

**Univerzita Karlova v Praze**  
Přírodovědecká fakulta  
Katedra zoologie



Bakalářská práce

## **Potravní preference suchozemských plžů**

**Štěpánka Ševčíková**

Školitelka: RNDr. Lucie Juříčková, PhD.

Praha 2009

## Obsah:

Abstrakt.....	3
Klíčová slova.....	3
Poděkování.....	4
1. Úvod.....	4
2. Metody určení potravních preferencí u suchozemských plžů.....	5
2.1. Analýza trusu.....	5
2.2. Přímé pozorování.....	5
2.3. Laboratorní experimenty.....	6
3. Typy potravy suchozemských měkkýšů.....	8
3.1. Potrava živočišného původu.....	8
3.2. Houby.....	9
3.3. Půda.....	10
3.4. Potrava rostlinného původu.....	10
3.5. Vápník, měď a další prvky.....	11
4. Variabilita v potravním chování.....	12
4.1. Změny ve složení a dostupnosti potravy během sezóny.....	12
4.2. Rozdíly mezi dospělci a juvenilními jedinci.....	13
4.3. Vlastní zkušenost a míra hladu jedince.....	13
4.4. Změny aktivity plžů.....	13
5. Učení.....	14
6. Deterenty.....	14
6.1. Chemické látky odpuzující měkkýše.....	14
6.2. Vliv morfologie rostlin na potravní preference.....	16
7. Stimulanty a potravní atraktanty.....	17
8. Plži a rostliny: vztah rostlina- herbivor.....	17
8.1. Přímí efekt pastvy plžů na rostliny.....	17
8.2. Efekt pastvy plžů na rostlinná společenstva.....	18
9. Závěr.....	19
Citovaná literatura.....	20
Dodatek.....	26

## **Abstrakt:**

Tato bakalářská práce má za cíl shrnout naše dosavadní vědomosti o výběru potravy u herbivorních suchozemských plžů. Toto téma bylo již dříve zpracováno formou kapitoly v monografii, navázala jsem proto na tuto rešerši, obohatila ji o výsledky publikované v posledních osmi letech a doplnila některé mezery. Porovnávala jsem také některé metodické postupy a diskutovala jejich výhody a nevýhody. Práce dále nabízí výčet, co vše lze nalézt v trávicím traktu suchozemských plžů. Existuje mnoho faktorů způsobujících značnou variabilitu v potravním výběru. Potřeby živočicha se mění během roku stejně jako chemické složení jeho potravy- rostlin, rozhodování je ovlivněno předchozími zkušenostmi jedince a také dostupností živných rostlin. Poměrně málo toho víme o rozdílech v potravním chování mezi dospělci a mladými jedinci. Hodně prostoru jsem věnovala výzkumu účinků nejrůznějších deterrentních látek. Rostliny známé produkcí sekundárních metabolitů jsou z hlediska přijatelnosti pro plže nejprozkoumanější, ať už jsou zkoumány pro účel zemědělské ochrany plodin nebo z hlediska evoluce rostlin pod tlakem herbivorů. Plži jsou efektivní spásáči především mladých rostlinek a svou činností ovlivňují přímo rostliny i složení celého rostlinného společenstva změnou konkurenceschopnosti požíraných druhů. Na základě literární rešerše jsou v závěru vyzdvížena témata vhodná pro další výzkum.

This final thesis is targeted on our nowadays knowledge about food and feeding choice of herbivorous terrestrial slugs and snails. This theme was summarized before as a chapter of monography. Therefore, I reassumed on this recherche, put on some new information from last eight years, fill in some blank spaces. I compared the older methods with the newer ones and discussed their pros and cons. Farther, there is a list of potential food particules that can be found in snails gut. A lot of factors which makes the feeding choices variable exist. The animals needs are changing through the seasons as well as the chemical compounds of their food- plants. Final choices are influenced by previous experiences of individuals and by the acceptability of plants too. A little is known about the differences between adults and juvenils. Large space is dedicated to the impacts of various deterrents. Plants known by producing of secondary metabolites are the most explored, either for it's agricultural reasons (protection of crop plants) or for investigation into evolution of plants under grazing pressure. Snails are effective grazers, especially of seedlings. They damage the plants directly and by changing their competitive abilities, they influence species composition. On the base of literary recherche, in the conclusion, there are highlighted some subjects suitable for further studing.

**Klíčová slova:** suchozemští plži, potravní preference, herbivorie, deterrenty

**Key words:** terrestrial gastropods, feeding preferences, herbivory, deterrents

## Poděkování:

Ráda bych zde poděkovala své školitelce RNDr. Lucii Juříčkové, PhD. za pomoc a věcné připomínky ke vzniku této práce a mé kolegyni Bernešce za trpělivost.

## 1. Úvod

Většina našich plžů jsou herbivoři, jen málo druhů můžeme klasifikovat jako karnivorní. Ve své práci se zaměřuji na většinovou skupinu, tedy na herbivorní plže mírného pásu Evropy a Severní Ameriky. Obecně přijímaným předpokladem je, že herbivorní druhy plžů jsou potravní generalisté. Způsob lokomoce suchozemských plžů je pomalý a energeticky velmi náročný- 904 J/Kg/m, protože po celé délce trasy produkují sliz (Denny 1980). Energetická náročnost pohybu bývá vykládána jako důvod, proč se u plžů vyvinula taková potravní strategie, která by potřebu pohybu minimalizovala.

Přesto víme, že velkou část snadno dostupné potravy, jako například rostliny čeledi lipnicovitých opomíjejí (Grime et al. 1968). Výběr potravy totiž nepodléhá pouze snadné dostupnosti a minimalizaci pohybu. Vstupují do něj také charakteristiky rostlin- chemické složení, textura rostlinného materiálu a další faktory vycházející z potřeb a zkušeností živočicha.

Ačkoli jsou měkkýši často přehlíženou skupinou organismů, mají nepřehlédnutelný vliv na skladbu rostlinných společenstev i na monokultury zemědělských plodin. Studium potravních preferencí je tedy významné z hlediska ekologického i ekonomického, abychom dokázali minimalizovat škody způsobené plži v zemědělství. Z mnoha publikací víme, že oblíbenou potravou plžů jsou semenáčky (Fenner et al. 1999; Hanley et al. 1995a, b; Scheidel & Bruelheide 2004). Jejich selektivním spásáním mohou plži měnit zastoupení jednotlivých rostlinných druhů. Podle Fraser & Grime (1999) likvidací raně sukcesních druhů urychlují průběh sukcese. Moore (2005) dokonce prohlásil, že invazní druh plzáka *Arion lusitanicus* má pozitivní vliv na diverzitu vegetace.

V roce 2001 byla publikována rozsáhlá monografie *The Biology of Terrestrial Molluscs* (Barker 2001), jejíž částí je i kapitola věnovaná potravě a potravnímu chování. Autorem je B. Speiser a moje bakalářská práce z ní z velké části vychází. Mým cílem bylo doplnit informace shromážděné v jeho práci poznatky publikovanými po roce 2001 a utřídit metodické postupy, které bych mohla použít ke své diplomové práci zaměřené na potravní preference vůči invazním rostlinám z oblastí říčních niv a na regulaci vývojového cyklu vybraných rostlin.

## **2. Metody určení potravních preferencí u suchozemských plžů**

### **2.1. Analýza trusu**

Tato metoda byla dříve široce využívána mnoha autory (Carter et al. 1979; Chevalier et al. 2001; Mason 1970; Richardson 1975; Speiser & Rowell-Rahier 1991, 1993; Williamson & Cameron 1976), v posledních letech se od ní upouští a přednost je dávana pokusům v laboratorních podmínkách. V posledních deseti letech s analýzou výkalů pracovali pouze Chevalier et al. (2001) a Hägele & Rahier (2001), přičemž průběh analýzy je téměř totožný - plži byli posbíráni v terénu umístěni po jednom v plastových nádobách až do defekace. Poté byly výkaly odebrány a prozkoumány pod mikroskopem. Díky této metodě byl v trusu měkkýšů nalezen rozličný materiál (půda, části těl živočichů, pyl, apod.) (Hägele & Rahier 2001). Nejobtížnější je vždy rozlišit jednotlivé druhy rostlin, které bývají vlastním předmětem studia. Při analýze se bere ohled jednak na mikroskopické struktury přítomné ve výkalech, které mohou být pro dané rostliny charakteristické a tedy vhodné k jejich určení (např. trichomy) a jednak na barvu a strukturu nebo konzistenci trusu. Dále se dá výkalů využít k posouzení množství spotřebované potravy (Speiser 2001). Před začátkem samotné analýzy bývá lokalita, ze které pocházejí studovaní měkkýši prozkoumána z hlediska vegetace a poté experimentátoři vytvářejí katalog různých rostlinných struktur, které mohou být ve výkalech nalezeny (Carter et al. 1979; Chevalier et al. 2001).

Výhodou této metody je získání informací o stravování plžů bez vyrušení zvířat během příjmu potravy.

Na druhé straně nevýhodou je, že některé rostliny neposkytují dostatečně charakteristické struktury, podle kterých by bylo možné je blíže určit. Některé jsou tedy nedetekovatelné anebo je jejich zařazení možné pouze do čeledi nebo rodu, což nemusí být dostačující (Speiser, 2001).

Nerovnoměrnost v efektivnosti trávení různých materiálů může navíc vést k tomu, že hůře stravitelný materiál bude nacházen častěji než ten lépe stravitelný. Ve výsledku se pak může zdát, že těžko stravitelná potrava je konzumována častěji, než ve skutečnosti je prostě proto, že je snáz detekovatelná.

### **2.2. Přímé pozorování**

Přímé pozorování plžů při jídle je komplikované tím, že doba jejich aktivity a tedy i příjmu potravy bývá omezena na noc (Hommay et al. 1998) a deštivé počasí. Tyto podmínky bohužel nejsou nejvýhodnější pro pozorovatele a pozorování se proto často provádí během dne (Speiser 2001). Měkkýši často žijí skrytě ve spodních patrech listové opadanky, v trsech trávy a jedinci na dobře viditelných místech pak mohou být zaznamenáni nepoměrně snadněji než jedinci živící se na místech skrytých (Speiser 2001). Avšak i místo nalezení plže ve dne může mít informační

hodnotu, u některých druhů může napovídat, jaká potrava byla přijata v noci. Záleží na pozorovaném druhu, např. slimáci se během dne od rostliny, na které se v noci pásli, vzdálí mnohem více než ulitnatí plži (Grime et al. 1968).

Další obtíž spojenou s metodou přímého pozorování je rozeznat, zda nalezené zvíře na dané rostlině v daném okamžiku skutečně přijímá potravu nebo jen odpočívá (Speiser 2001). Výsledky pozorování tak mohou být subjektivní a velmi závisí na zkušenostech pozorovatele.

Zřejmě v souvislosti s uvedenými fakty přímé pozorování není metodou příliš využívanou. Beyer & Saari (1978), Iglesias & Castillejo (1999) a Richardson (1975), pozorovali aktivitu druhů *Cornu aspersa*, *Cepaea nemoralis* a *Arion subfuscus* během noci v přirozeném prostředí, Hommay et al. (1998) pozorovali slimáka *Limax maximus* pomocí videozáznamů v laboratorních podmínkách. Využití videa pro pozorování má tu výhodu, že živočich není během příjmu potravy rušen pozorovatelem, nevýhodou je omezení sledovaného prostoru.

### 2.3. Laboratorní experimenty

Z těchto základních tří metod jsou testy v laboratorních podmínkách tou nejvyužívanější, metodologie však není jednotná (Speiser 2001), protože testy v laboratoři poskytují velký prostor pro manipulaci a design experimentů. Nejjednodušeji je můžeme rozdělit podle Kozłovska & Kozłovski (2004) do tří skupin:

- i. Experimenty, ve kterých je plžům nabídnut pouze jeden druh potravy nám pomohou zjistit, zda je tato potenciální potrava, v našem případě hlavně rostlina pro plže jedlá.
- ii. Experimenty, kde měkkýši mají na výběr ze dvou rostlin, ukazují preference mezi rostlinami
- iii. Testy využívající více typů potravy než dva také ukazují preference, navíc se nejvíce podobají přirozeným podmínkám v přírodě.

Pro vyhodnocení potravních preferencí jsou definovány následující pojmy:

- i. AI, acceptability index nebo index přijatelnosti rostliny, rozlišuje mezi rostlinami nadprůměrně přijímanými nebo nepřijímanými.
- ii. PI, palatability index neboli index chutnosti rostliny, hodnotí potravní preference v závislosti na množství zkonzumované kontrolní rostliny
- iii. konzumační index- udává průměrnou konzumaci rostlin (Kozłovska & Kozłovski 2004)

Jako typy potravy se plžům nabízejí celé rostliny, především v případě semenáčků (Hanley et al. 1995 a, b; Oliveira Silva 1992), listy nebo části listů (Dirzo 1980; Brooks et al. 2003), rostlinné extrakty ve filtračním papíře nebo v gelu (Birkett et al. 2004; Whelan 1982). Cook et al. (1996) použil semínka pšenice, Burgess & Ennos (1987) vybírali pouze stárnoucí a ne plně vyvinuté listy. Při studiu obsahu těžkých kovů ve tkáních měkkýšů Hispard et al. (2008), Laskowski & Hopkin (1996) a Berger & Dallinger (1989) použili zcela umělou stravu obohacenou o ionty zkoumaného kovu. Whelan (1982) upozorňuje na nedostatek výživné hodnoty umělé potravy v porovnání s přirozenou, což se může stát zdrojem chyb v experimentu.

Porovnáme-li počet studií, které uvažují rozdíly v potravních preferencích dospělců a juvenilních jedinců, zjistíme velký nepoměr. Ze 34 experimentů v této rešerši se pouze 6 zabývá i touto problematikou.

Flexibilita laboratorních testů nemusí být vždy výhodou. Vždy existuje riziko, že se zvířata v laboratorních podmínkách nebudou chovat zcela přirozeně a výsledky mohou být ovlivněny i řadou dalších faktorů jako pořadí nabízené potravy nebo tím jaké části rostlin a v jakém stavu jsou plžům nabízeny. V mnoha experimentech zvířata měla na výběr z čerstvých listů (Briner & Frank 1998; Linhart & Thompson 1995; Walker et al. 1999), ačkoli někteří autoři (Carter et al. 1979; Mason 1970; Speiser & Rowell-Rahier 1991) upozorňují na fakt, že většinu stravy měkkýšů tvoří listový opad a mrtvé nebo stárnoucí části rostlin. Během pokusů se také mohou dostat k potravě, která je pro ně v přírodě nedostupná. Například pokud jim experimentátor nabídne rostlinu, jejíž listy jsou sice chutné a plži je ochotně spásají, ale v přirozených podmínkách rostou příliš vysoko a nemohou být skutečnou součástí potravy (Scheidel & Bruelheide 2004).

Na obtíže a chyby spojené s průběhem a hodnocením laboratorních experimentů poukazovali různí autoři již dříve (Cates & Orians 1975; Grime et al. 1968; Richardson & Whittaker 1982;). V posledních letech vznikají studie, které se zabývají řešením těchto nedostatků (Elger & Barrat-Segretain 2004; Hanley et al. 2003; Kozłowska & Kozłowski 2004; Roa 1992). Vliv na výsledky testů může mít volba kontrolní rostliny. Nejčastěji se používá *Lactuca sativa*. Richardson & Whittaker (1982) vyzkoušeli jako referenční rostliny 3 druhy různé přijatelnosti- *Taraxacum officinale* jako velmi přijatelnou, *Plantago major* jako středně přijatelnou a *P. lanceolata*, nepříjemnou rostlinu. Nejvíce signifikantních výsledků poskytla rostlina ze středu spektra, to znamená, že salát *L. sativa* coby velmi přijatelná potrava nemusí být nejlepší volbou. Roa (1992) poukazuje na nedostatky v použití statistických analýz laboratorních experimentů pracujících s více typy potravy. Experimentátoři podle něj opomíjejí dva aspekty potravních testů. Jedním z nich je fakt, že jednotlivé typy potravy na sobě nejsou nezávislé, přítomnost jedné může ovlivnit příjem druhé a pro hodnocení proto nelze uplatnit jednoproměnnou statistickou analýzu ANOVA nebo  $x^2$  test. Druhým aspektem je možnost autogenních změn specifických pro daný typ potravy. Experiment proto vyžaduje část s kontrolou bez konzumenta. Jako řešení navrhuje užívat statistické analýzy s mnoha proměnnými a demonstruje ji na příkladu preferencí mořské ježovky ke třem druhům řas.

Výsledky potravně preferenčních pokusů ovlivňují také odlišné zkušenosti jedinců, jejichž důsledkem je variabilita v příjmu potravy v rámci druhu. Řada autorů se snaží eliminovat tento vliv tím, že sbírají měkkýše ze stejné lokality a před experimentem udržují měkkýše na stejné potravě (Cook et al. 1996; Fenner et al. 1999; Speiser et al. 1992). I tak variabilita částečně přetrvává (Whelan 1982). Hanley et al. (2003) využili k minimalizaci vlivu variability potravního chování jednotlivců na výsledky experimentů počítačové simulace. Zkoumali změny v množství přijaté potravy (*T. officinale*) plžem *Cornu aspersa*. Měkkýši vykazovali variabilitu v příjmu potravy, ale tato variabilita s časem mizela. Pomocí počítačové simulace a výsledků z prvního

testu určili optimální počet plžů, který by měl být použit. Ve druhém pokusu s pěti různě velkými skupinami plžů zjistili, že s rostoucím počtem plžů ve skupině klesá variabilita mezi skupinami.

Sezónní změny ve složení rostlin překvapivě na určování její přijatelnosti vliv nemají (Elger & Barrat-Segretain 2004). Jen málo studií o potravních preferencích tyto změny uvažuje (Briner & Frank, 1998) a máme naprostý nedostatek studií, které by se zabývali potravními preferencemi v dlouhodobém měřítku. Elger & Barrat-Segretain (2004) však na příkladě vodního plže *Lymnaea stagnalis* dokazují, že k vyhodnocení chutnosti rostlin pro měkkýše stačí jednorázový, krátký pokus.

### 3. Typy potravy suchozemských měkkýšů

Suchozemští plži jsou v drtivé většině herbivoři a stejně jako ostatní herbivorní živočichové čelí problému nedostatku dusíku. Potřebují jej totiž víc, než kolik se nachází v jejich potravě- v tělech rostlin. Řešením může být doplnění dusíku z potravy živočišného původu, nebo pokud mají na výběr, spásání rostlin s vyšším obsahem tohoto prvku. Dusík se akumuluje ve formě aminokyselin, pro měkkýše jsou důležité hlavně methionin, tryptofan a histidin (Ramsell & Paul 1990). Další látky důležité pro měkkýše- mastné kyseliny, vitaminy, minerály a celulózu zmiňují Delaney & Gelperin (1986).

Optimální potrava je taková, která obsahuje všechny esenciální živiny v požadovaných proporcích a zároveň (u rostlin) má minimální obsah sekundárních metabolitů. Je jasné, že jedna jediná složka potravy těmto požadavkům nemůže odpovídat a plži jsou nuceni přijímat více druhů potravy, které zajistí přísun živin v relativně konstantním množství a sekundární metabolity se tím zředí. Speiser & Rowell-Rahier (1993) pomocí laboratorních testů zjistili, že plž *Arianta arbustorum* skutečně preferuje vícesložkovou stravu před stravou pouze z jedné rostliny. Plži přijali větší množství potravy, pokud jim byla nabídnuta kombinace rostlin z různých čeledí, obsahující odlišné chemické obranné látky než když čelili kombinaci rostlin příbuzných, s velmi podobným složením chemických látek. Důvodem je zřejmě právě jejich zředění. Sekundární metabolity také mohou mít antagonistické účinky, zatím však známe pouze jeden případ a to u taninů, které mohou vázat saponiny (Speiser & Rowell-Rahier 1993).

Různými způsoby plži získávají vápník důležitý pro tvorbu ulity, dalším prvkem přijímaným ve velkém množství je měď, obsažená v krevním pigmentu hemocyaninu.

Podle původu tedy lze složky potravy plžů rozdělit do několika skupin. Pro všechny měkkýše platí, že nelze rozlišovat pouze býložravce a masožravce. Strava má takové složení, které odpovídá nutričním požadavkům plže a dostupnosti zdroje.

#### 3.1. Potrava živočišného původu

Při analýze výkalů se velmi často nacházejí zbytky živočišných těl, u herbivorních druhů však tvoří velmi malou část potravy a ve většině případu není jasné, zda byly pozřeny za živa nebo jako



mrtvé, ani zda cíleně nebo náhodou spolu s rostlinnou potravou (Speiser 2001). Alyakrynskaya (2004) se domnívá, že herbivorní plži doplňují svou výživu o potravu živočišného původu cíleně. Agregace plžů pozorovala na mrtvých tělech obratlovců i bezobratlých, příklady však uvádí pouze pro vodní plže- např. *Littorina littorea* nebo *Planorbarius corneus* se přizívají na rozkládajících se rybách, čolcích nebo pulcích. Ve výkalech suchozemských plžů byli nalezeni roztoči, štětiny žížal a části těl hmyzu (Beyer & Saari 1978; Iglesias & Castillejo 1999; Mason 1970; Speiser & Rowell-Rahier 1991). Půdní hmyz a roztoči jsou pravděpodobně přijímáni spolu s půdou, která také tvoří součást stravy plžů (Hägele & Rahier 2001). Výkaly savců jsou také atraktivním zdrojem potravy. Důsledkem však může být přenos hlístic ze savčího hostitele do trávicího traktu měkkýše (Garvon & Bird 2005).

U plicnatých plžů je popsáno i několik případů kanibalismu na vajíčkách u karnivorních druhů čeledi *Zonitidae*, ale i u jantarek nebo u druhu *Arianta arbustorum* (Baur & Baur 1986). U dospělců nebylo kanibalistické chování pozorováno a je tedy zřejmě omezeno jen na juvenilní stadia. Dochází k němu u asynchronně kladených snůšek, kdy jedinci kteří se vylíhnou jako první požírají nevylíhnutá vajíčka. Příčinou může být podle Foxe (1975) nedostatek rostlinné potravy po vylíhnutí, nepříznivé vnější podmínky (např. sucho) nebo husté agregace vajíček, znemožňující čerstvě vylíhnutým plžům pohyb k jinému zdroji potravy. Podle výsledků studie Baur & Baur (1986) však nedostatek jiné potravy, velikost snůšky ani nahlučení vajíček na míru kanibalismu sourozenců vliv nemá. O výhodnosti využití proteinových zásob ve vajíčkách sourozenců není pochyb. Za 15 dní experimentu kanibalizující jedinci *Arianta arbustorum* vyrostli o 500%, kdežto kontrolní jedinci pouze o 50% (Baur & Baur 1986). V podobném testu pro druh *Cornu aspersa* byli kanibalové po čtyřech dnech 1,3krát větší než kontrolní skupina plžů (Desbusquois 1997).

U populací vyskytujících se na kyselých půdách nebo na půdách s nedostatkem vápníku se objevuje predace a kanibalismus na schránkách živých jedinců. *Cepaea nemoralis* okusuje ulity *Helix pomatia* i jedinců vlastního druhu. Vzhledem k rostoucí acidifikaci prostředí se dá předpokládat, že tento jev se bude objevovat stále častěji (Malgorzata & Zdzislaw 2006).

### 3.2. Houby

Do potravy měkkýšů spadá mnoho druhů basidiomycet a to i takových, které jsou pro savce vysoce toxické (Speiser 2001). Jejich využití se liší druh od druhu (Mason 1970). Ramsell & Paul (1990) pozorovali v terénu plže pasoucí se na částech rostlin infikovaných houbami. O působení houbových infekcí jako stimulantů je detailněji pojednáno v kapitole Stimulanty a potravní atraktanty. Potravním vztahem mezi houbami a měkkýši se v poslední době nikdo nezabýval s výjimkou Barkera (2008). Zabývá se askomycety rodu *Neotyphodium*, jejichž přítomnost v rostlinách indukuje vznik různých sekundárních metabolitů. Ty mohou zvyšovat i snižovat šanci, že si plž danou rostlinu vybere jako potravu.

### 3.3. Půda

Z analýzy výkalů víme, že půdní částice jsou také často součástí stravy plžů (Alyakrinskaya 2005; Speiser & Rowell-Rahier 1991; Williamson & Cameron 1976). Jakou mají úlohu zatím není úplně jasné, podle Hägele & Rahier (2001) mohou sloužit jako tvrdý materiál napomáhající v trávicí soustavě rozmělnit potravu nebo jako jeden z možných zdrojů vápníku pro stavbu ulity. Přítomnost půdního substrátu ve výkalech měkkýšů je brána jako fakt a jiní autoři se tím nezabývají.

### 3.4. Potrava rostlinného původu

Protože se zde zabývám především herbivorními druhy suchozemských plžů, materiál rostlinného původu tvoří hlavní část konzumované potravy. Patří sem čerstvý, odumírající i rozkládající se materiál, z analýzy trusu víme také o pylu, chmýru a dřevu (Hägele & Rahier 2001). Spásány jsou listy, stonky, květy i plody. Ačkoli odumřelé části rostlin jsou částečně ochuzeny o nutriční prvky díky bakteriálnímu rozkladu, bývají potravou preferovanou po většinu roku (Carter et al. 1979; Hägele & Rahier 2001; Mason 1970; Richardson 1975; Speiser & Rowell-Rahier 1991). Důvodem může být, že rozkladu podléhají i škodlivé sekundární metabolity. Proč tvoří listový opad tak velkou část stravy plžů však zatím nevíme jistě (Hägele & Rahier 2001). Určitě poskytuje vápník (Wäreborn 1969) a obsahuje taniny, o nichž víme, že absorbují určité sekundární metabolity (Speiser & Rowell-Rahier 1993). Další výhodou je, že spolu s touto potravou se do trávicích cest živočicha dostanou i mikroorganismy podílející se na rozkladu listů a jejich enzymy. To vše může plžům usnadňovat trávení ligninu a dalších látek. Tato domněnka však není podpořena žádnou publikovanou prací (Hägele & Rahier 2001).

O preferenci starých a mrtvých částí rostlin víme díky analýzám trusu, v případě laboratorních pokusů se ale využívá hlavně čerstvých listů, celých rostlin nebo gelových extraktů a o jiných materiálech díky této metodě víme málo (3 případy ze 40, viz tab. 1).

Studie potravních preferencí měkkýšů zahrnují okolo 200 druhů bylin z různých čeledí, ale jen 27 druhů lipnicovitých travin. Obecně se soudí, že se plži travinám spíše vyhýbají, a to nejspíš pro vysoký obsah křemíku ve vláknitých listech s tvrdou strukturou (Chevalier et al. 2001). Pallant (1972) objevil v trusu *Deroceras reticulatum* velké množství trávy *Holcus lanatus*, Carter et al. (1979) našli poměrně velké množství *Festuca rubra* ve výkalech *Cepaea nemoralis* a *C. hortensis*. Objevili i jiné traviny, ale ty nebyly určovány do druhu. *H. lanatus* je spásán zřejmě díky její relativní měkkosti oproti jiným druhům trav (Grime et al. 1968). Chevalier et al. (2001) provedli studii zaměřenou na obsah travin v potravě *Cornu aspersa*. Problém s travami je, že se při analýze trusu těžko identifikují. Zde použili charakteristická křemíková tělíška, tzv. phytolithy a traviny určovali do druhu. Při přímém pozorování zjistili, že žádný druh travin nebyl odmítnut, ale existuje určitá posloupnost ve výběru podle struktury a tvrdosti rostliny. Lipnicovité mají v poměru s jinými bylinami nejvyšší energetický obsah a jsou velmi hojné a tvrdost a tuhost tkání je jediné

vysvětlení, proč se jim měkkýši vyhýbají. Díky komplikacím spojeným s jejich identifikací je však pravděpodobné, že jim experimentátoři věnují méně pozornosti a znalosti o roli travin v potravě měkkýšů jsou tedy nedostatečné.

V rámci dvouděložných rostlin existuje kontinuum od rostlin pro plže velmi chutných po ty, které jsou jako potrava odmítány (Speiser 2001). Jak jsem již zmínila výše, alespoň nějaké informace o přijatelnosti existují přibližně u dvou set druhů bylin a dřevin. Nejčastěji zkoumanými druhy jsou jetele *Trifolium repens* a *T. pratense*, *Lotus corniculatus*, *Urtica dioica*, *Taraxacum officinale*, *Plantago lanceolata*, *Senecio jacobea* a pryskyřníky *Ranunculus acris* a *R. repens*.

Velmi preferovaným druhem se zdá být kopřiva *Urtica dioica* (Carter et al. 1979; Iglesias & Castillejo 1999). Carter et al. (1979) předpokládali, že dostatečné zastoupení *U. dioica* je rozhodujícím faktorem umožňujícím koexistenci populací *Cepaea nemoralis* a *C. hortensis*. Tato rostlina má vysoký obsah proteinů a vápníku a neprodukuje sekundární metabolity. Je to trvalka dobře snášející velký tlak herbivorů i lidskou činnost a díky trichomům o ni plži nemusí konkurovat s velkými spásací (Iglesias & Castillejo 1999).

Dalšími vhodnými rostlinami jsou naopak jednoleté rostliny s měkkými tenkými listy a ty, které neprodukují sekundární metabolity (Dirzo 1980). Jednoleté rostliny neinvestují příliš energie na svou obranu, chybí jim ochranné chemikálie i struktury jako jsou trichomy, trny atd. a jsou tak pro měkkýše vhodnou potravou. Fenner et al. (1999) tedy zkoumali rozdíl v konzumaci rostlin jednoletých a víceletých a překvapivě nenašli signifikantní rozdíl.

V devadesátých letech se otevřelo téma vlivu zvýšené koncentrace CO<sub>2</sub> na růst rostlin a následně na jejich spásáče (Bazzaz 1990). Vlivem na spásáče z řad měkkýšů se jako první zabývali Lederberger et al. (1998) u juvenilů *Helix pomatia* a následně Peters et al. (2000) u dospělců *Deroceras reticulatum*. Při zvýšené koncentraci CO<sub>2</sub> v atmosféře rostliny rychleji rostou, protože rychleji asimilují uhlík fotosyntézou. Tím se mění podíl C:N a herbivoři jsou pak nuceni přijmout více rostlinné tkáně, aby pokryli potřebu dusíku (Lederberger et al. 1998). Peters et al. (2000) objevil posun preferencí vlivem expozice rostlin zvýšené koncentraci oxidu uhličitého. *D. reticulatum* začal preferovat více luštěnin oproti rostlinám z jiných skupin. Růst při vyšší koncentraci CO<sub>2</sub> má sice pozitivní efekt na rychlost růstu, ale také mění chemické složení rostlin a tedy i potravní výběr herbivorů (Lederberger et al., 1998). Jak moc se může výběr potravy v budoucnu změnit, je třeba ověřit dalšími experimenty.

### 3.5. Vápník, měď a další prvky

Faktory prostředí ovlivňující výskyt měkkýšů jsou zejména množství vápníku, pH, vlhkost a typ vegetace (Horsák & Hájek 2003; Juříčková et al. 2008; Martin & Sommer 2004 a, b; Wäreborn 1969). Vápník má vliv na kyselost prostředí a z hlediska měkkýšů je důležitý také pro růst ulity a reprodukci (Wäreborn 1970). Podle Hägele & Rahier (2001) získávají plži vápník konzumací částeczek půdy, Wäreborn (1969) navrhuje jako zdroj vápníku listový opad. Opadanka je na vápník bohatší a to i na místech s nedostatkem CaCO<sub>3</sub> v půdě, navíc jak je uvedeno výše, víme, že plži

preferují odumřelý a rozkládající se rostlinný materiál. Různá vegetace obsahuje v listí různé Ca soli. Listový opad buku obsahuje nejvíce Ca-oxalátu, jasan, lípy, javory a jilmy poskytují opadanku bohatou na Ca-citráty, které navíc zvyšují okolní pH. Výskyt měkkýšů na lokalitách s Ca-citráty je vyšší než na lokalitách s Ca-oxaláty (Wäreborn 1969).

Měď je v těle plže obsažena všude, kde jsou velké nároky na zásobení kyslíkem. Jejich krevní pigment hemocyanin váže totiž kyslík pomocí tohoto prvku (Coughtrey & Martin 1976). Nejvyšší obsah Cu byl naměřen ve svalovině nohy (Berger & Dallinger 1989; Moser & Wieser 1979). Cu plži získávají jak z tkání rostlin, tak z nánosů průmyslového spadu na vegetaci spolu s dalšími těžkými kovy. Mezi živočichy jsou terestričtí i vodní měkkýši schopni téměř největší akumulace těžkých kovů a stávají se tak branou těchto toxických prvků do potravních řetězců (Laskowski & Hopkin 1996). Ke kumulaci dochází v trávicí soustavě, kromě zmíněné mědi, která je rozptýlená po celém těle. V oblasti průmyslové výroby byla u *Cornu aspersa* naměřena až třináctkrát větší koncentrace kadmia než u jedinců z nekontaminovaných oblastí (Coughtrey & Martin 1976). Dalšími kovy, které jsou plži (konkrétně *Arianta arbustorum*) schopni kumulovat jsou olovo a zinek, neefektivněji však asimilují kadmium (36% zůstává v trávicí žláze) a měď (z celkově přijaté v těle plže zůstane 95%) (Berger & Dallinger 1989).

#### **4. Variabilita v potravním chování**

Předpokládáme, že volbu potravy terestrických plžů ovlivňuje dosažitelnost potravy a nutriční požadavky zvířete (Speiser 2001), avšak tyto faktory vysvětlují variabilitu ve výběru potravy jen z poloviny (Hägele & Rahier 2001). Složení a dostupnost potravy i potřeby plžů se mohou měnit během sezóny (Inglesias & Castillejo 1999; Speiser & Rowell-Rahier 1991), mnoho druhů plžů se vyskytuje na odlišných habitatech s odlišnou potravní nabídkou (Burgess & Ennos 1987). Nároky juvenilních jedinců se mohou lišit od nároků dospělců (Speiser 2001) a v neposlední řadě potravní chování závisí na vlastních zkušenostech nebo míře hladu jedince (Chase 1982; Croll & Chase 1980; Dirzo & Harper 1982). Další odlišnosti vznikají vlivem abiotických podmínek skrze aktivitu měkkýšů (Hommay et al. 1998)

##### **4.1. Změny ve složení a dostupnosti potravy během sezóny**

Podle mnoha autorů si plži raději vybírají odumřelé a rozkládající se části rostlin než čerstvý materiál (Carter et al. 1979; Mason 1970; Richardson 1975; Speiser & Rowell-Rahier 1991), podle Hägele & Rahier (2001) ale konzumace čerstvých rostlin od května do července stoupá, kdežto množství stárnoucích rostlin zůstává stejné a listový opad drasticky klesá. Speiser & Rowell-Rahier (1991) testovali, zda má na výběr potravy vliv zastoupení rostlin na habitatu nebo obsah nutričních složek - vody a dusíku. Zjistili, že dostupnost rostlin je v pozitivní korelaci se zkonsumovaným množstvím, u obsahu živin podobný vztah nenašli. Potvrzuje to i výzkum Hägele & Rahier (2001). Ačkoli spásání živých rostlin v průběhu sezóny roste, obsah vody a dusíku klesá.

Zdá se, že důležitější než přítomnost měkkýši žádaných výživných látek je přítomnost či nepřítomnost sekundárních metabolitů s deterenčními účinky. U rostliny *Adenostyles alliariae* během roku klesá koncentrace alkaloidů a stoupá spásání této rostliny měkkýši (Speiser & Rowell-Rahier 1991). Podobná situace se vyskytuje u semenáčků *Trifolium repens* (Horrill & Richards 1986).

#### 4.2. Rozdíly mezi dospělci a juvenilními jedinci

V množství studií zabývajících se výběrem potravy u terestrických plžů je jen málo prací, v nichž by byli použiti jak dospělci, tak nedospělí jedinci téhož druhu (5 ze 40 studií, viz obr. 1).

V některých případech se vyskytla věkově závislá selekce potravy, ale nezdá se, že by to byl běžný jev (Speiser 2001). Dospělci *Cepaea nemoralis* projevují větší selektivitu, v jejich potravě je vyšší obsah bylin oproti travám, u juvenilů potrava obsahuje větší množství půdy a humusu (Williamson & Cameron 1976). Nedospělí *Cornu aspersa* přijímají více čerstvých rostlin než dospělci téhož druhu (Inglesias & Castillejo 1999). Vůči účinkům sekundárních metabolitů jsou mladí jedinci citlivější, některé látky (terciární pyrolizidní alkaloid) účinkují pouze na nedospělé plže druhu *Arianta arbustorum* (Linhart & Thompson 1995; Speiser et al. 1992). V jiných případech odlišnosti v potravě různých věkových stadií měkkýšů zjištěny nebyly (Pallant 1972).

#### 4.3. Vlastní zkušenost a míra hladu jedince

Rozhodnutí zda přijmout nebo nepřijmout potravu ovlivňuje také předchozí zkušenost jedince. Whelan (1982) testoval hypotézu, že rostliny jako potrava relativně nevhodné budou spíše požírány jedinci plžů vyskytujících se na stejné lokalitě než těmi, kteří se s takovými rostlinami v minulosti nesetkali jako důsledek selekce prostředí. Naivní jedinci *Arion subfuscus* a *Agriolimax caruanae* však v prvním pokusu přijali větší množství nevhodných rostlin než plži, kteří se s nimi již setkali. V druhém kole pokusu původně naivní plži přijali této potravy méně. To svědčí spíše o schopnosti využít předchozí zkušenosti. Jedinci druhu *Arianta arbustorum* prokazovali větší citlivost k seskviterpenu izolovaného z *Petasites hybridus* po předchozí expozici této látky než naivní jedinci Hägele et al. 1998).

Plži stresovaní hladem vykazují odlišné chování než při dostatku potravy. Ti hladoví reagují na atraktivní chemické podněty mnohem silněji (Chase 1982; Croll & Chase 1980) a jako potravu přijmou i rostliny, které nehladovějící jedinci odmítají (Dirzo & Harper 1982).

#### 4.4. Změny aktivity plžů

Aktivita plžů závisí na fotoperiodě, teplotě, vlhkosti a biologických hodinách synchronizovaných s těmito vnějšími faktory (např. Hommay et al. 1998). Mění se během dne i během roku a v závislosti na aktivitě se mění i příjem potravy. Nejvyšší je aktivita na jaře a na podzim, v zimě a

v létě klesá. Na jaře, na začátku sezóny je hlavní složkou potravy listový opad. Od května do července pak stoupá obsah čerstvého rostlinného materiálu. Jedním z vysvětlení je, že počátkem sezóny je potrava málo hojná a vyplatí se ukrýt se v opadance před predátory. Později, když rostlin přibývá a vegetace poskytuje dostatečný úkryt a její hledání nevyžaduje tolik času, plži vylézají z listového opadu na živné rostliny (Hägele & Rahier, 2001). Denní aktivita *Lehmannia valentiana* začíná za soumraku, v průměru 41 minut po zahájení lokomoční aktivity přijímá plž první potravu. Během noci jich vystřídá 2-5 a u každé stráví od osmi do čtrnácti minut (Hommay et al. 1998).

## 5. Učení

Jak jsem již zmínila, výslednou odpověď na chemický podnět ovlivňuje vlastní zkušenost jedince. Po stravení potravy se mohou objevit pozitivní i negativní účinky, např. toxické, které během příjmu potravy nejsou zvířeti zřejmé. Na základě těchto účinků si plži vytváří averze a preference k určité potravě. Ty se během života mohou měnit, což je velmi důležité, protože mnoho potenciálně jedlých rostlin prodělává během sezóny změny v chemickém složení, které je mohou učinit toxickými, nejedlými nebo naopak mohou zvýšit jejich nutriční hodnotu (Ramsell & Paul 1990; Horrill & Richards 1986). Plži tedy nutně musí průběžně vzorkovat, jestli se původně nevhodná rostlina nestala chutnější. Pokud se setkají s neznámou rostlinou, nejprve přijmou jen malé množství a podle účinků po stravení ji pak při příštím setkání odmítnou nebo přijmou více (Linhart & Thompson 1995; Whelan 1982).

## 6. Deterenty

### 6.1. Chemické látky odpuzující měkkýše

Rostlinná strava obsahuje látky odpovědné za odpuzování herbivorů. Tyto látky produkované rostlinami se nazývají sekundární metabolity a jsou definovány jako organické látky, které nemají přímý vztah k metabolickým procesům a základním životním funkcím v rostlině. Určitou látku syntetizuje jen jeden druh rostliny nebo skupina taxonomicky příbuzných rostlin. Na druhou stranu jedna rostlina může produkovat až stovku různých sekundárních metabolitů (Pavlová 2005) a dosud není jasné, jestli se ve svém vlivu na daného herbivora doplňují nebo působí samostatně (Speiser et al. 1992). Důvodů ke studiu vlivu sekundárních metabolitů na herbivory je několik - jednak pro jejich využitelnost v zemědělství jako prostředku chránícího rostliny před specifickými spásáči (Birkett et al. 2004; Frank et al. 2002; Walker et al. 1999) a jednak pro jejich pravděpodobný vznik koevolucí rostlin s herbivory (Burgess & Ennos 1987; Linhart & Thompson 1995). Dosud používané prostředky pro hubení škůdců z řad měkkýšů jsou nevhodné, protože nejsou spolehlivé a ohrožují i jiné organismy - ptáky i savce, některý hmyz (Birkett et al. 2004; Walker et al. 1999). Sekundární metabolity se zkoumají za účelem co nejlepší ochrany

hospodářských rostlin před měkkýši, která by zároveň neměla negativní dopad na produktivitu rostlin a životaschopnost jiných organismů.

Podle chemické povahy se sekundární metabolity dělí do tří skupin:

- i) terpeny- látky vystavené z izopentenových jednotek- seskviterpeny, polyterpeny, atd.
- ii) fenolické látky- odvozeny od fenolu- lignany, taniny, flavonoidy
- iii) látky obsahující N- umělá heterogenní skupina- alkaloidy, kyanogenní glykosidy, glukosinoláty

Deterenty mohou účinkovat ještě před pozřením potravy tak, že interagují např. s čichovými senzory a herbivora odhání nebo jsou toxické a působí po spolknutí potravy (Speiser et al. 1992).

i) Terpeny jako těkavé látky jsou pro deterenci plžů vhodné, protože k odmítnutí potravy dojde dříve než je rostlina poškozena (Levin 1976). Jejich vlivem na potravní preference plžů se zabývala řada autorů (Speiser et al. 1992; Linhart & Thompson 1995; Hägele et al. 1996; Frank et al. 2002). Sekundární metabolity na bázi terpenů se objevují např. u rostlin skupiny *Senecioneae* (*Asterideae*)- *Thymus vulgaris* nebo *Petasites hybridus* (Hägele et al. 1996; Hägele et al. 1998).

Látkou v poslední době zkoumanou pro deterentní vlastnosti je monoterpen karvon, obsažený v semenech kmínu kořeného (*Apiaceae*). Frank et al. (2002) použili invazní druh plzáka *Arion lusitanicus*, a aby zabránili rychlé ztrátě těkavého karvonu přidali ji v různých koncentracích do substrátu (mulče) na němž byli plži během pokusů chováni. Pokud si zvířata mohla vybrat, přijímala prokazatelně větší množství potravy na mulči neobohaceném o terpen a při nejvyšší koncentraci (0.75ml/litr mulče) dokonce po pěti dnech stoupla úmrtnost *A. lusitanicus* o 50%. Účinky karvacolu jsou tedy zřejmě i toxické. Naopak přímá aplikace tohoto deterentu na listy nabízené potravy (salát) její poškození nijak nezmenšila. Terpen se z hladkých listů salátu velmi rychle vypařil a odpuzující účinky se neprojevíly.

ii) Z fenolických látek zmiňuje Dirzo (1980) ve své práci latex. Překvapivě neprokázal deterentní účinky.

iii) Poměrně dobře prozkoumanou formou obrany rostlin proti spásání je uvolňování hydrogenu kyanidu po poškození pletiv (Angseesing 1974; Burgess & Ennos 1987; Dirzo & Harper 1982; Horrill & Richards 1986). Kyanogeneze se objevuje u více než tisíce druhů rostlin (Dirzo & Harper 1982), nejprozkoumanější z tohoto hlediska je štirovník *Lotus corniculatus* a jetel *Trifolium repens*.

K uvolnění a detekci HCN dochází až při porušení listu. Plži tedy tuto atributu rostliny rozeznají až po narušení listu a nakousávají i ty kyanogenní. Samotnému listu látka neublíží, vyvíjí se dál (Angseesing, 1974).

Horrill & Richards (1986) se zabývali obsahem kyanidů v semenáčcích. Od 5. do 35. dne totiž hladina kyanidu v mladých rostlinkách stoupne až třikrát. Plzákům *Arion hortensis* nabízeli semenáčky o známém stáří. Do 5. dne byla škoda způsobená plži na obou fenotypech stejná, u starších rostlin bylo už jen málo kyanogenních jedinců poškozeno nebo usmrceno na úkor akyanogenních. Výsledky experimentů s kyanogenním *T. repens* se však u mnoha autorů

neshodují (Angseesing 1974; Bishop 1969; Horrill & Richards 1986). Angseesing (1974) to vysvětluje odlišnou metodikou pokusů nebo faktem, že pokud není plžům nabídnut jiný zdroj potravy, spasou i jedovaté kyanogenní rostliny.

Speiser (2001) všechny tyto látky (alkaloidy, terpeny, kyanogenní glukosidy) ve své rešerši popsal a novější studie pouze potvrzují výsledky starších prací, chybí však zmínka o lišejnících, o nichž víme, že jsou to velmi pomalu rostoucí rostliny a pro měkkýše potenciálně vhodná potrava. Důsledky spásání však netrpí. Proto byly jako deterentní prostředky testovány také sekundární metabolity lišejníků (Clark et al. 1999). Nejaktivnější složka studovaných druhů - kyselina vulpinová byla aplikována na listy rostlin tuřínu a semena pšenice. Test potvrdil odpuzující účinky této látky.

K odpuzení zemědělských škůdců lze využít také transgenní rostliny, produkující inhibitory proteáz specifických organismů. Např. mutant *Arabidopsis thaliana* exprimující oryzocystatin inhibující hlavní proteázu v trávicím traktu *Deroceras reticulatum* (Walker et al. 1999).

## 6.2. Vliv morfologie rostlin na potravní preference

Další cesta, kterou se rostlina může chránit před herbivory, jsou fyzikální zábrany - tvrdost listů a přítomnost trichomů na jejich povrchu. Rostliny pravděpodobně řeší svou obranu proti herbivorům jako kompromis mezi tvorbou sekundárních metabolitů a zmíněných struktur. Obojí je energeticky velmi náročné. Hanley & Lamont (2002) naměřili negativní korelaci mezi těmito charakteristikami.

Vztah trichomů k obraně proti herbivorii zmiňuje řada prací. Jen málo z nich se však zabývá přímo vlivem měkkýšů (Dirzo 1980; Pullin & Gilbert 1989; Traw & Dawson 2002; Westerbergh & Nyberg 1995). Tyto struktury jsou efektivní obranou proti hmyzím škůdcům (Dalin & Björkman 2003; Traw & Dawson 2002), měkkýše však ve volbě potravy zjevně neovlivňují. Výjimkou jsou neochlupené formy *Silene dioica*, které byly signifikantně preferovány vůči formám s trichomy (Westerbergh & Nyberg 1995). Scheidel & Bruelheide (1999) došli k podobnému závěru - po odstranění trichomů z povrchu *Centaurea jacea* konzumace této rostliny plži vzrostla. Další publikace redukci požírání rostlin opatřených trichomy nedokládají (Grime & Blythe 1969; Jennings & Barkham 1975). Žádná z nich se však nezabývá přímo a pouze obrannou funkcí trichomů a variabilitou v ochlupení v rámci jednoho druhu rostlin. Určit jak důležité jsou pro plže tyto rostlinné struktury při výběru potravy je tedy velmi obtížné (Westerbergh & Nyberg 1995).

Plži preferují listy s měkkou tkání oproti tvrdým a tuhým listům. To potvrdili Reingold & Gelperin (1980) za pomoci umělé potravy. Na čerstvých rostlinách jako měřítko tvrdosti použili tloušťku buněčné stěny a při potravně preferenčním testu si zvířata vybírala rostliny s nejtenčí stěnou (Westerbergh & Nyberg 1995). V případě travin je tuhost listů jedno z mála možných vysvětlení, proč se jim plži při výběru potravy spíše vyhýbají. Podle terénního pozorování dokonce existuje jistá posloupnost ve výběru travin závislá právě na tuhosti listů (Chevalier et al. 2001).



## 7. Stimulanty a potravní atraktanty

Jako potravní atraktanty se označují látky bílkovinné povahy a některé aminokyseliny.

Látky působící jako stimulanty příjmu potravy ještě nejsou příliš známy. Senseman (1977) ukázal, že jednou z nich by pro měkkýše mohl být škrob.

Možným stimulujícím faktorem se ukázala být také infekce rostlin určitými houbami. Preferenční spásání infikovaných částí bylo pozorováno v terénu a následně laboratorně ověřeno. *Arion ater* v laboratoři zkonzumoval 6-23krát více napadené rostlinné tkáně než tkáně kontrolní rostliny (Ramsel & Paul 1990). Nákaza houbou způsobuje změny ve složení rostlin, které se tak mohou stát pro herbivory méně vhodnými v případě, že akumulují nitrát nebo snižují obsah uhlovodanů nebo naopak může houba zvýšit koncentraci nestrukturálních uhlovodanů a lipidů v místě infekce a akumulovat organický dusík, hlavně ve formě aminokyselin (Lewis 1987 in Ramsel & Paul 1990). Že tento fakt vede k preferenci infikovaných tkání herbivory, diskutuje ve své práci White (1984). Dalším vysvětlením pro upřednostňování houbou napadených částí rostliny může být změna charakteru struktury listu způsobená růstem houby v pletivech. Tkáň listu tak může být pro plže lépe zpracovatelná (Ramsel & Paul 1990).

## 8. Plži a rostliny: vztah rostlina- herbivor

Ačkoli je prokázáno, že největší vliv na vegetaci mají mezi spásáči hlodavci, bezobratlí by neměli být opomíjeni. Na rozdíl od hlodavců spásáním ovlivňují nejen nadzemní, ale i kořenovou část a zvláště měkkýši výběrem své potravy mohou ovlivňovat nejen jednotlivé rostliny, ale také složení společenstev a to hlavně preferenčním výběrem semenáčků různých druhů rostlin (Hulme, 1996). Rostlina se může bránit buď tolerancí herbivorie nebo resistencí. Resistenci rostlina získá produkcí sekundárních metabolitů nebo tvorbou mechanických ochranných struktur. V rámci druhu u rostlin existuje variabilita v míře produkce obranných chemických látek a struktur, která je výsledkem selekčních tlaků herbivorů na rostliny (Puustinen et al. 2004). Tato problematika byla popsána v kapitole Deterenty a zde už se jí nebudu zabývat. O významu tolerance rostlin pro jejich přežití je pojednáno v práci del-Val & Crawley (2004).

### 8.1. Přímý efekt pastvy plžů na rostliny

Většina rostlinného materiálu spotřebovaného plži jsou poškozené, stárnoucí nebo mrtvé části rostlin (Carter et al. 1979; Mason 1970; Speiser & Rowell-Rahier 1991). Takové ztráty ale nemají přímý vliv na rostlinnou fitness, tu ovlivňuje pouze ztráta živých částí. Podle Dirzo & Harper (1982) jsou v průběhu života rostliny pro její životaschopnost důležité různé orgány. Dopad herbivorie na rostlinu tedy záleží na napadené části a věku rostliny.

Při poškození listů dochází k omezení velikosti rostliny a zpomalení růstu, málokdy jsou důsledky letální (Dirzo & Harper 1982). Některé rostliny jsou v podmínkách periodické defoliace

dokonce produktivnější (Speiser 2001), avšak del-Val & Crowley (2004) při porovnání tolerance rostlin k herbivorii králíků, měkkýšů a hmyzu zjistili, že po impaktu měkkýši a hmyzem rostliny spíše neregenerují.

Spásáním stonků dochází ke zhroucení rostliny nebo její části a ta pak umírá (Dirzo & Harper 1982; Hanley et al. 1995)

Letální může být také poškození meristémových pletiv. Někdy dojde pouze k deformaci růstové formy rostliny. Nicméně vzrostné vrcholy nebývají často napadány, protože pro plže jsou velmi špatně dostupné. Buď jsou příliš vysoko, schované v půdě nebo plžům poskytují jen nepříznivé mikroklima (Speiser 2001).

Nejvýrazněji měkkýši ovlivňují přežívání rostlin spásáním semenáčků (Hanley et al. 1995a,b; Hitchmough 2003; Scheidel & Bruelheide 2004 a, b; Speiser 2001). Důvodem proč si suchozemští plži často jako potravu vybírají mladé rostlinky, může být jejich snadná dostupnost, protože jsou malé a mají listy blízko povrchu. V průběhu života rostlina mění obsah sekundárních metabolitů (Horriell & Richards 1986) ne vždy jsou ale produkovány ihned po vyklíčení a mladá rostlinka se tak na určitou dobu stává vůči herbivorii velmi zranitelnou (Hanley et al. 1995 b). Vhodné načasování pastvy na semenáčcích spolu s předpokladem, že mezi mladými rostlinkami je silnější kompetice než u dospělých, ukazuje význam tlaku měkkýšů na přežívání rostlin (Hanley et al. 1995).

Fenner et al. (1999) porovnávali míru herbivorie mezi semenáčky a dospělými rostlinami. Ve většině případů plži preferovali mladé rostliny vůči dospělým, ale v případech, kdy je dospělá rostlina pro plže opravdu chutná (akyanogenní *Trifolium repens*, *T. dubium*) tomu bylo naopak.

Vlivem stáří rostlin na pravděpodobnost predace herbivory se zabývá více autorů (Hanley et al. 1995; Scheidel & Bruelheide 2004), předpoklad, že čím mladší rostlinka tím více je predována však není úplně potvrzen. Hanley et al. (1995) potvrdili závislost spásání na věku semenáčků pouze v monokulturách, ve smíšených porostech mizí. Scheidel & Bruelheide (2004) použili 3 druhy rostlin, věkově závislou preferenci plžů prokázali u dvou z nich. Jedná se o dva druhy rodu *Centaurea*. Třetím zkoumaným druhem je *Arnica montana*, v jejímž případě byly všechny věkové skupiny semenáčků spásány stejně. Zřejmě je to dáno tím, že *Arnica* je pro měkkýše velmi chutná a to i v dospělosti.

## 8.2. Efekt pastvy plžů na rostlinná společenstva

Škody způsobené plži mají na společenstva rostlin komplexní vliv. I mírné ztráty znevýhodní rostlinu v kompetici se svými sousedy a účinky pastvy se tak zvyšují. Na druhou stranu sousední rostliny z toho profitují a rostou rychleji. Proto se předpokládá, že pod vlivem predace herbivory se zastoupení druhů posune směrem k těm, které nejsou preferovanou potravou (Cottam 1986). Proti tomu však stojí výsledky práce Oliveira Silva (1992). Rostlina nejchutnější pro slimáčka *Deroceas reticulatum*, *Hypochoeris radicata* se stala nejhojnější.

V monokulturách rostlin dochází k samovyředování vnitrodruhovou kompeticí.

V některých případech úmrtnost způsobená měkkýši je stejná nebo nižší než při samovyředování. Hlavní efekt plži pastvy je totiž ve výběru určité velikostní kategorie jako jsou třeba právě semenáčky (Speiser 2001). V raném věku jsou jako potrava využívány i druhy rostlin, které v dospělosti preferovány nejsou (Fenner et al. 1999; Hanley et al. 1995). Rozrazilily rodu *Veronica* jsou zřejmě spásány, dokud se na stonku a listech nevyvine ochlupení (Hanley et al. 1995).

Výběrem potravy plži urychlují sekundární sukcesí, protože spásají ranně sukcesní, rychle rostoucí druhy, které jsou pak nahrazeny pozdně sukcesními druhy rostoucími pomalu. V půdě chybí minerály a pozdně sukcesní druhy tak žijí na ochuzených půdách. Proto rostou pomalu a ztráty způsobené herbivorií pro ně mohou mít vážné následky. Dá se tedy předpokládat, že takové druhy rostlin prošli silnou selekcí na antiherbivorní mechanismy a plži jsou nuceni vybírat si jinou potravu (Fenner et al. 1999; Fraser & Grime 1999).

Scheidel & Bruelheide (2001) testovali hypotézu omezeného výskytu horských druhů rostlin skupiny *Compositae* vlivem vyšší herbivorie v nižších polohách. Utvořili tři páry druhů, vždy jedna horská rostlina a jedna běžně se vyskytující. Tyto dvojice byly vysázeny na 4 lokality o různé nadmořské výšce a poté použity pro test potravních preferencí. V prvním páru dvou druhů rodu *Senecio* plži (*Arion lusitanicus*, *Deroceras agreste* a *Arianta arbustorum*) upřednostňovali druh montánní. V páru *Petasites albus* - *Tussilago farfara* si vybírali rozšířenější druh a ve třetím případě rostlin *Cicerbita alpina* a *Mycelis muralis* nebyl signifikantní rozdíl. Hypotéza ověřena nebyla. Situace prvního páru je vysvětlena tím, že rostliny použité k experimentu rostly v květináčích pomaleji než ve svých přirozených podmínkách, kde rychle vyrostou a jejich listy nejsou pro měkkýše dobře přístupné. Ačkoli tedy herbivorie plžů má pravděpodobné důsledky na skladbu rostlinných společenstev, zvýšeným rizikem spásání v nižších polohách zřejmě výskyt druhů neomezuje. Potvrzuje to i shodná mortalita semenáčků u horské a běžné rostliny rodu *Centaurea* (Scheidel & Bruelheide 2004).

Do vztahu rostlina - herbivor vstupují i další biotické faktory, např. další herbivoři. O interakcích měkkýšů, ovčí a rostlinných společenstev pojednává Clear Hill & Silverton (1997).

## 9. Závěr

Tato práce shrnuje naše dosavadní poznatky o výběru potravy suchozemských plžů. Z velké části čerpá a navazuje na předchozí rešerši z roku 2001. Důležitá data jsem shrnula do přehledné tabulky.

Nejvyužívanější metodou zjišťování potravních preferencí je přes řadu nevýhod experiment v laboratorních podmínkách. V laboratorních pokusech bylo testováno více než 200 druhů rostlin. Velkou část potravy suchozemských plžů tvoří rostlinný materiál v různém stádiu rozkladu. O nerostlinných složkách potravy máme informace hlavně díky analýze trusu. Chybí práce objasňující potravní vztah plžů k nejběžnějším a nejdostupnějším jednoděložným rostlinám čeledi lipnicovité.

Ve výběru studovaných plžů převažují velké a běžně se vyskytující druhy nebo druhy

ohrožující zemědělský výnos. *Deroceras reticulatum* se tak objevuje v polovině z vybraných publikací, dalších čtrnáct se zaměřuje na hlemýžď *Cornu aspersa* a 12 prací přináší informace o plamatce *Arianta arbustorum* (viz obr. 2).

Nedostatečné informace máme o rozdílech v potravě dospělých jedinců a juvenilů. Nejasná je i role velkého množství listové opadanky a také přítomnost některých nerostlinných prvků v potravě plžů. Větší pozornost bychom měli věnovat studiu potravních preferencí v dlouhodobějším časovém měřítku a zvláště pak pro rostliny rostoucí při zvýšené koncentraci oxidu uhličitého. Zároveň bude potřeba se zaměřit na vliv měkkýšů na regulaci vývojového cyklu některých rostlin a vůbec na jejich konkrétní vliv na rostlinná společenstva.

Díky náročnému způsobu lokomoce se předpokládalo, že jsou měkkýši odsouzeni k potravní strategii generalistů, aby co nejvíce snížili náklady na pohyb. Průměrně je ale pouze 24% dostupné potravy spásáno ochotně, což tomuto tvrzení neodpovídá. V rozporu s ním je také zjištění posunu potravních preferencí při změně vnějších podmínek.

Z uvedeného jasně vyplývá, že přesto, že potravní preference suchozemských plžů jsou už řadu let zkoumány z mnoha úhlů pohledu, nejasností zůstává zatím velmi mnoho.

### Citovaná literatura:

- Alyakrinskaya, I. O. (2005) Morphological and biochemical adaptation to feeding in some herbivorous gastropods. *Biology Bulletin* 32, 57-64.
- Angseesing, J.P.A. (1974) Selective eating of acyanogenic form of *Trifolium repens*. *Heredity* 32, 73-83.
- Barker, G. M. (2008) Mollusc herbivory influenced by endophytic clavicipitaceous fungal infections in grasses. *Annals of Applied Biology* 153, 381-393.
- Baur, B., & Baur, A. (1986) Proximate factors influencing egg cannibalism in the land snail *Arianta arbustorum* (Pulmonata, Helicidae). *Oecologia* 70, 283-287.
- Bazzaz, F. A. (1990) The response of natural ecosystems to the rising global CO<sub>2</sub> levels. *Annual Review of Ecology and Systematics* 21, 167-196.
- Berger, B. & Dallinger, R. (1989) Accumulation of cadmium and copper by the terrestrial snail *Arianta arbustorum* L.: Kinetics and budgets. *Oecologia* 79, 60-65.
- Beyer, W. N. & Saari, D. M. (1978) Activity and ecological distribution of the slug, *Arion subfuscus* (Draparnaud). *American Midland Naturalist* 100, 359-367.
- Birkett, M.A., Dodds, C.J., Henderson, I.F., Leake, L.D., Pickett, J.A., Selby, M.J. & Watson, P. (2004) Antifeedant compounds from three species of Apiaceae active against the field slug *Deroceras reticulatum* (Müller). *Journal of Chemical Ecology* 30, 563-576.
- Bishop, J. A. & Korn, M. E. (1969) Natural selection and cyanogenesis in white clover, *Trifolium repense*. *Heredity* 24, 423-430.
- Briner, T. & Frank, T. (1998) The palatability of 78 wildflower strip plants to the slug *Arion lusitanicus*. *Annals of Applied Biology* 133, 123-133.

- Brooks, A.S., Crook, M.J., Wilcox, A. & Cook, R.T. (2003) A laboratory evaluation of the palatability of legumes to the field slug, *Deroceras reticulatum* Müller. *Pest Management science* 59, 245-251.
- Burgess, R.S.L. & Ennos, R.A. (1987) Selective grazing of acyanogenic white clover: variation in behaviour among populations of the slug *Deroceras reticulatum*. *Oecologia* 73, 432-435.
- Carter, M.A., Jeffery, R.C.V. & Williamson, P. (1979) Food overlap in co-existing populations of the land snails *Cepea nemoralis* (L.) and *Cepea hortensis* (Müll). *Biological Journal of the Linnen Society* 11, 169-176.
- Cates, R. C. & Orians, G. H. (1975) Successional status and the palatability of plants to generalized herbivores. *Ecology* 56, 410-418.
- Chase, R. (1982) The olfactory sensitivity of snails, *Achatina fulica*. *Journal of Comparative Physiology* 148: 225-235.
- Chevalier, L., Desbuquois, J., Papineau, J. & Charrier, M. (2000) Influence of the quinolizidine alkaloid content of *Lupinus albus* (Fabaceae) on the feeding choice of *Helix aspersa* (Gastropoda: Pulmonata). *Journal of Molluscan Studies* 66, 61-68.
- Chevalier, L., Desbuquois, Ch., Le Lannic, J. & Charrier, M. (2001) Poaceae in the natural diet of the snail *Helix aspersa* Müller (Gastropoda, Pulmonata). *C.R. Acad. Sci. Paris, Sciences de la vie/ Life Sciences* 324, 979-987.
- Clark, S.J., Henderson, I.F., Hill, D.J. & Martin, A.P. (1999) Use of lichen secondary metabolites as antifeedants to protect higher plants from damage caused by slug feeding. *Annals of Applied Biology* 134, 101-108.
- Clear Hill, B. H. & Silvertown, J. (1997) Higher-order interaction between molluscs and sheep affecting seedling numbers in grassland. *Acta Oecologia* 18, 587-596.
- Cook, R.T., Bailey, S.E.R. & McCrohan, C.R. (1996) Slug preferences for winter wheat cultivars and common agricultural weeds. *Journal of Applied Ecology* 33, 866-872
- Cottam, D. A. (1986) The effects of slug-grazing on *Trifolium repense* and *Dactylis glomerata* in monoculture and mixed sward. *Oikos* 47, 275-279.
- Coughtrey, P. J. & Martin, M. H. (1976) The distribution of Pb, Zn, Cd and Cu within the pulmonate mollusc *Helix aspersa* Müller. *Oecologia* 23, 315-322.
- Croll, R. P. & Chase, R. (1980) Plasticity of olfactory orientation to foods in the snail *Achatina fulica*. *Journal of Comparative Physiology A* 136, 267-277.
- Dalin, P. & Björkman, Ch. (2003) Adult beetle grazing induces willow trichome defence against subsequent larval feeding. *Oecologia* 134, 112-118.
- Delaney, K. & Gelperin, A. (1986) Post-ingestive food-aversion learning to amino acid deficient diets by the terrestria slug *Limax maximus*. *Journal of Comparative Physiology A* 159, 281-295.
- del-Val, E. & Crawley, M. J. (2004) Importance of tolerance to herbivory for plant survival in a British grassland. *Journal of Vegetation Science* 15, 357-364.
- Denny, M. (1980) Locomotion: the cost of gastropod crawling. *Science* 208, 1288-1290.

Desbuquois, C. (1997) Influence of egg cannibalism on growth, survival and feeding in hatchlings of land snail *Helix aspersa* Müller (gastropoda, pulmonata, stylommatophora). *Reprod. Nutr. Dev.* 37, 191-202.

Dirzo, R. (1980) Experimental studies on slug-plant interactions: I. The acceptability of thirty plant species to slug *Agriolimax caruneae*. *The Journal of Ecology* 68, 981-998.

Dirzo, R. & Harper, J.L. (1982) Experimental studies on slug-plant interactions III. Differences in the acceptability of individual plants of *Trifolium repens* to slugs and snails. *Journal of Ecology* 70, 101-117.

Duthoit, C.M.G. (1964) Slug and food preferences. *Plant Pathology* 13, 73-78.

Elger, A. & Barrat-Segretain, M. H. (2004) Plant palatability can be inferred from a single-date feeding trial. *Functional Ecology* 18, 483-488.

Fenner, M., Hanley, M.E. & Lawrence, R. (1999) Comparison of seedling and adult palatability in annual and perennial plants. *Functional Ecology* 13, 546-551.

Fox, L. R. (1975) Cannibalism in natural populations. *Annual Review of Ecology and Systematics* 6, 87-106.

Frank, T., Bieri, K. & Speiser, B. (2002) Feeding deterrent effect of carvone, a compound from caraway seeds, on the slug *Arion lusitanicus*. *Annals of Applied Biology* 141, 93-100.

Fraser, L. H. & Grime, J. P. (1999) Interacting effects of herbivory and fertility on a synthesized plant community. *Journal of Ecology* 87, 514-525.

Garvone, J. M. & Bird, J. (2005) Attraction of the land snail *Anguispira alternata* to fresh faeces of white-tailed deer: implications in the transmission of *Parelaphostrongylus tenuis*. *Can. J. Zool.* 83, 358-362.

Grime, J.P., MacPherson-Stewart, S.F. & Dearman, R.S. (1968) An investigation of leaf palatability using the snail *Cepaea nemoralis* L. *Journal of Ecology* 56, 405-420.

Grime, J. P. & Blythe, G. M. (1969) An investigation of the relationships between snails and vegetation at Winnats Pass. *Journal of Ecology* 57, 45-66.

Hanley, M.E., Fenner, M. & Edwards, P.J. (1995a) The effect of seedling age on the likelihood of herbivory by the slug *Deroceras reticulatum*. *Functional Ecology* 9, 754-759.

Hanley, M.E., Fenner, M. & Edwards, P.J. (1995b) An experimental field study of the effect of mollusc grazing on seedling recruitment and survival in grassland. *Journal of Ecology* 83, 621-627.

Hanley, M. E. & Lamont, B. B. (2002) Relationships between physical and chemical attributes of congeneric seedlings: how important is seedling defence? *Functional Ecology* 16, 216-222.

Hanley, M.E., Bulling, M.T. & Fenner, M. (2003) Quantifying individual feeding variability: implications for mollusc feeding experiments. *Functional Ecology* 17, 673-679

Hägele, B.F., Harmatha, J., Pavlík, M. & Rowell-Rahier, M. (1996) Sesquiterpenes from the Senecioneae and their effect on food choice of the specialized leaf beetles *Oreina cacaliae*, *Oreina speciosissima* and the generalist snail *Arianta arbustorum*. *Entomol. Exp. et Appl.* 80, 169-172.

- Hägele, B.F., Wildi, E., Harmatha, J., Pavlík, M. & Rowell-Rahier, M. (1998) Long-term effects on food choice of land snail *Arianta arbustorum* mediated by petasin and furanopetasin, two sesquiterpenes from *Petasites hybridus*. *Journal of Chemical Ecology* 24, 1733- 1742.
- Hägele, B.F. & Rahier, M. (2001) Determinants of seasonal feeding of the generalist snail *Arianta arbustorum* at six sites dominated by Senecioneae. *Oecologia* 128, 228-236.
- Hispard, F., Schuler, D., de Vaublery, A., Scheifler, R., Badot, P. & Dallinger, R. (2008) Metal distribution and metallothionein induction after cadmium exposure in the terrestrial snail *Helix aspersa* (Gastropoda, Pulmonata). *Environmental Toxicology and Chemistry* 27, 1533-1542.
- Hitchmough, J.D. (2003) Effect of sward height, gap size, and slug grazing on emergence and establishment of *Trollius europeanus* (Globeflower). *Restoration Ecology* 11, 20-28.
- Hommay, G., Jacky, F. & Ritz, M. F. (1998) Feeding activity of *Limax valentianus* Férussac: Nocturnal rhythm and alimentary competition. *Journal of Molluscan Studies* 64, 137-146.
- Horrill, J.C. & Richards, A.J. (1986) Differential grazing by the mollusc *arion hortensis* Fér. On cyanogenic and acyanogenic seedlings of the white clover, *Trifolium repens* L. *Heredity* 56, 277-281.
- Horsák, M. & Hájek, M. (2003) Composition and species richness of mollusc communities in relation to vegetation and water chemistry in western Carpathian spring fens: the poor-rich gradient. *J. Moll. Stud.* 69, 349-357.
- Hulme, P. E. (1996) Herbivores and the performance of grassland plants: a comparison of arthropod, mollusc and rodent herbivory. *Journal of Ecology* 84, 43-51.
- Iglesias, J. & Castillejo, J. (1999) Field observations on feeding of the land snail *Helix aspersa* Müller. *Journal of Molluscan Studies* 65, 411-423.
- Jennings, T. J. & Barkham, J. P. (1975) Food of slugs in mixed deciduous woodland. *Oikos* 26, 211-221.
- Juříčková, L., Horsák, M., Cameron, R., Hylander, K., Míkovcová, A., Hlaváč, J. Č. & Rohovec, J. (2008) Land snail distribution patterns within a site: The role of different calcium sources. *European Journal of Soil Biology* 44, 172-179.
- Kozłowska, M. & Kozłowski, J. (2004) Consumption growth as a measure of comparisons of results from no-choice and test with multiple choice. *Journal of Plant Protection Research* 44, 251-258.
- Laskowski, R. & Hopkin, P. (1996) Effect of Zn, Cu, Pb and Cd on fitness in snails (*Helix aspersa*). *Ecotoxicology and Environmental Safety* 34, 59-69.
- Lederberger, S., Leadley, P. W., Stoöcklin J. & Baur, B. (1998) Feeding behaviour of juvenile snails (*Helix pomatia*) to four plant species grown at elevated atmospheric CO<sub>2</sub>. *Acta Oecologia* 19, 89-95.
- Levin, D. A. (1973) The role of trichomes in plant defense. *The Quarterly Review of Biology* 48, 3-15.
- Lewis, D. H. (1987) Nutrient relations in biotrophic infections. – In: Pegg, G. F. & Ayres, P. G., *Fungal infections of plants*. Cambridge Univ. Press, Cambridge, pp. 92-132.

- Linhart, Y. B. & Thompson, J.D. (1995) Terpene-based selective herbivory by *Helix aspersa* (Mollusca) on *Thymus vulgaris* (Labiatae). *Oecologia* 102, 126-132.
- Malgorzata, O. & Zdzislaw, B. (2006) Shell predation and cannibalism in land snails living on acid and calcium-deficient soils. *Malacologia* 14, 217-220.
- Martin, K. & Sommer, M. (2004a) Relationships between land snail assemblage patterns and soil properties in temperate-humid forest ecosystems. *J. Biogeogr.* 31, 531-545.
- Martin, K. & Sommer, M. (2004b) Effects of soil properties and land management on the structure of grassland snail assemblages in SW Germany. *Pedobiologia* 48, 193-203.
- Mason, C.F. (1970) Food, feeding rates and assimilation in woodland snails. *Oecologia* 4, 358-373.
- Moore, P. D. (2005) Where slugs may safely graze. *Nature* 436, 35-36.
- Moser, H. & Wieser, W. (1979) Copper and nutrition in *Helix pomatia* (L.). *Oecologia* 42, 241-251.
- Oliveira Silva, M.T. (1992) Effect of mollusc grazing on the development of grassland species. *Journal of Vegetation Science* 3, 267-270.
- Pallant, D. (1972) The food of the grey field slug, *Agriolimax reticulatus* (Müller), on grassland. *Journal of Animal Ecology* 41, 761-769.
- Peters, H. A., Baur, B., Bazzaz, F. & Körner, Ch. (2000) Consumption rates and food preferences of slugs in a calcareous grassland under current and future CO<sub>2</sub> conditions. *Oecologia* 125, 72-81.
- Pullin, A. S. & Gilbert, J. E. (1989) The stinging nettle, *Urtica dioica*, increases trichome density after herbivore and mechanical damage. *Oikos* 54, 275-280.
- Puustinen, S., Koskela, T. & Mutikainen, P. (2004) Direct and ecological costs of resistance and tolerance in the stinging nettle. *Oecologia* 139, 76-82.
- Ramsell, J. & Paul, D. (1990) Preferential grazing by molluscs of plants infested by rust fungi. *Oikos* 58, 145-150.
- Reingold, S. C. & Gelperin, A. (1980) Feeding motor programme in *Limax* II. Modulation by sensory inputs in intact animals and isolated central nervous systems. *Journal of Experimental Biology* 85, 1-19.
- Richardson, A.M.M. (1975) Food, feeding rates and assimilation in the land snail *Cepaea nemoralis* L. *Oecologia* 19, 59-70.
- Richardson, B. & Whittaker, J.B. (1982) The effect of varying the reference material on ranking of acceptability indices of plant species to a polyphagous herbivore, *Agriolimax reticulatus*. *Oikos* 39, 237-240.
- Roa, R. (1992) Design and analysis of multiple-choice feeding-preference experiments. *Oecologia* 89, 509-515.
- Scheidel, U. & Bruelheide, H. (1999) Selective slug grazing on montane meadow plants. *Journal of Ecology* 87, 828-838.



- Scheidel, U. & Bruelheide, H. (2001) Altitudinal differences in herbivory on montane Compositae species. *Oecologia* 129, 75-86.
- Scheidel, U. & Bruelheide, H. (2004) Effects of slug herbivory on the seedling establishment of two montane Asteraceae species. *Flora* 200, 309-320.
- Scheidel, U. & Bruelheide, H. (2004) Age-specific and season-specific mollusc damage to seedlings of grassland Asteraceae. *Journal of Torrey Botanic Society* 131, 140-149.
- Senseman, D. M. (1977) Starch: A potent feeding stimulant for the terrestrial slug *Agriolimax californicus*. *Journal of Chemical Ecology* 3, 707-715.
- Speiser, B. & Rowell-Rahier, M. (1991) Effects of food availability, nutritional value and alkaloids on food choice in the generalist herbivore *Arianta arbustorum* (Gastropoda: Helicidae). *Oikos* 62, 306-318.
- Speiser, B. (2001) Food and feeding behaviour. *The Biology of Terrestrial Molluscs* (ed. G.M. Barker), pp. 259-288. CABI, Wallingford.
- Speiser, B., Harmatha, J. & Rowell-Rahier, M. (1992) Effect of pyrrolizidine alkaloids and sesquiterpenes on snail feeding. *Oecologia* 92, 257-265.
- Speiser, B. & Rowell-Rahier, M. (1993) Does the land snail *Arianta arbustorum* prefer sequentially mixed over pure diets? *Functional Ecology* 7, 403-410.
- Traw, M. B. & Dawson, T. E. (2002) Differential induction of trichomes by three herbivores of black mustard. *Oecologia* 131, 526-532.
- Walker, A.J., Urwin, P.E., Atkinson, H.J., Brain, P., Glen, D.M. & Shewry, P.R. (1999) Transgenic *Arabidopsis* leaf tissue expressing a modified oryzacystatin show resistance to the field slug *Deroceras reticulatum* (Müller). *Transgenic Research* 8, 95-103.
- Wäreborn, I (1969) Land molluscs and their environments in an oligotrophic area in southern Sweden. *Oikos* 20, 461-479.
- Wäreborn, I (1970) Environmental factors influencing the distribution of land molluscs of an oligotrophic area in southern Sweden. *Oikos* 21, 285-291.
- Westerbergh, A. & Nyberg, A. (1995) Selective grazing of hairless *Silene dioica* plants by land gastropods. *Oikos* 73, 289-298.
- Whelan, R.J. (1982) Response of slugs to unacceptable food items. *Journal of Applied Ecology* 19, 79-87.
- White, T. C. R. (1984) The abundance of invertebrate herbivores in relation to the availability of nitrogen in stressed food plants. *Oecologia* 63, 90-105.
- Williamson, P. & Cameron, R.A.D. (1976) Natural diet of the land snail *Cepaea nemoralis*. *Oikos* 27, 493-500.

## 12. Dodatek:

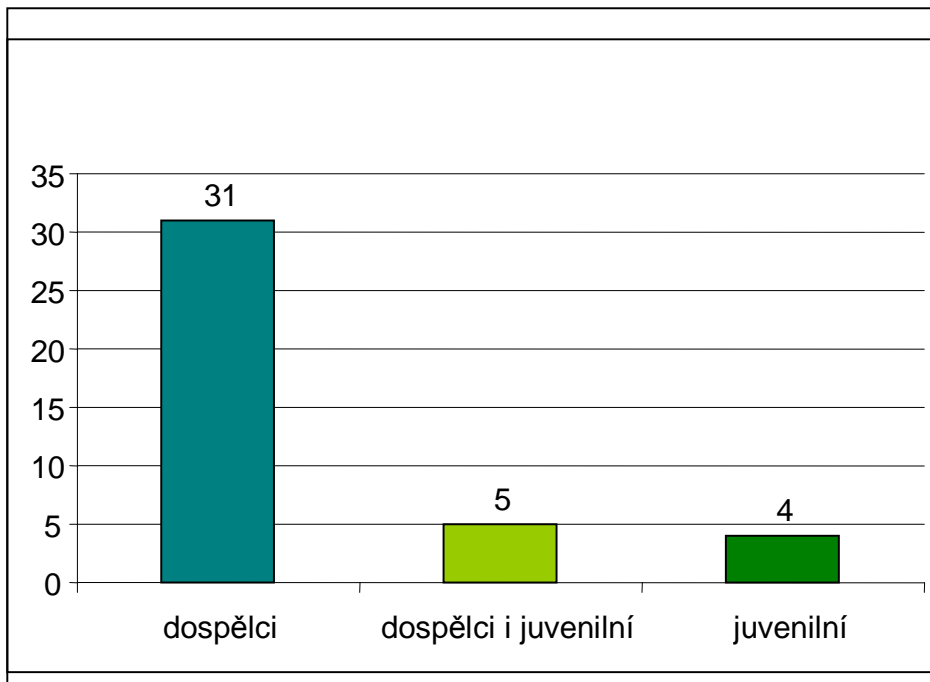
Tabulka č. 1: Přehled 40ti studií s ohledem na sledovaný druh plže, věk, studovaný druh potravy a použitou metodu

studie	studovaný druh plže	dospělci/ juvenilní	studovaný druh potravy	použitá metoda/ u lab. testů část potravy podaná plžům
Duthoit 1964	<i>D. reticulatum</i> <i>A. fasciatus</i> <i>A. hortensis</i> <i>A. ater</i> <i>A. subfuscus</i> <i>T. budapestensis</i> <i>T. sowerbyi</i> <i>M. gagates</i>	dospělci	zemědělská plodina- pšenice	lab. testy/ semínka a semenáčky
Grime et al. 1968	<i>C. nemoralis</i>	dospělci	Přes padesát druhů rostlin:13 jednoděložné, 40 dvouděložné	lab. testy/ čerstvé listy
Mason 1970	<i>C. laminata</i> <i>C. bidentata</i> <i>O. cellarius</i> <i>O. alliarius</i> <i>D. rotundatus</i> <i>A. arbustorum</i> <i>H. striolata</i>	dospělci	4 druhy bylin z různých skupin a listový opad pěti dřevin	analýza trusu, lab. testy/ čerstvé listy + listová opadanka, jeden druh houby a mrtvá žížala
Angseesing 1974	<i>D. reticulatum</i> <i>A. ater</i> <i>A. subfuscus</i>	dospělci	<i>Trifolium repens</i>	lab. testy/ celá rostlina
Richardson 1975	<i>C. nemoralis</i>	dospělci	20 druhů rostlin, 2 druhy lipnicovité, 18 bylin	analýza trusu, Přímé pozorování bylin
Williamson & Cameron 1976	<i>C. nemoralis</i>	dospělci i juvenilní	3 byliny a 2 druhy lipnicovité	analýza trusu, lab. testy/ čerstvý a odumřelý materiál listů
Carter et al. 1979	<i>C. nemoralis</i> <i>C. hortensis</i>	dospělci	6 druhů lipnicovité, 10 bylin	analýza trusu
Dirzo 1980	<i>D. caruanaeae</i>	dospělci	30 druhů, 1 druh lipnicovité, 29 bylin	lab. testy/ listy
Dirzo & Harper 1982	<i>D. caruanaeae</i> <i>D. reticulatus</i> <i>A. ater</i> <i>C. aspersa</i>	dospělci	<i>Trifolium repens</i>	lab. testy/ celé semenáčky
Richardson & Whittaker 1982	<i>D. reticulatum</i>	dospělci	12 druhů bylin	lab. testy/ listy
Whelan 1982	<i>D. caruanaeae</i> <i>A. subfuscus</i>	dospělci	<i>Allium ursinum</i> <i>Rumex obtusifolius</i>	lab. testy/ gelový extrakt listů
Horrill & Richards 1986	<i>A. hortensis</i>	dospělci	<i>Trifolium repens</i>	lab. testy/ celé semenáčky

Burgess & Ennos 1987	<i>D. reticulatum</i>	dospělci	<i>Trifolium repens</i>	lab. testy/ celé semenáčky
Ramsell & Paul 1990	<i>D. reticulatum</i> <i>A. ater</i> <i>A. hortensis</i> <i>A. fasciatus</i>	dospělci	Rostliny infikované houbami	lab. testy/ rostlinné tkáně infikované houbou
Speiser & Rowell-Rahier 1991	<i>A. arbustorum</i>	dospělci i juvenilní	<i>Adenostyles alliariae</i>	analýza trusu, lab. testy/ listy
Oliveira Silva 1992	<i>D. reticulatum</i> <i>C. aspersa</i>	dospělci	1 druh lipnicovité, 3 byliny	lab. testy/ celé semenáčky
Speiser & Rowell-Rahier 1993	<i>A. arbustorum</i>	dospělci i juvenilní	4 druhy bylin	analýza trusu, lab. testy/ listy
Linhart & Thompson 1995	<i>C. aspersa</i>	dospělci i juvenilní	<i>Thymus vulgaris</i>	lab. testy/ gel s listovými extrakty
Westerbergh & Nyberg 1995	<i>A. fasciatus</i> <i>A. subfuscus</i> <i>A. arbustorum</i>	dospělci	<i>Silene dioica</i>	lab. testy/ celé semenáčky, listy různého stáří
Hanley et al. 1995	<i>D. reticulatum</i>	dospělci	3 druhy bylin	lab. testy/ celé semenáčky
Hanley et al. 1995	<i>Arion spp.</i> <i>Deroceras spp.</i>	dospělci	6 druhů: 1 druh lipnicovité, 5 bylin	lab. testy/ celé rostliny
Cook et al. 1995	<i>D. reticulatum</i>	dospělci	pšenice a její plevle- 1 druh lipnicovité, 11 bylin	lab. testy/ listy
Briner & Frank 1998	<i>A. lusitanicus</i>	juvenilní	78 druhů rostlin: 4 druhy lipnicovité, 74 bylin	lab. testy/ listy
Hägele et al. 1998	<i>A. arbustorum</i>	dospělci	<i>Petasites hybridus</i>	lab. testy/ extrakty na pšeničné oplatce
Iglesias & Castillejo 1999	<i>C. aspersa</i>	dospělci i juvenilní	23 druhů bylin, lipnicovité nerozlišovány do druhu	přímé pozorování
Clark et al. 1999	<i>D. reticulatum</i>	dospělci	Lišejníky viz tabulka Clarc et al. 1999	lab. testy/ extrakty lišejníků
Walker et al. 1999	<i>D. reticulatum</i>	juvenilní	<i>Arabidopsis thaliana</i>	lab. testy/ listy a umělá potrava
Scheidel & Bruelheide 1999	<i>D. agreste</i> <i>A. lusitanicus</i> <i>A. subfuscus</i>	juvenilní	21 druhů rostlin: 1 druh lipnicovité, 20 bylin	lab. testy/ listy
Fraser & Grime 1999	<i>A. arbustorum</i> <i>C. aspersa</i> <i>C. hortensis</i>	dospělci	24 druhů rostlin: 9 druhů lipnicovité, 15 bylin	lab. testy/ celé semenáčky

Fenner et al. 1999	<i>D. reticulatum</i>	dospělci	30 druhů rostlin: 4 druhy lipnicovité, 26 bylin	lab. testy/ gelové extrakty listů
Chevalier et al. 2000	<i>C. aspersa</i>	dospělci	<i>Lupinus albus</i>	lab. testy/ listy semenáčků
Chevalier et al. 2001	<i>C. aspersa</i>	dospělci	6 druhů rostlin čeledě lipnicovité	analýza trusu, přímé pozorování
Scheidel & Bruelheide 2001	<i>D. agreste</i> <i>A. arbustorum</i> <i>A. lusitanicus</i>	juvenilní	6 druhů bylin	lab. testy/ listy
Brooks et al. 2003	<i>D. reticulatum</i>	dospělci	7 druhů bylin	lab. testy/ listy
Hanley et al. 2003	<i>C. aspersa</i>	dospělci	<i>Taraxacum officinale</i>	lab. testy/ celé semenáčky
Hitchmough 2003	<i>D. reticulatum</i> <i>A. ater</i> <i>A. subfuscus</i>	dospělci	<i>Trollius europaeus</i>	lab. testy/ celé rostliny
Kozłowska & Kozłowski 2004	<i>D. reticulatum</i>	dospělci	20 druhů bylin	lab. testy/ celé semenáčky
Birkett et al. 2004	<i>D. reticulatum</i>	dospělci	3 druhy bylin	lab. testy/ gelové extrakty listů
Scheidel & Bruelheide 2004	<i>Deroceras spp.</i> <i>A. lusitanicus</i>	dospělci	3 druhy bylin	lab. testy/ celé semenáčky
Scheidel & Bruelheide 2004	<i>Deroceras spp.</i> <i>A. subfuscus</i> <i>A. rufus</i>	dospělci	2 druhy bylin	lab. testy/ celé semenáčky

Obrázek 1: Počet prací, zabývajících se potravními preferencemi dospělců a juvenilů



Obrázek 2: Počet studií, zabývajících se jednotlivými druhy plžů

