UNIVERZITA KARLOVA V PRAZE
Přírodovědecká fakulta
Katedra botaniky

Bakalářská práce

Interakce hub a pancířníků v lesním opadu

Interactions of fungi and oribatid mites in forest litter

Kristýna Černá

2009

školitel: Mgr. Ondřej Koukol, Ph.D.

DP 1/2009

Poděkování

Především bych chtěla poděkovat svým rodičům a prarodičům, kteří mě po celou dobu mého studia podporovali.

Velmi děkuji také svému školiteli Ondrovi Koukolovi za jeho čas, ochotu a trpělivost při psaní této práce.

Mé poděkování patří i kamarádům a všem kolegům, a to nejen z laboratoře, za cenné rady a pomoc při řešení „bakalářských" problémů.

Abstrakt

Interakce mezi houbami a pancířníky mají dalekosáhlý vliv na fungování a strukturu jak společenstva hub, tak společenstva pancířníků. Tyto procesy jsou navíc významně ovlivňovány řadou faktorů, ať už se jedná o fyziologické vlastnosti a morfologii nebo přítomnost dalších organismů. Pancířníci konzumací hub ovlivňují nejen vlastní reprodukci, ale i biomasu a sukcesi hub na substrátu, kompetici mezi houbami a v konečném důsledku i růst rostlin. Disperze hub pancířníky mění především prostorovou distribuci hub v opadu, pro pancířníky významnější důsledky nemá. Tato práce zahrnuje přehled jednotlivých interakcí mezi houbami a pancířníky spolu s jejich důsledky a také shrnuje dosavadní poznatky o faktorech působících na tyto interakce.

Klíčová slova: houby, pancířníci, interakce, potravní preference, disperze hub, lesní opad

Abstract

Interactions between fungi and oribatid mites influence strongly the function and structure of both fungi cenosis and oribatid mites cenosis. Physiological characteristic, morphology and the presence of different organisms also influence these processes significantly. Oribatid mites consuming fungi influence not only themselves in their reproduction, but they influence also the fungal biomass quantity and their succesion, the competition between fungi species and finally the plant growing too. The fungal dispersion by oribatid mites changes especially the spatial distribution of fungi in the forest litter, but oribatid mites themselves are not influenced significantly. This thesis summarizes various interactions between fungi and oribatid mites, its consequences and factors that influence these interactions on actual level of knowledge.

Keywords: fungi, oribatid mites, interaction, feeding preferences, dispersal of fungi, forest litter

Obsah

1. Úvod 2
   1.1. Lesní opad 2
   1.2. Pancířníci 3
   1.3. Houby v opadu 8
2. Konzumace hub pancířníky 9
   2.1. Potravní preference pancířníků 9
   2.2. Faktory ovlivňující konzumaci hub 12
      2.2.1. Sekundární metabolity hub 13
      2.2.2. Enzymatická výbava pancířníků 14
      2.2.3. Dostupnost potravních zdrojů 14
      2.2.4. Morfologie mycelia a spor 15
   2.3. Důsledky konzumace hub pro houbová společenstva 16
      2.3.1. Vliv na sukcesi 16
      2.3.2. Vliv na biomasu hub 17
      2.3.3. Vliv na kompetici mezi houbami 19
   2.4. Důsledky konzumace hub pro společenstva pancířníků 21
      2.4.1. Vliv na reprodukci pancířníků 21
3. Disperze hub pancířníky 22
   3.1. Mechanizmy disperze 22
   3.2. Faktory ovlivňující disperzi hub 23
      3.2.1. Morfologie povrchu pancířníků a spor hub 23
      3.2.2. Velikost pancířníků 25
      3.2.3. Mobilita pancířníků 25
      3.2.4. Enzymatické vybavení pancířníků 25
      3.2.5. Přítomnost predátorů pancířníků 25
   3.3. Selektivita disperze hub 26
   3.4. Důsledky disperze hub 27
4. Závěr 27
5. Seznam použité literatury 28

1. Úvod

Roztoči jsou, stejně jako houby, všudypřítomnými obyvateli, kteří se nevyhýbají ani našim domácnostem (Hubert et al., 2004). Z toho plyne, že interakce mezi nimi a houbami probíhá v nejrůznějších habitatech[1], od půdy až po obilné sklady (Armitage & George, 1986; Walter, 1987).

V této práci se zaměřuji pouze na interakce mezi houbami a pancířníky, nejpočetnější skupinu roztočů, v opadu listnatých a jehličnatých dřevin. Avšak část studií, které v této práci využívám, je zaměřena na problematiku interakcí hub s chvostoskoky. Chvostoskoci jsou běžní členovci osidlující opad, kteří využívají podobné potravní zdroje jako pancířníci (Jørgensen et al., 2005). Proto tedy budu některé poznatky uvedené v těchto studiích aplikovat i na pancířníky.

Vytyčila jsem si v této práci 2 cíle:

1. shrnout dosavadní poznatky o konzumaci hub pancířníky a jejím vlivu na společenstvo hub a pancířníků v lesním opadu
2. sjednotit znalosti o mechanismech disperze hub pancířníky a jejich důsledcích na prostorovou distribuci hub v půdě

1.1. Lesní opad

Lesní opad je nejsvrchnější částí půdy, která představuje velmi různorodý substrát. Vedle jehlic a listů je opad tvořen větvemi stromů, nejrůznějšími plody, ale může také obsahovat odumřelé organismy a exkrementy živočichů. Z chemického hlediska je bohatý na lignin a celulózu, což jsou těžko rozložitelné rostlinné komponenty, na jejichž dekompozici se podílejí především houby. Tento velmi dynamický substrát poskytuje mnoho habitatů pro nejrůznější organismy, jako jsou již zmíněné houby, různé skupiny bezobratlých, bakterie nebo řasy (Koukol et. al., 2009).

[1] habitat = místo výskytu určitého organismu (Kirk et al., 2001)

Velmi důležitými všudypřítomnými dekompozitory opadu jsou houby, jejichž 1g čerstvé váhy mycelia může dosahovat délky až 2,7 x 10^4m (Dighton, 2003). Významnou roli v opadu hrají také členovci, z nichž nejpočetnějšími zástupci jsou pancířníci (Oribatida), kteří se mohou vyskytovat s denzitou až 500 000 jedinců/m^2 (Johnston, 2000). Je ale také nutné si uvědomit, že opad a v něm žijící organismy se mění s typem lesa a také s klimatickými podmínkami (viz Tab. 1)

Tab. 1: Zastoupení dřevnatých a nedřevnatých složek opadu v půdě temperátního lesního ekosystému (Dighton 2003)

	Nonwoody litter fall ($kg\ ha^{-1}\ y^{-1}$)			Woody litter fall ($kg\ ha^{-1}\ y^{-1}$)		
	Biomass	N	P	Biomass	N	P
Warm temperature						
Broadleaf deciduous	4236	36	3.8	891	2.6	0.8
Broadleaf evergreen	6484	55	3.7	—	—	—
Needleleaf evergreen	4432	28	2.7	1107	2.5	0.2
Cold temperature						
Broadleaf deciduous	3854	43	4.6	1046	3.7	0.2
Broadleaf evergreen	3590	—	—	—	—	—
Needleleaf evergreen	3144	26	3.2	602	1.1	0.1

Díky své heterogenitě opad nabízí dostatečný prostor a čas pro četné interakce mezi různými organismy, zejména mezi houbami a členovci. Zatím zůstává otázkou, jak vedle sebe může koexistovat tak obrovské množství organismů. Odpověď na tuto otázku by nám mohlo přinést objasnění potravní preference v opadu žijících organismů, především nejčetnějších pancířníků.

1.2. Pancířníci

Mezi nejpočetnější skupinu půdních bezobratlých patří roztoči podřádu pancířníci (Acari: Oribatida), kteří se významným způsobem podílejí na dekompozici (Maraun et al., 1998a; Petersen & Luxton, 1982).

Zatím bylo po celém světě popsáno okolo 10 000 druhů, avšak předpokládá se, že jejich skutečný počet je mnohem vyšší. Některé odhady hovoří až o 100 000 druzích (Schatz, 2002).

Pancířníci mají obecně širokou geografickou distribuci a obývají velké množství různých typů habitatů, které se často vztahují k jejich potravní biologii. Mnoho druhů pancířníků navíc vykazuje jasnou horizontální distribuci v terénu (Mitchell, 1978). Počet pancířníků v půdě se liší dle lokality. V černozemních půdách teplých a vlhkých oblastí se množství pancířníků pohybuje okolo 30 000 jedinců/m^2 (Maraun et al., 2003b; Maraun & Scheu, 2000), zatímco v půdě jehličnatého lesa mírného pásu může četnost pancířníků dosahovat 500 000 jedinců/m^2 (Johnston, 2000) s lokální diverzitou až 120 druhů/m^2 (Maraun et al., 1998a). K takto vysoké diverzitě přispívá osidlování velmi odlišných habitatů, jako je lesní opad, humusová vrstva půdy, odumřelé dřevo nebo také borka stromů (Hammer, 1972; Hansen, 2000). Svůj podíl na vysoké diverzitě má i velikost pancířníků, neboť ta se pohybuje v rozmezí pouhých 0,1 – 1,5mm.

Pancířníci jsou některými autory členěni do různých skupin dle 4 potravních hledisek. Prvním hlediskem je potravní specializace, druhým je enzymatická výbava, třetím je morfologie chelicer a čtvrtým hlediskem je obsah stabilních izotopů ($^{15}N/^{14}N$).

Schuster (1956) rozdělil pancířníky dle potravního hlediska do 3 skupin (gild):

1. makrofytofágní druhy (konzumující především odumřelé dřevo, kořeny a opad, např. *Perlohmannia dissimilis, Hermanniella granulata*)
2. mikrofytofágní druhy (konzumující hlavně houby, lišejníky, řasy a pyl, např. *Trhypochthonius tectorum, Amerus troissii, Belba verticillipes*)

3. nespecializované druhy (živící se odumřelým rostlinným materiálem stejně jako houbami, lišejníky a pylem, např. *Nanhermannia elegantula, Camisia segnis, Nothrus silvestris*)

Později Luxton (1972) nahradil termín „nespecializované druhy" novým termínem „panfytofágové":

1. makrofytofágní druhy (např. *Steganacarus spinosus, Phthiracarus* spp., *Steganacarus magnus*)
2. mikrofytofágní druhy (např. *Damaeus clavipes, Gustavia microcephala, Oribella paolii*)
3. panfytofágní druhy (např. *Nothrus silvestris, Galumna lanceata, Xenillus tegeocranus*)

Navíc tuto klasifikaci dále rozdělil na více specifické potravní typy, tudíž mikrofytofágové konzumující houby získali označení „mykofágové". Mikrofytofágové a panfytofágové pokrývají, na rozdíl od makrofytofágů, větší taxonomické spektrum druhů pancířníků, přičemž nespecializované druhy zahrnují nejvíce druhů.

Kaneko (1988) ve své studii pozoroval vliv morfologie chelicer pancířníků na jejich potravní zvyky, a proto rozšířil dělení dle Luxtona (1972) ještě o kategorii „konzumenti fragmentů", kteří se vyznačují podobným střevním obsahem jako panfytofágní druhy, ale jimi přijímané potravní partikule již byly rozrušené jinými organismy.

Siepel a de Ruiter-Dijkman (1993) založili svou klasifikaci pancířníků na přítomnosti/absenci trávicích enzymů (celuláza, chitináza, trehaláza) a vzali v úvahu také jejich schopnost strávení (utilizaci) přijímané potravy. Pancířníky rozdělili do 7 skupin:

1. „*herbivorous grazers*" (celulázová aktivita, jsou schopni strávit jak buněčný obsah, tak buněčnou stěnu rostlinných buněk, např. *Steganacarus magnus, Platynothrus peltifer, Xenillus tegeocranus*)

2. „*herbivorous browsers* " (bez celulázové a chitinázové aktivity, jsou schopni strávit pouze buněčný obsah, např. *Melanozetes mollicomus*)

3. „*herbo-fungivorous grazers*" (chitinázová a celulázová aktivita, jsou schopni strávit jak buněčný obsah, tak buněčné stěny hub a rostlin, např. *Nothrus silvestris, Rhysotritia ardua, Camisia biurus*)

4. „*fungivorous browsers*" (trehalázová aktivita, jsou schopni strávit pouze buněčný obsah hub i lišejníků, např. *Ceratoppia bipilis, Paradamaeus clavipes, Hemileius initialis*)

5. „*fungivorous grazers*" (trehalázová a chitinázová aktivita, mají schopnost strávit jak buněčný obsah, tak buněčnou stěnu hub, např. *Spatiodameus verticillipes, Oribatula tibialis, Eupelops acromios*)

6. „oportunní herbo-fungivores" (trehalázová a celulázová aktivita, schopni zpracovat stěnu rostlinných buněk a buněčný obsah hub, např. *Adoristes ovatus, Carabodes labyrinthicus, Hydrozetes lacustris*)

7. omnivoři (celulázová a chitinázová aktivita, schopni strávit buněčnou stěnu rostlin i hub, ale neschopni strávit trehalózu, což je jedna z hlavních komponent buněčného obsahu hub, např. *Hypochthonius rufulus*)

Z výše uvedeného dělení je patrné, že pancířníci jsou schopni strávit buď jen buněčný obsah konzumované potravy („*browsers*") nebo buněčný obsah společně s buněčnou stěnou („*grazers*").

Je však nutné brát v úvahu fakt, že enzymatická aktivita ve střevech pancířníků se může měnit dle aktuálně trávené potravy a navíc je velmi obtížné od sebe oddělit enzymy, které si pancířníci vytvářejí sami, a enzymy,

které získávají z prostředí, z půdních hub (Hubert et al., 2001). Navíc enzymy, které chemicky rozrušují komponenty buněčných stěn (chitináza, celuláza, glukanáza), nejsou primárně produkovány pro utilizaci potravy, ale hrají důležitou roli pro získávání buněčného obsahu přijímané potravy, který je bohatší na živiny (Siepel, 1990).

Ve studii Schneider et al. (2004a), která se zabývala stabilními izotopy ($^{15}N/^{14}N$), byli pancířníci rozřazeni do 4 potravních úrovní:

1. fykofágové, fungivoři (konzumující lišejníky a řasy, např. *Carabodes labyrinthicus*)

2. primární dekompozitoři (konzumující především opad, např. *Achipteria coleoptrata, Nothrus palustris, Carabodes marginatus*)

3. sekundární dekompozitoři (konzumující hlavně houby, částečně i opad, např. *Carabodes femoralis, Eniochthonius minutissimus, Cepheus dentatus*)

4. karnivoři, mrchožrouti, omnivoři (konzumující houby a živé i mrtvé živočichy, jako jsou hlísti a chvostoskoci, např. *Hypochthonius rufulus, Amerus troisii, Nothrus silvestris*)

Pancířníci tedy mohou obecně konzumovat celé spektrum potravních zdrojů, což dokazují i analýzy střevního obsahu z půdy izolovaných jedinců.

Právě různé potravní specializace v rámci taxonomických skupin pancířníků významně přispívají k vysoké diverzně druhů živočichů v půdě (Schneider et al., 2004b).

Nicméně význam pancířníků v opadu nespočívá pouze v dekompozici různých typů substrátů, ale také v preferenční konzumaci a disperzi hub, které mají významný vliv na celkovou strukturu společenstva hub v opadu. Tato problematika bude v následujících kapitolách zabývajících se interakcemi probírána podrobněji.

1.3. Houby v opadu

Houby vzhledem ke své roli saprotrofů, mutualistů a patogenů v opadu významně regulují procesy probíhající v daných ekosystémech (Lilleskov & Bruns, 2005). V opadu se běžně vyskytují jak houby saprotrofní, tak houby mykorhizní.

Mykorhizní houby jsou symbionty vyšších i nižších rostlin a jsou děleny na houby endomykorhizní (arbuskulární), jejichž hyfy vstupují do buněk hostitelské rostliny, a na houby ektomykorhizní, které kolonizují mezibuněčné prostory hostitelské rostliny, přímo do buněk však nevstupují. Mykorhizní houby rostlině poskytují minerální látky, především N a P, zatímco rostlina houbě dává vlastní fotosyntetické asimiláty (Parrent et al., 2006).

Saprotrofní houby, které rozkládají organický substrát na minerální složky, je možné rozdělit podle řady hledisek (hledisko taxonomické, dělení dle strategie atd.), ale mimo jiné i dle zbarvení mycelia, což je pro interakce s pancířníky zřejmě důležitý faktor. Podle zbarvení mycelia lze tedy houby rozdělit na tmavé (pigmentované) a houby hyalinní. Za zbarvení tmavých hub je zodpovědný melanin, což je hnědý až černý, těžko stravitelný, organický pigment. Některé saprotrofní houby mohou za určitých podmínek přecházet do fáze patogenní, která může hostitelský organismus zahubit. V tomto případě se jedná o příležitostné parazity.

Společně s bakteriemi patří saprotrofní houby mezi primární konzumenty. Zdroje jejich potravy lze z hlediska distribuce rozdělit na kontinuální a diskontinuální. Mezi kontinuální zdroje patří jehličnatý či listnatý opad nebo také chemické látky uvolňované z kořenů rostlin. Diskontinuálními zdroji jsou myšlené exkrementy živočichů, větve, plody nebo zdechliny. Schmit (1999) rozdělil houby, které jsou vázané na tyto diskontinuální zdroje, na „*foragers*" a „*unit restricted*".

Houby „*unit restricted*" nejsou schopny vegetativně migrovat z jednoho zdroje potravy na nový, ke kolonizaci nových zdrojů využívají pouze disperzi

spor. Proto je pro tyto houby charakteristická vyšší priorita pro reprodukci (sporulaci) než pro přežití ve formě vegetativního mycelia a s tím také souvisí jejich krátká doba života a slabá kompetiční schopnost.

Naopak houby „*foragers*" jsou schopné vegetativní disperze, a to prostřednictvím specializovaných útvarů, kterými jsou myceliální provazce nebo rhizomorfy. Díky tomu může jedinec pokrývat rozsáhlé teritorium a zabírat několik potravních zdrojů současně. I tato skupina však využívá ke kolonizaci nových substrátů disperzi spor. U těchto hub je však obtížné určit, zda je pro jejich disperzi důležitější vegetativní mycelium nebo spory (Thompson & Rayner, 1982). Nicméně, jedná se o velmi dynamické houby, které si vytvořily nejrůznější mechanismy pro hledání, kolonizaci a obranu potravního zdroje, z čehož vyplývá, že jsou i silnými kompetitory.

Je ale nutné si uvědomit, že tyto dvě zmíněné kategorie, které využívají buď kontinuální nebo diskontinuální zdroje potravy, se mohou volně prolínat. Pro některé houby může být opad kontinuálním zdrojem, zatímco jiné houby mohou být omezeny pouze na jednotlivé listy, jehlice.

Společenstvo hub v opadu je tedy tvořeno četnými druhy saprotrofních a mykorhizních hub, které spolu kompetují nejen o živiny, ale i o prostor k růstu. Mimoto je tato kompetice významně ovlivňována i pancířníky, kteří houby konzumují. O této problematice bude blíže pojednáno v kapitole 2.3.3.

2. Konzumace hub pancířníky

2.1. Potravní preference pancířníků

Pancířníci nejsou striktně vázáni na konkrétní druhy hub, ale určité preference přesto vykazují. Ke studiu potravní preference pancířníků jsou využívány různé metody. Nejčastěji používanou metodou jsou potravně preferenční testy (Koukol et. al, 2009; Maraun et al., 1998b; Schneider & Maraun, 2005), dále analýza obsahu střev (Kaneko et al., 1995), studium enzymatické výbavy trávicího traktu (Siepel & de Ruiter-Dijkman, 1993),

srovnávací morfologie chelicer (Kaneko, 1988) a v poslední době i analýza stabilních izotopů $^{15}N/^{14}N$ (Pollierer et al., 2009; Schneider et al., 2004a).

Houby lze z hlediska potravní preference pancířníků rozdělit na houby preferované, méně preferované a nepreferované, odmítané.

Mezi obecně preferované druhy hub patří *Cladosporium cladosporoides, Cladosporium herbarum, Alternaria alternata* a *Ulocladium sp.* (Hubert et al., 2004; Kaneko et al., 1995; Kaneko et al., 1998; Luxton, 1966; Maraun et al. 1998a; Mitchell & Parkinson, 1976; Schneider & Maraun, 2005). Pro tyto houby je společná jak tmavá pigmentace, tak běžný výskyt v lesní půdě (Domsch, 1980).

Z mnoha studií vyplývá, že pancířníci preferují tmavé saprotrofní druhy hub (Hubert et al., 2004; Kaneko et al., 1995; Kaneko et al., 1998; Klironomos & Kendrick, 1996; Koukol et al., 2009; Luxton, 1966; Maraun et al. 1998a; Mitchell & Parkinson, 1976; Schneider & Maraun, 2005), které mohou zahrnovat 30-60% půdních izolátů (Maraun et al., 2003a). Někteří autoři tyto houby souborně nazývají „*Dematiacea*"[2] (Maraun et al., 1998a; Maraun et al., 2003a). Je ale nutné brát v úvahu skutečnost, že v testech zaměřených na potravní preferenci pancířníků bývají hyalinní druhy hub nabízeny jen omezeně (Kaneko et al., 1995). I přesto jsou tmavě pigmentované houby považovány za nejchutnější. Je velmi zajímavé, že právě tmavé pigmentované houby jsou pancířníky preferovány, neboť všechny tyto houby obsahují tmavý pigment melanin, který je pro členovce velmi obtížně stravitelný (Scheu & Folger, 2004). Proto pravděpodobně musí existovat jiné mechanismy, které zajišťují jejich preferovanost.

Maraun et al. (2003a) navrhli několik důvodů, které by mohly vysvětlit preferenci pancířníků a půdních živočichů pro tmavé, pigmentované houby:

---

[2] *Dematiacea* = anamorfní houby s tmavě zbarvenými hyfami či sporami (Kirk et al., 2001)

1. Tmavé, pigmentované houby mohou obsahovat více proteinů, více dusíku nebo jiných důležitých elementů pro výživu půdních živočichů než ostatní druhy hub.

2. Pancířníci a ostatní půdní živočichové mohou vyhledávat přítomnost hub k využití jejich exoenzymů. Půdní houby jsou schopny rozložit i složité komplexy organických sloučenin včetně ligninu a celulózy. Tito živočichové se tedy mohou živit rozloženým materiálem v okolí hyf. (Visser & Parkinson, 1975). Exoenzymy tmavých, pigmentovaných hub mohou být velmi efektivní (Maraun et al., 1998a) a mohou difundovat dál od hyf, a tím zlepšovat kvalitu potravního zdroje pro půdní dekompozitory.

3. Tmavé, pigmentované houby mohou být preferovány z důvodu nižšího obsahu toxických látek než jiné houby. Některé druhy hub jsou však toxické jen pro některé půdní živočichy, pro jiné mohou sloužit jako preferovaný zdroj potravy. Např. druhy rodu *Trichoderma* jsou pro chvostoskoky toxické (Visser & Whittaker, 1977), zatímco mnohými pancířníky jsou zástupci tohoto rodu preferováni (Hartenstein, 1962).

4. Půdní živočichové mohou tmavé, pigmentované houby využívat jako indikátory organického materiálu v určitém stádiu rozkladu. Ví se, že společenství hub se v průběhu dekompozičního procesu mění (Visser & Parkinson, 1975). V čerstvém opadu dominují Zygomycety jako jsou rody *Mucor* a *Mortierella*, které patří mezi méně preferované houby. Později jsou nahrazeny jinými druhy hub, jež jsou pancířníky intenzivněji konzumovány.

Ani jeden z těchto důkazů však přesvědčivě nevysvětluje, proč jsou tyto houby obecně preferovány detritovorními a mykofágními půdními živočichy. Navíc lze také pozorovat preferenci v rámci tmavých, pigmentovaných hub (Schneider & Maraun, 2005).

Jednotlivé zástupce skupin preferovaných, méně preferovaných a nepreferovaných hub však nelze zevšeobecnit. Stejné druhy hub mohou být v některých studiích řazeny do jedné skupiny. Nicméně dle výsledků jiných autorů mohou spadat do odlišné skupiny, neboť preference pro určité druhy hub se liší mezi jednotlivými druhy pancířníků. Některý pancířník může vysoce preferovat určitý druh houby, jiným druhem pancířníka však může být tato houba odmítnuta.

Např. *Oidiodendron griseum* je vysoce preferován pouze pancířníkem *Porobelba spinosa*, jinými druhy pancířníků je tento druh houby spíše odmítán (Koukol et al., 2009).

V rámci saprotrofních hub pancířníci pravděpodobně preferují askomycety před basidiomycety, nicméně zatím se touto problematikou zabývalo málo autorů (Kaneko et al., 1995).

Vedle saprotrofních druhů hub pancířníci konzumují i mykorhizní druhy. Dosud se však potravní preferencí pancířníků pro mykorhizní houby zabývalo pouze několik autorů (Klironomos & Kendrick, 1996; Schneider et al., 2005). Klironomos & Kendrick (1996) zaznamenali vyšší preferenci pancířníků pro saprotrofní druhy hub, především tmavé druhy, než pro mykorhizní druhy hub. Nicméně Schneider et al. (2005) ve své studii uvádí, že pancířníci intenzivně konzumují mykorhizní houby, z nichž některé druhy (*Hymenoscyphus ericae* a *Boletus badius*) byly konzumovány ve stejné míře jako vysoce preferovaná saprotrofní houba *A. alternata*. A právě z důvodu nedostatku studií zabývajících se srovnáváním preferencí mezi saprotrofními a mykorhizními houbami je velmi obtížné říci, k jakým skupinám hub pancířníci potravně inklinují.

2.2. Faktory ovlivňující konzumaci hub

Konzumace hub pancířníky je ovlivněna 4 základními faktory, kterými jsou sekundární metabolity hub, enzymatická výbava pancířníků, dostupnost potravních zdrojů a morfologie mycelia

2.2.1. Sekundární metabolity hub

To, zda jsou houby pancířníky konzumovány nebo ne, může být ovlivněno sekundárními metabolity hub. Houby v závislosti na typu substrátu mohou produkovat různé těkavé chemické látky (Bengtsson et al., 1988; Bengtsson et al., 1991), z čehož vyplývá, že i kolonizovaný substrát hraje v potravním výběru hub pancířníky a jinými členovci významnou roli (Leonard, 1984). Samotná kvalita substrátu tedy ovlivňuje nejen růst hub, ale také jejich chemické vlastnosti (Kaneko et al., 1995). To znamená, že houba rostoucí na určitém substrátu může být vysoce preferována, ale při růstu na jiném substrátu může být odmítnuta.

Je známo, že chvostoskoci jsou schopní rozpoznat konkrétní druhy hub dle jejich zápachu (Bengtsson et al., 1991). Maraun at al. (1998a) se domnívá, že tuto schopnost lze přivlastnit i pancířníkům, neboť se jedná o příbuzné půdní členovce. Kaneko et al. (1995) zjistili, že chvostoskok *Onychiurus subtenuis* odlišně preferoval houby rostoucí na agaru a na jehlicích. Např. mycelium houby „*sterile dark 487*" rostoucí na jehlicích bylo vysoce preferováno, ale při růstu na agaru bylo konzumováno jen ve velmi omezeném množství. Naopak druh *Aureobasidium pollulans* při růstu na agaru byl preferován středně, ale při růstu na jehlicích byl jako potravní substrát odmítnut. Avšak u pancířníka druhu *Oppiella nova* nebyl tento trend statisticky průkazný.

Nicméně, předpokládá se, že odlišné preference pro různé houby korespondují s produkcí různých těkavých látek, což dokládá potravní preference založené na kairomonech, chemických látkách, ze kterých mají prospěch pouze organismy, jež je přijímají (Brown et al., 1970). To znamená, že houby buď členovce přitahují vylučováním kairomonů nebo je odpuzují vylučováním těkavých látek (Bengtsson et al., 1988; Bengtsson et al., 1991). Díky tomu se houby rozdělují na chutné a nechutné zdroje potravy pro pancířníky.

2.2.2. Enzymatická výbava pancířníků

Základní komponentou buněčné stěny hub je chitin, který je rozkládán enzymem chitinázou, zatímco hlavní složkou buněčného obsahu hub je trehalóza, která je degradovatelná enzymem trehalázou. „*Browsers*", konzumující houby, tedy ke své obživě z těchto dvou enzymů využívají pouze trehalázu, načež „*grazers*", živící se houbami, potřebují jak trehalázu, tak chitinázu. Aby „*browsers*" mohli strávit buněčný obsah, potřebují rozrušit buněčnou stěnu hub. Hubert et al. (2001) uvedli 2 hypotézy, které vysvětlují zpřístupnění buněčného obsahu hub při trávení:

- pancířníci mechanicky rozruší buněčnou stěnu hub chelicerami a následně stráví jejich buněčný obsah.
- pancířníci enzymaticky rozloží buněčnou stěnu hub a dále utilizují jejich buněčný obsah.

„*Browsers*" tedy využívají k rozrušení buněčné stěny hub chelicery, což zmiňuje první hypotéza. Nicméně je dosti pravděpodobné, že k rozkladu buněčných stěn využívají i enzymy produkované symbiotickou mikroflórou (Nielsen, 1962; Smrž, 1998).

„*Grazers*" při konzumaci hub uplatňují jak mechanické rozrušení buněčných stěn chelicerami, tak enzymatické rozložení prostřednictvím vlastní chitinázy.

Z toho vyplývá, že enzymatická výbava pancířníků, především přítomnost trehalázy, je nezbytným předpokladem pro utilizaci hub.

2.2.3. Dostupnost potravních zdrojů

Pancířníci v potravně výběrových testech vykazují preference pro určité druhy hub. Maraun et al. (1998a) proto ve své studii pancířníky považují za potravní specialisty. Nicméně dodávají, že v přirozených podmínkách (v terénu) pancířníci pravděpodobně nejsou schopni separovat preferované

potravní zdroje od těch méně preferovaných, protože mikroorganismy, organický a anorganický materiál v opadu vytvářejí různorodý protkaný substrát. Navíc zjištění přítomnosti nejrůznějších druhů hub ve střevech pancířníků je neslučitelné s hypotézou, že pancířníci preferují omezený výběr hub. Pancířníci jsou proto také někdy označováni termínem „*choosy generalists*" (Schneider & Maraun, 2005), což znamená, že mohou obecně konzumovat široké spektrum druhů hub a v případě dostatku potravy o vysoké výživové hodnotě se mohou jevit jako selektivní konzumenti. Jedná se tedy o jakousi potravní plasticitu pancířníků (Anderson, 1975). Tato strategie je velmi výhodná právě pro pancířníky, kteří žijí v tak heterogenním habitatu (Kaneko et al., 1995).

2.2.4. Morfologie mycelia a spor

Houby se vyznačují nejrůznější morfologií mycelia. Mycelium je vysoce variabilní struktura lišící se mezi jednotlivými druhy hub. Může se vyznačovat odlišnými stupni melanizace a průměru hyf (3-12μm) v závislosti na stáří. Spory hub mohou dosahovat obdobných rozměrů jako šířka jednotlivých hyf mycelia.

Kaneko et al. (1995) se zabýval vlivem průměru hyf a velikostí spor hub na konzumaci pancířníky. Nezaznamenal však žádnou korelaci mezi velikostními poměry hub a preferenční konzumací pancířníků. Pancířníci konzumovali houby o malém průměru hyf stejně intenzivně jako houby s velkým průměrem hyf.

Nicméně houby se mohou lišit délkou a kompaktností hyf, což je pro pancířníky velmi významný faktor. Do dlouhých a kompaktních hyf hub se mohou pancířníci lehce zamotat, což jim následně znemožňuje pohyb. Pokud se navíc jedná o druh houby s chitinolytickou aktivitou, např. rody *Trichoderma, Penicillium, Paecilomyces* a *Mortierella*, může být pancířník postupně danou houbou stráven. Proto se pancířníci těmto druhům hub vyhýbají a dávají přednost spíše houbám s krátkými, rozvolněnými hyfami,

např. rody *Alternaria* a *Hymenoscyphus* (Schneider et al., 2005). Výše zmíněná morfologie mycelia je však zaznamenána v laboratorních podmínkách při růstu na agaru. Je tedy možné, že morfologie mycelia rostoucího na přírodním substrátu může být odlišná, což by následně ohrozilo výše zmíněnou hypotézu.

2.3. Důsledky konzumace hub pro houbová společenstva

2.3.1. Vliv na sukcesi

Lesní opad je tvořen mozaikou komponent nacházejících se v určitém stádiu rozkladu. Při dekompozici opadu je patrná sukcese rozkladačů (vedle hub a bakterií jsou jimi i půdní bezobratlí, zejména pancířníci), kteří substrát mineralizují na anorganické složky, nebo imobilizují živiny ve svých tělech.

Obvykle bývá pojem sukcese chápán na úrovni celé krajiny jako zákonitý jednosměrný vývoj druhového složení společenstev na určitém stanovišti, který začíná počátečním (iniciálním) vývojovým stádiem a směřuje ke klimaxu, kdy klimax je vrcholným stádiem sukcese a představuje společenstvo, které svým druhovým složením odpovídá podmínkám daného stanoviště, především klimatickým, příp. půdním (Míchal 1994). V mé práci však bude sukcese chápána na nižší hierarchické úrovni, tzn. s výrazně menším rozsahovým vymezením stanovišť (např. listy, jehlice v opadu, exkrementy obratlovců apod.).

Proces dekompozice je tedy provázen sukcesí. Sukcese hub na daném substrátu je dána tím, že různé druhy hub mají odlišné enzymatické schopnosti a také odlišnou rychlost, s jakou jsou schopny kolonizovat daný substrát. Struktura čerstvého substrátu v opadu je z chemického hlediska velmi heterogenní, což přispívá k pestrosti druhů hub na počátku sukcese. Počáteční kolonizátoři využívají jako zdroj potravy především rozpustné uhlovodíky (cukry). S postupující dekompozicí se spektrum chemických látek zužuje, což vede i ke snížené diverzitě hub. Sekundárně kolonizující houby jsou však charakterizovány lepším enzymatickým vybavením, které jim umožňuje

rozkládat složité organické zdroje uhlíku, jako je lignin a celulóza. V průběhu dekompozice substrátu se tedy mění druhové zastoupení dominujících hub. S tím souvisí i změna druhového spektra pancířníků, neboť různé druhy pancířníků preferují různé duhy hub.

Sukcesí hub v opadu se zabývala řada autorů (Hayes, 1965; Kendrick & Burges, 1962; Ponge, 1991), já se zmíním pouze o studii Ponge (1991), který charakterizoval kolonizaci jehlic *Pinus sylvestris* 4 sukcesními stádii:

1. primární kolonizace čerstvě opadaných jehlic houbami druhu *Lophodermium pinastri,Ceuthospora pinastri* a *Lophodermella* sp.

2. sekundární kolonizace již zčásti rozložených jehlic houbami druhu *Verticicladium trifidum, Marasmius androsaceus, Cenococcum geophilum*

3. penetrace a konzumace jehlic v pokročilém stádiu rozkladu půdními živočichy (pancířníci, roupice, žížaly, vířníci apod.)

4. penetrace jehlic mykorhizními houbami (např. druhu *Hyphodontia sp.*)

Je samozřejmé, že výše uvedené schéma nelze zevšeobecnit pro všechny typy opadu. Nicméně přítomnost hub a bezobratlých na rozkládaném materiálu opadu je obecným jevem. Tudíž je více než pravděpodobné, že jednotliví zástupci bezobratlých konzumují vedle rostlinného materiálu i houby. A právě preferenční konzumace určitých druhů hub může ovlivnit sukcesi hub na daném substrátu (Klironomos et al. 1992; Newell, 1984; Parkinson et al., 1979). Jelikož se preference pro daný druh houby mění s druhem pancířníka, může během sukcese docházet i ke změně druhového zastoupení pancířníků. Z toho plyne, že během sukcese se houby a pancířníci ovlivňují vzájemně.

2.3.2. Vliv na biomasu hub

Růst hub na substrátu je ovlivněn celou řadou faktorů, jako je přítomnost dalších kompetujících hub, jiných členovců a mnoha mikroorganismů.

Dochází tedy k mnoha interakcím, z nichž právě konzumace hub členovci může ovlivnit celkovou biomasu hub (Bardgett et al., 1993; Hanlon & Anderson, 1979; Kaneko et al., 1998b; Lussenhop & Wicklow, 1984; Parkinson et al., 1979).

Bylo zjištěno, že pancířníci a jiní půdní živočichové zkonzumují z celkové dostupné biomasy hub v opadu pouze malou část, přibližně 2% (Kaneko et al., 1998b; Mitchell & Parkinson, 1976). Ačkoliv se jedná o téměř zanedbatelnou část, k určitým změnám v biomase hub skutečně dochází. To je dokázáno i změnou respirace, která s množstvím biomasy úzce souvisí. Stimulace mikrobiálního metabolismu totiž vede k mikrobiálnímu růstu, jenž je doprovázen imobilizací živin v biomase (Maraun et al., 1998b).

Konzumace hub půdními živočichy, především při zvýšené denzitě jedinců, má za následek zkrácení délky houbových hyf, následkem čehož dochází k redukci houbové biomasy (Bardgett et al., 1993; Hanlon & Anderson, 1979; Leonard & Anderson, 1991). Zvýšená denzita jedinců v půdě však není ojedinělým jevem, neboť je typická pro prostorové agregace členovců v půdě (Berthet, 1964). Tyto agregace vytvářejí dynamickou mozaiku konzumačních tlaků na společenstvo hub v opadu (Hanlon & Anderson, 1979). Naopak snížená denzita jedinců může mít pozitivní vliv na množství biomasy. Tento pozitivní vliv okusu je však zanedbatelný u hub v senescentní fázi (Bardgett et al., 1993).

Jelikož se jedná o čistě mechanické porušování hyf okusem, je možné poznatky získané při studiu členovců přiřknout i pancířníkům. Z toho vyplývá, že při běžné hustotě pancířníků v opadu je konzumace biomasy hub vyrovnávána kompenzačním růstem mycelia (Hanlon & Anderson, 1979) nebo šířením fragmentů hyf či spor prostřednictvím pancířníků.

Dalo by se předpokládat, že biomasa preferovaných druhů hub bude ovlivněna nejvíce. Nicméně, Kaneko et al. (1998b) zjistili, že biomasa preferovaných hub nebyla okusem výrazněji ovlivněna. Stejně tak

nezaznamenali ani příliš signifikantní vliv konzumace pancířníky na biomasu hub obecně. Při extrémních denzitách pancířníků docházelo pouze k malým výchylkám od průměrného množství biomasy hub.

Je zřejmé, že konzumace hub živočichy výrazně ovlivnila biomasu hub jen ve studiích, ve kterých byl použit pouze jeden druh houby (Bardgett et al., 1993; Hanlon & Anderson, 1979). Ve studiích, kde byla přítomna komplexní mikrobiota, byl vliv konzumace pancířníků na biomasu hub téměř zanedbatelný (Kaneko et al., 1998b). Z toho lze usoudit, že mikrobiální komplexita stabilizuje biomasu hub během spásání. To znamená, že na změnu biomasy hub v opadu budou mít vliv, kromě konzumace, další faktory, jako je stáří houbového mycelia, vlhkost, nutriční zásoba substrátu apod.

2.3.3. Vliv na kompetici mezi houbami

Kompetice neboli soupeření hub o substrát je v opadu běžným jevem. Kompetici je možné rozdělit na primární získávání zdroje („*primary resource capture*") a sekundární získávání zdroje („*secondary resource capture*") (Boddy, 2000).

Primární získávání zdroje je charakterizováno okamžitou kolonizací čerstvého substrátu přítomnými houbami. Jedná se především o houby méně kompetičně zdatnější, což jsou takové druhy hub, které rostou rychleji a efektivněji využívají substrát.

Po primární kolonizaci čerstvého substrátu následuje sekundární získávání zdroje, kdy mezi sebou kompetují sousední houby již kolonizující daný substrát. Kompetice mezi houbami může být jak vnitrodruhová, tak mezidruhová (Boddy, 2000), často dochází ke kompeticím mezi saprotrofními a mykorhizními houbami (Gange, 2000).

Během sukcese na substrátu dochází i k interakcím mezi houbami a členovci. Mezi tyto interakce patří jednak konzumace hub pancířníky, což může ovlivnit kompetici mezi houbami (Newell, 1984; Parkinson et al., 1979),

ale také samotná kompetice o substrát mezi houbami a pancířníky (Lussenhop, 1992).

Např. mezi běžné saprotrofní kolonizátory jehlic patří *Lophodermium pinastri* a *Verticicladium trifidum* (Gourbière et al., 2001). *L. pinastri* je primární kolonizátor jehlic, který je dle sukcese následován sekundárním dekompozitorem *V.trifidum* (Ponge, 1991). Oba tyto druhy hub se však vedle sebe mohou vyskytovat a tudíž spolu kompetovat o substrát. *V.trifidum* je silný kompetitor, který může zamezovat tvorbě plodnic *L.pinastri* (Gourbière et al., 2001). Přítomnost pancířníků druhu *Spatiodamaeus verticillipes* nebo *Porobelba spinosa*, kteří *V.trifidum* intenzivně konzumují (Koukol et al., 2009), může snížit kompetitivní zdatnost *V.trifidum*, což by následně vedlo k růstu mycelia a k tvorbě plodnic *L.pinastri*.

V půdě se běžně setkávají mycelia saprotrofních a mykorhizních hub. Tyto dvě skupiny hub mezi sebou kompetují nejen o živiny, ale i o prostor k růstu. Výsledek kompetice mezi těmito houbami je závislí na aktivitě fungivorních živočichů, jako jsou pancířníci, chvostoskoci a hlístice (Tiunov & Scheu, 2005). Tito půdní živočichové upřednostňují konzumaci saprotrofních hub před mykorhizními (Gange, 2000). Nicméně i mykorhizní houby, které přijímají fotosyntetické asimiláty z „hostitelské" rostlin (Jakobsen & Rosendahl, 1990), mohou představovat pro tyto živočichy energeticky bohatý zdroj potravy. Navíc nedávné výzkumy naznačují vysokou konzumaci mykorhizních hub pancířníky (Pollierer et al., 2009).

Ačkoli jsou saprotrofní houby silnými kompetitory, ve chvíli, kdy jsou intenzivně konzumovány pancířníky, je společenstvo těchto hub destabilizováno, čímž se výrazně snižuje jeho kompetitivní zdatnost (Tiunov & Scheu, 2005). V tom případě se mykorhizní houba stává kompetičně silnější a zvyšuje svůj příjem živin. I když je mycelium hub půdními živočichy konzumováno, ztráta hyf je kompenzována příjmem N a P z exkrementů těchto živočichů (Gange, 2000).

Z toho plyne, že vliv půdních živočichů, včetně pancířníků, na kompetici mezi mykorhizními a saprotrofními houbami, nemá negativní účinek na růst rostlin. Naopak, preferenční konzumací saprotrofních hub se zvyšuje kompetiční zdatnost mykorhizních hub, čímž mykorhizní houba přijímá více živin, které její „hostitelská" rostlina využívá ke svému růstu. Klironomos & Hart (2001) zjistili, že ektomykorhizní houba *Laccaria bicolor* je dokonce schopná „lovit" a paralyzovat produkcí toxinů drobné členovce, v tomto případě chvostoskoky, z nichž potom čerpá živiny pro „hostitelskou" rostlinu.

Je tedy zřejmé, že vliv půdních členovců, zejména pancířníků, na kompetici mezi houbami je složitou mozaikou vztahů, které mohou vést od kompetice o substrát až ke stimulaci rostlinného růstu.

2.4. Důsledky konzumace hub pro společenstva pancířníků

2.4.1. Vliv na reprodukci pancířníků

S konzumací hub také souvisí reprodukce a úmrtnost pancířníků (Stefaniak & Seniczak, 1981). Je velmi zajímavé, že preference pancířníků pro určité druhy hub, tedy chutnost hub, nekoreluje s jejich prospěšností pro rozmnožování a růst populace pancířníků. To tedy znamená, že pancířníci z málo chutných hub mohou mít mnohem větší reprodukční prospěch než při konzumaci jiných, více preferovaných hub. Hubert et al. (2004) rozdělil houby dle jejich chutnosti a prospěšnosti pro reprodukci pancířníků do 4 skupin:

1. preferované a prospěšné pro reprodukci (*Alternaria alternata, Cladosporium cladosporoides*)
2. preferované, ale neprospěšné pro reprodukci (*Eurotium amstelodami* var. *amstelodami, Eurotium amstelodami* var. *montevidensis, Penicillium aurantiogriseum*)
3. nepreferované (odmítané), avšak prospěšné pro reprodukci (*Aspergillus versicolor, Mycocladus corymbifer*)

4. nepreferované (odmítané) ani neprospěšné pro reprodukci (*Aspergillus niger*)

Navíc zjistil, že jednotlivé druhy hub se liší svým vlivem na reprodukční úspěšnost různých druhů pancířníků, což se shoduje s výsledky starších prací (Mitchell & Parkinson, 1976). Tato mezidruhová diferenciace je pravděpodobně dána enzymatickými dispozicemi jedinců, neboť se zjistilo, že aktivita trehalázy u jednotlivých druhů pancířníků koreluje s mírou populačního růstu. Tedy vysoká aktivita trehalázy má za následek vysoký populační růst pancířníků (Hubert et al., 2004).

Nejvyšší úhyn pancířníků v laboratorních podmínkách byl zaznamenán, když byly pancířníkům nabízeny houby nejméně preferované, či dokonce odmítané (Kaneko et al., 1995). Nicméně, pancířníci, stejně jako chvostoskoci, mohou přežívat a reprodukovat se při konzumaci širokého spektra hub (Klironomos et al., 1992; Mitchell & Parkinson, 1976). Z toho plyne, že ne vždy reprodukční úspěšností koresponduje s množstvím zkonzumované biomasy dané houby.

3. Disperze hub pancířníky

3.1. Mechanizmy disperze

Disperze hub je významný faktor ovlivňující prostorovou distribuci hub v opadu. Fragmenty hyf a spory hub mohou být šířeny jak biotickými, tak abiotickými vektory. Z abiotických vektorů je to v opadu především voda, v nadzemním prostředí hlavně vítr. Biotickými vektory jsou různí živočichové, ať už drobní bezobratlí nebo velcí obratlovci (Renker et al., 2005). Obratlovci houbám zajišťují dálkovou disperzi, zatímco menší bezobratlí rozšiřují houby pouze na krátkou vzdálenost. Pancířníci se pohybují rychlostní několik centimetrů za den (Berthet, 1964). Nicméně i tito malí členovci mohou pro houby hrát velmi významnou roli.

Existují 2 mechanismy, jimiž mohou pancířníci houby rozšiřovat (Lilleskov & Bruns, 2005):

1. endozoochorie (disperze trávicím traktem, exkrementy)
2. ektozoochorie (disperze adhezí spor hub k vnějšímu povrchu)

Jak endozoochorie, tak ektozoochorie jsou účinnými mechanismy pro disperzi hub z jednoho substrátu na druhý.

Disperze trávicím traktem, endozoochorie, má pravděpodobně menší účinnost než ektozoochorie. Během trávicího procesu je část buněk hyf a spor hub rozrušena, čímž ztrácejí svou životaschopnost. Visser et al. (1987) zjistili, že přibližně polovina spor po průchodu trávicím traktem členovců je narušena natolik, že už nejsou schopny růstu.

Při průchodu opadem se pancířníci svým povrchem otírají o mycelia hub, čímž na sebe zachytávají jejich fragmenty hyf a spory. Při kontaktu s materiálem v opadu se mohou tyto fragmenty a spory z povrchu pancířníků uvolnit, čímž houby dostávají možnost kolonizovat nový zdroj živin (Hanlon, 1981; Hanlon & Anderson, 1979;). Houby na povrchu pancířníků nejsou vystaveny enzymům trávicího traktu, tudíž se ektozoochorie zdá být nejúčinnějším mechanismem šíření spor (Renker et al., 2005).

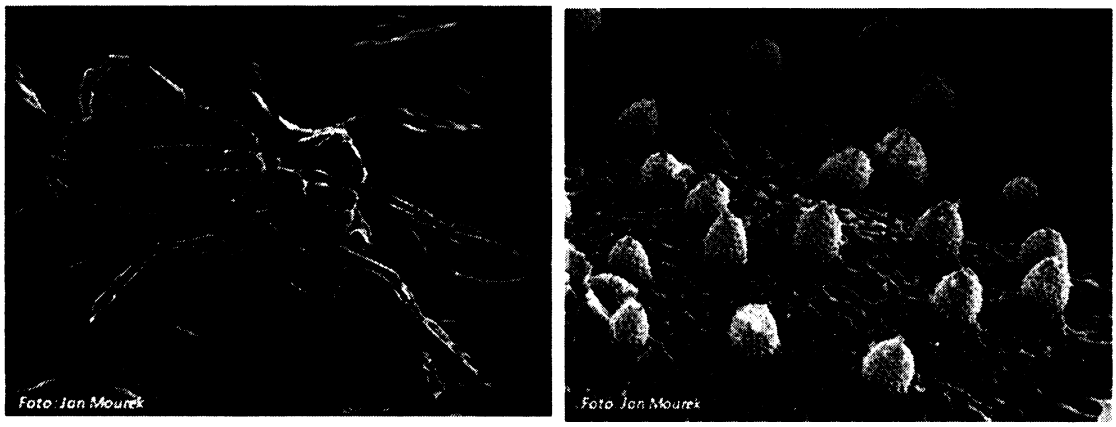
3.2. Faktory ovlivňující disperzi hub

3.2.1. Morfologie povrchu pancířníků a spor hub

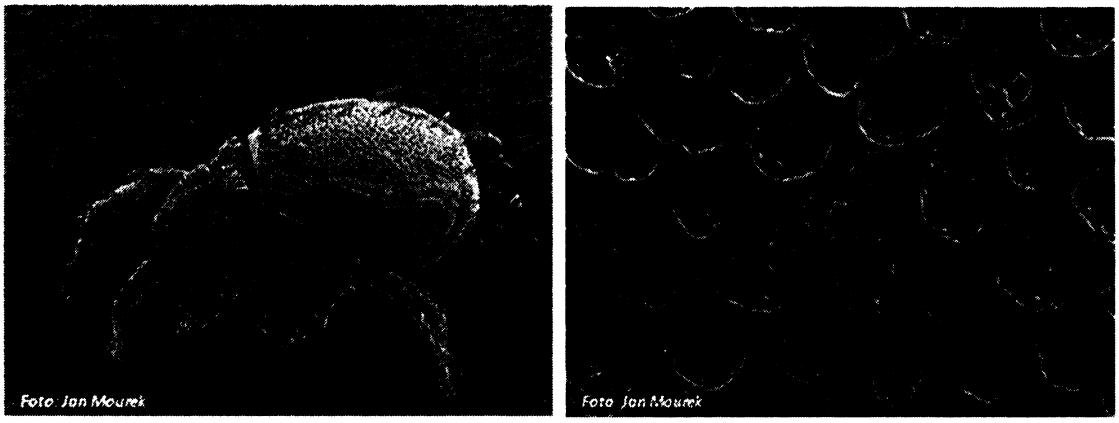
Povrch těla pancířníků je často pokrytý cerotegumentem, což je vrstva stabilních bílkovin, která pancířníky chrání proti smáčení, ale zároveň i před vyschnutím. Cerotegument vytváří skulpturovaný povrch (Obr.1), na který se mohou snadno zachytávat jak spory hub, tak i hyfy. Někteří pancířníci, např. rod *Belba*, si dokonce na cerotegument cíleně lepí částečky půdy, kterými se maskují. Navíc i spory hub jsou často vybaveny přívěsky, které zvyšují pravděpodobnost zachycení na povrch pancířníka (Lilleskov & Bruns, 2005).

Obr. 1: Morfologie povrchu pancířníka s detailem na cerotegument; A – rod *Gymnodamaeus,* B – rod *Nothrus*, C – rod *Eupelops.*

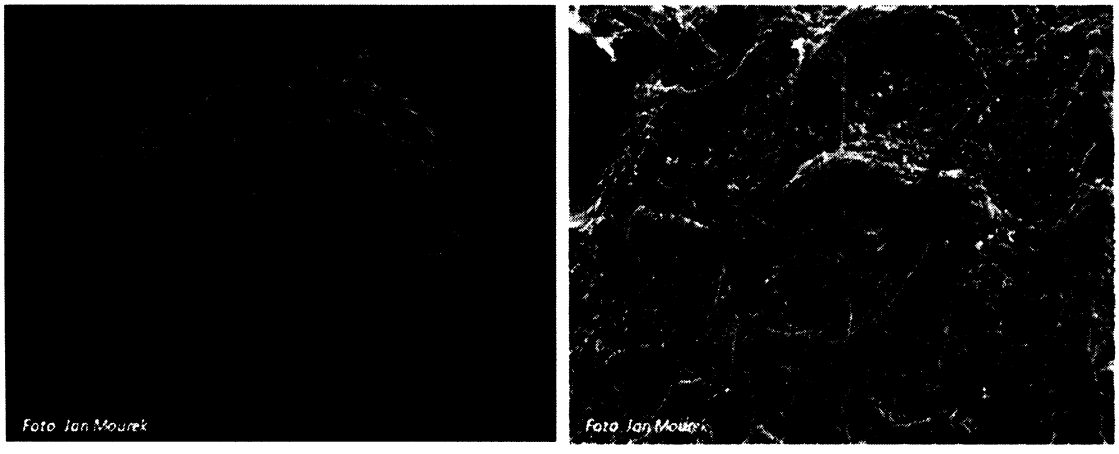
A)



B)



C)



3.2.2. Velikost pancířníků

Zdá se, že množství hub asociovaných s povrchem, tedy roznášených, se vztahuje na velikost povrchu pancířníka (Pherson & Beattie, 1979), přičemž velikost jedinců se pohybuje v rozmezí 0,1 – 1,5mm. Čím větší povrch pancířník má, tím více fragmentů hyf a spor na sobě může zachytit, a tím více může ovlivnit distribuci hub v opadu.

3.2.3. Mobilita pancířníků

V laboratorních podmínkách byla naměřena maximální pohyblivost pancířníků 42cm/den (Berthet, 1964), ale v přirozených podmínkách jejich mobilita není tak vysoká. Ta se navíc mění s typem opadem, obsahem vody, typem půdy a se sezónou (Berthet, 1964). V dobře propustném substrátu se pancířníci mohou pohybovat rychleji, čímž se zvětšuje možnost hub kolonizovat vzdálenější substráty. To ale také velmi závisí na směru, jakým se pancířník během dne pohybuje.

3.2.4. Enzymatické vybavení pancířníků

Pancířníci typu „*browsers*" a „*grazers*" se od sebe liší enzymatickou aktivitou trávicího traktu (Siepel & de Ruiter-Dijkman, 1993). Množství životaschopných spor, které projde trávicím traktem „*browsers*", je vyšší než množství neporušených spor, které projde přes trávicí trakt „*grazers*". Příčinou je chitinolytická aktivita „*grazers*", která dále redukuje množství nepoškozených spor po průchodu přes chelicery. Z toho plyne, že pro houby je šíření trávicím traktem (exkrementy) pancířníků typu „*browsers*" výhodnější.

3.2.5. Přítomnost predátorů pancířníků

Samotní pancířníci jsou vystaveni širokému spektru predátorů, ať už ze skupiny bezobratlých nebo obratlovců. Všechny tyto skupiny se liší fyziologií trávicího procesu a mobilitou, což může různě ovlivnit přežívání a disperzní vzdálenost houbových propagulí (Lilleskov & Bruns, 2005). Predátoři

pancířníků, kromě pancířníků samotných, se také podílí na disperzi hub. Houbové propagule se mohou přímo zachytávat na jejich povrch nebo mohou spory a fragmenty hub nepřímo přijímat společně s pancířníkem, který je měl buď na svém povrchu nebo už uvnitř trávicího traktu. Spory a fragmenty hub na povrchu pancířníka, který byl zkonzumován, mají větší šanci na přežití než houbové propagule uvnitř jeho trávicího traktu. Životaschopnost buněk hub po průchodu přes dva trávicí trakty pochopitelně výrazně klesá. Nicméně i tato nízká hladina životaschopnosti může mít za následek disperzi hub na mnohem delší vzdálenost.

3.3. Selektivita disperze hub

Podle výsledků izolačních studií jsou pancířníci asociováni s přibližně 20 druhy hub, ať už saprotrofními, parazitickými nebo mykorhizními (Behan & Hill, 1978; Pherson & Beattie, 1979), nicméně Renker et al. (2005) nalezli dokonce 31 různých druhů hub asociovaných s pancířníky. Množství asociovaných druhů pravděpodobně souvisí i s velikostí jedinců, neboť chvostoskoci, kteří jsou mnohem větší než pancířníci, mohou být asociováni až se 120 druhy hub (Visser et al., 1987). Takto velké množství druhů hub naznačuje, že disperze hub pancířníky není selektivní. Avšak houby, které procházejí trávicím traktem pancířníků, jsou konzumovány víceméně selektivně. Stejně tak při konzumaci hub se může na povrchu pancířníka zachytit mnohem více spor a fragmentů hyf preferenčně konzumovaných hub než hub nepreferovaných. V tomto případě mají pancířníci největší vliv, ať už konzumní nebo disperzní, na houby preferované, které jsou zároveň prospěšné pro jejich reprodukci.

Jediným rodem hub, který je velmi často asociován s pancířníky a jinými půdními členovci, je rod *Beauveria*, a to z toho důvodu, že má chitinázovou aktivitu, a proto je často nalézán na povrchu členovců, kde degraduje chitin žijících a později mrtvých živočichů (Renker et al., 2005).

3.4. Důsledky disperze hub

Pancířníci disperzí významně ovlivňují prostorovou distribuci hub v půdě. Díky nim mohou houby kolonizovat nové potravní substráty. Velký význam mají především pro přežívání a šíření „*unit restricted*" hub (Schmit, 1999), které se nejsou samy schopny šířit na nové substráty a nemohou k tomu v opadu využívat abiotické faktory. S tím také souvisí i regenerace narušených ekosystémů po silné disturbanci, kdy pancířníci urychlují obnovu houbového společenstva (Maraun et al., 1998b; Maraun & Scheu, 1996), a tím i obnovu celého ekosystému.

4. Závěr

Interakce hub a pancířníků jsou významné procesy, které probíhají také v opadu. Konzumace hub pancířníky je významný činitel, který je ovlivněn řadou faktorů. Těmito faktory jsou nejen sekundární metabolity a morfologie hub, ale také enzymatická výbava pancířníků. Samotná konzumace hub ovlivňuje kromě reprodukce pancířníků také sukcesi hub na daném substrátu a biomasu konzumovaných hub, především tmavých druhů, které jsou konzumovány preferenčně. Disperze hub pancířníky nemá takové spektrum důsledků jako konzumace, nicméně významně ovlivňuje prostorovou distribuci hub v půdě. Disperze hub prostřednictvím trávicího traktu závisí na enzymatickém vybavení pancířníků, disperze povrchem je ovlivněna více faktory, především morfologií pancířníků.

Dosavadní poznatky o disperzi hub a potravní biologii pancířníků zatím však nepřinesly dostatečné důkazy pro vysvětlení koexistence tak obrovského množství organismů. Je tedy více než pravděpodobné, že koexistenci zajišťují ještě jiné, pravděpodobně důležitější mechanismy.

Ve své navazující diplomové práci bych se chtěla podrobněji věnovat potravním preferencím pancířníků s důrazem na houby a také vlivu

pancířníků na kompetici mezi houbami. V metodice bych chtěla kromě klasických experimentálních metod využívat i novější molekulární přístupy.

5. Seznam použité literatury

Anderson, J. M. (1975) Succession, diversity and trophic relationship of some soil animals in decomposing leaf litter. J. Anim. Ecol. 44, 475 – 495.

Armitage, D. M., George, C. L. (1986) The effect of three species of mites upon fungal growth on wheat. Exp. Appl. Acarol. 2, 111 – 124.

Bardgett, R. D., Whittaker, J. B., Frankland, J. C. (1993) The effect of collembolan grazing on fungal activityin differently managed upland pastures: A microcosm study. Biol. Fertil. Soils 16, 255 – 262.

Behan, V. M., Hill, S. B. (1978) Feeding habits and spore dispersal of oribatid mites in the North American arctic. Rev. Ecol. Biol. Sol. 15, 497 – 516.

Bengtsson, G., Erlandsson, A., Rundgren S. (1988) Fungal odour attracts soil Collembola. Soil Biol. Biochem. 20, 25 – 30.

Bengtsson, G., Hedlund, K., Rundgren, S. (1991) Selective odor perception in the soil Collembola *Onychiurus armatus.* J. Chem. Ecol. 17, 2113 – 2125.

Berthet, P. L. (1964) Field study of the mobility of Oribatei (Acari), using radioactive tagging. J. Anim. Ecol. 33, 443–449.

Boddy, L. (2000) Interspecific combative interactions between wood-decaying basidiomycetes. FEMS Microbiol. Ecol. 31, 185 – 194.

Brown, W. L., Eisner, T., Whittaker, R. H. (1970) Allomones and kairomones: transspecific chemical messengers. BioSci. 20, 21 – 22.

Dighton, J. (2003) Fungi in Ecosystem Progresses. Mycology 17, pp.432.

Domsch, K. H., Gams, W., Anderson, T. H. (1980) Compendium of soil fungi. Vol. 1, Academic Press, pp. 859.

Gange, A. (2000) Arbuscular mycorrhizal fungi, Collembola and plant growth. Trends Ecol. Evol. 15, 369 – 372.

Gourbière, F., van Maanen, A., Debouzie, D. (2001) Associations between three fungi on pine needles and their variation along a climatic gradient. Mycol. Res. 105, 1101 – 1109.

Hammer, M. (1972) Microhabitats of oribatid mites on a Danish woodland floor. Pedobiologia 12, 412 – 423.

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 effects of Collembola grazing on microbial activity in decomposing leaf litter. Oecologia 38, 93 – 99.

Hansen, R. A. (2000) Effects of habitat complexity and composition on a diverse litter microarthropod assemblage. Ecology 81, 1120 – 1132.

Hartenstein, R. (1962) Feeding specificity among forest soil Oribatei (Acarina). Ann. Entomol. Soc. Am. 55, 202 – 206.

Hayes, A. (1965) Studies on the decomposition of coniferous leaf litter. II. Changes in external features and succession of microfungi. Eur. J. Soil Sci. 16, 242-257.

Hubert, J., Jarošík, V., Mourek, J. Kubátová, A. Žďárková, E. (2004) Astigmatid mite growth and fungi preference (Acari: Acaritida): Comparisons in laboratory experiments. Pedobiologia 48, 205 – 214.

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

Jakobsen, I., Rosendahl, L. (1990) Carbon flow into soil and external hyphae from roots of mycorrhizal cucumber plants. New Phytol. 115, 77 – 83.

Johnston, J. M. (2000) The contribution of microarthropods to aboveground food webs: A review and model of belowground transfer in a coniferous forest. Am. Midl. Nat. 143, 226 – 238.

Jørgensen, H. B., Johansson, T., Canbäck, B., Hedlund, K., Tunlid, A. (2005) Selective foraging of fungi by collembolans in soil. Biol Lett. 1, 243 – 246.
Kaneko, N. (1988) Feeding habits and cheliceral size of oribatid mites in cool temperate forest soils in Japan. Rev. Ècol. Biol. Sol. 25, 353 – 363.

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

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.

Kendrick, W., Burges, A. (1962) Biological aspects of the decay of Pinus sylvestris leaf litter. Nova Hedwigia 4, 313-342.

Kirk, P., Cannon, P., David, J., Stalpers, J. (eds.) (2001) Dictionary of the fungi, CABI Publishing, pp. 655.

Klironomos, J. N., Hart, M. M. (2001) Animal nitrogen swap for plant carbon. Nature 410, 651 – 652.

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.

Klironomos, J. N., Widden, P., Deslandes, I. (1992) Feeding preferences of the collembolan *Folsomia candida* in relation to microfungal succession on decaying litter. Soil Biol. Biochem. 24, 685 – 692.

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 Biol. Biochem., doi:10.1016/j.soilbio.2009.02.018

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.

Leonard, M. A., Anderson, J. M. (1991) Grazing interactions between a collembola and fungi in a leaf litter matrix. Pedobiologia 39, 239 – 246.

Lilleskov, E. A., Bruns, T. D. (2005) Spore dispersal of a resupinate ectomycorrhizal fungus, *Tomentella sublilacina*, via soil food webs. Mycologia 97, 762 – 769.

Lussenhop, J., Wicklow, D. T. (1984) Changes in spatial distribution of fungal propagules associated with invertebrate activity in soil. Soil Biol. Biochem. 16, 601 – 604.

Lussenhop, J. (1992) Mechanisms of microarthropod-microbial interactions in soil. Adv. Ecol. Res. 23, 1 – 33.

Luxton, M. (1966) Laboratory studies on the feeding habits of saltmarsh acarina, 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.

Maraun, M., Martens, H., Migge, S., Theenhaus, A., Scheu, S. (2003a) Adding to ´the enigma of soil animal diversity´: fungal feeders and saprophagous soil invertebrates prefer similar food substrates. Eur. J. Soil Biol 39, 85 – 95.

Maraun, M., Migge, S., Schaefer, M., Scheu, S. (1998a) Selection of microfungal 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. (2003b) Oribatid mite and collembolan diversity, density and community structures in

a moder beech forest (*Fagus sylvatica*): effects of mechanical perturbations. Soil Biol. Biochem. 35, 1387 – 1394.

Maraun, M., Scheu, S. (1996) Seasonal changes in microbial biomass and activity in leaf litter layers of beech (*Fagus sylvatica*) forests on a basalt-limestone gradient. Pedobiologia 40, 21 – 31.

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. App. Soil Ecol. 9, 175 – 181.

Míchal, I. (1994): Ekologická stabilita. Veronica, Brno, pp.276.
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.

Newell, K. (1984) Interactions between two decomposer basidiomycetes and a collembolan under Sitka spruce: distribution, abundance and selective grazing. Soil Biol. Biochem. 16, 227 – 233.

Nielsen, C. O. (1962) Carbohydrates in soil and litter invertebrates. Oikos 13, 200 – 215.

Parkinson, D., Visser, S., Whittaker, J. B. (1979) Effect of collembolan grazing on fungal colonization of leaf litter. Soil Biol. Biochem. 11, 529 – 535.

Parrent, J. L., Morris, W. F., Vilgalys, R. (2006) CO_2 – enrichment and nutrient availability alter ectomycorrhizal fungal communities. Ecology 87, 2278 – 2287.
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. Rev. Ecol. Biol. 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 ($^{15}N/^{14}N$ and $^{13}C/^{12}C$). Soil Biol. Biochem., doi:10.1016/j.soilbio.2009.03.002

Ponge, J. F. (1991) Succession of fungi and fauna during decomposition of needles in a small area of Scots pine litter. Plant soil 138, 99 – 113.

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. Microb. Ecol. 50, 518 – 528.

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

Scheu, S., Folger, M. (2004) Single and mixed diets in Collembola: effects on reproduction and stable isotope fractionation. Funct. Ecol. 18, 91 – 102.

Schmit, J. P. (1999) Resource consumption and competition by unit restricted fungal decomposers of patchy substrates. Oikos 87, 509 – 519.

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 ($^{15}N/^{14}N$). Soil Biol. Biochem. 36, 1769 – 1774.
Schneider, K., Renker, C., Maraun M. (2005) Oribatid mite (Acari, Oribatida) feeding on ectomycorrhizal fungi. Mycorrhiza 16, 67 – 72.

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

Schuster, R. (1956) Der Anteil der Oribatiden an den Zersetzungsvorgängen im Boden. Zool. Jahrb. Abt. Syst. Ökol. Geogr. Tiere 45, 1 – 33.

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., de Ruiter-Dijkman, E. M. (1993) Feeding guilds of oribatid mites based on their carbohydrase activities. Soil Biol. Biochem. 25, 1491 – 1497.

Smrž, J. (1998) Interactions between oribatids and microorganisms: A complex method of study. Appl. Soil Ecol. 9, 109 – 110.

Stefaniak, O., Seniczak, S. (1981) The effect of fungal diet on the development of *Oppia nitens* (Acari, Oribatei) and on the microflora of its alimentary tract. Pedobiologia 21, 202 – 210.

Thompson, W., Rayner, A. D. M. (1982) Spatial structure of a population of *Tricholomopsis platyphylla* in a woodland site. New Phytol. 92, 103 – 114.

Tiunov, A. V., Scheu, S. (2005) Arbuscular mycorrhiza and Collembola interact in affecting community composion of saprotrophic microfungi. Oecologia 142, 636 – 642.

Visser, S., Parkinson, D. (1975) Fungal succession on aspen poplar leaf litter. Can. J. Bot. 53, 1640 – 1651.

Visser, S., Parkinson, D., Hassall, M. (1987) Fungi associated with *Onychiurus subtenuis* (Collembola) in an aspen woodland. Can. J. Bot. 65, 635 – 642.

Visser, S., Whittaker, J. B. (1977) Feeding preferences for certain litter fungi by *Onychiurus subtenuis* (Collembola). Oikos 29, 320 – 325.

Walter, D. E. (1987) Trophic behavior of „mycophagous" microarthropods. Ecology 68, 226 – 229.