, 860 m n. m.
7. soutok Sněžného a Gézovského potoka, javor klen, jasan ztepilý, buk lesní, bohatý podrost - netýkavka malokvětá, kopřiva dvoudomá, bršlice kozí noha, četnost - 1, menší lokalita, 640 m n. m.
8. listnatý lesík nedaleko chaty Ozon, mladý porost s dominujícími jasanu ztepilého, méně javor klen, celý lesík obklopený smrkovou monokulturou, bujný podrost, četnost - 3, středně velká lokalita, 700 m n. m.
9. pod vrcholem hory Kámen, bučina obklopená smrkovým lesem, četnost - 1, středně velká lokalita, 860 m n. m.
10. bukový lesík nad cestou vedoucí do Sklenářovi, výrazně dominuje buk lesní, poměrně bohatý podrost – zejména mařinka vonná, četnost - 1, středně velká lokalita, 610 m n. m.
11. u Zlatého potoka na místě zbytků budov jako pozůstatku po zaniklé osadě Sklenářovice, okolo potoka bujný porost s převahou javoru klen, jasanu ztepilého i olše lepkavé, v podrostu zejména kopřiva dvoudomá, devětsil sp., četnost - 1, menší lokalita, 620 m n. m.
12. Bártův les, květnatá bučina středního stáří s příměsí smrku ztepilého, les je velmi sině zbrázděn velkými jámami (pozůstatek po dolování zlata), dále javor klen, jilm horský, jedle bělokorá, podrost – mařinka vonná, věsenka nachová, bažanka vytrvalá, kopytník evropský, je zde velké množství tlejících polomů, četnost - 2, větší lokalita, 675 m n. m.

13. kolem Suchého potoka před vápenkou, javor klen, javor mléč, jasan ztepilý, vrba jíva, velmi bujný podrost – devětsil sp., kopřiva dvoudomá, starček sp., četnost - 3, menší lokalita, 695 m n. m.
14. nad Horním Maršovem u žluté značky na Rýchory, kolem drobné stružky velmi bujný porost – zejména kopřiva dvoudomá, devětsilu sp., netýkavky malokvěté, bršlice kozí noha, ve stromovém patře především javor klen a jasan ztepilý, četnost - 2, středně velká lokalita, 620 m n. m.
15. údolí Maxova potoka nad Horním Maršovem, květnatá bučina místy s obnaženými skalami, buk lesní, javor klen, smrk ztepilý, v podrostu bažanka vytrvalá, kapraď sp., kopřiva dvoudomá, četnost - 3, větší lokalita, 610 m n. m.
16. kolem středního toku Maxova potoka, ponechán jen úzký pruh javorů klenů a buků lesních kolem potoka, jinak převážně smrk ztepilý, starček hajní, hluchavka sp., kapraď sp., devětsil sp., šřavel kyselý, čistec lesní, četnost - 2, menší lokalita, 690 m n. m.
17. u Rýchorské studánky, jeřáb obecný, smrk ztepilý, méně – vrba jíva, buk lesní, javor klen, brusnice borůvka, bika hajní, četnost - 2, středně velká lokalita, 960 m n. m.
18. stráň nad Sejfským potokem a pod žlutou cestou směrem na Rýchory, buková monokultura, četnost - 2, středně velká lokalita, 620 m n. m.
19. Pod Janskou horou, javor klen, buk lesní, smrk ztepilý, dymnivka sp., kyčelnice devítilistá, mařinka vonná, četnost - 2, středně velká lokalita, 700 m n. m.
20. u bývalého vápencového lomu na Janské hoře, dominuje jeřáb obecný a bříza bělokorá, méně buk lesní, javor klen, smrk ztepilý, bažanka vytrvalá, četnost - 3, větší lokalita, 700 m n. m.
21. u Aichelburku, kolem hrádečku jen několik javorů klenů, jinak dominuje smrk ztepilý na skalnatém podkladě, nález pod dřevěnou deskou (celkově velmi bohatá malakofauna), četnost - 1, velmi malá lokalita, 730 m n. m.
22. soutok Vavřincova a Tippeltova potoka, převážně javory kleny, smrk ztepilý, jilm horský, podbělice alpská, měsíčnice vytrvalá, starček hajní, bršlice kozí noha, kapraď sp., pitulník žlutý, mléč sp., devětsil sp., hluchavka skvrnitá, četnost - 2, menší lokalita, 730 m n. m.
23. levý břeh Malé Úpy u soutoku s Úpou, smrk ztepilý, javor klen, trouchnivějící bukové kmínky na zemi, maliník obecný, kapraď sp., devětsil sp., četnost - 1, velmi malá lokalita, 640 m n. m.
24. při ústí Žlebského potoka do Úpy ve Velké Úpě, javor klen, jilm horský, jasan ztepilý, bujný podrost – devětsil sp., kopřiva dvoudomá, starček sp., zvonek kopřivolistý, kerblík lesní, četnost - 2, velmi malá lokalita, 670 m n. m.
25. stráň nad Červeným potokem, úzký pás mladých buků obklopený smrkovou monokulturou, četnost - 3, velmi malá lokalita, 850 m n. m.

26. pod silnicí u Medvědího kolena, bukový les s příměsí smrku ztepilého se táhne (s občasným přerušením) až k Dívčí lávce, v podrostu brusnice borůvka, věsenka nachová, šřavel kyselý, četnost - 2, větší lokalita, 820 m n. m.
27. Obří důl – mezi dolem Helena a Rudníkem, několik buků lesních obklopených smrkovou monokulturou, četnost – 1, velmi malá lokalita, 1300 m n. m.
28. Krakonošova strouha u Špindlerova Mlýna, podél strouhy ponechán pás buků lesních a javorů klenů, v podrostu devětsil sp., četnost – 1, menší lokalita, 825 m n. m.
29. niva Labe u Řopíku nad Špindlerovým Mlýnem, 730 m n. m.
30. severní okraj lomu Peklo u Lánova, javor klen, buk lesní, jasan ztepilý, bujný podrost, četnost – 2, menší lokalita, 540 m n. m.
31. cesta ke starému vápencovému lomu nad Bínerovou boudou, javor klen, jasan ztepilý, bršlice kozí noha, kopřiva dvoudomá, četnost - 1, velmi malá lokalita, 620 m n. m.
32. Jizerka cca 500 m od mostu nad pilou v Horních Štěpnicích, 470 m n. m.
33. Horní Štěpanice - zřícenina hradu, starší bukový porost kolem zříceniny, četnost – 3, středně velká lokalita, 500 m n. m.
34. u Klínového potoka u Strážného, ostrůvky listnáčů – javorů klenů a buků lesních ve smrkovém lese, v podrostu devětsil sp., havez česnáčková, kapraď sp., četnost – 1, menší lokalita, 700 m n. m.
35. západně od Kotelského potoka nad Rudolfovem, středně stará bučina, devětsil sp., kapraď sp., četnost – 1, větší až velká lokalita, 725 m n. m.
36. kolem koryta strouhy jižně od lomu Peklo u Lánova, bukový porost s javorem klenem a jasanem ztepilým, věsenka nachová, kopřiva dvoudomá, četnost 1 – 2, středně velká lokalita, 560 m n. m.
37. Jizerský důl, levý břeh Jizery kolem ústí Dlouhého potoka, bučina s javory kleny a jilmy horskými, devětsil sp., havez česnáčková, věsenka nachová, četnost – 1, středně velká lokalita, 545 m n. m.
38. levý břeh Jizerky pod Dolníma Mísečkama (cca. 250m pod cedulí), smrk ztepilý, buk lesní, brusnice borůvka, kapraď sp., šřavel kyselý, četnost – 1, velmi malá lokalita, 800 m n. m.
39. zřícenina hradu Nístějky u Poniklé
40. Jizerský důl – u ústí Klokotivého potoka, smrk ztepilý, buk lesní, javor klen, brusnice borůvka, havez česnáčková, devětsil bílý, četnost – 1, menší lokalita, 525 m n. m.
41. Mísečky
42. Kotel – Mísečky

43. Těsný důl

44. soutok Medvědího potoka a Labe

45. u Hřímavé bystřiny

46. u Huťského vodopádu

Lokality mimo Krkonoše (bez zákresu)

47. Vraní hory – Dlouhé údolí, středně starý listnatý les cca 200 m od lomu, buk lesní, javor klen, ostružiník křovitý, četnost – 2, středně velká lokalita, 650 m n. m.

48. Adamovský potok u Úpice, u soutoku s Úpou u obce Adamov, buk l., javor klen, četnost – 1, menší lokalita, 430 m n. m.

49. údolí Úpy pod Rýzmburkem, suťový les ve stráni na levém břehu Úpy, buk l., javor klen, lípa sp., měsíčnice vytrvalá, kopřiva dvoudomá, bažanka vytrvalá, četnost – 3, větší lokalita, 325 m n. m.

50. údolí Úpy, Bohuslavice – Adamov, bučina ve svahu nad cestou po levém břehu Úpy, staré buky, javory a množství tlejícího dřeva, četnost – 2, středně velká lokalita, 415 m n. m.

51. Břecštejnský kaňon, starší bučina, výskyt nepotvrzen, 470 m n. m.

52. Zřícenina Břecštejn u Trutnova, hradní zřícenina prošlá částečnou rekonstrukcí a obklopená zejména buky a javory, výskyt nepotvrzen, 489 m n. m.

53. údolí Úpy v Mladých Bukách, pravý břeh s bukem lesním, dále: smrk ztepilý, brusnice borůvka, kapraď sp., šřavel kyselý, četnost – 1, velmi malá lokalita, 535 m n. m.

54. údolí Úpy ve Svobodě nad Úpou, pravý břeh na rozhraní s obcí Mladé Buky v úrovni Krkonošských papíren, buk lesní, javor klen, věsenka nachová, bažanka, četnost – 2, středně velká lokalita, 520 m n. m.