

UNIVERZITA KARLOVA V PRAZE

Přírodovědecká Fakulta

Studijní program: Biologie

Studijní obor: Botanika



Ing. Kristýna Černá

**Vliv pancířníků na složení společenstva hub v opadu
borovice lesní**

The effect of oribatid mites on the composition of fungal community in pine litter

Diplomová práce

Vedoucí diplomové práce: Mgr. Ondřej Koukol, Ph.D.

Praha 2012

Prohlášení:

Prohlašuji, že jsem závěrečnou práci zpracovala samostatně a že jsem uvedla všechny použité informační zdroje a literaturu. Tato práce ani její podstatná část nebyla předložena k získání jiného nebo stejného akademického titulu.

V Praze, 24. srpna 2012

.....

Kristýna Černá

Poděkování

Na tomto místě bych ráda poděkovala své rodině, jež mě při mých vysokoškolských studiích vlídně podporovala, a svému příteli, který mi byl po celou dobu oporou.

Dále chci poděkovat svému školiteli Mgr. Ondřejovi Koukolovi, Ph.D. z Katedry botaniky Přírodovědecké fakulty Univerzity Karlovy v Praze za konzultace a podnětné připomínky a také Mgr. Janu Mourkovi, Ph.D. z Katedry učitelství a didaktiky biologie Přírodovědecké fakulty Univerzity Karlovy v Praze za konzultace, pomoc při určování pancířníků a za poskytnutí ilustračních fotografií.

Můj dík patří i Tereze Konvalinkové a Zdeňkovi Janovskému za technické rady a jinou výpomoc.

Práce byla částečně podpořena grantový projekt GAAV (KJB601110718 - Vliv pancířníků (Acari:Oribatida) na disperzi a kompetici saprotrofních hub: modelová studie na příkladu borového opadu).

Abstrakt

Cílem této práce bylo zjistit, zda pancířníci ovlivňují druhové spektrum hub v opadu borovice lesní (*Pinus sylvestris*), a zda schopnost disperze částic hub souvisí s druhem pancířníka. Za tímto účelem jsem připravila polopřirozené systémy, ve kterých jsem sledovala samovolné šíření hub vs. šíření hub v přítomnosti dvou druhů pancířníků, *Adoristes ovatus* a *Phthiracarus* sp. Přítomnost hub v systémech jsem vyhodnocovala dvěma způsoby, a to kultivací hub z povrchově ošetřených jehlic na agarovém médiu a přímým určování hub na jehlicích v systémech pod binokulární lupou. V další části práce jsem izolovala částice hub přítomné na povrchu a v exkrementech pancířníků druhů *Adoristes ovatus*, *Porobelba spinosa* a *Spatiodamaeus verticillipes* a porovnávala je s druhem pancířníka.

Nejčetnějšími druhy hub, které se v přítomnosti pancířníků šířily na jehlice, byly *Oidiodendron maius* var. *maius*, *Oidiodendron muniellense*, *Oidiodendron setiferum*, *Umbelopsis ramanniana*, *Mucor hiemalis* f. *hiemalis* a *Mortierella hyalina*. Na povrchu pancířníků jsem s nejvyšší četností zaznamenala druhy *Beauveria bassiana*, *Umbelopsis ramanniana*, *Cladosporium cladosporioides* s.l., *Cladosporium herbarum* s.l. a neurčený druh z rodu *Penicillium*. V exkrementech převládaly druhy *Acrodontium crateriforme*, *Umbelopsis ramanniana* a *Beauveria bassiana*.

Vliv pancířníků na složení druhového spektra hub v opadu byl signifikantní v obou případech vyhodnocování. Provedené analýzy dat potvrdily vliv druhu pancířníka na počet částic hub na povrchu i v exkrementech. Vliv sezóny na počet částic hub průkazný nebyl.

Klíčová slova: pancířníci, disperze, jehlice, povrch těla, exkrementy

Abstract

The aim of this study was to determine whether oribatid mites affect the variety of fungi in litter of Scots pine (*Pinus sylvestris*), and if the dispersibility of fungi particles is related to oribatid mite species. To this end, I have prepared several semi-natural systems, in which I observed dispersion of fungi separately and in the presence of two oribatid mite species: *Phthiracarus* sp. and *Adoristes ovatus*. I assessed the experiment in two ways, by a cultivation of washed needles on agar medium and direct observation of needles under a binocular magnifier. In the next part of this study I isolated particles of fungi present on the surface and in the faeces of oribatid mites *Adoristes ovatus*, *Porobelba spinosa* and *Spatiodamaeus verticillipes* and compared it with the respective oribatid mite species.

The most frequent needles fungi spread by oribatid mites were *Oidiodendron maius* var. *maius*, *Oidiodendron muniellense*, *Oidiodendron setiferum*, *Umbelopsis ramanniana*, *Mucor hiemalis* f. *hiemalis* and *Mortierella hyalina*. On the mites body surface the most commonly recorded fungi were *Beauveria bassiana*, *Umbelopsis ramanniana*, *Cladosporium cladosporioides* s.l., *Cladosporium herbarum* s.l. and unknown species of the genus *Penicillium*. Fungi species *Acrodontium crateriforme*, *Umbelopsis ramanniana* and *Beauveria bassiana* were most frequently found in the faeces.

The influence of oribatid species on the composition of the community of fungi in litter was significant for both sets of data files evaluations. The analysis of data from the surface and from the faeces have confirmed the influence of oribatid mite species over the quantity of particles of fungi on the surface and in the faeces too. The number of fungi particles has not proved to be seasonally affected.

Key words: oribatid mite, dispersion, pine needle, body surface, faeces

Obsah

1.	Úvod.....	6
1.1.	Cíle a struktura práce.....	6
2.	Literární přehled.....	8
2.1.	Dekompozice jehličnatého opadu a sukcese hub	8
2.2.	Pancířníci.....	9
2.2.1.	Charakteristika vybraných druhů pancířníků	11
2.3.	Interakce hub a pancířníků	14
2.3.1.	Konzumace hub pancířníky	14
2.3.2.	Disperze hub půdními živočichy	16
3.	Metodika	17
3.1.	Lokalita pro odběr opadu	17
3.2.	Extrakce pancířníků z opadu	17
3.3.	Vliv pancířníků na kolonizaci opadu houbami.....	19
3.3.1.	Příprava systémů.....	19
3.3.2.	Design a založení.....	19
3.3.3.	Vyhodnocování kolonizace opadu.....	20
3.4.	Mykobiota povrchu a exkrementů pancířníků.....	22
3.4.1.	Příprava systémů.....	22
3.4.2.	Vyhodnocení mykobioty	22
3.5.	Determinace hub.....	24
3.6.	Statistické vyhodnocení dat.....	25
3.6.1.	Vliv pancířníků na kolonizaci opadu houbami.....	25
3.6.2.	Povrch a exkrementy	26
3.7.	Seznam zkratk.....	26
4.	Výsledky	28
4.1.	Detekované houby	28
4.2.	Vliv pancířníků na kolonizaci opadu houbami.....	31
4.3.	Mykobiota povrchu a exkrementů pancířníků.....	39
4.3.1.	Povrch pancířníků.....	39
4.3.2.	Kultivace exkrementů.....	41
5.	Diskuze.....	44
5.1.	Použitá metodika	44
5.2.	Šíření hub v jehlicích za ne/přítomnosti pancířníků.....	45
5.3.	Mykobiota povrchu a exkrementů pancířníků.....	46
5.4.	Houby na jehlicích v kontextu s mykobiotou povrchu a exkrementů.....	49
6.	Závěr	51
7.	Seznam literatury	52
8.	Přílohy	62

1. Úvod

Opad jehličnatého lesa je obýván celou řadou organismů. Vedle hub je opad osidlován bakteriemi, řasami, protisty či různými skupinami bezobratlých živočichů. Zmíněné organismy mezi sebou interagují a ustavují dynamickou rovnováhu tohoto heterogenního prostředí. Ačkoliv byla a je studiu opadu a v něm žijících organismů věnována značná pozornost, zůstává stále mnoho nezodpovězených otázek. Jednou z nich je problematika disperze hub prostřednictvím pancířníků, nejčtetnějších bezobratlých obyvatel lesního opadu. Disperze hub pancířníky spočívá nejen v uchycení spor či fragmentů hub na jejich povrchu, ale také v přenosu částic hub v exkrementech. Ve své práci jsem se pokusila alespoň částečně objasnit význam pancířníků pro složení společenstva hub v opadu borovice lesní.

1.1. Cíle a struktura práce

Tato diplomová práce navazuje na grantový projekt GAAV (KJB601110718 - Vliv pancířníků (Acari:Oribatida) na disperzi a kompetici saprotrofních hub: modelová studie na příkladu borového opadu), jehož hlavním řešitelem byl Mgr. Ondřej Koukol, Ph.D., a který byl řešen v letech 2007 – 2009 na Katedře botaniky a Katedře zoologie Přírodovědecké fakulty Univerzity Karlovy v Praze. Jedním z výstupů tohoto projektu byl článek, na němž jsem se částečně podílela: Koukol, O., Mourek, J., Janovský, Z., Černá, K. (2009) Do oribatid mites (Acari: Oribatida) show a higher preference for ubiquitous vs. specialized saprotrophic fungi from pine litter? *Soil Biology and Biochemistry* 41: 1124-1131.

Při řešení projektu vplynuly další otázky, jejichž zodpovězení by pomohlo objasnit další aspekty interakce mezi pancířníky a houbami. Na některé z těchto otázek navazuje i má diplomová práce, při jejímž vypracování jsem směřovala ke splnění 2 základních, na sebe navazujících cílů:

1. Ověřit, že pancířníci ovlivňují druhové spektrum hub v opadu
2. Zjistit, zda schopnost disperze částic hub souvisí s druhem pancířníka

Abych mohla tyto stanovené cíle splnit, založila jsem 2 experimenty, u nichž jsem si položila několik otázek:

- I. Inkubace 2 typů jehlic v ne/přítomnosti pancířníků
 - Liší se druhové spektrum hub na jehlicích v ne/přítomnosti pancířníků?
 - Ovlivňuje typ jehlice (kolonizovaná / sterilní) úspěšnost disperze hub pancířníky?
- II. Oplach pancířníků a kultivace exkrementů
 - Souvisí počet částic hub na povrchu s druhem pancířníka?
 - Liší se počet částic hub v exkrementech mezi jednotlivými druhy pancířníků?
 - Ovlivňuje sezóna počet částic hub na povrchu a v exkrementech pancířníků?

2. Literární přehled

2.1. Dekompozice jehličnatého opadu a sukcese hub

Houby představují velmi významnou složku opadu, která zajišťuje dekompozici organického materiálu včetně jehlic a hraje tedy důležitou roli v koloběhu živin (Boberg 2009). Kolonizace a následná dekompozice odumřelých jehlic probíhá postupně a během jednotlivých fází rozkladu se spektrum hub mění. Dekompozice jehlic začíná již během jejich senescence na stromě. V této fázi se uplatňují jak endofytní, tak i epifytní a parazitické houby (např. rod *Alternaria*, *Cladosporium*, *Lophodermium*) (Przybył et al. 2008, Tokumasu & Aioiki 2002). V další fázi jehlice ze stromu opadají na svrchní vrstvu půdy (opadová vrstva), kde nejprve dochází k rozkladu vnitřního obsahu buněk a posléze i k rozkladu buněčných stěn impregnovaných ligninem. Na této fázi se podílí řada saprotrofních zástupců vřeckovýtrusných (např. *Verticicladium trifidum*, *Sympodiella acicola*) a stopkovýtrusných hub (např. *Mycena galopus*, *Marasmius androsaceus*) (Ponge 1991, Tokumasu & Aioiki 2002, Tokumasu et al. 1994). Po několika letech jehlice přecházejí do fermentační a humusové vrstvy, kde jsou finálně rozkládány ektomykorizními, příp. erikoidně mykorizními, houbami (Lindahl 2007, Ponge 1991).

Na rozkladu jehlic v různém stádiu dekompozice se mimo hub podílejí i další organismy. Jehlice jsou bezobratlými živočichy rozmělněny na menší části (Siira-Pietikäinen et al. 2008), a tím se stávají dostupnějšími pro hlavní rozkladače opadu v jehličnatém lese, tedy bakterie a houby (Boberg 2009, Lindahl & Boberg 2008). Houby jsou významné zejména svou schopností rozkládat těžko rozložitelné látky (lignin, tanin, humusové sloučeniny, polyfenolické látky) prostřednictvím extracelulárních enzymů (Baldrian 2006, Koukol et al. 2004, Osono 2007).

Schopnost houby kolonizovat jehlice je ovlivněna řadou faktorů (Przybył et al. 2008). Vedle vnějších abiotických (nadmořská výška, vlhkost, znečištění prostředí apod.) a biotických faktorů (přítomnost dalších organismů) jsou to i vlastnosti houby (schopnost využít zdroj, rychlost kolonizace substrátu, nálet spor, kompetiční schopnost). Výsledná kolonizace jehlic houbami je tedy dána spolupůsobením těchto faktorů v prostoru a čase (Dighton 2007).

2.2. Pancířníci

Roztoči podřádu pancířníci (Araci: *Oribatida*) jsou nejpočetnější skupinou půdních živočichů, kteří se významným způsobem podílejí na dekompozici organického materiálu (Behan-Pelletier 1999, Maraun et al. 1998a, Petersen & Luxton 1982). Dosud bylo popsáno přes 10 000 druhů, jejich skutečný počet se však odhaduje až na 100 000 (Schatz 2002).

Pancířníci jsou celosvětově rozšíření živočichové, kteří se nacházejí v celé řadě různých typů habitatů (Mitchell 1978). Kromě organické vrstvy půdy a jejího blízkého okolí (přízemní vegetace, epifytické a epilittické mechy a lišejníky) obývají pancířníci i koruny stromů a dokonce i vodní prostředí (Coleman et al. 2004, Schatz & Behan-Pelletier 2008, Wallwork 1970).

Počet pancířníků v půdě je závislý na lokalitě. V černozemích vlhkých a teplých oblastí se jejich počet pohybuje okolo 30 000 jedinců na m², naproti tomu v půdách jehličnatých lesů mírného pásma může počet pancířníků dosáhnout až 500 000 jedinců na m² s lokální diverzitou 120 druhů na m² (Johnston 2000, Maraun et al. 2003, Maraun & Scheu 2000, Schatz & Behan-Pelletier 2008). Vysoká početnost pancířníků je mimo jiné dána také jejich velikostí, která se pohybuje okolo 0,15 až 2 mm (Krantz & Walter 2009). Skutečnost, že abundance pancířníků směrem k jehličnatým lesům roste, může být dána tím, že se jehličnatý opad vyznačuje vyšším poměrem uhlíku a dusíku, což vede k jeho pomalejší dekompozici a následně ke kumulaci. V takovém případě se vytváří humus typu mor s kyselým pH, jenž spolu s vlhkostí vytváří vhodné podmínky pro růst hub, které pro pancířníky představují významný zdroj potravy (Wallwork 1976). V obdělávaných a jinak narušovaných půdách však počet pancířníků na jednotku plochy klesá (Behan-Pelletier 1999).

Potravní biologii pancířníků byla dosud věnována značná pozornost. K jejímu studiu je využívána řada metod, jako jsou potravně preferenční testy (Koukol et al. 2009, Maraun et al. 1998b, Schneider & Maraun 2005), srovnávací morfologie chelicer (Kaneko et al. 1998), analýzy obsahu střev (Kaneko et al. 1995), studium enzymatické výbavy trávicího traktu (Siepel & Ruiter-Dijkman 1993) či analýzy stabilních izotopů ¹⁵N/¹⁴N (Pollierer et al. 2009, Perdomo et al. 2012, Schneider et al. 2004a).

Stejně jako existuje řada metod, existuje i řada názorů na potravní specializaci pancířníků. Schuster (1956) pancířníky rozdělil dle potravních preferencí na druhy makrofytofágní (konzumující odumřelé dřevo, kořeny, opad), mikrofytofágní (konzumující houby, řasy, lišejníky a pyl) a nesespecializované (konzumující odumřelý rostlinný materiál, houby, lišejníky a pyl). Luxton (1972) poté nahradil označení „nespecializované druhy“ novým termínem „panfytofágové“. Ze srovnávací analýzy chelicer Kaneko et al. (1998) vyvodili další skupinu označenou jako „konzumenti fragmentů“, kteří se vyznačovali stejnou potravní biologii jako panfytofágové s tím rozdílem, že konzumovali pouze předem rozrušené potravní partikule.

Siepel a Ruiter-Dijkman (1993) vytvořili novou klasifikaci založenou na přítomnosti/absenci enzymů (chitináza, celulóza, trehaláza) v trávicím traktu. Pancířníci byli rozřazeni do 7 skupin: „*herbivorous grazers*“ (celulózová aktivita; schopni strávit jak buněčnou stěnu, tak buněčný obsah rostlinných buněk), „*herbivorous browsers*“ (bez celulózové a chitinázové aktivity; schopni zpracovat jen buněčný obsah rostlin), „*herbofungivorous grazers*“ (chitinázová i celulózová aktivita; schopni využít buněčný obsah i buněčné stěny hub i rostlin), „*fungivorous browsers*“ (trehalázová aktivita; schopni strávit pouze buněčný obsah hub a lišejníků), „*fungivorous grazers*“ (trehalázová a chitinázová aktivita; schopni využít buněčný obsah i buněčnou stěnu hub), oportunní „*herbofungivores*“ (trehalázová a celulózová aktivita; schopni strávit buněčný obsah hub i buněčnou stěnu rostlin) a omnivoři (celulózová a chitinázová aktivita; schopni zpracovat buněčnou stěnu rostlin i hub, ale neschopni strávit trehalózu, jednu z hlavních komponent buněčného obsahu hub). Skupiny s označením „*browsers*“ vystihovaly pancířníky schopné využít pouze buněčný obsah potravy, zatímco termín „*grazers*“ označoval pancířníky schopné strávit jak buněčný obsah, tak i buněčnou stěnu potravního zdroje. Enzymatická výbava pancířníků se však může podle aktuálně trávené potravy měnit a dále je obtížné určit, které enzymy si vyprodukují pancířníci sami, které získají z prostředí, z půdních hub, nebo které získají od bakterií střevní flóry (Hubert et al. 2001, Liana & Witaliński 2010, Smrž & Čatská 2010). Siepel (1990) navíc uvádí, že enzymy narušující buněčnou stěnu hub a rostlin jsou primárně produkovány za účelem rozrušení buněk pro získání na živiny bohatšího buněčného obsahu.

Schneider et al. (2004a), kteří se zabývali analýzou stabilních izotopů $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$, naproti tomu rozdělili pancířníky pouze do 4 potravních úrovní: fykofágové a fungivoři (konzumující řasy, lišejníky), primární dekompozitoři (využívající jako zdroj potravy

opad), sekundární dekompozitoři (konzumující především houby, částečně i opad) a karnivoři, mrchožrouti a omnivoři (konzumující houby i živé či mrtvé živočichy). Právě široké potravní spektrum pancířníků může významně přispívat k vysoké diverzitě, které v půdě, zejména jehličnatých lesů, dosahují (Schneider et al. 2004b).

2.2.1. Charakteristika vybraných druhů pancířníků

V této kapitole je uvedena stručná charakteristika 4 druhů pancířníků, které jsem v rámci této práce použila.

***Adoristes ovatus* (čeleď *Liacaridae*)**

Tento druh pancířníka s hladkým povrchem těla dorůstá do délky okolo 649 μm (Caruso & Migliorini 2009). Patří mezi pancířníky s kratšími končetinami a vyšší mobilitou v opadu (Krantz & Walter 2009). Z potravního hlediska je řazen mezi panfytofágy, vedle rostlinného materiálu se živí i houbami (Luxton 1991).

***Phthiracarus* sp. (čeleď *Phthiracaridae*)**

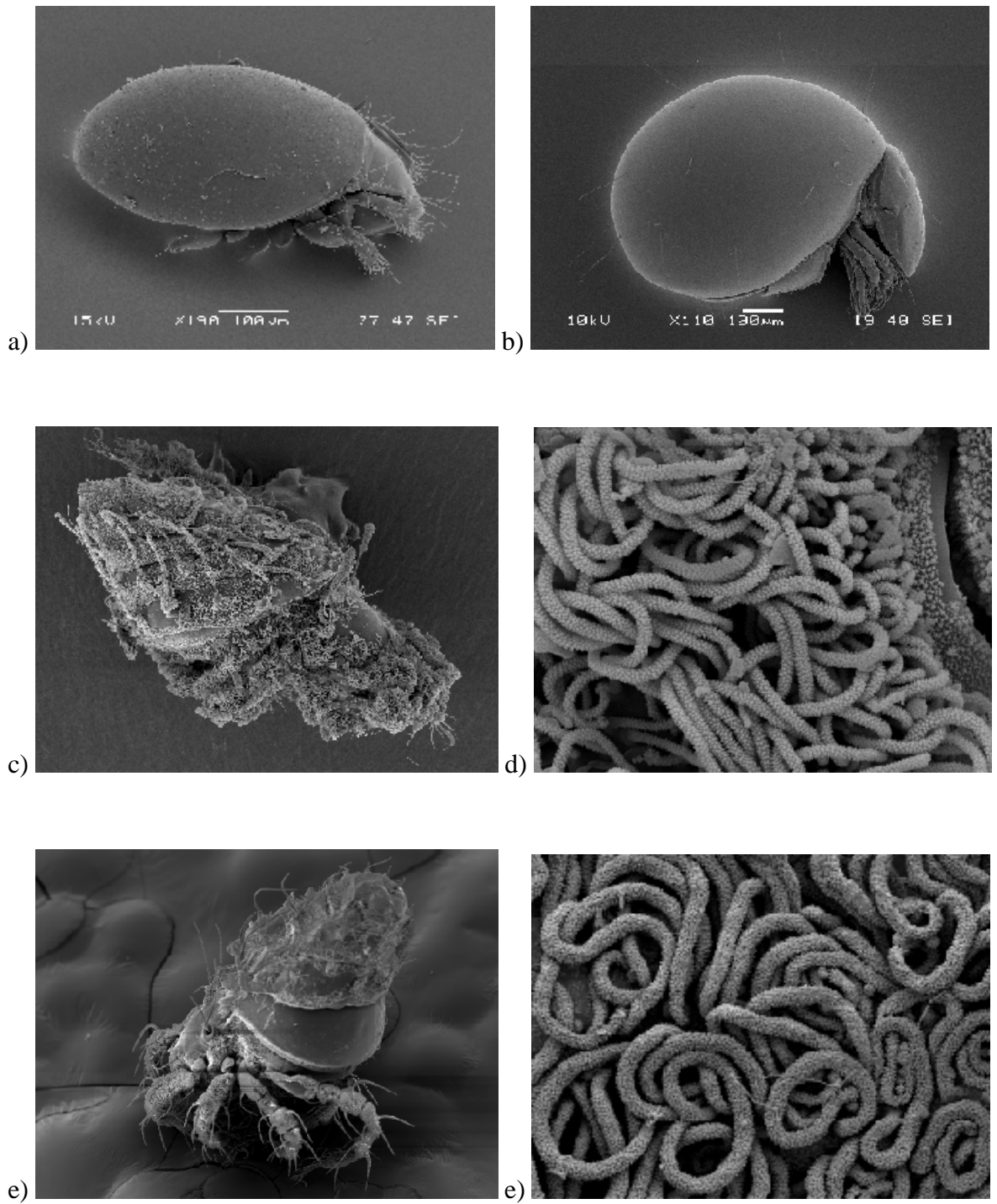
Délka těla zástupců rodu *Phthiracarus* je velmi variabilní, pohybuje se podle druhu v rozmezí 400 – 1500 μm . Společnými rodovými znaky jsou hladký povrch těla, krátké končetiny a velmi nízká mobilita v opadu, která souvisí s potravní biologii (Krantz & Walter 2009). Zástupci tohoto rodu jsou makrofytofágové, živí se tedy rostlinným opadem, do jehož vnitřku i zalézají (Pande & Berthet 1973). Existuje několik studií, ve kterých zástupci tohoto rodu konzumovali fragmenty hub přítomných v rostlinném materiálu (Hartenstein 1962, Schuster & Murphy 1991).

***Porobelba spinosa* (čeleď *Damaeidae*)**

Povrch těla *P. spinosa* je pokryt vláknitým cerotegumentem a svlečkami. Velikostně se jedná o menšího pancířníka, který dorůstá do délky 345 – 420 μm (Pèrez-Íñigo 1997). Na rozdíl od předchozích pancířníků má delší nohy a vyznačuje se značnou mobilitou v opadu (Krantz & Walter 2009). Z potravního hlediska se jedná o mikrofytofága, který se živí především houbami (Schuster 1956).

***Spatiodamaeus verticillipes* (čeleď *Damaeidae*)**

Tento druh pancířníka se stejně jako *P. spinosa* vyznačuje povrchem těla pokrytým cerotegumentem a svlečkami, dlouhými končetinami a značnou mobilitou v opadu (Krantz & Walter 2009). Oproti předchozímu druhu však dorůstá až do délky 675 – 695 μm (Pèrez-Íñigo 1997). Z hlediska potravní biologie je řazen mezi mikrofytofágy, konzumuje převážně houby (Schuster 1956).



Obr. 1: Morfologie pancířníků: a) *Adoristes ovatus*, b) *Phthiracarus* sp., c) *Porobelba spinosa*, d) detail cerotegumentu druhu *P. spinosa*, e) *Spatiodamaeus verticillipes*, f) detail cerotegumentu druhu *S. verticillipes* (foto: J. Mourek)

2.3. Interakce hub a pancířníků

Lesní opad představuje rozsáhlou mozaiku, v níž žije obrovské množství organismů. Tyto organismy se dostávají do vzájemných interakcí, což udržuje přirozenou rovnováhu tohoto ekosystému. Houby na jednu stranu kompetují o prostor a živný substrát, na druhou stranu sami poskytují potravu, ať už ve formě vlastní stélky nebo ve formě exsudátů. Pancířníci houby využívají jako zdroj potravy, naproti tomu mohou houbám sloužit jako vektor přenosu jejich částic (fragmenty hyf, spory).

2.3.1. Konzumace hub pancířníky

Konzumace hub pancířníky může záviset na řadě faktorů. Jedním z nich je enzymatická výbava trávicího ústrojí pancířníků a tedy potažmo druh pancířníka (Siepel & Ruiters-Dijkman 1993). Dalším faktorem je typ substrátu využívaný houbami, který ovlivňuje produkci sekundárních metabolitů hub a tedy jejich případnou „chutnost“ (Bengtsson et al. 1988, Bengtsson et al. 1991, Kaneko et al. 1995, Leonard 1984). Určitý vliv na preferenci některých druhů hub může mít i dostupnost potravy. Anderson (1975) ve své studii uvádí, že půdní členovci vykazují určitou potravní plasticitu, neboť jsou schopni konzumovat široké spektrum hub, avšak v případě dostatku velmi výživné potravy se mohou jevit jako potravní specialisté.

Mimoto může být konzumace ovlivněna i morfologií mycelia a spor. Maraun et al. (1998a) v laboratorních podmínkách zjistili, že se pancířníci vyhýbají houbám s dlouhými a kompaktními hyfami, do kterých se mohou snadno zamotat. Riziko pro ně představují zejména houby vykazující chitinolytickou aktivitu (např. rod *Beauveria*, *Mortierella*, *Paecilomyces*, *Penicillium*, *Trichoderma*), jež může pancířníky vážně poškodit. Autoři se proto domnívají, že pancířníci upřednostňují spíše druhy s krátkými, volnými hyfami (např. rod *Alternaria*, *Hymenoscyphus*). Překvapivě právě chitinolytický druh *Beauveria bassiana* je houbou často asociovanou s povrchem pancířníků a jiných členovců (Meikle et al. 2007, Miętkiewski et al. 2000, Renker et al. 2005, Visser et al. 1987).

Obecně platí, že pancířníci konzumují široké spektrum hub. Mezi obecně preferované houby patří tmavě pigmentované, saprotrofní druhy (rod *Cladosporium*, *Alternaria* atd.), v jejichž myceliu je přítomen pigment melanin. V menší míře jsou potom preferovány houby se světlým myceliem (např. rod *Trichoderma*, *Fusarium*) a houby spájivé (např. rod *Mucor*, *Mortierella*). Mezi nejméně konzumované houby patří zástupci

stopkovýtrusných hub (*Marasmius androsaceus*) (Hubert et al. 2004, Kaneko et al. 1995, Kaneko et al. 1998, Klironomos & Kendrick 1996, Koukol et al. 2009, Luxton 1996, Maraun et al. 1998a, Maraun et al. 2003, Mitchell & Parkinson 1976, Schneider & Maraun 2005). Tato preferovanost však může být do jisté míry zkreslené, neboť ve většině studií byli pancířníkům nabízeni zástupci spájivých a stopkovýtrusných hub jen okrajově.

Melanin je pro půdní členovce velmi obtížně stravitelný, což vede k otázce, proč jsou tyto houby preferovány. Maraun et al. (2003) se touto otázkou zabývali a navrhli několik hypotéz, které by tento paradox mohly vysvětlit. První hypotéza hovoří o tom, že tmavé houby mohou, na rozdíl od ostatních hub, obsahovat více živin. Druhá hypotéza se opírá o možnost, že pancířníci vyhledávají tyto houby z důvodu využití jejich velmi efektivních exoenzymů. Třetí hypotéza navrhuje, že tmavé houby jsou preferovány pro jejich nízkou toxicitu a poslední hypotéza říká, že tmavé houby mohou být pancířníky vyhledávány jako indikátory určitého stádia rozkladu organického materiálu, kde jsou přítomny i další druhy preferovaných hub. I přes tyto hypotézy zůstává nejasné, proč existuje v rámci tmavých hub mezi pancířníky určitá preference (Schneider & Maraun 2005).

Běžným jevem, ke kterému nejen v opadu dochází, je mezidruhová i vnitrodruhová kompetice o prostor a živiny (Boddy 2000). Z několika studií vyplývá, že intenzivní konzumací určitého druhu houby mohou členovci snižovat jeho kompetitivní zdatnost (Newell 1984, Parkinson et al. 1979, Tiunov & Scheu 2005). Jako příklad lze uvést primárního kolonizátora jehlic *Lophodermium pinastri*, který je v sukcesním sledu následován sekundárním dekompozitorem *Verticicladium trifidum* (Ponge 1991). Setkají-li se tyto dvě houby na substrátu, kompetičně silnější druh *V. trifidum* začne omezovat růst a tvorbu plodnic *L. pinastri* (Gourbière et al. 2001). V přítomnosti pancířníků druhů *Spatiodamaeus verticillipes* a *Porobelba spinosa* je biomasa kompetičně silnějšího druhu *V. trifidum* intenzivně spásána (Koukol et al. 2009), čímž se může značně oslabit jeho kompetitivní zdatnost vůči druhu *L. pinastri*. Tento druh by v tomto případě mohl intenzivněji růst a případně i vytvořit plodnice.

Konzumace hub pancířníky, ale i jinými půdními bezobratlými, má jak pro houby, tak pro pancířníky další význam. Vlivem konzumace hub může docházet nejen ke změnám biomasy hub v opadu, ale také k menším výchytkám v diverzně hub. Prostorové agregace půdních členovců, včetně pancířníků, vytvářejí dynamickou mozaiku konzumačních tlaků na společenstvo hub v opadu (Berthet 1964, Hanlon & Anderson 1979). Houby těmto

tlakům odolávají prostřednictvím kompenzačního růstu mycelia (Hanlon & Anderson 1979). I přesto se však mnozí autoři shodují, že konzumace hub skutečně může ovlivnit celkovou biomasu hub v opadu (Bardgett et al. 1993, Hanlon & Anderson 1979, Leonard & Anderson 1991, Lussenhop & Wicklow 1984, Maraun et al. 1998a, Parkinson et al. 1979).

2.3.2. Disperze hub půdními živočichy

Houby k šíření vlastních spor využívají jak abiotických, tak biotických vektorů. Z abiotických vektorů se v opadu uplatňuje především voda, z biotických vektorů jsou to vedle obratlovců i malí bezobratlí živočichové (Renker et al. 2005). Disperze hub půdními bezobratlými probíhá 2 mechanismy. Prvním z nich je endozoochorie, tedy přenos částic hub trávicím traktem (Lilleskov & Bruns 2005). Před vstupem do trávicího traktu dochází k mechanickému narušení houbových částic a poté k jejich dalšímu poškození enzymatickým aparátem, čímž se radikálně snižuje životaschopnost těchto částic (Visser et al. 1987). Druhým mechanismem je ektozoochorie, tedy disperze přichycených částic povrchem těla (Lilleskov & Bruns 2005). Při průchodu opadem se bezobratlí živočichové otírají o mycelia hub, čímž se na jejich povrchu těla zachytávají fragmenty hyf či spory. Při dalším kontaktu s opadem se mohou tyto částice z povrchu těla uvolňovat a kolonizovat tak nový substrát (Hanlon 1981, Hanlon & Anderson 1979). Vzhledem k tomu, že na povrchu těla nejsou částice hub vystaveny mechanickému ani enzymatickému poškození trávicím procesem, zdá se být ektozoochorie účinnějším způsobem šíření částic hub než endozoochorie (Renker et al. 2005).

Úspěšnost disperze hub prostřednictvím pancířníků je závislá na několika faktorech. Významnou roli hraje morfologie povrchu pancířníků a spor hub. Povrch těla některých pancířníků bývá pokrytý tzv. cerotegumentem (vrstva stabilních bílkovin, která pancířníky chrání jak před smáčením, tak i před vyschnutím), jenž vytváří skulpturovaný povrch těla. Některým pancířníkům dokonce na povrchu těla zůstávají zachyceny i svlečky (např. *Porobelba spinosa*). Na takto členitý povrch se mohou částice hub snadno zachytávat, a tak i šířit na nový substrát (Krantz & Walter 2009). S povrchem těla úzce souvisí i jeho velikost. Obecně platí, že čím je velikost povrchu těla živočicha větší, tím je vyšší počet zachycených částic hub (Pherson & Beattie 1979). Kromě toho mohou být i spory hub vybaveny přívěsky, které zvyšují možnost přichycení na povrchu těla (Lilleskov & Bruns 2005).

Dalším faktorem, který může ovlivnit disperzi hub, je mobilita daného živočicha. Lze předpokládat, že čím je pancířník mobilnější, tím rychleji a na delší vzdálenost bude částice hub roznášet. Berthet (1964) v laboratorních podmínkách naměřil maximální rychlost pohybu pancířníků 42 cm / den. Této rychlosti však v přirozených podmínkách heterogenního opadu mohou jen těžko dosáhnout. Kromě toho se jejich mobilita může měnit jak s typem a vlhkostí opadu, tak s typem půdy a se sezónou.

Díky disperzi prostřednictvím pancířníků mohou houby rychleji kolonizovat nové substráty, čímž se do určité míry může měnit i prostorová distribuce společenstev hub v opadu.

3. Metodika

3.1. Lokalita pro odběr opadu

Opad jsem odebírala v NP České Švýcarsko 3 km západně od obce Doubice, na lokalitě Růžová zahrada (50°53'20.28"N, 14°24'53.82"E). Charakteristickou dřevinou na této lokalitě je borovice lesní (*Pinus sylvestris*) s příměsí borovice vejmutovky (*Pinus strobus*), lokální podrost je tvořen brusnicí borůvkou (*Vaccinium myrtillus*). Matečnou horninou jsou pískovce, půda je lehká, písčité až hlinito-písčité. Opad jsem sbírala z několika míst téže lokality z opadové (L-horizont) a fermentační vrstvy (F-horizont) opadu. Pro jehlice z opadové vrstvy je typická celistvost, zatímco na jehlicích z fermentační vrstvy je znatelný mikrobiální rozklad při ještě rozeznatelné struktuře jehlic (Lindhal et al. 2007). Odebraný opad (cca 30 l) jsem ukládala do velkých polyethylenových pytlů a zpracovala do 24 h od sběru. Odběr vzorků jsem prováděla v termínech 7. 9. 2009 a 30. 10. 2009 pro studium vlivu pancířníků na kolonizaci opadu a 12. 5. 2011 a 5. 11. 2011 pro detekci mykobioty na povrchu a v exkrementech pancířníků.

3.2. Extrakce pancířníků z opadu

Pancířníky z opadu jsem extrahovala prostřednictvím Berlese-Tulgrenova extraktoru (viz Obr. 2). Základní komponentou extraktoru je skleněná nálevka (průměr nejširší části 30 cm, ústí hrdla 3 cm) držaná v dřevěném stojanu. V horní části nálevky je umístěno kovové síto (průměr 26 cm, velikost ok 2 x 2 mm), nad nímž svítí žárovka

(40W). Dolní část nálevky ústí do sběrné nádoby. Jako sběrnou nádobu jsem použila polypropylenovou krabičku se sádrou, v jejímž víčku jsem vyřízla otvor (průměr 3 cm), do něž přesně zapadlo ústí nálevky (podrobný postup viz 5.3.1. Příprava systémů). Pro získání pancířníků jsem celkem použila 10 extraktorů.

Nálevky jsem nejprve omývala v cca 8 l vody s přídavkem 0,5 l SAVA (SAVO Original) ve výsledné koncentraci chlornanu sodného 2,8 %, potom jsem je oplachovala pod tekoucí vodou a po oschnutí jsem vnitřek nálevek ještě otřela 30% etanolem. Síta nálevek jsem připravila stejným způsobem. Po oschnutí nálevek a sít jsem vzorky opadu rovnoměrně rozprostřela do sít a zapnula žárovky. Po dvou dnech jsem sběrné krabičky pod extraktory vyjmula a ze směsného vzorku jsem pod binokulární lupou (Leica EZ4, režim plného a průchozího světla, zvětšení 30x) vybírala pancířníky (*Adoristes ovatus*, *Phthiracarus* sp., *Porobelba spinosa*, *Spatiodamaeus verticillipes*). Pancířníky jsem vybrala tak, aby reprezentovali skupiny s odlišnou velikostí a morfologií povrchu. Ze směsného vzorku jsem pancířníky vybírala štětečkem, který jsem po každém jedinci oplachovala v kádince s 30 % etanolem a poté v kádince se sterilní destilovanou vodou. Pancířníky téhož druhu jsem umísťovala do polypropylenové krabičky se sádrou (stejně jako při přípravě systémů), kterou jsem předtím ještě zavlhčila sterilní vodou. Z těchto krabiček jsem štětečkem oplachovaným v etanolu a ve vodě pancířníky odebírala a vkládala do příslušných systémů variant SP a TP a do systémů pro následný oplach pancířníků a kultivaci exkrementů.



Obr. 2: Berlese-Tullgrenovy extraktory

3.3. Vliv pancířníků na kolonizaci opadu houbami

3.3.1. Příprava systémů

Základem systémů byla polypropylenová krabička s víčkem (11 x 8,5 x 3 cm). Do víčka každého systému jsem rozžhaveným korkovrtem udělala otvor o průměru 1 cm, který jsem překryla kouskem planktonky (velikost ok 80 μ m), aby byl zajištěn přístup vzduchu do systému, ale zároveň aby bylo zabráněno úniku pancířníků. Na dno každého systému jsem nalila 30 ml sádry, kterou jsem připravila smícháním práškové sádry sterilizované v autoklávu (125 kPa, 121°C, 20 minut) se sterilní destilovanou vodou sterilizovanou stejným způsobem. Sádroviny v systémech jsem nechala 20 min. tuhnout, potom jsem systémy přenesla pod UV, aby byla dle možností zajištěna maximální sterilita. Po 24 hod. jsem založila jednotlivé varianty systémů.

3.3.2. Design a založení

V rámci tohoto experimentu jsem použila 2 druhy pancířníků, *A. ovatus* a *Phthiracarus* sp. Pancířníka *Phthiracarus* sp. se mi nepodařilo určit do druhu, neboť druhy rodu *Phthiracarus* se velmi obtížně určují (Mourek os. sděl.). Zmíněné druhy jsem vybrala na základě jejich nejvyšších četností po extrakci z opadu. I přesto byl počet jedinců rodu *Phthiracarus* na založení všech 6 zamýšlených variant, v nichž bych sledovala 2 faktory (vlastní šíření hub na nové jehlice a šíření hub prostřednictvím pancířníků), nedostačující. Z tohoto důvodu jsem založila pouze 5 variant.

Varianty a jejich zkratky:

1. TP – jehlice z opadu s 10 pancířníky od každého druhu
2. SP – sterilní jehlice s 10 pancířníky od každého druhu
3. ST – sterilní jehlice s 6 kolonizovanými fragmenty jehlic z opadu
4. T – kolonizované jehlice z opadu
5. S – sterilní jehlice

Do systémů variant T a TP jsem navázila 4 g jehlic, které jsem náhodně odebrala z polyethylenových sáčků se vzorky opadu. Tyto systémy jsem zvlhčila 8 ml sterilní destilované vody. Do systémů variant S, ST a SP jsem vložila 2 g sterilních jehlic a

následně zavlhčila 10 ml sterilní destilované vody (vypočtená ztráta 2 g vody vysušením). Sterilní jehlice pocházely ze vzorků opadu, odkud jsem jehlice odebrala, vysušila je v sušárně, po 2 g zabalila do alobalu, následně sterilizovala v autoklávu (125 kPa, 121°C, 20 minut) a po vychladnutí umístila do příslušných systémů (viz Obr. 3).



Obr. 3: Připravený systém SP

3.3.3. Vyhodnocování kolonizace opadu

Vyhodnocování systémů jsem prováděla dvěma způsoby. Principem prvního způsobu byla kultivace hub z povrchově omytých fragmentů jehlic na agarovém médiu. Narostlé kolonie hub jsem po vytvoření determinačních znaků určila, případně odizolovala na bramborovo mrkvový agar (PCA, Fassatiová 1986) pro pozdější dourčení. Tento způsob vyhodnocení měl zachytit především druhy aktivně rostoucí na povrchu jehlic. Druhý způsob vyhodnocování byl založen na přímém určování hub vyrůstajících z jehlic v systémech pod binokulární lupou. Tato metoda měla zachytit i druhy obtížně kultivovatelné, které nebylo možné zachytit první metodou. Subjektivní hodnocení pokryvnosti jehlic částečně zatížilo tento způsob vyhodnocování chybou, proto jsem větší váhu přikládala výsledkům z prvního způsobu vyhodnocování.

Kultivace hub povrchově omytých fragmentů jehlic

Z každého systému jsem náhodně odebrala pomocí nůžek a sterilní pinzety 10 fragmentů jehlic (cca 2 cm), které jsem vložila do 100 ml Erlenmayerovy baňky se 70 ml

sterilní vody a dvěma kapkami smáčedla Tween. Uzavřené Erlenmayerovy baňky jsem nechala na třepačce míchat při rychlosti 450 otáček za min. po dobu 10 min. Poté jsem obsah baňky slila a fragmenty jehlic pinzetou přenesla do nové baňky se stejným obsahem a za stejných podmínek opět promíchala pro hrubé odstranění nečistot. Po druhém promíchání jsem obsah baňky opět slila a jehlice pinzetou přenesla na sítko sterilizované v 30% H₂O₂, kde jsem fragmenty jehlic dále oplachovala proléváním 1 l sterilní destilované vody. Ke konci prolévání jsem do sterilní kádinky zachytila zhruba 50 ml protékající vody. Z této kádinky jsem sterilní špičkou odpipetovala dvakrát po 1 ml, vysela na Petriho misku (9 cm) s PCA a rozetřela skleněnou tyčkou pro kontrolu úspěšnosti oplachu. Omyté jehlice jsem po pěti fragmentech umístila na Petriho misku s PCA (9 cm) a inkubovala v termostatu po dobu 6 dní při teplotě 21 °C (viz Obr. 4).

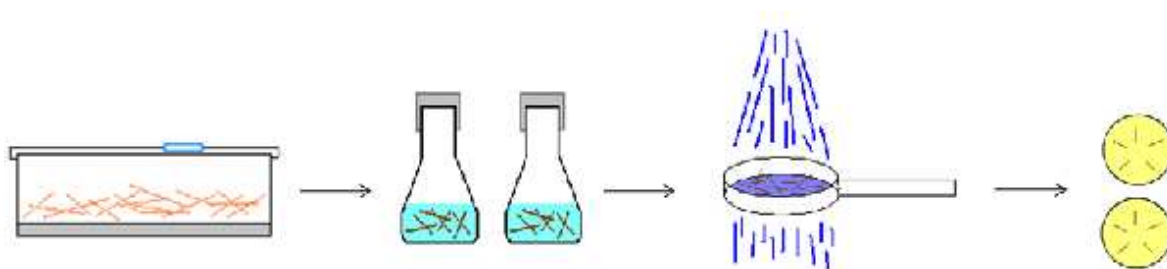
Vyrůstající kolonie jsem přímo určovala na základě jejich morfologie. Na každém fragmentu jehlic jsem zaznamenávala přítomnost jednotlivých morfotypů (soubor kmenů vyznačujících se shodnými fenologickými znaky) (viz 8. Přílohy - Příloha 1). V případě, že nebylo možné přímo určit daný morfotyp, odizolovala jsem vybraný kmen tohoto morfotypu na PCA a přiřadila mu kód (KC 30 – KC 118). Tyto kmeny jsem kultivovala v termostatu při teplotě 21 °C, dokud nevytvořily determinační znaky.

Z primárních dat získaných z tohoto experimentu jsem provedla výpočet relativních četností (f_i) jednotlivých taxonů hub podle vzorce:

$$f_i [\%] = (n_i/n) * 100$$

n_i - počet jehlic kolonizovaných daným taxonem houby v rámci varianty

n - celkový počet jehlic příslušné varianty



Obr. 4: Schéma povrchového očištění jehlic pro následnou kultivaci hub

Přímé určování hub na jehlicích v systémech

Jednotlivé systémy jsem vyhodnocovala přímo pod binokulární lupou (Leica EZ4, režim plného a průchozího světla, zvětšení 30x). Přítomné houby jsem ihned určovala dle jejich morfologických znaků. Četnost (%) jehlic kolonizovaných jednotlivými morfotypy hub v systémech jsem hodnotila pomocí třístupňové škály. Hodnota 2 znamenala četnost do 33 %, hodnota 5.5 četnost v rozmezí 34-66 % a hodnota 9 vyjadřovala četnost vyšší než 67 % (viz 8. Přílohy – Příloha 2). Hodnoty 2, 5.5 a 9 jsem zvolila proto, aby při statistickém zpracování dat výstižněji charakterizovaly tři úrovně četnosti.

V tomto případě jsem pro pozdější determinaci odizolovala pouze kmeny 6 morfotypů náležících do rodu *Oidiodendron* (KC 121 – KC 126). Současný výskyt takového počtu morfotypů zmíněného rodu se mi zdál, i pro pozdější výsledky, zajímavý.

Získaná primární data jsem také v tomto případě podrobila výpočtu f_i , přičemž tentokrát „ n_i “ vyjadřovalo četnost jehlic kolonizovaných daným taxonem houby ve variantě (%).

3.4. Mykobiota povrchu a exkrementů pancířníků

3.4.1. Příprava systémů

Za účelem zjištění druhového složení hub na povrchu a v exkrementech pancířníků jsem využila zjednodušených systémů v podobě 1,5 ml mikrozkušavek (typ Eppendorf s víčkem). Na dno každé mikrozkušavky, sterilizované v autoklávu (125 kPa, 121 °C, 20 minut), jsem napipetovala 1 ml sádry (připravené stejným způsobem jako v 3.3.1) a uzavřela.

3.4.2. Vyhodnocení mykobioty

Povrch pancířníků

V tomto experimentu jsem použila 3 druhy pancířníků, *Adoristes ovatus*, *Porobelba spinosa* a *Spatiodamaeus verticillipes*. Od každého druhu pancířníků jsem založila 10 opakování po skupině 5 jedinců v systému.

Pancířníky jsem po skupinách vložila do připravených, předem označených mikrozkuvek se sádrou a ponechala po dobu 2 dnů v termostatu při teplotě 18 °C. Poté jsem každou skupinu pancířníků přenesla do nové 1,5 ml mikrozkuvky s 1 ml sterilní vody a kapkou smáčedla Tween. Následně jsem mikrozkuvku míchala po dobu 1 min při 2000 otáčkách/min na vortexu (Vortex Genie 2, Scientific Industries). Ze vzniklé suspenze jsem odpipetovala 0,5 ml, vysela na Petriho misku (9 cm) s PCA a rozetřela skleněnou tyčkou. Petriho misky jsem kultivovala v termostatu při teplotě 21 °C, dokud nezačaly narůstat kolonie hub.

Vyrůstající kolonie na Petriho miskách jsem pokud možno určovala přímo pod mikroskopem. Vzhledem k tomu, že jsem zaznamenávala počet kolonií jednotlivých morfotypů na misce (viz 8. Přílohy – Příloha 3 a Příloha 4), prováděla jsem vyhodnocování již po 5-6 dnech kultivace, kdy ještě bylo možné od sebe jednotlivé kolonie hub rozeznat. Většina kolonií však žádné morfologické determinální znaky ještě nevytvořila, proto jsem z misek odizolovala od každého morfotypu zastupující kmen. Izolované kmene jsem označila kódem (KC 130 – KC 256) a kultivovala na PCA v termostatu při teplotě 21 °C.

Z primárních dat jsem opět provedla výpočet f_i přítomných taxonů hub podle vzorce:

$$f_i [\%] = (n_i/n) \cdot 100$$

n_i - počet kolonií daného taxonu houby v rámci varianty

n - celkový počet všech kolonií hub ve variantě (dané sezónou a druhem pancířníka)

Kultivace exkrementů

Z mikrozkuvky se sádrou, odkud jsem předtím odebrala pancířníky, jsem sterilní jehlou vyjmula 5 exkrementů a vložila je do nové 1,5 ml mikrozkuvky, kde jsem je sterilizovanou paličkou (Micro-pestles, Eppendorf) rozetřela. K exkrementům jsem přidala 0,5 ml sterilní destilované vody a promíchala na vortexu po dobu 1 min (2000 otáček/min). Celou suspenzi jsem následně vysela na Petriho misku (9 cm) s PCA a rozetřela skleněnou tyčkou. Petriho misky jsem opět kultivovala v termostatu při teplotě 21 °C.

Vyhodnocování Petriho misek (viz 8. Přílohy – Příloha 5 a Příloha 6) a výpočet f_i jsem prováděla stejným způsobem uvedeným v předchozím případě.

Pro orientaci a následnou lepší interpretaci dat jsem si změřila několik exkrementů od každého druhu pancířníka. Délka exkrementu pancířníka druhu *S. verticillipes* byla přibližně 90 μm , u druhu *A. ovatus* 80 μm a u druhu *P. spinosa* zhruba 45 μm .

3.5. Determinace hub

Na základě mikroskopických znaků jsem kmeny určila do rodů a následně přeočkovala na příslušné determinační médium. Zástupce spájkivých hub jsem kultivovala na sladínovém agaru (MEA), kmeny rodu *Oidiodendron* na bramborovo dextrózovém agaru (PDA), sladínovém agaru a kukuřičném agaru (CMA), kmeny rodu *Penicillium* na sladínovém agaru, Czapkově agaru (CZA) a Czapkově agaru s kvasničným extraktem (CYA) a kmeny rodu *Trichoderma* na kukuřičném agaru. Ostatní rody jsem dále kultivovala na PCA, případně na MEA (Fassatiová 1986).

Kmeny jsem určovala podle souhrnných prací a monografií Barron (1962), Caldusch et al. (2004), Crous & Groenewald (2010), Domsch et al. (1980), Ellis (1971), Ellis (1976), Gams (1977), Gams & Holubová-Jechová (1976), Hoffmann et al. (2007), Hoog (1972), Mayer & Gams (2003), Oorschot (1980), Raper & Thom (1949), Rice & Currah (2005) a Schipper (1973).

U vybraných sterilních mycelií jsem použila molekulárně determinační metodu v podobě izolace, amplifikace a následné sekvence DNA za použití izolačního kitu ZR Fungal/Bacterial DNA MiniPrepTM, primerů ITS1F / NL4 (Gardes & Bruns 1993, White et al. 1990) a čistícího Gel/PCR DNA Fragments Extraction Kitu. Získané vzorky DNA byly osekvenovány společností MacroGene v Jižní Korei. Výsledné sekvence jsem porovnávala s databází sekvencí Gene Bank ve vyhledávacím algoritmu BLAST (The Basic Local Alignment Search Tool).

3.6. Statistické vyhodnocení dat

3.6.1. Vliv pancířníků na kolonizaci opadu houbami

Druhové spektrum hub na jehlicích v závislosti na přítomnosti pancířníků a dále na typu jehlic (kolonizovaná/sterilní) jsem analyzovala technikami mnohorozměrné analýzy dat v programu Canoco for Windows 4.5 (Centre for Biometry Wageningen, CPRO-DLO, Nizozemsko) a grafy jsem vytvořila v programu CanoDraw 4.0 (Braak & Šmilauer, 2002). Z těchto analýz dat jsem vyloučila variantu ST, neboť její párová varianta STP (sterilní jehlice se 6 kolonizovanými fragmenty jehlic z opadu a 10 pancířníky od každého druhu) nebyla založena, a dále takové taxony hub, jejichž celková frekvence výskytu na jehlicích byla menší než 5 %. Tímto krokem jsem částečně eliminovala vliv kontaminace kontrolní varianty na výsledky analýz. V případě vyhodnocování povrchově omytých jehlic to znamenalo výskyt na méně než 20 jehlicích z celkového počtu 400 jehlic, v případě vyhodnocování neošetřených jehlic v systémech to znamenalo výskyt taxonu houby ve 2 a méně systémech z celkových 40 systémů. Jelikož některá opakování představovala prázdné snímky (varianta S), přidala jsem do souboru dat fiktivní houbu označenou jako „houba“, která se v každém opakování vyskytovala právě na jedné jehlici. Tím jsem zabránila ztrátě prázdných snímků, které samy o sobě také nesou určitou informaci. Analyzovala jsem tedy 23 taxonů hub z vyhodnocování omytých jehlic kultivovaných na agarovém médiu a 22 taxonů hub z jehlic vyhodnocených přímým pozorováním pod binokulární lupou.

Získaný soubor dat z experimentu s povrchově omytými jehlicemi představoval záznam o přítomnosti/absenci houby na jehlici. Vzhledem k této skutečnosti jsem ke zpracování dat využila unimodální techniky analýzy. Pro zjištění délky gradientu dat jsem nejprve použila nepřímou analýzu DCA (Detrended Correspondence Analysis) a následně jsem data podrobila přímé analýze CCA (Canonical Correspondence Analysis). Při analýzách CCA jsem nejprve zvolila jako kovariátu jehlice a poté pancířníky. Permutační testy analýz byly definovány 499 permutacemi probíhajícími v blocích při zvolených kovariátách. Následně jsem analýzou CCA za použití dat ze všech variant testovala interakce mezi jednotlivými proměnnými (typ jehlice a pancířníci).

Závislost počtu taxonů hub na variantě jsem analyzovala v programu R 2.11.1 (The R Foundation for Statistical Computing, Vídeň, Rakousko) prostřednictvím testu One-way ANOVA (analýza rozplytů jednoduchého třídění). V témže programu jsem vytvořila graf porovnávající počty taxonů hub v jednotlivých variantách. Z analýzy dat jsem i v tomto

případě vyloučila takové taxony hub, jejichž celková frekvence výskytu na jehlicích byla menší než 5 %. V rámci této analýzy jsem nejprve testovala předpoklady pro použití mnohorozměrné analýzy ANOVA. Poté jsem k vlastní analýze použila data o počtech taxonů hub přítomných v každém opakování všech variant.

Obdobné analýzy DCA, CCA a One-way ANOVA jsem pouze pro orientaci prováděla i s daty z povrchově neošetřených jehlic. V tomto případě jsem však žádnou fiktivní houbu nepřidávala, neboť soubor dat neobsahoval žádný prázdný snímek.

3.6.2. Povrch a exkrementy

Závislost počtu částic hub na povrchu a v exkrementech na druhu pancířníka jsem testovala v programu R 2.11.1 (The R Foundation for Statistical Computing, Vídeň, Rakousko) prostřednictvím testu Multi-way ANOVA (analýzy rozplytů dvojného třídění). Vzhledem k širokému rozsahu hodnot jsem získaná data transformovala pomocí funkce odmocniny. V rámci dat jsem nejprve testovala předpoklady pro použití mnohorozměrné analýzy ANOVA, teprve potom jsem přistoupila k vlastním analýzám dat. Celkem jsem analyzovala 4 soubory dat (povrch – jaro/podzim, exkrementy – jaro/podzim), kde jsem testovala vliv druhu pancířníka i vliv sezóny na počet částic hub na povrchu nebo v exkrementech.

3.7. Seznam zkratk

Pro lepší orientaci v grafech jsem taxony hub označila zkratkami, jejichž přehled je uveden v následující tabulce (Tab. 1).

Tab. 1: Taxony hub – zkratky použité v grafech

zkratka	taxon
<i>Abs gla</i>	<i>Absidia glauca</i>
<i>Acr str</i>	<i>Acremonium strictum</i>
<i>Alt alt</i>	<i>Alternaria alternata</i>
<i>Cla cla</i>	<i>Cladosporium cladosporioides</i> s.l.
<i>Cla her</i>	<i>Cladosporium herbarum</i> s.l.
<i>Clo can</i>	<i>Clonostachys candelabrum</i>
<i>Con sp</i>	<i>Coniosporium</i> sp.
<i>Dac sp</i>	<i>Dactylaria</i> sp.
<i>Epi nig</i>	<i>Epicoccum nigrum</i>
<i>Cha mic</i>	<i>Chalara microspora</i>
<i>Lec mus</i>	<i>Lecanicillium muscarium</i>
<i>Mor hya</i>	<i>Mortierella hyalina</i>
<i>Muc hie</i>	<i>Mucor hiemalis</i> f. <i>hiemalis</i>
<i>Oid cit</i>	<i>Oidiodendron maius</i> var. <i>citrinum</i>
<i>Oid fla</i>	<i>Oidiodendron flavum</i>
<i>Oid mai</i>	<i>Oidiodendron maius</i> var. <i>maius</i>
<i>Oid mun</i>	<i>Oidiodendron muniellense</i>
<i>Oid rho</i>	<i>Oidiodendron rhodogenum</i>
<i>Oid set</i>	<i>Oidiodendron setiferum</i>
<i>Pen sp.</i>	<i>Penicillium</i> sp.
<i>Pen sp1</i>	<i>Penicillium</i> sp.1
<i>Pen sp2</i>	<i>Penicillium</i> sp. 2
<i>Pen sp3</i>	<i>Penicillium</i> sp. 3
<i>Pen sp4</i>	<i>Penicillium</i> sp. 4
<i>Pen spi</i>	<i>Penicillium spinulosum</i>
<i>Pha per</i>	<i>Phaeostalagmus peregrinus</i>
<i>Pha ten</i>	<i>Phaeostalagmus tenuissimus</i>
<i>Phi sp.</i>	<i>Phialophora</i> sp.
<i>Sel cur</i>	<i>Selenosporella curvispora</i>
ste myc	sterilní bílé mycelium
<i>Sym aci</i>	<i>Sympodiella acicola</i>
<i>Tri vir</i>	<i>Trichoderma viride</i>
<i>Umb ram</i>	<i>Umbelopsis ramanniana</i>
<i>Ver tri</i>	<i>Verticicladium trifidum</i>
<i>Xen pin</i>	<i>Xenopolyscytalum pinae</i>

4. Výsledky

4.1. Detekované houby

Na jehlicích, na povrchu pancířníků a v jejich exkrementech jsem zaznamenala celkem 57 taxonů hub. V následující souhrnné tabulce (Tab. 2) jsou tyto taxony řazeny podle výskytu na uvedených substrátech. Z výčtu je patrné, že druhové spektrum hub, které jsem detekovala na povrchu a v exkrementech pancířníků (25 taxonů), je oproti spektru hub na jehlicích (44 taxonů) početně výrazně nižší. Pouze u 13 taxonů hub jsem zaznamenala výskyt jak na jehlicích, tak na povrchu či v exkrementech pancířníků. Je tedy zřejmé, že pancířníci mohou přenášet jen část spektra hub, které jehlice v opadu kolonizují.

Na jehlicích převládali jak zástupci rodů *Penicillium* a *Cladosporium*, tak i rodu *Trichoderma*. Rod *Penicillium* se s vysokou četností vyskytoval i na povrchu a v exkrementech pancířníků, kde dále převládali zástupci rodu *Umbelopsis*. Je zajímavé, že právě druh *Umbelopsis ramanniana* byl jedinou houbou, kterou jsem zaznamenala při každém vyhodnocování.

Úspěšnost oplachu, v rámci vyhodnocení hub na omytých fragmentech jehlic kultivovaných na agarovém médiu, jsem ověřila vyhodnocením suspenzí z konečné části oplachu. Pouze na 3 Petriho miskách (2 Petriho misky varianty T a jedna z varianty TP) jsem zaznamenala výskyt kvasinek. Ostatní Petriho misky zůstaly sterilní.

Tab. 2: Houby izolované z jehlic, z povrchu a z exkrementů pancířníků. Zelené orámování vymezuje taxony hub izolované pouze z jehlic, modré orámování taxony hub pouze z povrchu anebo z exkrementů pancířníků („omyté jehlice“ = data z vyhodnocení hub na omytých jehlicích kultivovaných na agarovém médiu, „neošetřené jehlice“ = data z vyhodnocování hub na jehlicích přímým pozorováním pod binokulární lupou)

taxon houby	kolonizace opadu		povrch pancířníků		exkrementy pancířníků	
	omyté jehlice	neošetřené jehlice	jaro	podzim	jaro	podzim
<i>Epicoccum nigrum</i>	*					
<i>Xenopolyscytalum pinae</i>	*	*				
<i>Penicillium</i> sp.1	*					
<i>Sympodiella acicola</i>	*	*				
<i>Dactylaria</i> sp.	*					
<i>Mortierella hyalina</i>	*					
<i>Absidia glauca</i>	*					
sterilní oranžové mycelium	*	*				
<i>Penicillium</i> sp. 2	*					
<i>Oidiodendron maius</i> var. <i>citrinum</i>	*					
<i>Phoma</i> sp.	*					
<i>Alternaria alternata</i>	*					
<i>Coniosporium</i> sp.	*					
<i>Verticicladium trifidum</i>	*	*				
<i>Oidiodendron setiferum</i>	*					
sterilní bílé mycelium		*				
<i>Oidiodendron flavum</i>		*				
<i>Penicillium</i> sp.		*				
<i>Phaeostalagmus peregrinus</i>		*				
<i>Oidiodendron muniellense</i>		*				
<i>Selenosporella curvispora</i>		*				
<i>Phaeostalagmus tenuissimus</i>		*				
<i>Oidiodendron rhodogenum</i>		*				
<i>Chalara microspora</i>		*				
<i>Oidiodendron setiferum</i>	*	*				
<i>Clonostachys candelabrum</i>		*				
<i>Alternaria</i> sp.		*				
<i>Phialophora</i> sp.		*				
<i>Verticillium</i> sp.		*				
<i>Anavirga laxa</i>		*				
<i>Fusarium</i> sp.		*				
<i>Chloridium</i> sp.		*				
<i>Trichoderma viride</i>	*	*	*			
<i>Penicillium spinulosum</i>	*		*			
<i>Cladosporium herbarum</i> s.l.	*	*		*		

taxon houby	kolonizace opadu		povrch pancířníků		exkrementy pancířníků	
	omyté jehlice	neošetřené jehlice	jaro	podzim	jaro	podzim
<i>Lecanicillium muscarium</i>	*	*		*		
<i>Cladosporium cladosporioides</i> s.l.	*	*	*	*	*	
<i>Mucor hiemalis</i> f. <i>hiemalis</i>	*		*			
<i>Umbelopsis ramanniana</i>	*	*	*	*	*	*
<i>Geomyces pannorum</i>	*			*		
<i>Penicillium</i> sp. 3	*			*		
<i>Penicillium</i> sp. 4	*				*	
<i>Acremonium strictum</i>	*	*	*	*		*
<i>Oidiodendron maius</i> var. <i>maius</i>		*				*
<i>Acrodontium crateriforme</i>		*	*	*	*	*
<i>Beauveria bassiana</i>			*	*		*
<i>Penicillium</i> sp. 6			*	*	*	
<i>Penicillium</i> sp. 7			*			
<i>Mucor circinelloides</i> f. <i>janssenii</i>			*			
<i>Penicillium</i> sp. 8			*		*	*
<i>Aspergillus</i> sp. 1			*			
<i>Penicillium</i> sp. 5					*	
<i>Penicillium</i> sp. 9				*		*
<i>Penicillium</i> sp. 10				*		*
<i>Umbelopsis isabellina</i>				*		
<i>Aspergillus</i> sp. 2				*		
<i>Trichoderma</i> sp. 1				*		*
počet druhů	27	29	13	15	7	9

4.2. Vliv pancířníků na kolonizaci opadu houbami

V rámci tohoto experimentu jsem celkem detekovala 44 taxonů hub (Tab. 3 a). Při vyhodnocování povrchově neošetřených jehlic jsem zaznamenala 29 taxonů hub, při vyhodnocování omytých jehlic 27 taxonů hub. Z uvedeného množství jsem pouze 12 taxonů hub zaznamenala při obou způsobech vyhodnocování.

Nejčtenějším druhem, který jsem detekovala oběmi metodami vyhodnocení, byl druh *Trichoderma viride*. V rámci hub, které byly přítomny pouze na povrchově omytých jehlicích, byl nejčtenější houbou druh *P. spinulosum*, zatímco v případě neošetřených jehlic to bylo sterilní bílé mycelium.

Tab. 3: Relativní četnosti jednotlivých taxonů hub přítomných na jehlicích (v %). Zeleně jsou orámovány taxony hub zaznamenané pouze na povrchově neošetřených jehlicích, modře taxony hub detekované jen na omytých jehlicích. Světle šedé stínování vystihuje houby s četností nad 15 %, tmavě šedé s četností nad 30 %. Celé názvy hub jsou uvedeny v předchozí Tab. 2.

taxon houby	neošetřené jehlice					omyté jehlice				
	TP	SP	ST	T	S	TP	SP	ST	T	S
sterilní bílé mycelium	19,58	6,56	14,04	35,8	33,33					
<i>O. flavum</i>	12,59	9,84	1,75	1,23						
<i>P. peregrinus</i>	8,4	0,82		2,47						
<i>O. maius</i> var. <i>maius</i>	5,59	9,02								
<i>C. microspora</i>	4,9	0,82								
<i>O. muniellense</i>	4,5	7,38								
<i>O. rhodogenum</i>	4,2	2,46								
<i>P. tenuissimus</i>	4,2		1,75	3,7						
<i>Phialophora</i> sp.	1,4	2,46								
<i>Penicillium</i> sp.	0,7	6,56	23,32		12,96					
<i>C. candelabrum</i>	0,7	4,92								
<i>Verticillium</i> sp.	0,7	1,64								
<i>A. laxa</i>	0,7									
<i>Fusarium</i> sp.		0,82								
<i>Chloridium</i> sp.		0,82								
<i>Alternaria</i> sp.			1,75		9,26					
<i>S. curvispora</i>				13,58						
<i>X. piniae</i>	11,89	2,46		8,64	3,7	8,14			5,05	
<i>S. acicola</i>	6,3			4,94		9,45				
<i>L. muscarium</i>	5,6	4,92		13,58		3,91	16,43			

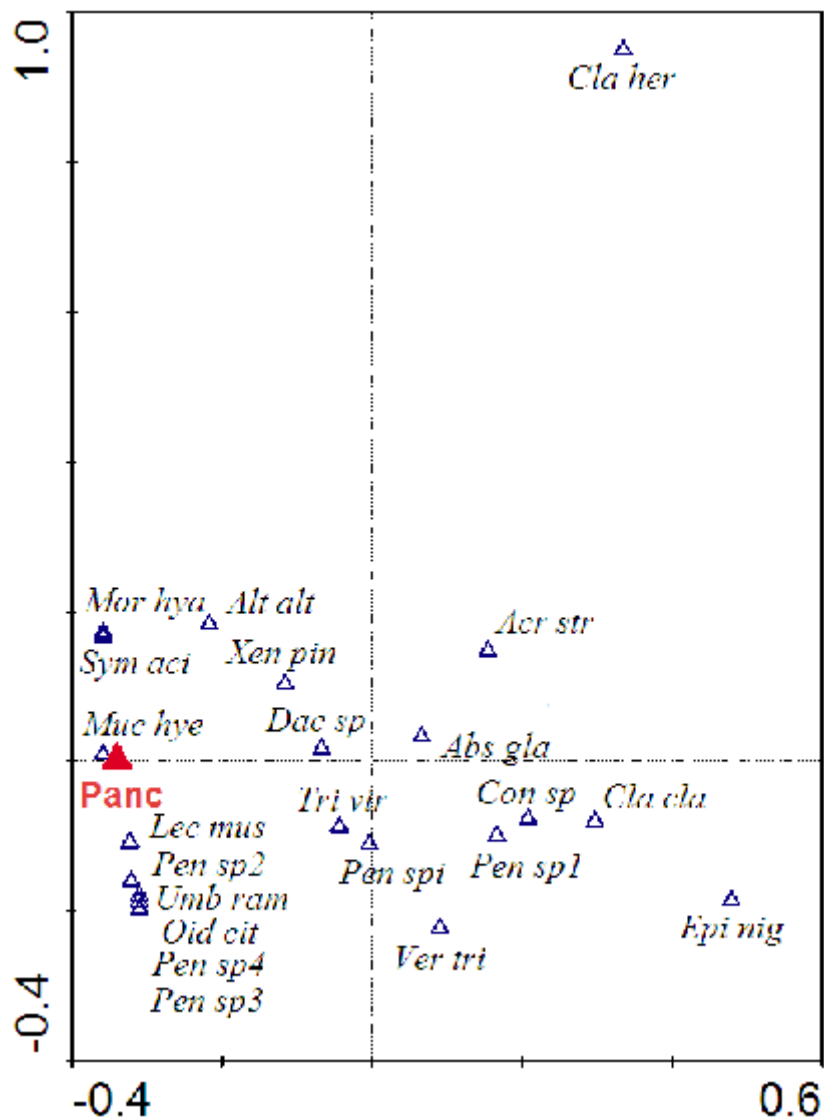
taxon houby	neošetřené jehlice					omyté jehlice				
	TP	SP	ST	T	S	TP	SP	ST	T	S
<i>O. maius</i> var. <i>citrinum</i>	4,9	1,64					3,86			
<i>V. trifidum</i>	2,8			8,64			0,48		0,51	
<i>T. viride</i>	1,4	22,13	52,63	7,41	12,96	22,8	35,75	46,58	26,26	19,2
<i>O. setiferum</i>		6,56					0,97			
<i>A. strictum</i>		4,1				0,98				
<i>A. crateriforme</i>		3,28								
<i>U. ramanniana</i>		0,82					7,25			
<i>C. herbarum</i> s.l.			1,75		24,07	3,26			6,57	19,2
<i>C. cladosporioides</i> s.l.					3,7	3,26	0,48		11,11	9,6
<i>P. spinulosum</i>						16,94	18,84	47,83	17,17	20
<i>M. hiemalis</i> f. <i>hiemalis</i>						13,03				
<i>M. hyalina</i>						6,51				
<i>Dactylaria</i> sp.						3,91	1,93	1,86	4,04	
<i>A. glauca</i>						2,93		0,62	4,55	
<i>Penicillium</i> sp.1						1,95	2,42	3,11	8,59	
<i>A. alternata</i>						1,63			0,51	
<i>Penicillium</i> sp. 2						0,65	3,38			
<i>E. nigrum</i>						0,33			14,65	6,4
<i>Coniosporium</i> sp.						0,33			1,01	
<i>Penicillium</i> sp. 3							4,35			
<i>Penicillium</i> sp. 4							3,86			
<i>G. pannorum</i>										8
sterilní oranžové mycelium										8
<i>Phoma</i> sp.										6,4
počet druhů	19	21	7	10	7	17	13	5	12	9

Analýza vztahů mezi houbami, pancířníky a typem jehlic

Cílem tohoto experimentu bylo zjistit, zda pancířníci ovlivňují spektrum hub kolonizující opad. Aby bylo možné na tuto otázku odpovědět, testovala jsem, zda se liší spektrum hub na jehlicích v přítomnosti pancířníků od spektra hub v jejich nepřítomnosti, a zda má typ jehlice (kolonizovaná/sterilní) vliv na kolonizaci jehlic houbami.

Z nepřímé analýzy DCA dat z omytých jehlic vyplynula velikost nejdelšího gradientu v datech 3,463 Gleasony a hodnota „Total inertia“ (celková variabilita souboru) 2,142. Na základě velikosti nejdelšího gradientu jsem se rozhodla pro použití unimodální přímé techniky CCA.

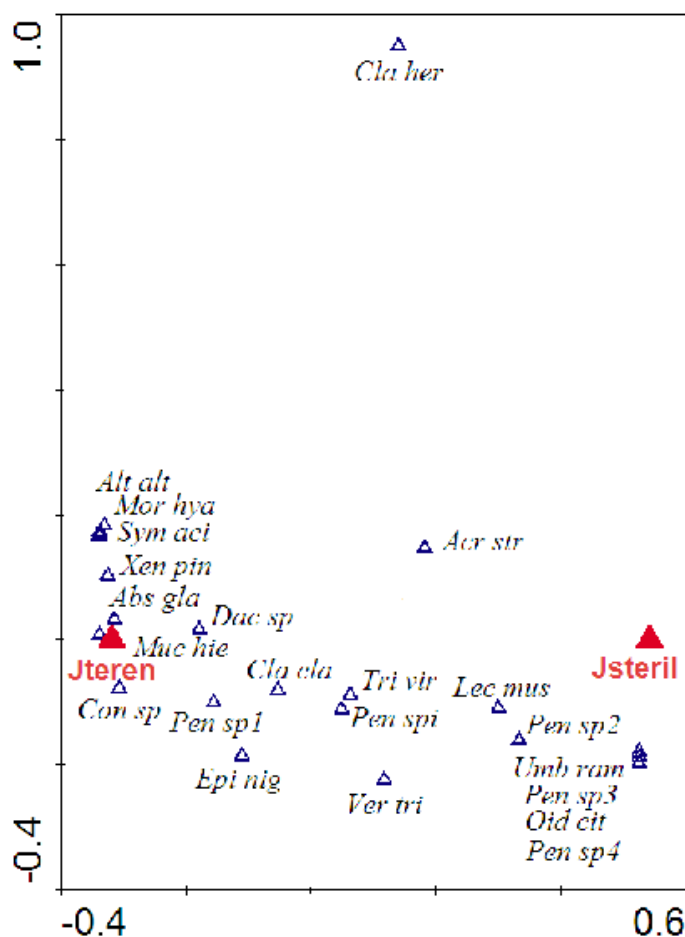
Provedené analýzy CCA potvrdily vliv pancířníků (Obr. 5) i vliv typu jehlic (Obr. 6) na druhové složení společenstva hub na jehlicích ($p < 0.05$, permutační test). Kanonická osa závislá na pancířnících celkově vysvětlila 11,9 % variability v datech, což představuje více než polovinu (59 %) veškeré variability, kterou bylo vůbec možné zachytit touto osou, neboť první osa v analýze DCA vysvětlila celkem 20,1 % variability. Kanonická osa závislá na typu jehlice potom vysvětlila 8,8 % variability. Jako významnější faktor se tedy jeví pancířníci.



Obr. 5: Ordinační diagram CCA vlivu přítomnosti pancířníků na druhové složení hub na jehlicích (Panc = pancířníci).

1.osa vysvětluje 11,9 % variability v datech, 2.osa 17,7 %.

Z Obr. 5 je patrné, že houby *A. alternata*, *M. hyalina*, *S. acicola*, *M. hiemalis* f. *hiemalis*, *L. muscarium*, *Penicillium* sp.2, *U. ramanniana*, *O. maius* var. *citrinum*, *Penicillium* sp.4 a *Penicillium* sp.3 upřednostnily výskyt na jehlicích, které byly osidlovány pancířníky. Poslední 4 zmíněné taxony na obrázku vytvářejí skupinu, což naznačuje, že se tyto houby na jehlicích vyskytovaly v přítomnosti pancířníků téměř vždy společně. Druh *M. hiemalis* f. *hiemalis* dokonce vykazuje závislost na jejich přítomnosti. Taxony hub *E. nigrum* a *C. cladosporioides* představují houby, které spíše vyhledávají jehlice bez pancířníků. Ostatní taxony hub se jeví spíše jako na přítomnosti pancířníků nezávislé taxony, případně houby s mírnou preferencí k jejich ne/přítomnosti.

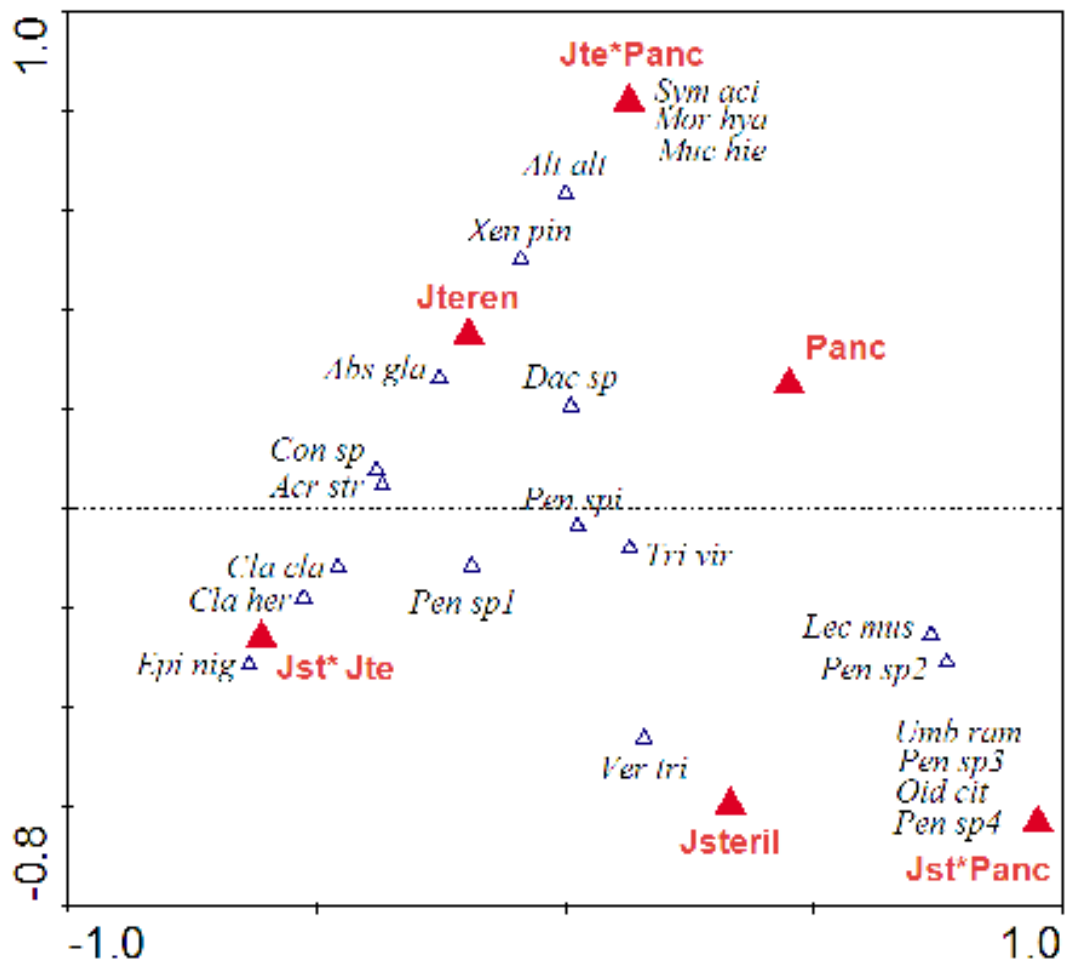


Obr. 6: Ordinační diagram CCA vlivu typu jehlic na druhové složení hub na jehlicích (Jteren = kolonizované jehlice z opadu, Jsteril = sterilní, nekolonizované jehlice)

1.osa vysvětluje 9 % variability v datech, 2.osa 17,4 %.

Z ordinačního diagramu (Obr. 6) vyplývá, že taxony hub *Penicillium* sp.2, *U. ramanniana*, *Penicillium* sp.3, *O. maius* var. *citrinum* a *Penicillium* sp.4 kolonizovaly zejména neosídlené, sterilní jehlice. To může vypovídat o jejich nízké konkurenceschopnosti vůči ostatním taxonům hub. Naproti tomu taxony hub *A. alternata*, *M. hyalina*, *S. acicola*, *X. pinae*, *A. glauca*, *M. hiemalis* f. *hiemalis*, *Coniosporium* sp., a *Dactylaria* sp. se vyskytují téměř výhradně na již kolonizovaných jehlicích. Zdá se, že druh *M. hiemalis* f. *hiemalis* kolonizuje především opadové jehlice v přítomnosti pancířníků.

V další fázi jsem testovala vliv interakcí jednotlivých proměnných na strukturu houbového společenstva. Z výsledků provedené analýzy CCA dat všech variant vyplynula průkaznost těchto interakcí ($p < 0.05$, permutační test), což je také patrné na Obr. 7. Z tabulky (Tab. 3) a z ordinačního diagramu (Obr. 7) je zřejmé, že sterilní jehlice byly v přítomnosti pancířníků kolonizovány houbami *L. muscarium*, *Penicillium* sp.2, *U. ramanniana*, *Penicillium* sp.3, *O. maius* var. *citrinum* a *Penicillium* sp.4. Poslední 4 uvedené taxony představují houby, které se vyskytovaly pouze na sterilních jehlicích v přítomnosti pancířníků. Na opadových jehlicích byly v přítomnosti pancířníků přítomny druhy *S. acicola*, *M. hyalina* a *M. hiemalis* var. *hiemalis*. Houby, které se v diagramu (Obr. 7) vyskytují poblíž bodu zachycující interakci sterilních jehlic s jehlicemi z opadu (*C. cladosporioides* s.l., *C. herbarum* s.l., *E. nigrum*) k šíření na nový substrát zřejmě využívají jiných mechanismů disperze, než je přenos prostřednictvím pancířníků. Druhy *P. spinulosum* a *T. viride* podle diagramu nevykazují závislost ani na přítomnosti pancířníků, ani na typu jehlic.



Obr. 7: Ordinační diagram CCA interakce proměnných (Jteren = kolonizované jehlice z opadu, Jsteril = sterilní, nekolonizované jehlice, Panc = pancířníci, Jst*Panc = interakce mezi sterilními jehlicemi a pancířníky, Jst*Jte = interakce mezi kolonizovanými a sterilními jehlicemi, Jte*Panc = interakce mezi kolonizovanými jehlicemi a pancířníky)

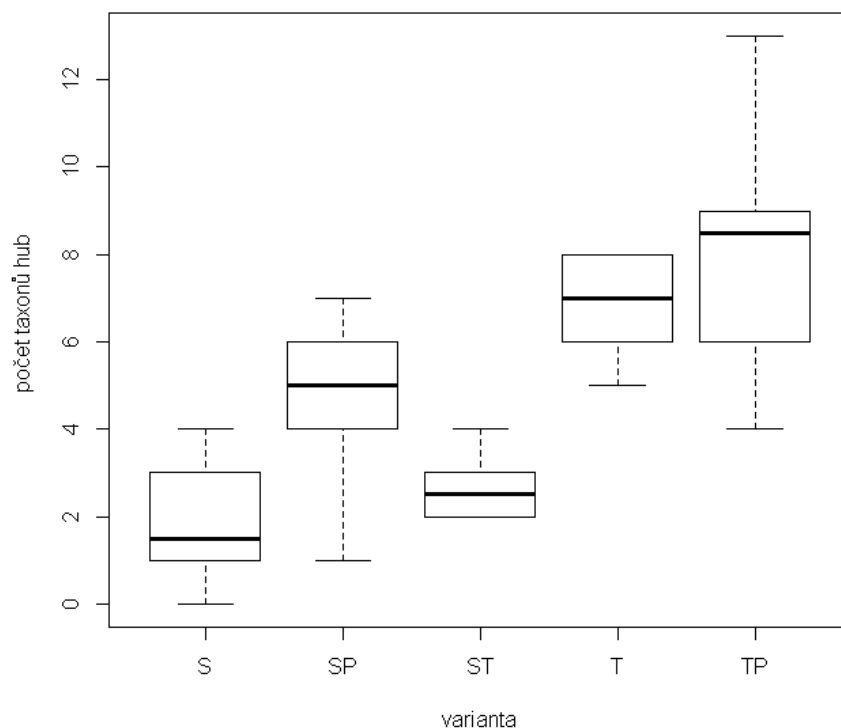
1. osa vysvětluje 12,5 % variability v datech, 2. osa 10,5 %, 3. osa 4,3 % a 4. osa 15,7 %.

Analýzy dat DCA a CCA jsem pro orientaci prováděla také s daty z povrchově neošetřených jehlic. Orientační charakter těchto dat byl dán způsobem vyhodnocení, který poskytl pouze přibližná data o výskytu hub s možným subjektivním zkreslením. Analýzou DCA byla zjištěna velikost nejdelšího gradientu 3,991 Gleasonů a hodnota „Total inertia“ 2,758. V tomto případě jsem se rozhodla také pro použití analýzy CCA. Provedené analýzy CCA znovu potvrdily vliv přítomnosti pancířníků i typu jehlic na druhové složení společenstva hub na jehlicích ($p = 0.002$, permutační test). Jako významnější faktor se

v tomto případě jeví typ jehlic, neboť kanonická osa závislá na typu jehlic vysvětlila 14,1 % celkové variability v datech, zatímco kanonická osa závislá na pancířnících vysvětlila pouze 12,1 % celkové variability. I v tomto případě vyšly interakce jednotlivých proměnných jako statisticky průkazné ($p < 0.05$, permutační test).

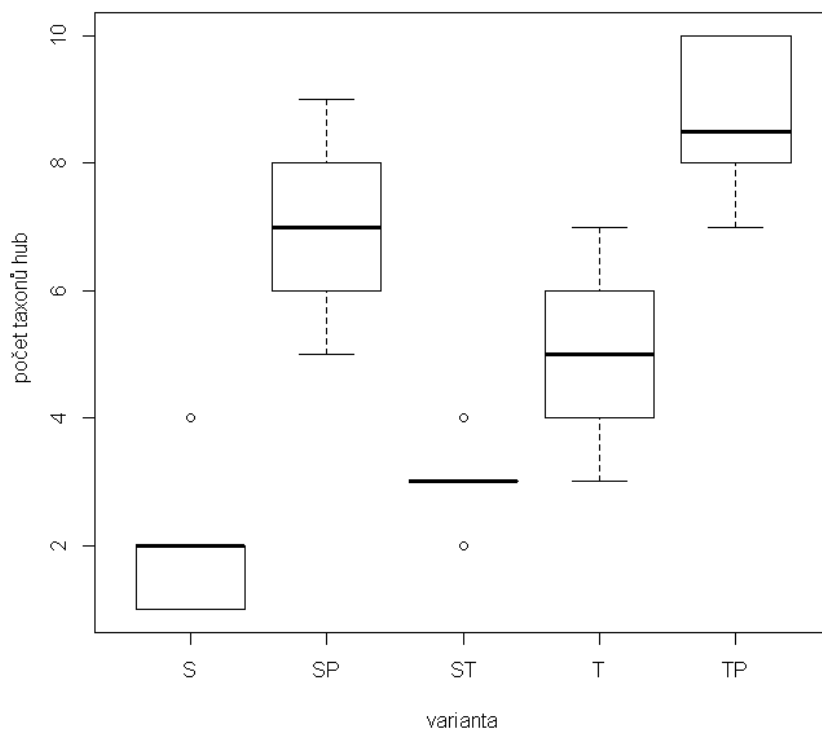
Závislost počtu druhů hub na variantě

Abych mohla odpovědět na otázku, zda se diverzita hub mění s přítomností pancířníků a s typem jehlic, testovala jsem závislost počtů taxonů hub na jednotlivých variantách prostřednictvím analýzy rozptylů jednoduchého třídění (One-way ANOVA) v programu R (R 2.11.1). Předpoklady pro použití této analýzy data z omytých jehlic splňovala. Z výsledků vyplynula statisticky průkazná závislost počtu taxonů hub na variantě ($p < 0.05$). Počty taxonů hub v jednotlivých variantách jsou zachyceny na Obr. 8. Nejvyšší diverzitu hub vykazovala varianta TP, druhou nejvyšší varianta T. Rozdíl mezi variantami TP a P není příliš velký, což může být dáno tím, že v již kolonizovaných jehlicích v opadu mohou pancířníci přenášet především houby, které už tam jsou přítomny. Mezi variantami je zřetelný rozdíl v počtu druhů, neboť jediným zdrojem částic hub pro kolonizaci jehlic jsou pancířníci. Naměřená diverzita hub v kontrolní variantě byla dána kontaminací systémů.



Obr. 8: Rozdíl v počtu taxonů hub mezi jednotlivými variantami při vyhodnocování dat z omytých jehlic.

Analýzu rozptylů jednoduchého třídění jsem prováděla i s daty z povrchově neošetřených jehlic, a i v tomto případě vyšla závislost počtu taxonů hub na variantě statisticky průkazná ($p < 0.05$). Počty taxonů hub v jednotlivých variantách jsou uvedeny na Obr. 9. Z obrázku je patrný rozdíl v diverzitě hub na opadových jehlicích v přítomnosti (TP) a v nepřítomnosti pancířníků (T). Také druhá nejvyšší diverzita byla zaznamenána ve variantě SP. Na tomto obrázku jsou dobře viditelné rozdíly ve variantách s a bez pancířníků. I v tomto případě je nejnižší diverzita, vyjma kontroly, opět ve variantě ST, což nasvědčuje tomu, že samovolné šíření hub není příliš účinným způsobem disperze.

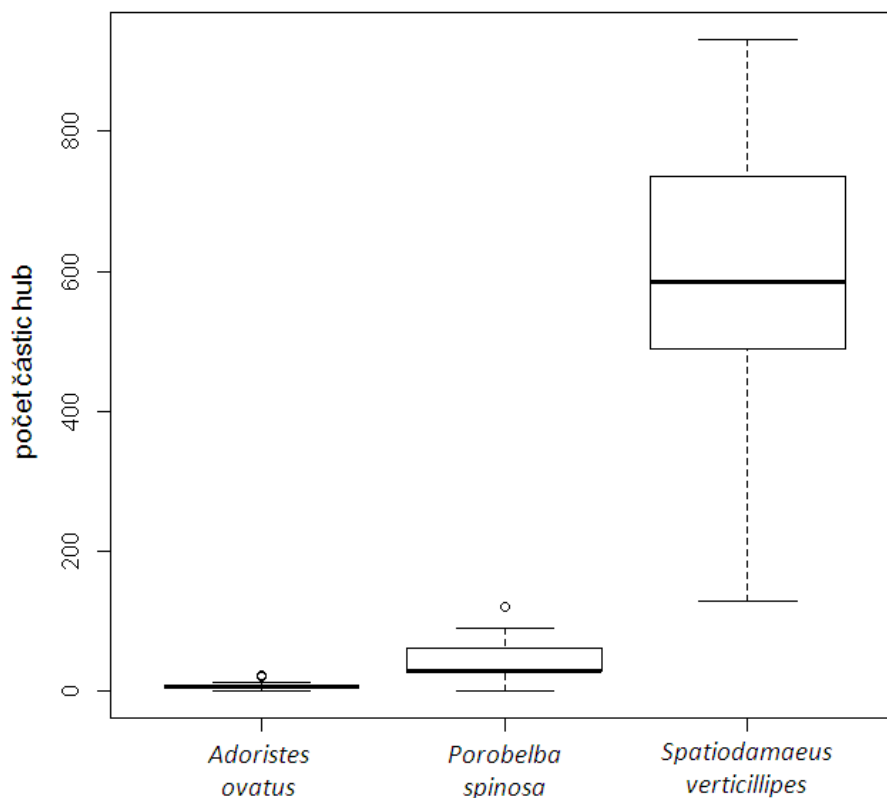


Obr. 9: Rozdíl v počtu taxonů hub mezi jednotlivými variantami při vyhodnocování dat z povrchově neošetřených jehlic.

4.3. Mykobiota povrchu a exkrementů pancířníků

4.3.1. Povrch pancířníků

Analýza rozptylů dvojného třídění (Multi-way ANOVA) dle očekávání potvrdila vliv druhu pancířníka na počet částic hub na povrchu ($p < 0.05$). Vliv sezóny (jaro/podzim) však statisticky průkazný nebyl ($p > 0.05$). Z Obr. 10 je zřejmé, že nejvyšší počet částic hub na povrchu měl pancířník *S. verticillipes*, naopak nejnižší pancířník *A. ovatus*, a to v rámci obou sezón. Velikost a struktura povrchu v tomto případě s počtem částic hub souvisela, neboť pancířník *S. verticillipes* byl z vybraných druhů pancířníků největší a zároveň měl i výrazně strukturovaný povrch. Pancířník druhu *A. ovatus* je přibližně stejně velký jako *S. verticillipes*, ale jeho povrch je hladký povrch. Na druhém místě v počtu zachycených částic na povrchu byl pancířník *P. spinosa*, který je nejmenší z vybraných druhů, ale jeho povrch je výrazně strukturovaný. Je tedy zřejmé, že velikost společně se strukturou povrchu pancířníka může určit potenciál disperze hub.



Obr. 10: Rozdíl v počtu částic hub na povrchu mezi jednotlivými pancířníky. Počet částic hub je vztažen na skupinu 5 jedinců téhož druhu v systému.

Na povrchu těchto 3 druhů pancířníků bylo přítomno celkem 22 taxonů hub (Tab. 4). Jednotlivé taxony hub se při jarním i podzimním odběru částečně překrývaly.

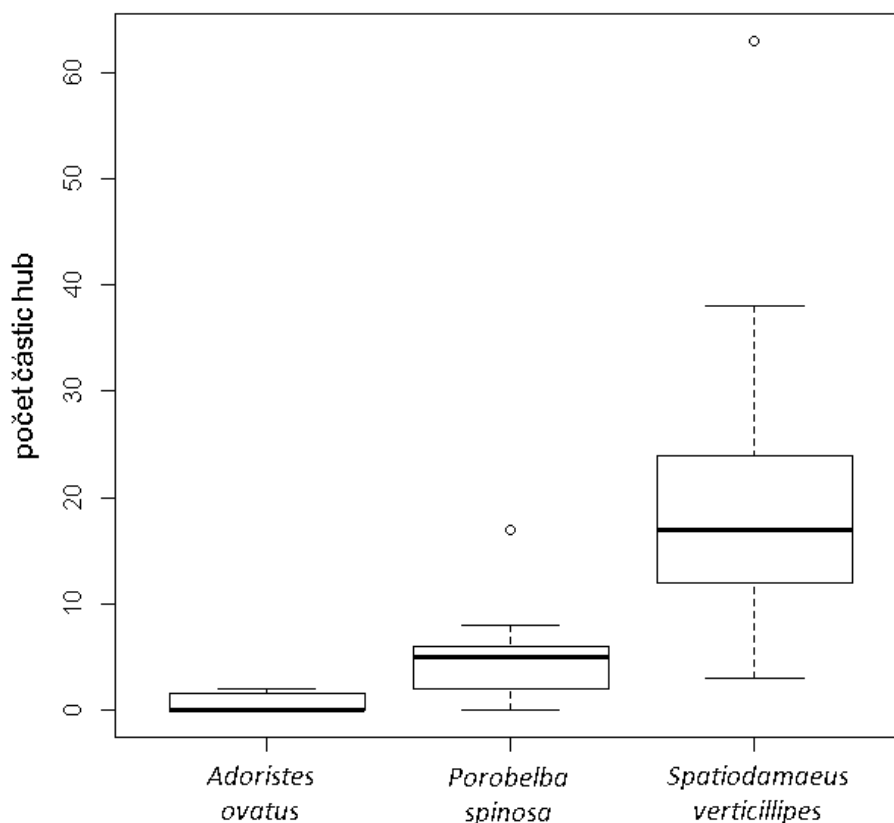
U pancířníka *P. spinosa* se počet taxonů hub při obou odběrech nelišil, zatímco u pancířníků *A. ovatus* a *S. verticillipes* byl počet taxonů při podzimním odběru vyšší. Na povrchu pancířníka *A. ovatus* byl při jarním odběru nejčetnější druh *C. cladosporioides* s.l., zatímco při podzimním odběru to byl druh *Penicillium* sp. 9. V rámci obou odběrů se na povrchu pancířníka *P. spinosa* s nejvyšším zastoupením vyskytoval druh *U. ramanniana*. Tento druh byl nejčetnější také při podzimním odběru u pancířníka *S. verticillipes*, v rámci jarního odběru to byl druh *B. bassiana*, který se vyskytoval v různé míře u všech pancířníků při obou odběrech.

Tab. 4: Četnosti jednotlivých taxonů hub přítomných na povrchu pancířníků (v %)

taxon houby	jaro			podzim		
	<i>A.ovatus</i>	<i>P.spinosa</i>	<i>S.verticillipes</i>	<i>A.ovatus</i>	<i>P.spinosa</i>	<i>S.verticillipes</i>
<i>M. hiemalis</i> f. <i>hiemalis</i>	12,2					
<i>P. spinulosum</i>		1,46	0,28			
<i>Penicillium</i> sp. 8		1,46				
<i>M. circinelloides</i> f. <i>janssenii</i>		0,73	0,07			
<i>Aspergillus</i> sp. 1		0,24				
<i>T. viride</i>			10,31			
<i>C. cladosporioides</i> s.l.	67,07		0,76	33,72		
<i>B. bassiana</i>	20,73	33,9	60,91	5,81	0,44	25,4
<i>U. ramanniana</i>		53,9	23,87		64,04	2,67
<i>Penicillium</i> sp. 6		8,29	0,91		5,48	0,51
<i>A. strictum</i>			2,33			12,81
<i>A. crateriforme</i>			0,35			15,83
<i>Penicillium</i> sp. 7			0,22			
<i>Penicillium</i> sp. 9				41,86	13,16	6,76
<i>C. herbarum</i> s.l.				18,6		22,5
<i>Penicillium</i> sp. 10					6,36	4,05
<i>Penicillium</i> sp. 3					6,14	5,83
<i>Aspergillus</i> sp. 2					4,39	
<i>L. muscarium</i>						2,28
<i>U. isabellina</i>						0,84
<i>G. pannorum</i>						0,37
<i>Trichoderma</i> sp. 1						0,15
počet druhů	3	7	10	4	7	13

4.3.2. Kultivace exkrementů

Provedená analýza dat (Multi-way ANOVA) prokázala vliv druhu pancířníka na počet částic hub v exkrementech ($p < 0.05$). Ani v tomto případě nebyl vliv sezóny statisticky průkazný ($p > 0.05$). Nejvyšší počet částic hub jsem zaznamenala v exkrementech pancířníka *S. verticillipes*, nejnižší u pancířníka *A. ovatus* (Obr. 11). Počet částic hub nesouvisel s velikostí exkrementů daného pancířníka, neboť pancířník *A. ovatus* měl ve srovnání s druhem *P. spinosa* exkrementy dvojnásobně větší, přičemž počet částic hub v jeho exkrementech byl zanedbatelný. Počet částic hub v exkrementech se zdá být závislý spíše na potravní biologii daného druhu pancířníka.



Obr. 11: Rozdíl v počtu částic hub v exkrementech mezi jednotlivými pancířníky. Počet částic hub je vztažen pro skupinu 5 jedinců téhož druhu v systému.

Z exkrementů 3 druhů pancířníků jsem odizolovala celkem 13 taxonů hub, z nichž 6 náleželo do rodu *Penicillium* (Tab. 5). Počet taxonů se při jarním a podzimním odběru příliš nelišil. V exkrementech všech 3 pancířníků byl při jarním odběru nejčastější druh *A. crateriforme*, u pancířníka *A. ovatus* ještě *C. cladosporioides* s.l. Při podzimním odběru byl v exkrementech pancířníků *A. ovatus* a *S. verticillipes* nejčastěji izolovanou houbou druh *B. bassiana* a v exkrementech zbývajícího pancířníka *P. spinosa* to byl druh *U. ramanniana*, který byl nejčastější také na jeho povrchu, a to v rámci obou odběrů.

Tab. 5: Četnosti jednotlivých taxonů hub přítomných v exkrementech pancířníků (v %)

taxon houby	jaro			podzim		
	<i>A.ovatus</i>	<i>P.spinosa</i>	<i>S.verticillipes</i>	<i>A.ovatus</i>	<i>P.spinosa</i>	<i>S.verticillipes</i>
<i>C. cladosporioides</i> s.l.	40					
<i>Penicillium</i> sp. 5	20		1,18			
<i>Penicillium</i> sp. 6		12,28	11,18			
<i>Penicillium</i> sp. 4			1,18			
<i>A. crateriforme</i>	40	38,6	75,29			14,22
<i>Penicillium</i> sp. 8		28,07				6,67
<i>U. ramanniana</i>		21,05	11,18		39,47	8,44
<i>B. bassiana</i>				50		54,22
<i>Trichoderma</i> sp. 1				25	34,21	
<i>A. strictum</i>				25		
<i>Penicillium</i> sp. 9					26,32	4
<i>O. maius</i> var. <i>maius</i>						11,11
<i>Penicillium</i> sp. 10						1,33
počet druhů	3	4	5	3	3	7

5. Diskuze

5.1. Použitá metodika

V laboratorních podmínkách jsou pro studium života pancířníků, ale i jiných bezobratlých živočichů, používány umělé systémy, tzv. microcosms, které mají simulovat přirozené podmínky půdního prostředí. Ačkoliv jsou velmi často k tomuto účelu užívány polypropylenové nebo skleněné láhve s širokým hrdlem (Adejuyigbe et al. 2006, Bardgett et al. 1993, Cortet et al. 2003, Kaneko et al. 1998, Maraun et al. 1998b), já jsem ve své práci použila nízké polypropylenové nádoby s obdélníkovým dnem. Tento typ systému mi usnadnil manipulaci s jehlicemi při zakládání a dále mi umožnil vyhodnocovat systémy pod binokulární lupou, což by při použití vysokých systémů nebylo možné.

K vyhodnocování druhového spektra hub na jehlicích jsou využívány různé metody. Za účelem zjištění druhového spektra hub, které kolonizuje vnitřek jehlice, se používají metody sterilizace povrchu prostřednictvím peroxidu vodíku (H_2O_2), etanolu (C_2H_5OH), chlornanu sodného ($NaClO$) či chloridu rtuťnatého ($HgCl_2$) (Kinkel & Andrews 1988, Deckert et al. 2002, Deckert & Peterson 2000, Tokumasu 1998). Naopak k detekci aktivně rostoucího mycelia na povrchu jehlic je nezbytné využít takových metod, aby byly odstraněny cizorodé částice z povrchu, aniž by došlo k poškození mycelia detekovaných hub. K tomu se používají metody oplachu jehlic a jiného rostlinného materiálu ve sterilní vodě (Ruscoe 1971, Tokumasu 1996). Pro vlastní detekci hub na jehlicích v systémech jsem tuto metodu použila také, přičemž úspěšnost oplachu jsem ověřovala zachycením protékající suspenze a její následnou kultivací na agarovém médiu. Vzhledem k tomu, že pouze ojediněle byly v suspenzi přítomné kolonie kvasinek, jednalo se o dostatečnou metodu k odstraňování nežádoucích částic z povrchu jehlic.

Ve studiích zabývajících se mykobiotou povrchu a trávicího traktu půdních bezobratlých je uvedena řada metod umožňujících detekci hub. Vedle izolace houbové DNA z trávicího traktu (Jørgensen et al. 2005, Remén et al. 2010), jsou to i kultivace exkrementů nebo suspenzí z povrchu a z exkrementů na agarových plotnách (Hubert et al. 2003, Hubert et al. 2004, Visser et al. 1987) a také pozorování exkrementů ve světelném mikroskopu (Anderson & Healey 1972, Bandyopadhyay et al. 2009, Lilleskov & Bruns 2005, Mitchell & Parkinson 1976). V mém případě se jako nejvhodnější metoda jevila kultivace suspenzí z povrchu a z exkrementů. Tato metoda je jednoduchá a méně časově

náročná, než zbývající dvě metody. Úskalím této metody je ovšem riziko přerůstání vyrůstajících kolonií vláknitých hub přítomnými kvasinkami nebo rychle rostoucími druhy hub, což v mém případě představovalo značné problémy při determinaci a izolaci hub.

5.2. Šíření hub v jehlicích za ne/přítomnosti pancířníků

Druhé složení hub na jehlicích bylo průkazně ovlivněno jak přítomností pancířníků, tak typem jehlic (sterilní/kolonizovaná). Z Obr. 8 a Obr. 9 vyplývá, že přítomnost pancířníků zvyšovala počet taxonů hub ve variantách. V rámci kolonizovaných jehlic se v přítomnosti pancířníků počet taxonů hub zvyšoval jen mírně, neboť pancířníci šířili především druhy hub, které byli v opadu již přítomny. Ve sterilních jehlicích byl vliv šíření hub pancířníky výraznější, než samovolné šíření hub z kolonizovaných jehlic na sterilní jehlice. K podobnému výsledku došli i Maraun et al. (1998b), kteří se zabývali obnovou společenstva hub po disturbanci v opadu.

Samovolného šíření v systémech využívaly hlavně druhy *C. cladosporioides* s.l., a *C. herbarum* s.l., což dokládá nejen vyšší četnost v systémech bez pancířníků a výskyt v kontrolních systémech, které intenzivně kolonizovaly jako kontaminace (viz Tab. 2 a Obr. 10), ale také řada studií (Black et al. 2000, Domsch et al. 1980, Górný et al. 2002, Harvey 1970). Druhy rodu *Cladosporium* patří mezi houby, které jsou pancířníky obecně preferovány (Kaneko et al. 1995, Koukol et al. 2009, Maraun et al. 1998a, Mitchell & Parkinson 1976, Schneider & Maraun 2005). Mé výsledky to ale přímo nepotvrzují, neboť částice druhu *C. cladosporioides* s.l. jsem našla pouze v exkrementech pancířníka *A. ovatus* a to jen v rámci jarního odběru. I proto si myslím, že tyto houby k šíření využívají spíše vlastních mechanismů disperze a pancířníci jsou pouze příležitostnými vektory jejich přenosu.

V přítomnosti pancířníků byly sterilní a kolonizované jehlice osidlovány odlišnými skupinami hub. Sterilní jehlice byly kolonizovány taxony *U. ramanniana*, *Penicillium* sp.3, *O. maius* var. *citrinum* a *Penicillium* sp.4, zatímco na kolonizovaných jehlicích byly přítomny druhy *S. acicola*, *M. hyalina* a *M. hiemalis* f. *hiemalis* (viz Obr. 7). V obou případech se jednalo o houby, které pancířníci běžně konzumují (Koukol et al. 2009, Mitchell & Parkinson 1976, Schneider & Maraun 2005), a zároveň které kolonizují jehlice až v pokročilejším stádiu dekompozice (Domsch et al. 1980, Kasai et al. 1995, Osono 2007, Osono et al. 2006, Osono & Takeda 2007, Rice & Currah 2005, Shirouzu et al. 2009, Schoenlein-Crusius & Milanez 1998, Tokumasu et al. 1994), což odpovídá tomu, že

sterilní jehlice pocházely ze stejné fermentační vrstvy jako jehlice kolonizované. Společné znaky v rámci těchto skupin hub se mi najít nepodařilo. V průběhu sterilizace jehlic v autoklávu však dochází k chemickým i fyzikálním změnám, které by mohly ovlivnit kolonizaci určitými taxony hub (Dust et al. 2004). Je tedy možné se zmíněné skupiny hub liší právě v preferenci určitých chemických a fyzikálních vlastností substrátu. Výjimku v tomto případě představovalo několik druhů z rodu *Oidiodendron*, které v přítomnosti pancířníků kolonizovaly oba typy jehlic. To by mohlo naznačovat vyšší toleranci těchto hub vůči substrátu.

Z výsledků analýz obou způsobů vyhodnocování jasně vyplynulo, že přítomnost pancířníků pozitivně ovlivnila diverzitu hub především na sterilních jehlicích. Pande & Berthet (1973) se však domnívají, že vzhledem k nízké mobilitě pancířníků není možné, aby disperze hub pancířníky ovlivňovala spektrum hub v opadu. Svůj závěr opřeli o pozorování mobility několika pancířníků, včetně druhu *A. ovatus* a *Phthiracarus* sp., které jsem ve svém experimentu také použila. Většina studií se však přiklání k hypotéze, že jsou pancířníci schopni ovlivňovat složení společenstva hub (Behan & Hill 1978, Maraun et al. 1998b, Renker et al. 2005, Roets et al. 2011, Stubbs 1995, Wallwork 1983).

5.3. Mykobiota povrchu a exkrementů pancířníků

Počet částic hub na povrchu prokazatelně souvisel s druhem pancířníka, především s morfologií jeho povrchu. Tento závěr podporují i výsledky studie Pherson & Beattie (1979). Nejvíce částic hub jsem zaznamenala na pancířnicích *P. spinosa* a *S. verticillipes*, jejichž povrch je pokrytý cerotegumentem a svlečkami. Nejméně jsem jich naopak detekovala na pancířníkově s hladkým povrchem *A. ovatus*, a to i přesto, že byla jeho velikost ve srovnání s druhem *P. spinosa* téměř dvojnásobná. Celkově jsem na povrchu všech druhů pancířníků našla 22 taxonů hub, které náležely mezi *Ascomycota* a *Mucorales*, přičemž nejčetnějšími taxony hub byly *U. ramanniana*, *Penicillium* sp.9, *C. cladosporioides* s.l., *C. herbarum* s.l. a *B. bassiana* (viz Tab. 4). Výskyt posledních 3 zmíněných druhů hub jsem očekávala, neboť se jedná o druhy, které jsou z povrchu chvostoskoků a roztočů běžně izolovány (Behan & Hill 1978, Christen 1975, Visser et al. 1987, Renker et al. 2005).

Patogenní houba *B. bassiana* je schopna degradovat chitin z povrchu těla členovců, a to jak mrtvých, tak i žijících. (Renker et al. 2005). Proto je také často nalézána na povrchu živých půdních členovců včetně pancířníků (Meikla et al. 2007, Meyling &

Eilenberg 2007, Miętkiewski et al. 2000, Renker et al. 2005, Visser et al. 1987). Tomu odpovídají i mé výsledky, neboť jsem tento druh s vysokou četností zaznamenala na povrchu všech pancířníků v rámci obou sezón. Zajímavé ovšem že, jsem tento druh zaznamenala i v exkrementech, což nasvědčuje tomu, že byla tato houba pancířníky konzumována. O tom se mi ale v literatuře žádné informace nalézt nepodařilo.

V rámci obou sezón se na povrchu pancířníků s vysokou četností vyskytoval i druh *U. rammaniana*. Tento druh byl na povrchu pancířníků nalezen zatím pouze ve studii Renker et al. (2005). Skutečnost, že je tato houba pancířníky navíc ještě konzumována, dokládají nejen předchozí studie (Maraun et al. 1998a, Schneider & Maraun 2005), ale i její výskyt v exkrementech, který jsem zaznamenala. Z potravně preferenčních testů ovšem vyplývá, že konzumace *U. rammaniana* pancířníky je spíše okrajovou záležitostí. Proto je překvapivé, že se tato houba vyskytovala v exkrementech poměrně často. Možným vysvětlením je substrát, na kterém byla *U. ramanniana* pancířníkům nabízena ke konzumaci. V rámci mé studie pancířníci konzumovali houby rostoucí v opadu, zatímco ve studiích Maraun et al. (1998a) a Schneider & Maraun (2005) byly pancířníkům nabízeny houby rostoucí na syntetickém agarovém médiu, které může výslednou preferenci pancířníků zkreslovat (Kaneko et al. 1995).

Mezi často detekované houby na povrchu a v exkrementech různých členovců patří většinou blíže neurčené druhy z rodu *Penicillium* (Hubert et al. 2003, Hubert et al. 2004, Renker et al. 2005, Visser et al. 1987). Výskyt několika blíže neurčených druhů rodu *Penicillium* jsem zaznamenala jak na povrchu, tak v exkrementech, přičemž v exkrementech tvořili dominantní část spektra přítomných hub. Vysoké četnosti však dosahoval v případě povrchu jen jeden druh, v případě exkrementů dva druhy. V ostatních případech se zástupci tohoto rodu vyskytovali méně. I přesto je možné, že by se pancířníci mohli podílet na disperzi spor a fragmentů mycelia některých zástupců tohoto rodu. To dokumentují výsledky studie Maraun et al. (1998b), kde neurčený druh rodu *Penicillium* prostřednictvím pancířníků intenzivně kolonizoval nový substrát.

V exkrementech jsem našla celkem 13 taxonů hub (viz Tab. 5). Vedle hub, které jsem detekovala jako nejčetnější na povrchu, byly v exkrementech přítomny i 4 další taxony hub. I v tomto případě byl vliv druhu pancířníka na počet částic v exkrementech statisticky průkazný.

Celkově nejvyšší zastoupení v exkrementech měl u všech druhů pancířníků při jarním odběru druh *A. crateriforme*. Kromě rostlinného materiálu byla tato houba

izolována také z mrtvých roztočů a z povrchu pancířníků (Koukol 2010, Miętkiewski et al. 2000, Söderström & Bååth 1978). Ve studii Hubert et al. (2003) byl tento druh, stejně jako v mém případě, izolován i z exkrementů. Izolace tohoto druhu z exkrementů naznačuje, že se jedná o druh houby, který je roztoči, včetně pancířníků, konzumován. V potravně preferenčních testech je však výskyt tohoto druhu opomíjen (Kaneko et al. 1995, Maraun et al. 1998a, Mitchell & Parkinson 1976).

Další houbou, která se v exkrementech často vyskytovala je *Trichoderma* sp.1. Výskyt v exkrementech opět poukazuje na její konzumaci pancířníky. Ve studiích Maraun et al. (1998a) a Mitchell & Parkinson (1976) byl druh *T. viride* pancířníky běžně konzumována. Jsou to překvapivé výsledky, neboť rod *Trichoderma* je potenciálně toxinogenní a zároveň vykazuje chitinolytickou aktivitu (Samuels 1996). Jelikož se tato houba v exkrementech vyskytovala při podzimním odběru poměrně hojně, je možné, že její konzumace nemá na pancířníky negativní vliv.

Zbývající taxony hub se v exkrementech vyskytovaly jen v omezeném počtu. Naměřená velikost exkrementů odpovídala velikosti pancířníků. I proto měl největší pancířník *S. verticillipes* nejvyšší počet částic hub v exkrementech. Nejnižší počet částic hub v exkrementech měl pancířník *A. ovatus*, a to i přesto, že jsou jeho exkrementy téměř stejně velké jako u druhu *S. verticillipes*. Příčinou by mohla být potravní strategie zmíněných pancířníků. Pancířníci *S. verticillipes* a *P. spinosa* jsou fungivory, což znamená, že hlavní složkou potravy jsou houby, zatímco pancířník *A. ovatus* patří do skupiny nesespecializovaných pancířníků, kteří se mimo hub živí i rostlinným materiálem (Schuster 1956, Luxton 1972, Sipel & Ruiter-Dijkman 1993). Jeho exkrementy mohou být tedy vyplněny především nestarávanými rostlinnými pletivy a jen částečně částicemi hub (Pande & Berthet 1973).

Mykobiota povrchu se od mykobioty v exkrementech částečně lišila. Na povrchu bylo přítomno celkem 22 taxonů hub, zatímco v exkrementech jich bylo pouze 13. Rozdíl v počtu taxonů, ale i částic může být dán nejen tím, že se při průchodu pancířníků opadem na povrchu náhodně zachytávají spory a fragmenty hyf, což výsledný počet taxonů i částic na povrchu zvyšuje, ale také trávicími procesy. Při průchodu trávicím traktem jsou částice hub nejprve narušeny chelicerami, a posléze i trávicími enzymy. Tím se životaschopnost částic radikálně snižuje (Visser et al. 1987). Vzhledem k tomu, že na povrchu těla nejsou částice hub vystaveny mechanickému ani enzymatickému poškození trávicím traktem, zdá se být šíření částic hub prostřednictvím povrchu účinnějším způsobem než prostřednictvím

exkrementů (Renker et al. 2005). Vliv sezóny na počet částic hub na povrchu a v exkrementech nebyl statisticky průkazný.

5.4. Houby na jehlicích v kontextu s mykobiotou povrchu a exkrementů

Spektrum hub, které jsem detekovala na jehlicích, se s taxony hub izolovanými z povrchu i z exkrementů pancířníků překrývalo jen částečně.

Houby (z obou vyhodnocení), které kolonizovaly jehlice pouze v přítomnosti pancířníků, byly *O. maius* var. *citrinum*, *O. maius* var. *maius*, *O. microspora*, *O. muniellense*, *O. rhodogenum*, *O. setiferum*, *Penicillium* sp.2, *Penicillium* sp.3 a *Penicillium* sp.4, *U. ramanniana*, *M. hiemalis* f. *hiemalis*, *M. hyalina*, *C. candelabrum* a *A. crateriforme* (viz Tab. 2). Disperze těchto hub tedy může být závislá na pancířnicích, a to ostatně potvrdily i provedené analýzy. Uvedené taxony hub jsem očekávala i na povrchu anebo v exkrementech pancířníků. Z těchto hub se na povrchu vyskytovaly pouze taxony *Penicillium* sp.3, *M. hiemalis* f. *hiemalis*, *U. ramanniana*, a *A. crateriforme* (viz Tab. 4), v exkrementech jsem zaznamenala pouze *O. maius* var. *maius*, *Penicillium* sp.4, *U. ramanniana* a *A. crateriforme* (viz Tab. 5). Na povrchu i v exkrementech byly přítomny i další druhy hub, které se mohly na povrch pancířníka dostat náhodně při průchodu opadem nebo během konzumace (Visser et al. 1987). Mohlo se samozřejmě jednat i o houby, které pancířníky využívají k disperzi, jen jsem je při vyhodnocování jehlic nezaznamenala. Na jehlicích jsem například nedetekovala výskyt druhu *B. bassiana*, která na povrchu i v exkrementech pancířníků patřila k nejčastějším druhům.

Mezi houby (z obou vyhodnocení), které kolonizovaly sterilní jehlice pouze vlastními mechanismy šíření, patřily druhy *P. tenuissimus*, *Alternaria* sp., *C. herbarum* s.l. a *A. glauca* (viz Tab. 2). Zajímavé je, že mezi těmito houbami jsou i *Alternaria* sp. a *C. herbarum* s.l., jenž patří mezi houby, které jsou pancířníky obecně preferovány (Kaneko et al. 1995, Koukol et al. 2009, Maraun et al. 1998a). Očekávala bych tedy jejich přítomnost na povrchu nebo exkrementech. Toto očekávání se částečně potvrdilo u *C. herbarum* s.l., jehož částice jsem však zaznamenala pouze na povrchu 2 druhů pancířníků (*S. verticillipes* a *P. spinosa*). Druh *Alternaria* sp. se v exkrementech ani na povrchu pancířníků nevyskytoval. Zdá se tedy, že houby *P. tenuissimus*, *Alternaria* sp. a *A. glauca* k šíření skutečně využívají vlastních mechanismů disperze.

Výsledky obou experimentů je obtížné vzájemně porovnávat a vyvozovat z nich relevantní závěry. Hlavním problémem syntézy jsou odlišné druhy pancířníků.

V experimentu založeném na šíření hub v opadu jsem původně chtěla použít pancířníky druhů *S. verticillipes* a *A. ovatus*, kteří se vyznačují vyšší mobilitou v opadu a vzájemně se odlišují v morfologii povrchu těla a potravní biologii (Berthet 1964, Schuster 1956, Krantz & Walter 2009). Druh *S. verticillipes* však po extrakci z opadu nedosahoval požadovaného počtu jedinců, proto jsem jej nahradila blíže neurčeným taxonem *Phthiracarus* sp., který byl ve vzorku po extrakci druhý nejčetnější. I přesto byl jeho počet pro založení všech variant nedostačující. Z tohoto důvodu jsem založila pouze 5 z původně zamýšlených 6 variant systémů. Tento rod pancířníka řazen mezi makrofytofágy, kteří houby konzumují jen ojedinele. Povrch tohoto pancířníka navíc je hladký a mobilita nízká (Berthet 1964, Schuster 1956, Krantz & Walter 2009). V rámci tohoto experimentu by bylo vhodné vyhodnotit mykobiotu povrchu přítomných pancířníků v systémech. To jsem bohužel neudělala. Odběr pancířníků ze systémů by byl navíc stížen tím, že pancířníci rodu *Phthiracarus* zalézají do jehlic, kde setrvávají a konzumují rostlinná pletiva (Krantz & Walter 2009). Při zakládání experimentu pro studium mykobioty na povrchu a v exkrementech, se mi nepodařilo extrahovat dostatečné množství jedinců z rodu *Phthiracarus*, proto nebyl v rámci tohoto experimentu použit.

Dalším úskalím je odlišná denzita pancířníků v experimentech. V experimentu založeném na šíření hub v opadu jsem do systémů vkládala pouze 20 jedinců, což zdaleka nedosahuje jejich běžné četnosti v opadu, naopak pancířníci pro studium mykobioty na povrchu a v exkrementech byli odebíráni přímo z opadu, kde byli, oproti pancířníkům v systémech, zastoupeni v přirozené abundanci.

I přesto lze říci, že pancířníci jsou selektivními přenašeči hub, kteří mohou ovlivnit strukturu společenstva především nekolonizovaného substrátu, a že schopnost disperze částic hub souvisí s druhem pancířníka.

6. Závěr

- Na jehlicích jsem celkem zaznamenala 44 taxonů hub. V přítomnosti pancířníků byly sterilní a kolonizované jehlice osidlovány odlišnými taxony hub. Sterilní jehlice byly kolonizovány taxony *Umbelopsis ramanniana*, *Penicillium* sp.3, *Oidiodendron maius* var. *citrinum* a *penicillium* sp.4, zatímco na kolonizovaných jehlicích byly přítomny druhy *Symptodiella acicola*, *Mortierella hyalina* a *Mucor hiemalis* f. *hiemalis*.
- Druhové složení hub na jehlicích bylo průkazně ovlivněno jak přítomností pancířníků, tak i typem jehlice (kolonizovaná / sterilní)
- Na povrchu 3 druhů pancířníků (*Adoristes ovatus*, *Porobelba spinosa*, *Spatiodamaeus verticillipes*) jsem detekovala celkem 22 taxonů hub, z nichž nejčetnějšími taxony byly *Cladosporium cladosporioides* s.l., *Beauveria bassiana*, *U. ramanniana*, *Penicillium* sp.9 a *Cladosporium herbarum* s.l.
- Vliv druhu pancířníka na počet částic hub na povrchu byl statisticky průkazný.
- V exkrementech 3 druhů pancířníků jsem zaznamenala celkem 13 taxonů hub. S nejvyšší četností byly zastoupeny taxony *Trichoderma* sp.1, *B. bassiana*, *U. ramanniana*, a *Acrodontium crateriforme*.
- Vliv druhu pancířníka na počet částic hub v exkrementech byl také statisticky průkazný.
- Vliv sezóny na počet částic hub na povrchu a v exkrementech pancířníků průkazný nebyl.
- Cíle práce byly splněny.

7. Seznam literatury

- Adejuyigbe, C.O., Tian, G., Adeoye, G.O.** (2006) Microcosmic study of soil microarthropod and earthworm interaction in litter decomposition and nutrient turnover. *Nutrient Cycling in Agroecosystems* 75: 47-55.
- Anderson, J.M.** (1975) Succession, diversity and trophic relationship of some soil animals in decomposing leaf litter. *Journal of Animal Ecology* 44: 475-495.
- Anderson, J.M., Healey, I.N.** (1972) Seasonal and inter-specific variation in major components of the gut contents of some woodland Collembola. *Journal of Animal Ecology* 41(2): 359-368.
- Baldrian, P.** (2006) Fungal laccases – occurrence and properties. *FEMS Microbiology Reviews* 30: 215-242.
- Bandyopadhyay, P.K., Khatun, S., Chatterjee, N.C.** (2009) Isolation of gut fungi and feeding behavior of some selected soil microarthropods of Wastelands of Burdwan district. *Asian Journal of Experimental Biological Sciences* 23(1): 253-259.
- Bardgett, R.D., Whittaker, J.B., Frankland, J.C.** (1993) The effect of collembolan grazing on fungal activity in differently managed upland pastures: A microcosm study. *Biology and Fertility of Soils* 16: 255-262.
- Barron, G.L.** (1962) New species and new records of *Oidiodendron*. *Canadian Journal of Botany* 40: 589-607.
- Behan, V.M., Hill, S.B.** (1978) Feeding habits and spore dispersal of oribatid mites in the North American arctic. *Revue d'Écologie et de Biologie du Sol* 15(4): 497-516.
- Behan-Pelletier, V.M.** (1999) Oribatid mite biodiversity in agroecosystems: role for bioindication. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 74: 411-423.
- Bengtsson, G., Erlandsson, A., Rundgren, S.** (1988) Fungal odour attracts soil Collembola. *Soil Biology and Biochemistry* 20: 25-30.
- Bengtsson, G., Hedlund, K., Rundgren, S.** (1991) Selective odor perception in the soil Collembola *Onychiurus armaturus*. *Journal of Chemical Ecology* 17: 2113-2125.
- Berthet, P.L.** (1964) Field study of the mobility of Oribatei (Acari), using radioactive tagging. *Journal of Animal Ecology* 33: 443-449.

- Black, P.N., Udy, A.A., Brodie, S.M.** (2000) Sensitivity to fungal allergens is a risk factor for life-threatening asthma. *European Journal of Allergy and Clinical Immunology* 55(5): 501-504.
- Boberg, J.** (2009) Litter decomposing fungi in boreal forests. Their function in carbon and nitrogen circulation. Ph.D. Thesis, Swedish University of Agricultural Sciences, Uppsala, Sverige, 67 str.
- Braak, C. J. F. ter, Šmilauer, P.** (2002) CANOCO Reference Manual and CanoDraw for Windows User's Guide: Software for Canonical Community Ordination (version 4.5). – Microcomputer Power, Ithaca NY, USA, 500 str.
- Calduch, M., Gené, J., Cano, J., Stchigel, A.M., Guarro, J.** (2004) Three new species of *Oidiiodendron* Robak from Spain. *Studies in Mycology* 50: 159-170.
- Carreiro, M.M., Koske, R.E.** (1992) The effect temperature and substratum on competition among three species of forest litter microfungi. *Mycological Research* 96(1): 19-24.
- Caruso, T., Migliorini, M.** (2009) Euclidean geometry explain why lengths allow precise body mass estimates in terrestrial invertebrates: the case of oribatid mites. *Journal of Theoretical Biology* 256: 436-440.
- Coleman, D.C., Crossley Jr., D.A., Hendrix, P.F.** (2004) Fundamentals of soil ecology. 2nd edition. Amsterdam, Boston. Elsevier Academic Press. 408 str.
- Cortet, J., Joffre, R., Elmholt, S., Krogh, P.H.** (2003) Increasing species and trophic diversity of mesofauna affecte fungal biomass, mesofauna community structure and organic matter decomposition processes. *Biology and Fertility of Soils* 37: 302-312.
- Crous, P.W., Groenewald, J.Z.** (2010) *Xenopolyscytalum* Crous, gen. nov. & *Xenopolyscytalum piniae* Crous, sp. nov., *Persoonia* 25: 130-131.
- Deckert, R.J., Hsiang, T., Peterson, L.** (2002) Genetic relationships of endophytic *Lophodemium nitens* isolates from needles of *Pinus strobus*. *Mycological Research* 106(3): 305-313.
- Deckert, R.J., Peterson, R.L.** (2000) Distribution of foliar fungal endophytes of *Pinus strobus* between and within host trees. *Canadian Journal of Forest Research* 30: 1436-1442.
- Dighton, J.** (2007) Nutrient cycling by saprotrophic fungi in terrestrial habitats. In: Kubicek, C., Druzhinina, I. (eds.) *The mycota IV*, Springer, 350 str.
- Domsch, K. H., Gams, W., Anderson, T H.** (1980) *Compendium of Soil Fungi*. Academic Press, London. 859 str.

- Dust, J.M., Gajda, A.M., Flickinger, E.A., Burkhalter, T.M., Merchen, N.R., Fahey Jr., G.C.** (2004) Extrusion conditions affect chemical composition and in vitro digestion of select food ingredients. *Journal of Agricultural and Food Chemistry* 52(10): 2989-2996.
- Ellis, M.B.** (1971) Dematiaceous Hyphomycetes. – Commonwealth Mycological Institute, Kew, UK, 608 str.
- Ellis, M.B.** (1976) More Dematiaceous Hyphomycetes. – Commonwealth Mycological Institute, Kew, UK, 507 str.
- Ellis, M.B., Ellis, J.P.** (1984) Microfungi on land plants. An identification handbook. Croom Helm, London, 818 str.
- Fassatiová, O.** (1986) Moulds and filamentous fungi in technical microbiology. Elsevier, Amsterdam and New York, 233 str.
- Gams, W.** (1977) A key to the species of *Mortierella*. *Persoonia* 9(4): 381-391.
- Gams, W., Holubová-Jechová, V.** (1976) *Chloridium* and some other dematiaceous hyphomycetes growing on decaying wood. *Studies in Mycology* 13: 1-99.
- Gardes, M., Bruns, T.D.** (1993) ITS primers with enhanced specificity for basidiomycetes – application to the identification of mycorrhizae and rust. *Molecular Ecology* 2: 113-118.
- Górny, R.L., Reponen, T., Willeke, K., Schmeckel, D., Robine, E., Boissier, M., Grinshpun, S.A.** (2002) Fungal fragments as indol air biocontaminants. *Applied and Environmental Microbiology* 68(7): 3522-3531.
- Gourbière, F., Maanen van, A., Debouzie, D.** (2001) Association between three fungi on pine needles and their variation along a climatic gradient. *Mycological Research* 105: 1101-1109.
- Hanlon, R.D.G.** (1981) Influence of grazing by Collembola on the activity of senescent fungal colonies grown on media of different nutrient concentrations. *Oikos* 36: 362-367.
- Hanlon, R.D.G., Anderson, J.M.** (1979) The effect of Collembola grazing on microbial activity in decomposing leaf litter. *Oecologia* 38: 93-99.
- Hartenstein, R.** (1962) Soil oribatei I. Feeding specificity among forest soil oribatei (Acarina). *Annals of the Entomological Society of America* 55: 202-206.
- Harvey, R.** (1970) Spore productivity in *Cladosporium*. *Mycopathologia* 41(3): 251-256.
- Hoffmann, K., Discher, S., Voigt, K.** (2007) Revision of the genus *Absisia* (Mucorales, Zygomycetes) based on physiological, phylogenetic, and morphological characters;

thermotolerant *Absidia* spp. form a coherent group, *Mycocladaceae* fam. nov. Mycological Research 111: 1169-1183.

Hoog de, G.S. (1972) The genera *Beauveria*, *Isaria*, *Tritirachium* and *Acrodontium* gen. nov. Studies in Mycology 1: 1-41 str.

Hubert, J. Stejskal, V., Kubátová, a., Münzbergová, Z., Váňová, M., Ždárková, E. (2003) Mites as selective fungal carriers in storated grain habitats. Experimental and Applied Acarology 29: 69-87.

Hubert, J. Stejskal, V., Münzbergová, Z., Kubátová, a., Váňová, M., Ždárková, E. (2004) Mites and fungi in heavily infested stores in the Czech republic. Journal of Economic Entomology 97(6): 2411-2153.

Hubert, J., Jarošík, V., Mourek, J., Kubátová, A., Ždárková, E. (2004) Astigmatid mite growth and fungi preference (Acari: Acaritida): Comparisons in laboratoř experiments. Pedobiologia 48: 205-241.

Hubert, J., Žilová, M., Pekár, S. (2001) Feeding preferences and gut contents of free panphytophagous oribatid mites (Acari: Oribatida). Eur. J. Soil Biol. 37: 197-208.

Hutchinson, S.A., Kamel, M. (1956) The effect of earthworms on the dispersal of soil fungi. Journal of Soil Science 7: 213-218.

Chaverri, P., Samuels, G.J. (2003) *Hypocrea*/*Trichoderma* (Ascomycota, Hypocreales, Hypocreaceae): species with green ascospores. Studies in mycology 48: 116 pp.

Johnston, J.M. (2000) The contribution of microarthropods to aboveground food webs: A review and model of belowground transfer in a coniferous forest. American Midland Naturalist 143: 226-238.

Kaneko, N., McLean, M. A., Parkinson, D. (1998) Do mites and Collembola affect pine fungal biomass and microbial respiration? App.Soil Ecol. 9: 209-213.

Kaneko, N., McLean, M.A., Parkinson, D. (1995) Grazing preference of *Onychiurus subtenuis* (Collembola) nad *Oppiela nova* (Oribatei) for fungal species inoculated on pine needles. Pedobiologia 39: 538-546.

Kasai, K., Morinaga, T., Horikoshi, T. (1995) Fungal succession in the early decomposition proces sof pine cones on the floor of *Pinus densiflora* forests. Mycoscience 36(3): 325-334.

Kinkel, L.L. Andrews, J.H. (1988) Desinfestation of living leaves by hydrogen peroxide. Transactions of the British Mycological Society 91(3): 523-528.

- Klironomos, J.N., Kendrick, B.** (1996) Palatability of microfungi to soil arthropods in relation to the functioning of arbuscular mycorrhizae. *Biol.Fertil.Soils* 21: 43-52.
- Koukol, O.** (2007) Early spring mycobiota of pine litter needles. *Czech Mycologia* 63(2): 153-161.
- Koukol, O.** (2010) Co víme o druhu *Acrodontium crateriforme*? *Mykologické listy* 111: 12-18.
- Koukol, O., Baldrian, P.** (2012) Intergeneric variability in enzyme production of microfungi from pine litter. *Soil Biology and Biochemistry* 49: 1-3.
- Koukol, O., Gryndler, M., Novák, F., Vosátka, M.** (2004) Effect of *Chalara longipes* on decomposition of humid acids from *Picea abies* needle litter. *Folia Microbiologica* 49: 574-578.
- Koukol, O., Mourek, J., Janovský, Z., Černá, K.** (2009) Do oribatid mites (Acari: Oribatida) show a higher preference for ubiquitous vs. specialized saprotrophic fungi from pine litter? *Soil Biology and Biochemistry* 41: 1124-1131.
- Krantz, G.W., Walter, D.E. (eds.)** (2009) A manual of acarology. Third edition. Texas Tech University Press, USA. 807 str.
- Leonard, M.A.** (1984) Observation of the influence of culture conditions of the fungal feeding preferences of *Folsomia candida* (Collembola: Isotomidae). *Pedobiologia* 26: 361-367.
- Liana, M., Witaliński, W.** (2010) Microorganisms in the oribatid mite *Hermannia gibba* (C.L. Koch, 1839) (Acari: Oribatida: Hermannidae). *Biological Letters* 47(1): 37-43.
- Lilleskov, E.A., Bruns, T.D.** (2005) Spore dispersal of a resupinate ectomycorrhizal fungus, *Tomentella sublilacina*, via soil food webs. *Mycologia* 97: 762-769.
- Lindahl, B., Boberg, J.** (2008) Distribution and fiction of litter Basidiomycetes in coniferous forests. *British Mycological Society Symposium Series* 28: 183-196.
- Lindahl, B., Ihrmark, K., Boberg, J., Trumbore, S.E., Högberg, P., Stenlid, J. Finlay, R.D.** (2007) Spatial separation of litter decomposition and mycorrhizal nitrogen uptake in a boreal forest. *New Phytologist* 173: 611-620.
- Lussenhop, J., Wicklow, D.T.** (1984) Changes in spatial distribution of fungal propagules associated with invertebrate activity in soil. *Soil Biology and Biochemistry* 16: 601-604.
- Luxton, M.** (1966) Laboratory studies on the feeding habits of saltmarsh accarina, with notes on their behaviour. *Acarologia* 8: 163-175.

- Luxton, M.** (1972) Studies on the oribatid mites of a Danish beech wood soil. *Pedobiologia* 12: 434-463.
- Luxton, M.** (1972) Studies on the oribatid mites of Danish beech wood soil. I. Nutritional biology. *Pedobiologia* 12: 434-463.
- Maraun, M., Migge, S., Schaefer, M., Scheu, S.** (1998a) Selection of microfungus food by six oribatid mite species (Oribatida, Acari), from two different beech forests. *Pedobiologia* 42: 232-240.
- Maraun, M., Salamon, J.A., Schneider, K., Schaefer, M., Scheu, S.** (2003) Oribatid mite and collembolan diversity, density and community structures in a moder beech forest (*Fagus sylvatica*): effects of mechanical perturbations. *Soil Biology and Biochemistry* 35: 1387-1394.
- Maraun, M., Scheu, S.** (2000) The structure of oribatid mites communities (Acari: Oribatida): patterns, mechanisms and implications for future research. *Ecography* 23: 374-283.
- Maraun, M., Visser, S., Scheu, S.** (1998b) Oribatid mites enhance the recovery of the microbial community after a strong disturbance. *Applied Soil Ecology* 9: 175-181.
- Mayer, W., Gams, W.** (2003) Delimitation of *Umbelopsis* (*Mucorales*, *Umbelopsidaceae* fam. nov.) based on ITS sequence and RFLP data. *Mycological Research* 107(3): 339-350.
- Meikle, W.G., Mercadier, G., Holst, N., Nansen, C., Girod, V.** (2007) Duration and spread of an entomopathogenic fungus, *Beauveria bassiana* (Deuteromycota: Hyphomycetes), used to treat varroa mites (Acari: Varroidae) in honey bee (Hymenoptera: Apidae) Hives. *Journal of Economic Entomology* 100(1): 1-10.
- Miętkiewski, R., Bałazy, S., Tkaczuk, C.** (2000) Mycopathogens of mites in Poland – A review. *Biocontrol Science and Technology* 10: 459-465.
- Mitchell, M.J.** (1978) Vertical and horizontal distributions of oribatid mites (Acari: Cryptostigmata) in an aspen woodland soil. *Ecology* 59: 516-525.
- Mitchell, M.J., Parkinson, D.** (1976) Fungal feeding of oribatid mites (Acari: Cryptostigmata) in aspen woodland soil. *Ecology* 57: 302-312.
- Oorschot van, C.A.N.** (1980) A revision of *Chrysosporium* and allied genera. *Studies in Mycology* 20: 1-83.
- Osono, T.** (2007) Ecology of ligninolytic fungi associated with leaf litter decomposition. *Ecological Research* 22: 955-974.

- Osono, T., Hirose, D., Fujimaki, R.** (2006) Fungal colonization as affected by litter depth and decomposition stage of needle. *Soil Biology and Biochemistry* 38(9): 2743-2752.
- Osono, T., Takeda, H.** (2007) Microfungi associated with *Abies* needles and *Betula* leaf litter in a subalpine coniferous forest. *Canadian Journal of Microbiology* 53(1): 1-7.
- Pande, Y.D., Berthet, P.** (1973a) Studies on the food and feeding habits of soil oribatei in a black pine plantation. *Oecologia* 12: 413-426.
- Parkinson, D., Visser, S., Whittaker, J.B.** (1979) Effect of collembolan grazing on fungal colonization on leaf litter. *Soil Biology and Biochemistry* 11: 529-535.
- Perdomo, G., Evans, A., Maraun, M., Sunnucks, P., Thompson, R.** (2012) Mouthpart morphology and trophic position of microarthropods from soils and mores are strongly correlated. *Soil Biology and Biochemistry* 53: 56-63.
- Pèrez-Íñigo, C.** (1997) Acari: Oribatei, Gymnionota I. Fauna Ibérica 9. Museo Nacional de Ciencias Naturales (CSIS), Madrid. 374 str.
- Petersen, H., Luxton, M.** (1982) A comparative analysis of soil fauna populations and their role in decomposition processes. *Oikos* 39: 288-388.
- Pherson, D.A., Beattie, A.J.** (1979) Fungal loads of invertebrates in beech leaf litter. *Revue d'Ecologie et de Biologie du Sol* 16: 325-335.
- Pollierer, M.M., Langel, R., Scheu, S., Maraun, M.** (2009) Compartmentalization of the soil animal food web as indicated by dual analysis of stable isotope ratios ($^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$ and $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$) *Soil Biology and Biochemistry* 41: 1221-1226.
- Ponge, J.** (1991) Succession of fungi and fauna during decomposition of needles in a small area of Scots pine litter. *Plant and Soil* 138: 99-113.
- Przybył, K., Karolewski, P., Oleksyn, J., Łabędzki, A., Reich, P.** (2008) Fungal diversity of Norway spruce litter: Effects of site conditions and premature leaf fall caused by bark beetle outbreak. *Microbial Ecology* 56: 332-340.
- Raper, K.B., Thom, C.** (1949) *Manual of the Penicillia*. The Williams & Wilkins Company, Baltimore, 686 str.
- Renker, C., Otto, P., Schneider, K., Zimdars, B., Maraun, M., Buscot, F.** (2005) Oribatid mites as potential vectors for soil microfungi: Study of mites – associated fungal species. *Microbial Ecology* 50: 518-528.
- Rice, A.V., Currah, R.S.** (2005) *Oidiodendron*: A survey of the named species and related anamorphs of *Myxotrichum*. *Studies in Mycology* 53: 83-120.

Roets, F., Wingfield, M.J., Wingfield, B.D., Dreyer, L.L. (2011) Mites are the most common vectors of the fungus *Gondwanamyces proteae* in *Protea* infructescences. *Fungal Biology* 30: 1-8.

Ruscoe, Q.W. (1971) Mycoflora of living and dead leaves of *Nothofagus truncata*. *Transactions of The British Mycological Society* 56(3): 463-474.

Samuels, G.J. (1996) Trichoderma: a review of biology and systematics of the genus. *Mycological Research* 100(8): 923-935.

Shirouzu, T., Hirose, D., Fukasawa, Y., Tokumasu, S. (2009) Fungal succession associated with the decay of leaves of an evergreen oak, *Quercus myrsinaefolia*. *Fungal Diversity* 34: 87-109.

Schatz, H. (2002) Die Oribatidenliteratur und die beschriebenen Oribatidenarten (1758 – 2001) Eine Analyse. *Abh. Ber. Natkdms. Görlitz* 74: 37-45.

Schatz, H., Behan-Pelletier, V. (2008) Global diversity of oribatids (Oribatida: Acari: arachnida). *Hydrobiologia* 595: 323-328.

Schipper, M.A.A. (1973) A study on variability in *Mucor hiemalis* and related species. *Studies in Mycology* 4: 1-40.

Schneider, K., Maraun, M. (2005) Feeding preferences among dark pigmented fungal taxa („Dematiacea“) indicate limited trophic niche differentiation of oribatid mites (Oribatida, Acari). *Pedobiologia* 49: 61-67.

Schneider, K., Migge, S., Norton, R.A., Scheu, S., Langel, R., Reineking, A., Maraun, M. (2004a) Trophic niche differentiation in soil microarthropods (Oribatida, Acari): evidence from stable isotope ratios ($^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$). *Soil Biology and Biochemistry* 36: 1769-1774.

Schneider, K., Renker, C. Scheu, S., Maraun, M. (2004b) Feeding biology of oribatid mites: a minireview. *Phytophaga* 14: 247-256.

Schoenlein-Crusius, I.H., Milanez, A.I. (1998) Fungal succession on leaves of *Alchornea triplinervia* (Spreng.) Muell. Arg. submerged in a stream of an Atlantic Rainforest in the state São Paulo, Brazil. *Revista Brasileira de Botânica* 21: 253-259.

Schuster, R. (1956) Der Anteil der Oribatiden an den Zersetzungs Vorgängen im Boden. *Zoologische Jahrbücher Abteilung für Systematik Ökologie und Geographie der Tiere* 45: 1-33.

Schuster, R., Murphy, P.W. (eds.) (1991) The acari. Reproduction, development and life-history strategies. Chapman & Hall, London. 554 str.

Siepel, H. (1990) Niche relationships between two panphytophagous soil mites, *Nothrus silvestris* Nicolet (Acari, Oribatida, Nothridae) and *Platynothrus peltifer* (Koch) (Acari, Oribatida, Camisiidae) Biol. Fertil. Soils 9: 139-144.

Siepel, H., Ruiter-Dijkman de, E.M. (1993) Feeding guilds of oribatid mites based on their carbohydrase activities. Soil Biology and Biochemistry 25: 1491-1497.

Siira-Pietikäinen, A., Penttinen, R., Huhta, V. (2008) Oribatid mites (Acari: Oribatida) in boreal forest floor and decaying wood. Pedobiologia 52: 111-118.

Smrž, J., Čatská, V. (2010) Mycophagous mites and their internal associated bacteria cooperate to digest chitin in soil. Symbiosis 52: 33-40.

Söderström, B.E., Bååth, E. (1978) Soil microfungi in three Swedish coniferous forests. Holartic Ecology 1:62-63.

Stubbs, C.S. (1995) Dispersal of soredia by the oribatid mites, *Humerobates arborea*. Mycologia 87(4): 454-458.

Tiunov, A.V., Scheu, S. (2005) Arbuscular mykorrhiza and Collembola interact in affecting community composition of saprotrophic microfungi. Oecologia 142: 636-642.

Tokumasu, S. (1996) Mycofloral succession on *Pinus densiflora* needles on a moder site. Mycoscience 37: 313-321.

Tokumasu, S. (1998) Fungal successions on pine needles fallen at different seasons: the succession of interior colonizers. Mycoscience 39: 409-416.

Tokumasu, S., Aoiki, T. (2002) A new approach to studying microfungual succession on decaying pine needles in an oceanic subtropical region in Japan. Fungal Diversity 10: 167-183.

Tokumasu, S., Aoiki, T., Oberwinkler, F. (1994): Fungal succession on pine needles in Germany. Mycoscience 35: 29-37.

Tokumasu, S., Aoki, T., Oberwinkler, F. (1994) Fungal succession on pine needles in Germany 35(1): 29-37.

Visser, S., Parkinson, D., Hassall, M. (1987) Fungi associated with *Onychiurus subtenuis* (Collembola) in an aspen woodland. Canadian Journal of Botany 65: 635-642.

Wallwork, J.A. (1970) Ecology of soil animals. London, New York, McGraw-Hill. 283 str.

Wallwork, J.A. (1976) The distribution and diversity of soil fauna. London, New York, San Francisco: Adamic Press. 355 str.

Wallwork, J.A. (1983) Oribatids in forest ecosystems. *Annual Review of Entomology* 28: 109-130.

White, T.J., Bruns, T., Lee, S., Taylor, J.W. (1990) Amplification and direct sequencing of fungal ribosomal RNA genes for phylogenetics. In: *PCR Protocols: a guide to methods and applications* (Innis, M.A., Gelfand, D.H., Sninsky, J.J., White, T.J. eds.). Academic Press, New York, USA. 315-322.

Zoberi, M.H. (1961) Take-off of mould spores in relation to wind speed and humidity. *Annals of Botany* 25(1): 53-64.