

Univerzita Karlova v Praze
Přírodovědecká fakulta
Ústav pro životní prostředí

Studijní program: Ekologie a ochrana prostředí

Studijní obor: Ochrana životního prostředí



Bakalářská práce

Biotické interakce v půdě a jejich význam pro tok organické hmoty v půdě

Biotic interactions and their role in organic matter turnover in soil

Zpracovatel: Petra Radochová

Školitel: doc. Mgr. Ing. Jan Frouz, Csc

květen 2013

Poděkování

Díky patří především mému školiteli doc. Mgr. Ing. Janu Frouzovi, Csc za jeho vedení při psaní, za vstřícnost a ochotu při odborných konzultacích a za pomoc při korekturách. V neposlední řadě chci poděkovat také své rodině a přátelům za podporu a shovívavost při studiu.

Prohlášení

Prohlašuji a svým podpisem stvrzuji, 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. Předložená práce je totožná s elektronickou verzí, která byla vložena do Studijního Informačního systému

V Praze dne:

Podpis:

Abstrakt

Práce přináší stručný přehled hlavních skupin půdních organismů. Detailně si pak všímá jejich potravních a nepotravních interakcí, které se podílejí na dekompozici organické hmoty. Dále popisuje jeden z velmi důležitých procesů – a to potravní a nepotravní intrakce organismů, charakteristiku bakteriálního a houbového kanálu, organismů, které mění své okolí a jakými mechanismy působí na půdotvorné a humusotvorné procesy.

Tato práce také obsahuje experimentální část, která se zabývá interakcí opadu a druhu mikroskopické půdní houby na potravní preferenci a potravní vhodnost jednotlivých druhů hub pro chvostokoky druhu *Folsomia candida*. Ukázalo se, že je pro ně důležitá volba substrátu a že je zde rozdíl mezi preferencí a vhodností substrátu zdlouhodobého hlediska (dub nebyl vybírán dospělci, ale byl na něm pozorován největší nárůst jedinců).

Klíčová slova: půda, půdní organismy, interakce, organická hmota

Abstract

The Thesis brings overview of main taxa of soil organisms. It describes in detail their trophic and non trophic interactions that contribute to organic matter decomposition in soil. In particular soil food web and behavior of fungal and bacterial channel of food web is described in relation to organic matter decomposition, soil formation and humus formation.

This work contains also experimental work sealing with interaction of soil microscopic fungi and invertebrates. Food preference and suitability for development of three fungal species growing on three different litter types was studied. Litter was more important for food preference and food suitability. There was disproportion between litter suitability and litter preference. In particular oak was not preferred by adults but very suitable for development.

Key words: soil, soil organisms, ineractions, organic matter

Obsah

1. Úvod.....	6
2. Půdní organismy.....	7
2.1. Mikrofauna a mikroflora.....	7
2.2. Mesofauna.....	11
2.3. Makrofauna	12
3. Potravní a nepotravní interakce v půdě.....	15
3.1. Potravní interakce.....	15
3.2. Charakteristika půdní potravní sítě.....	15
3.2.1. Houbový a bakteriální kanál.....	17
3.3. Nepotravní interakce – ekosystémová inženýři.....	18
4. Význam půdních organismů pro klíčové ekosystémové procesy a význam půdní fauny při tvorbě humusu.....	21
5. Role půdní fauny v bioindikaci stavu půd	22
5.1. Nematoda.....	22
5.1.1. Maturity index.....	22
5.1.2. Enrichment index, Structural index.....	23
5.2. Žížaly.....	25
5.3. Prvoci.....	25
5.4. Diptera.....	25
6. Experiment.....	26
6.1. Potravní preference chvostoskoků <i>Folsomia candida</i>	26
6.1.1. Materiály a metody.....	26
6.1.2. Výsledky.....	27
6.1.3. Diskuze.....	29
6.1.4. Závěr.....	29
7. Závěry.....	30
8. Použitá literatura.....	32
9. Přílohy.....	40

1. Úvod

Interakce mezi půdními organismy, rostlinami a abiotickou složkou půdy zajišťují celou řadu klíčových procesů umožňujících fungování všech ekosystémů. V půdě je zhruba stejné množství uhlíku jako v atmosféře, proto je rozklad odumřelé organické hmoty jakožto jeden z klíčových procesů spolu s transformací na oxid uhličitý zcela zásadním krokem v koloběhu uhlíku a představuje protiváhu fotosyntéze. Ta CO_2 z atmosféry odebírá a převádí jej na biomasu. Dekompozicí se uvolňují také jiné biogenní prvky a začleňují se do koloběhu. Mimo to jako vedlejší produkt pomáhají mikroorganismy vytvářet půdní agregáty, formují půdní horizonty atp. Svou činností mohou přímo či nepřímo ovlivňovat složení půdního společenstva.

Mým cílem bylo shromáždit základní materiály a principy fungování interakcí v půdě, počínaje hlavními činiteli, kteří se na těchto vztazích podílí, přes samotnou definici a rozdělení vztahů v půdě a konče představením hlavních a nejčastěji používaných bioindikátorů stavu půd. Přičemž je zde kladen velký důraz na mechanismy potravních sítí.

Součástí práce je i experimentální část, v níž jsem se zabývala interakcemi opadu různého druhu a potravní atraktivitou čtyř druhů hub pro chvostoskoky. Experimenty z praktické části se staly součástí již pulikovaného článku, na němž jsem se jako spoluautorka podílela a který též přikládám.

2. Půdní organismy

Každá hrst půdy obsahuje miliardy živých forem. Nabízí velmi heterogenní podmínky pro existenci, díky čemuž mimo jiné umožňuje velkou míru diverzity půdních organismů, čímž je zajištěn i vysoký stupeň funkční diverzity. Určité organismy mají primární odpovědnost za klíčové procesy jako třeba aerace makropórů a stav jejich populace se může stát indikátorem kvality půdy.

V této kapitole uvádím přehled nejdůležitějších taxonů. Označení „fauna“ (sensu lato) slouží pro označení organismů z říše *Animalia* včetně prvoků a jako „flora“ se berou právě rostliny včetně jednobuněčných řas a jiných organismů, které nemůžeme za živočichy považovat. Toto označení není oficiální, zejména termín mikroflora zahrnuje fylogeneticky velmi pestrou skupinu organismů jako jsou Archea, bakterie, sinice, zelené řasy atd. Organismy jsou samozřejmě různých velikostí a dle toho se také pohybují v jiném prostředí, resp. měřítku. Pro snazší orientaci byly ustanoveny tři kategorie flory a fauny podle velikosti, jejíž přesné hranice se podle různých autorů liší (Dunger a Fiedler, 1999, Lavelle a Spain, 2005, Brady a Weil, 2008). Nejmenší organismy, pohybující se zejména v půdních kapilárních pórech, náleží do skupiny mikrofauny jejíž velikost těla je menší než desetiny mm. Organismy v rámci skupiny mesofauny se pohybují v rozmezí desetin až jednotek mm a za makrofaunu jsou označována zvířata milimetrových a větších rozměrů. Rozhodla jsem se využít tohoto členění v následujícím textu pro lepší orientaci (fylogenetický systém je zde tedy mírně potlačen) i s ohledem na to, že toto rozdělení dobře koresponduje s ekologickými nároky jednotlivých skupin, jejich rolí v půdě a také mírou jejich probádanosti.

2.1. Mikrofauna a mikroflora

Viry (*Vira*)

Nejmenší nebuněčné organismy s centrální nukleovou kyselinou a proteinovým obalem. Jejich role jakožto parazitů v půdě spočívá vesměs v regulaci populací jiných organismů (Killham, 1994, Lavelle a Spain, 2005). V půdním prostředí dochází k jejich přenosu hlavně hlísticemi či houbami (Lavelle a Spain, 2005). Půda pro ně ovšem není přirozený habitat, zde pouze přežívají a čekají na svého hostitele (Killham, 1994).

Archea (*Archaea*)

Tyto jednobuněčné prokaryotní organismy jsou menší než 1 μm a jsou velmi podobné bakteriím, kam byly původně řazeny (Pace, 2006). Na rozdíl od nich však buněčná stěna archeí obsahuje místo mastných kyselin isoprenové řetězce a řadu dalších znaků, které jsou přechodové mezi prokaryonty a eukaryonty (Pace, 2006).

Je to skupina velmi často adaptovaná na extrémní podmínky, např. horké hlubokomořské prameny, led, atp.), vyskytují se však i v „normálních“ ekosystémech, kde mnohdy zabírají až 10 % biomasy a tvoří významnou část života oceánů (Delong, 1998). Spolu s bakteriemi můžete najít v horních 15 cm půdy 400-5000 kg.ž.v./ha. V současné době je identifikováno asi 0,1 % druhů, za což vděčíme molekulárním metodám (Brady a Weil, 2008).

Bakterie (*Bacteria*)

Bakterie jsou jednobuněčné prokaryotní organismy a velikosti buněk jsou v rozpětí 0,3 až 3 μm . Jejich klasifikace se konvenčně rozděluje podle vnějších charakteristik jako jsou morfologie buňky nebo struktura buněčné stěny (Lavelle a Spain, 2005). V membránách mají mastné kyseliny, které mohou být významným identifikačním znakem jednotlivých skupin bakterií (Frostegård et al., 2010). Na základě zdroje energie je můžeme rozdělit na čtyři skupiny:

- 1) Fotolitotrofové - přijímají energii ze slunečního záření
- 2) Foto-organotrofové - jsou schopni fotosyntézy
- 3) Chemo-litotrofové - jako zdroj energie jim slouží probíhající redoxní reakce
- 4) Chemo-organotrofové - na rozdíl od 3) užívají jako donor elektronu organické sloučeniny

Autotrofové nejsou tak druhově rozmanití jako heterotrofové, kteří pomáhají rozkládat organickou hmotu, čímž mj. zvyšují dostupnost živin a prvků pro rostliny. Vzhledem ke svému metabolismu osidlují snadno rozložitelný substrát, což je např. hnůj, škrob, bílkoviny a místa, kde nemusí být dostupné velké množství kyslíku (podmáčená půda). V půdě také plní funkci zajišťující redoxní procesy; autotrofní bakterie získávají energii oxidační cestou, zatímco organismy žijící v anerobním a fakultativně anaerobním prostředí spíše sloučeniny redukují (Brady a Weil, 2008). V současné době je stále větší pozornost věnována nárůstem druhů rezistentním vůči antibiotikům v půdě (Chander et al., 2007).

Aktinomycety (*Actinobacteria*)

Grampozitivní bakterie, vláknité a větvené. Většinou jsou to aerobní heterotrofové schopni rozkládat i těžce rozložitelnou organickou hmotu. Nejlépe se vyvíjí ve vlhkých, teplých a větraných půdách. Nesmí být ovšem moc kyselá, optimální pH je 6-7,5. U některých druhů

(např. *Streptomyces*) byla nalezena látka s vlastnostmi podobnými antibiotikům (Lavelle a Spain, 2005). Mezi Aktinomycety patří i N-fixující bakterie rodu *Frankia* prvně izolované z rostlin čeledi Přesličníkovité (*Casuarinaceae*) (Diem a Dommergues, 1982). U nás se vyskytují také na kořenech olší, kterým pomáhá fixovat vzdušný dusík (Benson, 1982).

Sinice (*Cyanobacteria*)

Tyto bakterie lze často najít na extrémních stanovištích, např. ve vodě jsou významnými fixátory vzdušného dusíku (toho se využívá i na rýžových polích). Jejich těla obsahují chlorofyl, jsou tedy schopné fotosynézy a produkce kyslíku (Brady a Weil, 2008). Snášejí také zasolená místa, kde tvoří mikrobiální krusty (Fletcher et al., 2008).

Řasy (*Chlorophyta*)

Eukaryotní jedno- nebo vícebuněčné organismy, které obsahují chlorofyl a živí se fotoautotrofně; pouze několik druhů heterotrofně. Jejich těla dosahují velikostí od 2 do 20 μm , ale v půdě jich může být až 500 kg ž.v./ha. Mohou tvořit symbiózu s lišejníky a kolonizovat obnažené skály, což může vést až k tvorbě mikrobiálních krust (Brady a Weil, 2008). Kromě stabilizace půd vlákniny samozřejmě přináší i humus (Round, 1981). Pod český termín „řasy“ bývají zahrnuty i další skupiny jako Xantophyta a Bacillariophyta, obě mají své zástupce v půdě a někde se můžeme setkat i se zahrnutou skupinou sinic.

Houby (*Fungi*)

Velmi diverzifikované, uvádí se, že je na Zemi až 10^6 dosud neobjevených druhů, popsáno je jich kolem 70 000. Počítání jedinců je v tomto případě složité, proto se často uvádí celková biomasa nebo délka hyf/ m^3 . V průměrné půdě lze nalézt v horních 15 cm až 15 000 kg ž.v./ha. Jsou eukaryotní a jejich buněčná stěna je impregnována chitinem a tvoří vláknitá mycelia – hyfy. Výživa je heterotrofní a obývají aerobní prostředí. V půdách obsazují v podstatě tři niky: dekompozice organického materiálu, paraziti a mutualisti tvořící mykorrhizu. Svou aktivitou se podílí na tvorbě humusu a agregátů. Tvoří dva druhy symbiózy s kořeny vyšších rostlin a to ekto- a endomykorrhizu, která za normálních podmínek podporuje růst rostliny (Al-Karaki, 2006). Významem v půdě jsou nejdůležitější tři skupiny hub a to *Zygomycota*, *Ascomycota* a *Basidiomycota* (Brady a Weil, 2008). Endomykorrhiza je častá u mnoha druhů bylin a travin a vstupují do ní houby z čeledi *Glomaceae*. Jedná se o obligátní symbionty hub, kteří nejsou schopni fungovat bez soužití s rostlinami (Brundrett, 1991). Ectomykorrhizu vytvářejí zástupci hub z oddělení *Basidiomycota* a *Ascomycota*, nejčastěji se stromy (Fassi et al., 1969). Jsou

i případy ectendomykorrhizy, vyskytující se na borovici smolné (*Pinus resinosa*) (Wilcow, 1969).

Prvoci (*Protozoa*)

Představují polyfyletickou skupinu jednobuněčných, pohyblivých organismů (Scamardella, 1999), jejichž velikost se pohybuje mezi 4-250 μm . Větší formy se vyskytují téměř výhradně v opadové vrstvě a s hloubkou se jejich velikost zmenšuje. Je to velmi diversifikovaná skupina, v jednom vzorku lze nalézt až 50 druhů. Prostředí, kde se pohybují, tvoří nejčastěji půdní póry zaplněné vodou (Brady a Weil, 2008).

Většina prvoků je bakteriofágní. V případě, že preferované bakterie již nejsou dostupné, jsou schopni pojmout i jiné zdroje živin, jako např. houby, řasy, menší formy prvoků, či huminové sloučeniny nebo celulózu (Lavelle a Spain, 2005). Jsou součástí bakteriální smyčky, která je velmi důležitá pro tok živin v půdách s nízkým C:N poměrem a kde fungují jako predátoři. Ekologicky bychom je mohli roztrždit na améby, ciliáty a flageláty (Killham, 1994). Prvoci jsou významnými predátoři bakterií, objevují se tedy na půdách s převládajícím bakteriálním kanálem. Mají velkou produkci a velký obrat živin (Hendrix et al., 1986).

Hlístice (*Nematoda*)

Jsou to mikroskopické organismy s průměrem těla od 2 do 100 μm a délkou mezi 0,15 a 5 mm. Oběhová i dýchací soustava je potlačena, naopak trávicí soustava je plně vyvinuta. Dýchání je zajištěno skrz kutikulu. Rozmnožovací soustava je přizpůsobena k nadprodukci vajíček, rozmnožují se jak pohlavně, tak partenogeneticky (Lavelle a Spain, 2005).

Žijí v půdních pórech či paraziticky na tělech rostlin, jsou proto citlivé na půdní porozitu a obsah vody. V suchých podmínkách přežívají ve stádiu kryptobiózy (Brady a Weil, 2008).

Podle potravního režimu se hlístice dělí na pět kategorií, které se primárně dají rozlišit dle ústního ústrojí a hltanu: bakteriofágové, mykofágové, fytofágové, dravci a omnifágové. Yeates et al. (1993) uvádí až 8 hlavních trofických skupin: fytofágní, mykofágní, bakteriofágní, detritivorní, predátoři, algofágní, zvířecí parazité (v půdě minimální zastoupení) a omnivorní hlístice. Zastoupení jednotlivých skupin v půdních ekosystémech je variabilní, ale z dostupných dat lze vysledovat několik trendů (Lavelle a Spain, 2005):

zastoupení bakteriofágních populací se pohybuje v rozmezí 30-50 %

- ◆ mykofágní hlístice zaujímají 20-30 % z celkového množství. Obvykle poměrově doplňují bakteriální společenstva
- ◆ početnost kořenových parazitů je velmi variabilní, největší zastoupení (~83 %) je

v travinných habitatech, 17-33 % lze nalézt v polních agroekosystémech

- ◆ predátoři mají malou procentuální početnost
- ◆ omnifágní jedinci se vyskytují max. do 25 %

V ekosystémech plní hlístice funkci hlavně regulační, kdy ovlivňují bakteriální a houbovou populaci, ale podílí se také na zapracování dusíku do půdy ve formě dostupné pro rostliny. Jelikož bakterie, kterými se živí, obsahují více dusíku, než jsou hlístice schopny využít, vypouští 30-40 % N do ekosystému. U rostlin napadených fytofágy nebo fytoparazity je místo vpichu často vstupní cestou pro infekci.

Po určení hlístic ve vzorku můžeme určit také různé ukazatele, které mohou poukázat na stav půdy ze vzorku. Tímto ukazatelem je tzv. Maturity index nebo Enrichment/Structural index (Brady a Weil, 2008).

2.2. Mesofauna

Roupice (*Achaeta*)

Čeď z třídy máloštětinatců, jejíž zástupci mají bílou barvu. Velikost těla se pohybuje mezi 1 a 50 mm. Mají omezené možnosti pohybu, proto jsou vázány na opadovou vrstvu a horních pár centimetrů půdního horizontu. Primárně jsou to saprofágové nebo rokladači a preferují zejména tkáň s nízkým ligninem a C:N poměrem. Jejich důležitá role spočívá také ve formování půdní struktury (Lavelle a Spain, 2005).

Členovci (*Arthropoda*)

Tento kmen je poměrně rozsáhlý, obsahující mnoho skupin důležitých pro půdní procesy. Podílí se na zpracování živé i mrtvé organické hmoty a koloběhu živin v terestrických ekosystémech (Seastedt a Crossley, 1984). Ty více důležité níže rozvedu, méně probádané skupiny jsou např. hmyzenky, vidličnatky, drobnušky, pavouci atp. (Brusca a Brusca, 2002). Hlavní význam členovců spočívá ve fragmentaci opadu a tedy stimulací ostatních společenstev a současně také regulací predací těchto společenstev (Hendrix et al., 1986). Velké množství členovců se živí houbami a jejich výkaly jsou hlavní složkou humusu (Seastedt a Crossley, 1984).

Chvostokoci (*Collembola*)

Velikost těla je od 0,1 mm po 2 cm. Na těle mají charakteristickou furku, která jim, plně vyvinutá, slouží ke skákavému pohybu. Také se u nich nalézá typický ventrální tubulus. Dle

Sedlaga (1951) slouží k určování vlhkosti, absorpci tekutin, iontů a plynů. Jsou to většinou saprofágové a pohybují se v horních 10 až 15 cm opadu. Rostou ve 4 až 50 stádiích, dle druhu (Hale, 1965a; Hale, 1965b).

Chvostoky dělíme na tři ekologické kategorie: (Castaño-Meneses et al., 2004) epigeičtí, hemiedafičtí a euedafičtí. Berg et al. (2004) je však podle trávících enzymů rozdělil do čtyř potravních skupin: fyto-mykofágové, oportunističtí fyto-mykofágové, mykofágní spásači a fytofágové/predátoři. Živí se tedy hlavně houbami, ale v jistém množství konzumují i rostlinný materiál, zbytky exoskeletu a nebo loví hlístice (Lavelle a Spain, 2005).

Roztoči (*Acari*)

Roztoči jsou malé organismy z kmene *Arthropoda* (třída *Arachnida*) s nesegmentovanými částmi těla. Jejich morfologie je velmi variabilní, velikost těla se pohybuje od 0,1 do 2 mm. Podobně jako chvostokoci žijí epigickým způsobem života v horních 10-15 cm půdy a jejich ekologické nároky pokrývají všechny možnosti, které půda a opad nabízí. Můžeme je rozdělit na tři hlavní skupiny (Lavelle a Spain, 2005): makrofytofágové - spásají spadné listí, mikrofytofágové - živí se bakteriemi, houbami a řasami a predátoři - parazitují na nižších bezobratlých, někteří i na obratlovcích.

Anderson (1975) zjistil, že krom známých potravních skupin existuje závislost na výběru potravy a velikosti těla a také objevil, že poměry těchto skupin se mohou různě mísit a jsou i sezónně variabilní.

2.3. Makrofauna

Žížaly (*Opisthopora, Annelida*)

Žížaly jsou považovány za jedny z nejdůležitějších organismů půdotvorných procesů, jsou také velmi významnými ekosystémovými inženýry, proto je jim věnováno více prostoru.

Patří do třídy máloštětinatců. Díky jejich vodnímu původu mají vyvinuté pouze primitivní kutikulární dýchání a většinou jsou závislí na vlhkém půdním prostředí a jejich těla měří od 5 do 15 cm. (Lavelle a Spain, 2005).

Mají článkované tělo oddělené septy, uzavřený cévní oběh a také vyvinutou trávící soustavu. Štětinovité septy po bocích těla se mohou pohybovat díky protraktorním a retraktorním svalům. Septy jsou různého tvaru i počtu a mohou být buď blízké párové, vzdáleně párové nebo pouze od sebe vzdálené (Edwards a Bohlen, 1996).

Většina druhů je hermafroditická a kladou vejce v kokonech, ale u migrujících druhů se objevuje

partenogeneze. Pohlavní orgány a reprodukční soustava jsou poměrně složité, oplození vnitřní. Při něm jsou spermie přenášeny do partnerovy spermatéky (Lavelle a Spain, 2005).

V Evropě se snižuje druhová diverzita směrem k pólu; v České republice žije 37 druhů, ale pouze z čeledi *Lumbricidae*.

Jako potravu preferují opadové listy, a částečně zfermentovaný rostlinný materiál z jilmu a buku. Preferují konzumaci potravy s nízkým poměrem C:N (Edward a Bohlen, 1996).

Jejich přínosem pro půdu je zvýšení dostupnosti živin rozmělněním a chemickým narušením, naopak snižují vyprchání N zakomponováním do půdní struktury (Brady a Weil, 2008)

Dělíme je do tří hlavních ekologických kategorií (Wood & James, 1993): epigeické druhy: žijí typicky v opadové vrstvě, jejich homogenní pigmentace je zelená nebo červená (dle habitatu); endogeické druhy: jsou to druhy pohybující se v rámci celého půdního horizontu do 30 cm - díky čemuž postrádají pigmentaci a jejich potravou je organická hmota v půdě. Evolučním vývojem se rozdělili na tři podkategorie - poly-, meso-, a oligohumické druhy; anektické druhy: tvoří vertikální chodbičky, žijí se na povrchu a jejich velkým významem je v zatahování a promíchávání opadu s půdou.

Hmyz (*Insecta*)

Hmyz je velmi diverzifikovanou skupinou, jež má mezi sebou nemálo zástupců půdní fauny. Uvedu zde pouze nejvýznamější skupiny, které jsou důležité nejen z hlediska potravních vazeb, ale také budováním struktur v půdě.

Termiti (*Termitidae*)

Sociální hmyz patřící spolu se šváby mezi řád vřekazi (*Isoptera*), jejichž společenstvo je rozděleno do několika kast. Jejich potravu tvoří většinou celulóza, k jejímuž rozkladu jim slouží mutualistické bakterie. Nejpočetnější jsou na savanách a v tropických a subtropických lesích, ale v aridních oblastech vytlačují žížaly (Brady a Weil, 2008).

Donovan et al. (2001) charakterizuje na základě čelistí dělníků čtyři hlavní potravní skupiny: „nižší“ termiti živící se odumřelou dřevní hmotou a trávou, termiti z druhé skupiny konzumující mrtvé dřevo, trávu, listnatý opad a mikroepifyty, ti, jejichž potravu tvoří horní vrstva půdy bohatá na organickou hmotu a ti, kteří se živí minerální půdou.

Mravenci (*Formicidae*)

Taxonomicky jsou rozděleni na cca 20 000 druhů ve 350 rodech. Jsou nazýváni „ekosystémoví inženýři“ a to nejen proto, že dokáží tvořit díky stavbě hnízd struktury v krajině, ale také proto,

že kolem sebe často mění půdní vlastnosti jako třeba pH (Jílková et al., 2012).

Charakteristickým jevem u této skupiny organismů jsou, podobně jako u termitů, kasty:

- 1) Královna (gyne): zajišťuje reprodukci v kolonii, u některých druhů má křídla
- 2) Samec (aner): jeho funkce je vesměs páření
- 3) Dělnice (ergate): je samičího pohlaví, bez křídel; některé zdroje je rozdělují ještě do subkast

Larvy jsou krmeny potravou bohatou na proteiny, zatímco dospělci jsou vysoce omnivorní. Např. mutualistické druhy často využívají medovici produkující mšice (Seeger a Filser, 2008).

Krom již zmíněných nadzemních hnízd jsou mravenci v půdě důležití také budováním podzemních struktur. Současně také výrazně zvyšují bioturbaci přesouváním a mícháním částecek půdy z různých horizontů (Nkem et al., 2000). Součástí jejich „zásahů“ do prostředí je schopnost regulovat teplotu v hnízdech a pH v okolní půdě směrem k neutrálnímu. Je známa také změna obsahu N, P a kationtů v okolí půd (Fraouze & Jílková, 2008). K půdě v blízkosti mravenišť se váže také zvýšený výskyt některých prvků (Zaragoza et al., 2007).

Dvojkřídli (*Diptera*)

U této skupiny je spíše než její přímý vliv na půdu významná přítomnost symbiotických bakterií, které jsou schopny žít v žaludku larev. Často je také vyloučí spolu s výkaly a tím je zařadí do koloběhu půdních živin, nebo je šířením z tohoto koloběhu zase odeberou (Frouz et al., 2003).

Brouci (*Coleoptera*)

Největší řád z třídy hmyzu. Jsou mezi nimi predátoři, fytofágní i saprofágní druhy (Osman, 2013). Mnozí přispívají také velkou měrou k formování půdy a to například přesouváním vlhkého množství půdy při budování hnízd nebo chodbiček (Ritz, 2011). Do tohoto procesu významně přispívají také jejich larvy (Paul, 2007).

3. Potravní a nepotravní interakce v půdě

Procesy, kterých se ve větší nebo menší míře účastní organismy v půdě, se v podstatě dají rozdělit na dvě velké skupiny a to procesy potravního a nepotravního charakteru.

3.1. Potravní interakce

Sem patří veškeré pastevně-košistnické vztahy mezi organismy a prostředím a důsledky, které tyto interakce vytváří. Mezi nejdůležitější patří vliv na mineralizaci. V potravním řetězci se při přechodu z nižší úrovně na vyšší ztratí ve formě tepla 80-90 % energie, která se projeví uvolněním CO₂. Existují dva základní druhy potravních řetězců a to:

- 1) Pastevní řetězec – od primárních producentů po predátory
- 2) Detritový řetězec – na rozdíl od potravního začíná rozkladem mrtvé hmoty

Propojení řetězců vytvoří potravní síť (Odum, 1977). V půdě se vyskytuje v drtivém zastoupení řetězec druhého popsaného typu, budu se nadále proto věnovat veskrze tomuto typu potravní sítě. Dekompozice organické hmoty ovlivňuje mineralizaci dusíku a fosforu a odběr živin z půdy. (Ingham et al., 1985). Modifikace obsahu dvou klíčových prvků (P, N) může zásadním způsobem změnit složení půdních organismů na nižších trofických úrovních (bakteriální/houbový kanál atp.). To může být demonstrováno např. zvýšením respirace o více než třetinu v případě, že dodáme půdě snadno dostupný uhlík. Při mineralizaci se uplatňují také půdní členovci a další větší zvířata, i když ne v takové míře jako bakterie (Seastedt a Crossley, 1984). Nárůst počtu mikrobiálních společenstev souvisí i s nárůstem makrobiálních společenstev, zejména žížal, pro něž jsou mikroorganismy v půdě významným zdrojem potravy a adice živin je významným způsobem ovlivňuje (Scheu a Schaffer, 1998).

Během dekompozice jsou organické látky (a v nich obsažené živiny) přeměněny do různých půdních forem: minerální zásobník (pool) se stává místem pro odběr živin rostlinami či mikrobiální biomasou, aktivní zásobník obsahuje exudáty a rezidua a pasivní zásobník tvoří samotnou organickou hmotu (Hendrix et al., 1986).

Organismy si však mohou navzájem konkurovat nejen o potravu, ale také o jiné zdroje, jako například půdní póry jako místo pro život (Ingham et al., 1985).

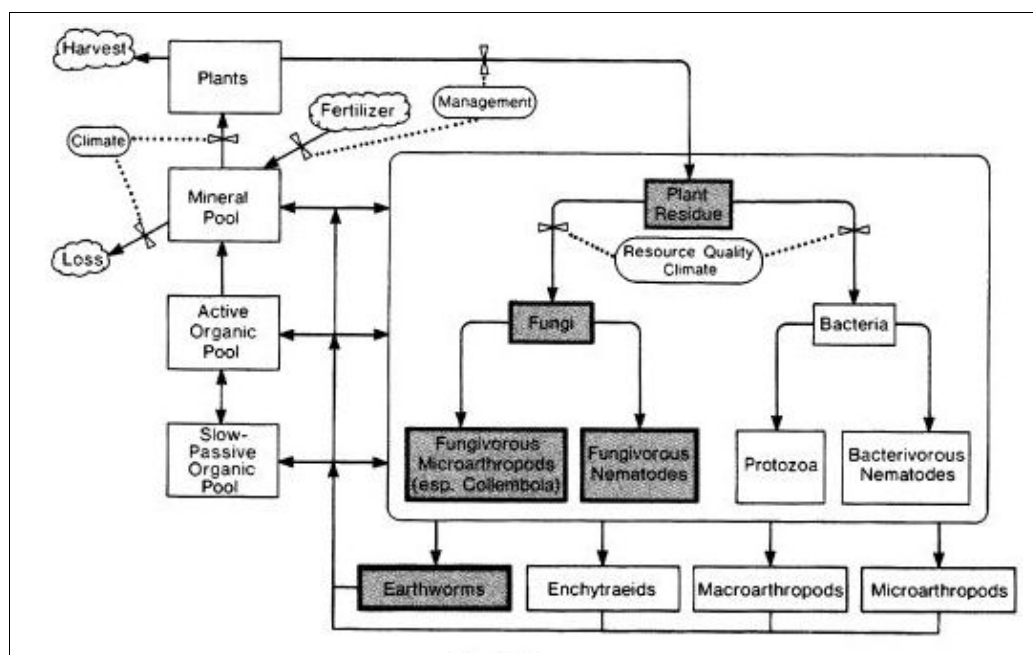
3.2. Charakteristika půdní potravní sítě

Rostlinné zbytky tvoří substrát bakteriím, houbám a jejich predátorům. Ti zase slouží jako potrava pro konzumenty vyššího řádu (např. žížaly) a tito pak částečně přispívají k mineralizaci živin. Větší měrou se ovšem na ní podílejí nepřímo díky interakcím s mikrofaunou a mikroflórou. V detritové potravní síti v terestrických ekosystémech se setkávají a interagují skupiny organismů, které zprostředkovávají rozklad organické hmoty a uvolnění živin z ní (Hendrix et al., 1986). Detritivorní potravní řetězec ovlivňuje nejvíce cirkulaci dusíku a fosforu, zatímco draslík se více objevuje v řetězci herbivorním. Vápník se akumuluje v hyfách hub a tělech fungivorních členovců (Seastedt ad Crossley, 1984).

Množství a diverzita organismů v potravní síti je regulováno. Existuje míra doplňování zdrojů, která představuje „bottom-up“ regulaci, resp. omezení velikosti a aktivity sítě. Predace a kompetice, na druhou stranu, reguluje směrem „top-down“ (Ferris et al., 2001). Tento typ procesů je ovšem častější ve vodě, kde je relativně heterogenní prostředí, tudíž je všude zhruba stejné šance na ulovení kořisti.

Půdní potravní síť slouží také jako rezervoár minerálů a živin, detoxikuje znečištění, mění půdní strukturu a reguluje početnost škůdců (Ferris et al., 2001).

Odezva půdní potravní sítě na změny nadzemní biomasy může být pomalá a tento poznatek nám může pomoci při plánování přeměny krajiny či při rekultivacích (Holtkamp et al., 2008). Jednou z nezbytných součástí půdní potravní sítě je bakteriální a houbový kanál.



Obr 1: Konceptuální model detritové sítě v půdě. Převzato z Hendrix et al., 2005

3.2.1. Houbový a bakteriální kanál

Opad s nízkým poměrem C/N, neutrální pH a mechanické zpracovávání a míchání půdy a organických zbytků podporuje růst bakteriálních solečenstev a tedy tvorbu bakteriální smyčky (Hendrix et al., 1986).

Velkou měrou se při míchání uplatňují žížaly; naproti tomu opad rozkládající se na povrchu půd, který není zatahován do nižších vrtev a není rozměňován na drobnější kousky vytváří vhodné podmínky pro rozvoj hub jako primárních destruentů a formuje se zde tedy houbový kanál. (Hendrix et al., 1986).

Bakteriální kanál a bakteriální smyčka

Bakteriální smyčka se objevuje spíše tam, kde dochází k míchání půdy, typicky na tradičním způsobem obdělávaných polích (orba atp.). Tím je také způsobena vyšší míra metabolismu a vyšší obrát živin v těchto systémech (Hendrix et al., 1986).

Většina bakteriální produkce slouží jako potrava pro menší prvoky (hlavně heterotrofní flageláty), ti jsou pak zkonsumováni většími prvoky (ciliáty) a jinými malými zvířaty (Foissner, 1999). Sžírání bakterií prvoky zrychluje mineralizaci imobilizovaných živin a tím i zlepšuje dostupnost dusíku pro rostliny, současně také navyšuje dostupnost živin pro další růst mikrobiálních společenstev (Ingham et al., 1985; Hendrix et al., 1986; Bonkowski et al., 2000). Je tomu tak proto, že CNP poměr v tělech bakterií je zhruba stený jako v tělech prvoků, ale prvoci spotřebují značnou část přijatého uhlíku jako zdroj energie a ne na výstavbu vlastní biomasy a tak velká část přijatého N a P není využita (Bonkowski et al., 2000). Navíc v případě přítomnosti bakteriofágů v půdě je zároveň stimulován i růst bakteriálních společenstev (Ingham et al., 1985). Existují tři možné způsoby, jakými stimulují hlístice bakteriální populace:

- 1) Až 60 % bakterií může projít trávicím ústrojím živých a ve střevech mohou získat navíc živiny, hormony a jiné jim prospěšné látky
- 2) Bakterie mohou být transportovány např. v záhybech kutikuly hlístic
- 3) exkreta hlístic mohou být velkým zdrojem anorganických živin pro bakteriální společenstva.

Houbový kanál

Houbový kanál je vázaný spíše na ekosystémy, kde nedochází k většímu promíchávání horních horizontů. Rozklad, který zprostředkovávají hlavně houby, pomáhá dvěma mechanismy k zadržování organické hmoty (Holland a Coleman, 1987):

- 1) efektivita asimilace uhlíku je u hub vyšší než u bakterií

2) produkce mineralizované organické hmoty je vyšší než u bakterií

Hyfy hub dokáží vytvořit „hyfální mosty“ spojující na uhlík bohatou opadovou vrstvu s dusíkem vázaným v půdě, čímž si vytvoří zásobníky obou důležitých živin. Poměr C:N v těchto půdách dosahuje hodnoty asi 80:1 (Holland a Coleman, 1987).

3.3. Nepotravní interakce – ekosystémoví inženýři

Jones et al. (1994) je definuje jako organismy přímo nebo nepřímo ovlivňující dostupnost zdrojů pro jiné druhy změnou fyzikálních podmínek v biotických i abiotických materiálech. Dělí je na dvě skupiny, z čehož jedna mění prostředí stavbou vlastních struktur a ta druhá jej modifikuje přenosem živé nebo neživé části přírody.

Definuje také dvě skupiny ekosystémových inženýrů: (i) *Autogenic engineers* – mění podmínky v habitatu svými vlastními strukturami, tedy tkáněmi a (ii) *Allogenic engineers* – mění prostředí přemísťováním živých nebo neživých materiálů z jednoho fyzikálního stavu do druhého (Jones et al., 1994). Jouquet et al. (2006) navrhuje ještě dělení dle strategie chování na ekosystémové inženýry „úmyslné“ a „náhodné“. První typ se vyznačuje mj. budováním struktur tak, aby si zabezpečili optimální podmínky k růstu a jsou mezi ně zařazeni mravenci a termiti. Druhý typ pak soustředí energii do pohybu půdou tak, aby se dostali co nejbližší ke svému optimálnímu prostředí. Zařazuje sem např. některé druhy žížal.

Chceme-li popsat funkci půdních organismů jako „půdních inženýrů“, musíme si uvědomit, že jejich práce je v podstatě odezva na změnu substrátu, na kterém se žíví; přesněji na změnu poměru živin v substrátu. Například aplikací fosforu půdního ekosystému způsobí snížení hodnoty půdního uhlíku a také zvýšený přísun dusíku sníží C:N poměr (Scheu a Schaffer, 1998). Dopad ekosystémových inženýrů na jejich prostředí jsou přímou nebo nepřímou odpovědí jejich biologických potřeb (Jouquet et al., 2006).

Zvířata, která nazýváme „ekosystémoví inženýři“ svým chováním určitým způsobem formují bezprostřední okolí svého výskytu. Mohou způsobovat změny mechanickými, fyzikálními či chemickými procesy a výsledkem jejich formování prostředí může být jak zvýšení, tak pokles biodiverzity. Při formování půdy jsou rozpoznatelné tři fáze změny biocenózy: v první fázi je vysoká druhová diverzita po příchodu do nově formovaného habitatu limitovaná vzácnými druhy schopnými se přizpůsobit. V druhé fázi se sníží početnost běžných druhů, ale početnost vzácných druhů se zvýší. Ve třetí fázi stále přichází do habitatu nové – vzácné – druhy, ale nakonec se společenstvo ustálí na několika početných druzích adaptivních na podmínky vzniklého H horizontu (Goulden, 1965).

Žížaly

Jejich vliv na okolní prostředí je nejpatrnější v tropických a temperátních ekosystémech a samotná změna prostředí se děje prostřednictvím vytváření chodbiček v půdě, ať už vertikálních (anektické druhy) nebo horizontálních (endogeické druhy) (Jouquet et al., 2006).

Mimo jiné výrazně regulují půdní organickou hmotu v čase i prostoru a to tím, že (i) tráví potravu v blízkosti mikroorganismů a aktivních exoenzymů, (ii) zvyšují biologickou aktivitu v čerstvých strukturách, zejména výkalech, (iii) vytváří stabilní kompaktní struktury a (iv) formují půdní horizonty (Jouquet et al., 2006). Mají také výrazný vliv na růst rostlin a provádí ho pěti mechanismy: zpřístupnění živin v rhizosféře, změny ve vodním režimu půdy, regulací parazitů, podporou mutualistických vztahů a nakonec uvolněním látek podobných hormonům (Brown, et al., 2000).

V ekosystémech mohou zastávat funkci „průvodců“ pro jiné organismy, např. mykobakterie (Fischer et al. 2003). Mimo jiné přináší do půdy také vodu skrz trávení a jsou to jedni z nejdůležitějších kolonizátorů půd, v čemž jim pomáhají vodní proudy či přenášení lidmi (Lavelle a Spain, 2005); např. *Lumbricus terrestris* vytváří v půdě vertikální chodbičky, kterými může pronikat voda do větších hloubek (Kooch a Jalilvand, 2008).

Mravenci a termiti

Jejich hlavním a na první pohled nejvýraznějším projevem je budování struktur, které mají na jejich společenstva pozitivní zpětnou vazbu. Efekty generované těmito strukturami mohou být ovšem jak přímé, tak nepřímé. V některých případech může být zpětná vazba snižující fitness jedinců (Jouquet et al., 2006).

Hnízda termitů jsou užívána také jako obrana proti predátorům a nepříznivým podmínkám, zpevňují si je např. jílem (druh *Macrotermes bellicosus*), který je zároveň chrání proti vodní erozi a upravuje režim CO₂. Tyto vlastnosti pak přebírá i půda obklopující hnízdo (Jouquet et al., 2004).

Mravenci přeskupují zrnka písku a kousky agregátů, které následně smíchají se slinami a použijí na výstavbu komůrek, chodbiček a galerií. Přináší půdu z hlubších vrstev blíže k povrchu, čímž míchají půdu a mění její texturu. Ovlivňují chemismus a cirkulaci živin, ale míra jejich působení závisí na druhu, který se na místě vyskytuje. Mimo to acidifikují zásadité půdy a urychlují cyklus dusíku a zvětšují koncentraci fosforu v půdě (Cammeraat a Risch, 2008; Dauber a Wolters, 2000).

V krajině, kde je absence herbivorních organismů a tráva dorůstá výše, se také vyskytují vyšší mraveniště druhu *Lasius flavus*, nejspíše z důvodů nastavení větší plochy pro dopad slunečních

paprsků (Blomqvist et al., 2000).

Nezamýšleným efektem s negativní zpětnou vazbou může být vysoká, ale stálá teplota v dlouhověkových hnízdech mravenců *Formica* s. str. a koncentrace biomasy nižších trofických úrovní. Mravenci totiž přináší do hnízd velké množství energie, která, spolu s podmínkami, vyhovuje také patogenům (Laakso a Setälä, 1998). Takovými patogeny může být houba rodu *Metarhizium* nebo *Beauveria*, proti kterým si ovšem některé druhy přináší do hnízd pryskyřici (Christe et al., 2002).

4. Význam půdních organismů pro klíčové ekosystémové procesy a význam půdní fauny při tvorbě humusu

Půdní mikroflóra je považována za odpovědnou za mineralizaci anorganických živin z organických látek a přítomnost prvoků a také bakteriofágních hlístic zvyšuje rozklad organické hmoty a tím ovlivňuje celý ekosystém (Ingham et al., 1985). Většina významných půdních skupin začne zpracovávat čerstvý materiál v řádu několika týdnů (Anderson, 1975). Podmínky půdní flory a fauny dobře reflektují jakékoli stresové faktory půdního ekosystému (Bongers, 1990). Mnoho z jejich působení se prolíná s ekosystémovým inženýrstvím, popsáným výše.

Nejsou-li v ekosystému přítomné žížaly jakožto klíčové organismy, které se značnou měrou podílí na formování půdy, dostává se opad hlouběji do půdního profilu tím, jak na něj padají další a další vrstvy a jak se vyvíjí mineralizace (Anderson, 1975). Žížaly tedy udržují produktivitu půdy tím, že zpracovávají organickou hmotu do agregátů (Hendrix et al., 1986).

Důležitým výstupem aktivity organismů v půdě je tvorba humusu. Ten může být definován jako morfologické vzory spjaté s organickou hmotou a minerální hmotou na povrchu půdních profilů (Ponge, 2003).

Formy humusu rozdělujeme do tří základních typů: *mull*, *moder* a *mor*.

Mull je charakteristický rychlým zpracováním opadu, ve kterém se angažují žížaly a podobné organismy a homogenizací humifikované organické hmoty mezi makroagregáty. Fauna je bohatá druhově i početně a je typická pro úrodné půdy.

V humusu typu **moder** se vyskytuje méně organismů než v typu *mull*, ale přesto zde můžeme najít tři formy horizontů bohatých na organickou hmotu: OL, OF a OH. Vyskytují se zde hojně houby, je také kyselejší a může zde být také větší zastoupení těžkých kovů, fenolů a terpenů. Můžeme je najít v jehličnatých nebo dubových lesích s opadem chudým na živiny.

Mor humus je typický formováním OM horizontu, nízkým obsahem živin a ostrým přechodem mezi nižším E horizontem. Nevyskytuje se zde mnoho vegetace, takže i množství opadu je menší. Můžeme jej najít pokrytý většinou mechy, lišejníky, nebo rostlinami čeledi *Ericaceae*. Díky nim se zde vyskytuje edomykorrhiza s askomycetami (Ponge, 2003).

5. Role půdní fauny v bioindikaci stavu půd

Bioindikátoři jsou organismy, podle nichž můžeme určit, kvalifikovat nebo kvantifikovat faktor životního prostředí/komplex faktorů. Bioindikace závisí na celé škále biologických vlastností organismů, hlavně na některých základních fyziologických vlastnostech (Foissner, 1999).

5.1. Nematoda

Mají relativně krátkou generační dobu, vykazují silnou početní odpověď na přítomnost potravy a proto se jejich populace mění rychle po změně podmínek (Holtkamp et al., 2008)

Mají vysokou diverzitu, objevují se ve velkých počtech, lehce se sbírají a určují na trofické úrovni. Jejich propustná kutikula je v přímém kontaktu s prostředím a troficky jsou velmi heterogenní, dokonce se vyskytují na místech, kde je makrofauna velmi řídká rozmístěná. Při kultivaci jsou tolerantní vůči potravinovému stresu a formují tzv. „dauer-larvy“ (Bongers, 1990).

5.1.1. Maturity index

MI přináší užitečné informace o směru změny v určité půdě (Yeates a Bongers, 1999). Obecně můžeme rozdělit hlístice na dvě skupiny: *colonizers* (mají podobné vlastnosti jako r-stratégové) a *persisters* (můžeme připodobnit k K-stratégům). *Colonizers* mají krátký životní cyklus, mezi prvními přichází na nově vzniklé habitaty, mají vysokou toleranci k dsiturbancím, eutrofizaci a anoxybiose. Ve vzorcích jsou velmi početní, s velkými gonádami, kladou velké množství malých vajíček a jsou často živorodí. *Persisters* mají nízkou reprodukční míru, dlouhý životní cyklus, nízkou schopnost kolonizace, málo potomků, malé gonády, ale velká vajíčka (Bongers, 1990). Na c – p škále, která je podstatou MI, jsou typičtí představitelé *colonizers* a *perzisters* extrémny na okrajích spektra, které je rozdělné na pět stupňů (Bongers, 1990).

Nyní shrnu krátce charakterizaci pěti skupin na c – p škále dle Bongers a Bongers, (1998):

- ◆ cp-1: krátká generační doba, malá vajíčka, mnoho potomků, vysoká metabolická aktivita, žijí v podmínkách bohatých na živiny, jsou tolerantní na stres vyvolaný znečištěním a často vytváří dauer-larvy; bakteriofágové
- ◆ cp-2: opět krátká generační doba a vysoká míra reprodukce, ale netvoří dauer-larvy, vyskytují se nejen v živinově bohatých, ale i chudých substrátech a jsou taktéž tolerantní

ke znečištění; bakteriofágové a mykofágové

- ◆ cp-3: delší generační než u cp-2 a jsou poměrně citliví k disturbancím; bakteriofágové, fytofágové, resp. paraziti na kořenech, mykofágové a predátoři
- ◆ cp-4: dlouhá generační doba, propustná kutikula a jasná citlivost ke znečištění; predátoři, bakteriofágové a fytofágové
- ◆ cp-5: dlouhý životní cyklus, malá reprodukční míra (pravděpodobně nízká metabolická aktivita), málo velkých vajíček a nízká pohyblivost, velmi citliví na znečištění a jiné disturbance; omnivoři, predátoři a fytofágové

Ekosystémy jsou těmito skupinami v souhrnu obsazeny asi takto: živinami obohacené substráty jsou bohaté na cp-1 taxony, v prostředích zamořených znečištěním těžkými kovy můžeme pozorovat skupiny zařazené do sp-2, taxony z cp-3, 4 a 5 jsou charakteristické pro vyvinutá sukcesní stádia s menší mírou stresových faktorů (Bongers a Bongers, 1998).

Vzorec pro hodnocení dle MI je vážený průměr jednotlivých c-p hodnot (Bongers, 1990).

$$MI = \sum_{i=1}^n v(i) \cdot f(i) ; \quad (1)$$

přičemž $v(i)$ je c-p hodnota taxonu i a $f(i)$ je četnost výskytu taxonu ve vzorku.

Rozpor nastává v případě paraziticky žijících hlístic, jejichž živoní strategie není podobná strategiím neparazitických hlístic, proto byl ustanoven analogicky Plant parasite index (PPI) (taxony začazené do PPI mají c-p hodnoty od 2 do 5) (Bongers, 1990).

Ačkoli představuje MI při bioindikaci v půdě mocný a komplexní nástroj, hodnoty jeho odpovědí na jednotlivé typy disturbance nejsou úplně shodné ve všech regionech, ekosystémech, obdobích a jiných podmínkách (Neher et al., 2005).

5.1.2. Enrichment index, Structural index

Tyto dva indikátory vychází z dříve zpracovaného MI, na který navazují. Zde byly taxony hlístic rozděleny na bakteriofágy (Ba), mykofágy (Fu), predátory (Ca) a omnifágy (Om) (Bongers a Bongers, 1998). Fytofágové a parazité jsou z hodnocení pomocí EI/SI vynecháni. Každá trofická skupina má svůj index od 1 do 5 dle toho, k jaké cp skupině je řadíme (např. Ba₃, Om₅, Fu₄ atp.). Základním principem EI/SI je rozlišení tří různých stavů prostředí pomocí hodnocení potravních sítí v něm: bazální (*b*) potravní síť, kdy byl ekosystém nedávno poškozen stresem, je zde tedy nedostatek živin či je kontaminován. Vyskytují se zde hlavně taxony z cp-2 třídy MI indikátoru, tedy bakteriofágové a mykofágové. Dále rozlišuje strukturovanou (*s*) potravní síť, kde je lepší dostupnost zdrojů a která vykazuje známky zotavení ze stresu. Pohybují se zde většinou hlístice

ze skupin cp-3-5 MI. Potravní sítě označované jako obohacené (e) jsou charakterizovány nedávnou disturbancí a přílivem živin skrz tlející těla organismů. V těchto habitatech se vyskytují taxony zařazené jako Ba_1 a Fu_2 (Ferris et al., 2001). Každá z těchto komponent je hodnocena samostatně a to výpočtem (pro kategorii b)

$$b = \sum k_b n_b, \quad (2)$$

kde k_b jsou jednotlivé váhy skupin (v tomto případě Ba_2 a Fu_2) a n_b je početnost v těchto skupinách.

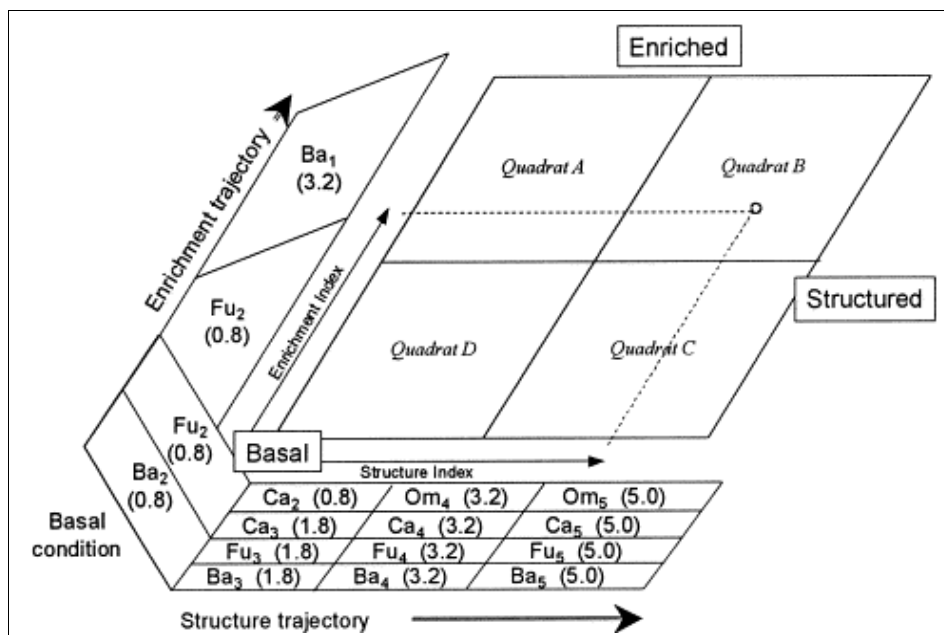
Analogicky lze vypočítat hodnoty e a s . Samotný výpočet EI je potom stanoven jako

$$\frac{e}{e+b} \times 100, \quad (3)$$

SI lze potom stanovit jako

$$\frac{s}{s+b} \times 100. \quad (4)$$

Hodnocení skrze populace hlístic je vhodný nástroj pro hodnocení celkového stavu a půdní potravní sítě (Ritz a Trudgill, 1999). Ačkoli odezva potravních sítí na disturbance mapovaná pomocí hlístic nemusí být okamžitá, ale třeba až v rámci několika týdnů, stále je to spolehlivá metoda. Na tyto skutečnosti ovšem musí být brán ohled při měření a vytváření závěrů (Ferris et al., 2001).



Obr 2: Funkční skupiny půdních hlístic charakterizované trofickými návyky. Převzato z Ferris et al. (2001).

5.2. Žížaly

Jsou považovány za indikátory dobrého stavu půdy (Kooch a Jalilvand, 2008). Populace žížal jsou primárně ovlivněny faktory jako fyzikálně-chemické vlastnosti půdy a klima, sekundárně pak nadzemní vegetací a managementem na nich (Ammer et al., 2006).

5.3. Prvoci

Jsou součástí mikrobiální smyčky, jejich přítomnost je pro správnou funkci půdy esenciální. Jsou zodpovědní za 70 % respirace zvířat a 14-66 % C a 20-40 % N mineralizace (Foissner, 1999).

Na rozdíl od jiných zvířat (myšleno z meso- nebo makrofauny) braných jako bioindikátory, prvoci konzumují více potravy na biomasu (food per mass unit), mají vyšší respiraci na biomasu, kratší generaci a živoní cyklus a reprodukují se rychleji (Foissner, 1999).

Prvoci jsou nepostradatelnou součástí půdních ekosystémů a změna v jejich populační dynamice a struktuře společenstva může ovlivnit formování půdy a její kvalitu. Rychle reagují na environmentální změny a mohou sloužit jako jejich první ukazatel. Změny se obvykle projeví během 24 hodin. Vyskytují se v mnoha habitatech, dají se proto použít ke srovnání z různých regionů. Nevýhodami je malá míra probádanosti druhů, počítání jedinců je složité a časově náročné a není k dispozici dostatek jednoduchých a lehce použitelných klíčů k určování.

Dají se použít k indikaci kyslíkového režimu, diferenciaci typu humusu, v agroekosystémech k indikaci pesticidů, globálního oteplování a utužení půd (Foissner, 1997).

5.4. Diptera

Larvy hmyzu řádu dvojkřídli se v půdě podílí na velkém množství důležitých procesů (rozklad opadu, koloběh živin...) (Frouz, 1999). Zastupují také široké spektrum potravní sítě, jsou mezi nimi saprofágové, algofágové, fungivorové i predátoři (Brauns, 1954). Hövemeyer (1984) tuto klasifikaci vymezil na pět skupin: fytofágové, seškrabávači, mikrofágové, mykofágové a predátoři.

V případě samotné bioindikace můžeme uvažovat koncept o několika úrovních, kde pozorujeme procesy v půdě a jsou to úrovně jedince, druhu, společenstva, bioindikace na úrovni funkčních skupin a potravní sítě a na úrovni krajiny (Frouz, 1999).

6. Experiment

Jak bylo uvedeno v předchozích kapitolách, kvalita potravy v celé potravní síti je ovlivněna kvalitou prvotního zdroje organické hmoty, resp. závisí na živinách, které z ní bere. Přičemž požívání půdních hub půdními organismy (v tomto případě mesofaunou) je jedním z významných článků houbového potravního řetězce, které může významně ovlivňovat jak populace mesofauny, tak populace hub. Hlavní otázkou, kterou jsem si položila v našem pokusu bylo, jak kvalita organické hmoty ovlivňuje potravní preferenci a nutriční hodnotu různých druhů hub rostoucích na různém druhu opadu.

6.1. Potravní preference chvostokoků *Folsomia candida*¹

V roce 2012 byl uskutečněn pokus, kde jsem si dala za cíl vyzorovat, kterou ze čtyř hub vyskytujících se v půdě na třech různých dužích opadu budou chvostokoci spásat přednostně a jak se bude vyvíjet jejich populace během třicetidenního testu na těchto substrátech. Dřívější studie se totiž zabývaly pouze vlivem hub na organismy a nemanipulovaly se substráty (Crowther a A'Bear, 2012, Kaneda a Kaneko, 2004). Práce se také zabývá otázkou, zda preference určitých substrátů koresponduje s jejich potravní vhodností.

6.1.1. Materiály a metody

Jako modelový organismus jsem vybrala chvostokoky druhu *Folsomia candida*, které jsem obdržela od Biologického centra Akademie věd v Českých Budějovicích. Jejich chov má zde dlouhou tradici a jeho vlastnosti jej předurčují jako vhodného k pokusům tohoto typu.

Dále byly použity čtyři druhy hub a to *Penicillium expansum*, *Absidia glauca*, *Cladosporium herbarum*, a *Penicillium chrysogenum*, kultivované na agaru v Petriho miskách při 20-25° C.

Jako substrát jsem použila opad ze tří druhů stromů, nasbíraný pomocí opadoměrů na Podkrušnohorské výsypce na Sokolovsku. Byla to olše lepkavá (*Alnus glutinosa*), vrba jíva (*Salix caprea*) a dub letní (*Quercus robur*). Následně byl nastříhán na proužky 1x2 cm, usušen a radiačně sterilizován γ -zářením dávkou 2 MG. Tyto druhy jsem vybrala záměrně, protože reprezentují různá sukcesní stádia z těchto výsypek a olše je na výsypkách také důležitá pro svou

1 Podkladem pro tuto kapitolu je Heděnc et al. (2012), přiloženo

schopnost fixace dusíku prostřednictvím bakterií rodu *Frankia* (Bradshaw, 1997).

Preferenční pokus

Jako první jsem provedla preferenční pokus, kde byl na okraj Petriho misky umístěn materiál o ploše cca 1 cm², vždy kombinace tří druhů opadu se třemi druhy inokulovaných hub (*A. glauca*, *C. herbarum* a *P. chrysogenum*). Do středu bylo přidáno 30 jedinců *F. candida*. A po třech dnech se spočítala přítomnost jedinců na jednotlivých kouscích opadu. Z důvodu nemožnosti zachovat dlouhodobě stálé podmínky vnitřního prostředí trval tento pokus kratší dobu než reprodukční pokus.

Reprodukční pokus

Jako substrát jsem opět použila sterilizovaný opad ze tří druhů stromů a nakombinovala jej se čtyřmi druhy hub (*Penicillium expansum*, *Absidia glauca*, *Cladosporium herbarum*, a *P. Chrysogenum*). Pro reprodukční test byly do 9 cm Petriho misek umístěny 2 g opadu a každý druh byl inokulován houbou z agarové kolonie a uchován při stálých podmínkách do doby, než houba pokryla celou misku. Do bylo umístěno 10 chvostoskoků, a tyto přikryté misky byly uloženy ve 20° C a ve tmě. Pro všechny kombinace byla provedena tři opakování. Po třiceti dnech byly misky zality 70% etanolem a vyplavení chvostoskoci spočítání.

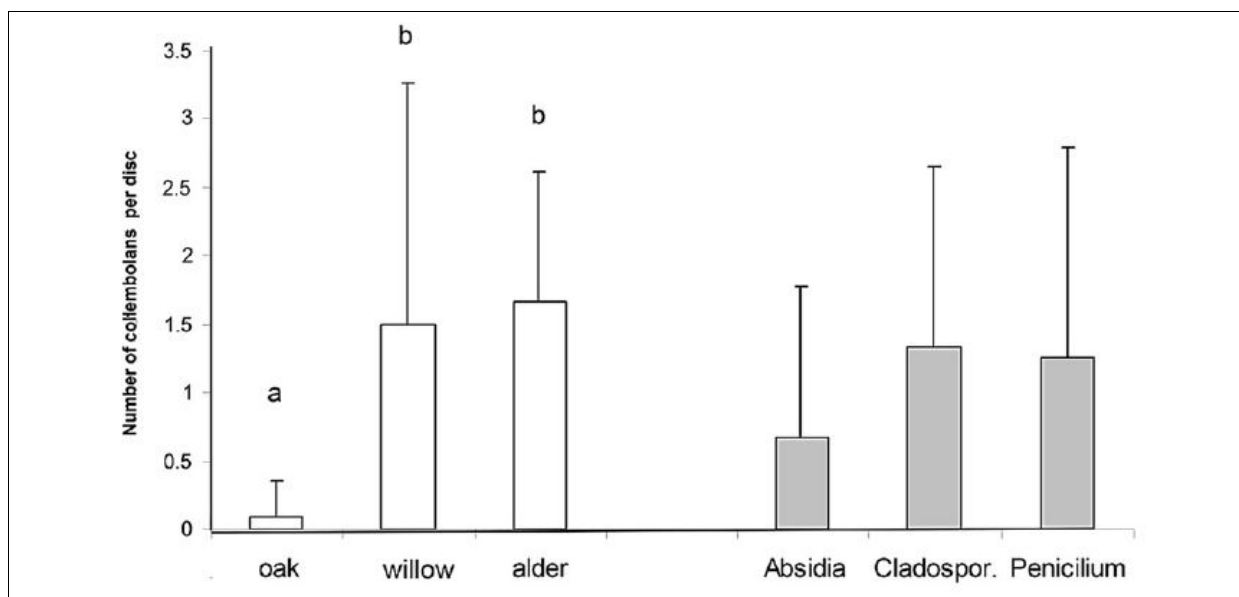
6.1.2. Výsledky

Preferenční pokus

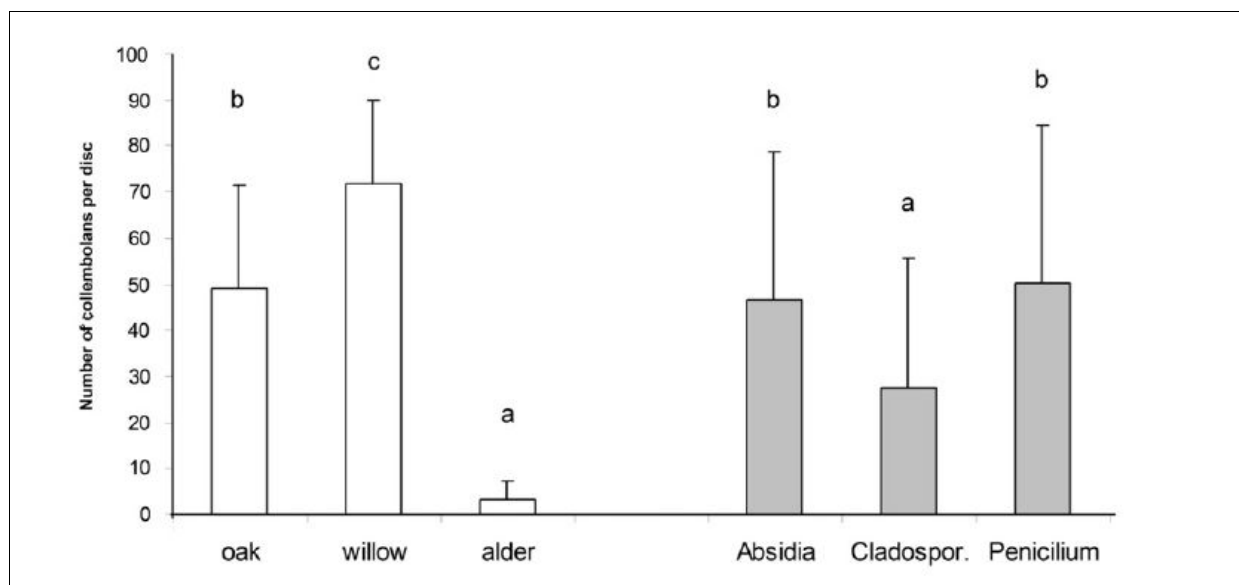
V tomto pokusu se ukázalo, že výběr potravy ovlivňuje typ opadu, ale druh houby a interakce mezi opadem a houbou nebyla signifikantní (Obr 3).

Reprodukční pokus

I v tomto pokusu se jako nejdůležitější ukázal typ opadu. Nejvíce jedinců bylo nalezeno na vrbovém opadu, dále na dubu a nejméně na olši. Signifikantní je také druh houby (nejvýznamnější byl druh *Absidia glauca*, pak *P. chrysogenum* a nakonec *C. herbarum*), ale ne jejich kombinace (Obr 4).



Obr 3: Počty jedinců *F. candida* na kouscích opadu kolonizovaných houbami. Statisticky homogenní skupiny jsou označeny stejnými písmeny (ANOVA, LDS test, $p < 0,05$). Převzato z Heděnc et al., 2013.



Obr 4: Počty jedinců *F. candida* zpočtených na Petriho miskách obsahujících opad s houbami po 30-ti denním pokusu. Statisticky homogenní skupiny jsou označeny stejnými písmeny (ANOVA, LDS test, $p < 0,05$). Převzato z Heděnc et al., 2013.

6.1.3. Diskuze

Předešlé studie se nezaobíraly rolí opadového listí jako substrátu, na kterém jsou houby přítomny, což více odpovídá reálným podmínkám v ekosystému. Zjistila jsem tedy stejně jako Kaneko (1995), že preference hub spásaných chvostokoky je ovlivněná substrátem, kde rostou.

6.1.4. Závěr

Olše byla sice preferována jedinci *Folsomia candida* před dubem jako zdroj potravy, ale naopak dub podporoval rozmnožování jedinců v reprodukčním testu. Tato skutečnost může být vysvětlena krátkou dobou trvání experimentu, kdy sterilizovaný olšový opad působil jako lepší substrát pro počáteční růst hub než dubový, zatímco při reprodukčním testu, který byl třicetidenní, byla společně s chvostoskoky zanesena do misek i mikrobiální společenstva, která podpořila růst mycelií na dubových listech. Je zde ukázán příklad rozdílnosti podmínek při výběru jídla a udržitelnosti potravy.

7. Závěry

- ◆ Půdní fauna a flóra je jednou z esenciálních složek půdotvorných procesů.
- ◆ Organismy se v půdě účastní dvou typů interakcí: potravních a nepotravních.
- ◆ Potravní interakce zahrnují mimo jiné predaci či spásání a propojení různých trofických úrovní, ale i následné navazující procesy jako koloběh živin, zejména důležitého uhlíku a jeho distribuce do zásobníků.
- ◆ Zdá se, že existuje vzájemný vztah mezi potravními a nepotravními interakcemi: organismy, které vstupují s jinými organismy do potravních interakcí, je často ovlivňují i svým nepotravním působením.
- ◆ Abiotické vlastnosti půdy mají také vliv na tvorbu důležitých živinových kanálů: bakteriálního a houbového.
- ◆ Bakteriální kanál se vyskytuje často ve středních až těžších půdách, které mají vyšší pH a nižší C:N poměr, daří se jim v prostředí, které je promícháváno buď organismy, nebo managementem.
- ◆ Houbový kanál je naproti tomu častější v půdách s nízkým pH, ale vysokým C:N poměrem. Důležitá je absence žížal, které ve svých střevech přenášejí bakterie.
- ◆ Z nepotravních interakcí je důležitý inženýring, jehož jsou schopna zvířata jako žížaly, termiti a mravenci a mezi jejich nejdůležitější modifikační procesy patří stavba struktur nad zemí, změna pH a úprava živin, tvorba agregátů nebo regulace ostatních společenstev.
- ◆ Při studiu vlastností půd nám mohou pomoci organismy, jež nazýváme indikátory nebo bioindikátory. Nejdůležitější a nejprozkoumanější pro nás jsou žížaly obvykle poukazující na dobrý stav půdy, hlístice, od jejichž trofických skupin a taxonů jsou odvozeny Maturity, Structural a Enrichment index, prvoci, kteří rychle reagují na změny v ekosystémech a larvy dvoukřídlých, pomocí nichž dokážeme indikovat prostředí na několika úrovních.
- ◆ Z experimentu provedeného v roce 2012, který se zaměřil na výběr potravy (hub) a substrátů pro chvostoskoky rodu *Folsomia candida* jsem zjistila, že jedinci preferovali olši, nezáleželo už ovšem na houbách na nich kultivovaných, ale při dlouhodobém reprodukčním experimentu pro ně byl vhodnější dub a olše, na kterých jsem zjistila signifikantní nárůst jedinců. Důležitý byl i druh vypěstované houby (preference *Absidia*

glauca a *Penicilium herbarum*), ale jejich kombinace neměla na výběr chvostoskoky vliv.

8. Použitá literatura

Al-Karaki, G. N., 2006: Nursery inoculation of tomato with arbuscular mycorrhizal fungi and subsequent performance under irrigation with saline water, *Scientia Horticulturae* 109(1): 1–7.

Ammer, S., Weber, K., Abs, C., Ammer, C., Prietzel, J., 2006: Factors influencing the distribution and abundance of earthworm communities in pure and converted Scots pine stands, *Applied Soil Ecology* 33(1): 10–21.

Anderson, J. M., 1975: Succession, Diversity and Trophic Relationships of Some Soil Animals in Decomposing Leaf Litter, *Jurnal of Animal Ecology*, 44(2): 475-495.

Benson, D. R., 1982: Isolation of Frankia Strains from Alder Actinorhizal Root Nodules, *Appl Environ Microbiol.* 44(2): 461–465.

Berg, M. P., Stoffer, M., van den Heuvel, H H., 2004: Feeding guilds in Collembola based on digesive enzymes, *Pedobiologia* 48: 589-601.

Blomqvist, M. M., Olf, H., Blaauw, M. B., Bongers, T., van der Putten, W. H., 2000: Interactions between above- and belowground biota: importance for small-scale vegetation mosaics in a grassland ecosystem, *OIKOS* 90: 582-598.

Bongers, T., 1990: The maturity index: an ecological measure of environmental disturbance based on nematode species composition, *Oecologia* 83: 14-19.

Bongers, T. and Bongers, M., 1998: Functional diversity of nematodes, *Applied Soil Ecology* 10: 239-251.

Bonkowski M., Cheng W., Griffiths B.S., Alpei J., Scheu S., 2000: Microbial-faunal interactions in the rhizosphere and effects on plant growth, *European Journal of Soil Biology* 36: 135-147.

Bradshaw, A., 1997: Restoration of mined lands—using natural processes, *Ecological Engineering* 8: 255–269.

Brady, N.C., Weil, W.R., 2008: *The Nature and Properties of Soils*, Pearson Education, Inc., Upper Saddle River, New Jersey, 975pp, ISBN: 0-13-513387-4.

Brauns, A., 1954: *Puppen terricoler Dipterenlarven*, Musterchmidt, Göttingen, 179 str.

Brown, G. G., Barois, I., Lavelle, P., 2000: Regulation of soil organic matter dynamics and microbial activity in the drilosphere and the role of interactions with other edaphic functional domains, *Eur. J. Soil Biol.* 36: 177–198.

Brundrett, M., 1991: Mycorrhizas in Natural Ecosystems, in Begon, M., Fitter, A. H., MacFadyen, A. (eds), 1991: *Advances in Ecological Research*, Academic Press Limited, ISBN: 0-12-013921-9.

Brusca, R.C., Brusca, G.J., 2002: *Invertebrates*, 2nd ed., Sinauer Publ.

Cammeraat, E. L. H., Rsch, A. C., 2008: The impact of ants on mineral soil properties, *J. Appl. Entomol.* 132: 285–294.

Castano-Meneses, G., Guadalupe Palacios-Vargas, J., Cutz-Pool, C., 2004: Feeding habits of Collembola and their ecological niche, *Serie Zoología* 75(1): 135-142.

Chandler, Y., Gupta, S. C., Goyal, S. M., Kumar, K., 2007: Antibiotics: Has the magic gone?, *Journal of the Science of Food and Agriculture* 87(5): 739–742.

Christe, P., Oppliger, A., Bancalà, F., Castella, G., Chapuisat, M., 2002: Evidence for collective medication in ants, *Ecology Letters* 6(1): 19–22.

Crowther, T. W., A'Bear A. D., 2012: Impacts of grazing soil fauna on decomposer fungi are species-specific and density-dependent, *Fungal Ecology* 5(2): 277–281.

Daubers, J., Wolters, V., 2000: Microbial activity and functional diversity in the mounds of three different ant species, *Soil Biology and Biochemistry* 32(1): 93–99.

DeLong, E. F., 1998: Everything in moderation: archaea as 'non-extremophiles', *Curr. Opin. Genet. Dev.* 8(6): 649–654.

Diem, H.G. and Dommergues, Y., 1982: The Isolation of *Frankia* from Nodules of Casuarina, *Can. J. Bot.*, 61: 2822-2825.

Donovan, S. E., Eggleton, P., Bignell, D. E., 2001: Gut content analysis and a new feeding group classification of termites, *Ecological Entomology*, 26(4): 356–366.

Dunger, W., Fiedler, H. J. (eds.), 1999: *Methoden der Bodenbiologie*, Spektrum Akademischer Verlag; 2. edition, 539 str.

Edwards, C.A. and Bohlen, P.J., 1996: *Biology and Ecology of Earthworms*, Chapman & Hall, London, 433pp, ISBN 0-412-56160-3.

Fassi, B., Fontana, A., Trappe, J. M., 1969: Ectomycorrhizae formed by *Endogone lactiflua* with species of *Pinus* and *Pseudotsuga*, *Mycologia* 61(2): 412-414.

Ferris, H., Bongers, T., de Goede R. G. M., 2001: A framework for soil food web diagnostics: extension of the nematode faunal analysis concept, *Applied Soil Ecology* 18: 13-29.

Fischer, O.A., Matlova, L., Brtl, J., Dvorska, L., Svastova, P., du Maine, R., Melicharek, I., Bartos, M., Pavlik, I., 2003: Earthworms (Oligochaeta, Lumbricidae) and mycobacteria, *Veterinary Microbiology*, 91: 325-338.

Flechtner, V. R., Johansen, J. R., Belnap, J., 2008: The Biological Soil Crusts of the San Nicolas Island: Enigmatic Algae from a Geographically Isolated Ecosystem, *Western North American Naturalist* 68(4): 405-436.

Foissner W., 1997: Protozoa as bioindicators in agroecosystems, with emphasis on farming practices, biocides, and biodiversity, *Agriculture, Ecosystems and Environment* 62: 93-103.

Foissner, W., 1999: Soil protozoa as bioindicators: pros and cons, methods, diversity, representative examples, *Agriculture, Ecosystems & Environment* 74(1–3): 95–112.

Frostegård, A., Tunlid, A., Bååth, E., 2010: Use and misuse of PLFA measurements in soils, *Soil Biology & Microbiology* 43(8): 1621-1625.

Frouz, J., 1999: Use of soil dwelling Diptera (Insecta, Diptera) as bioindicators: a review of ecological requirements and response to disturbance, *Agriculture, Ecosystems & Environment* 74(1–3): 167–186.

Frouz, J., Křišťůfek, V., Li, X., Šantrůčková, H., Šustr, V., Brune, A., 2003: Changes in Amount of Bacteria during Gut Passage of Leaf Litter and During Coprophagy in Three species of *Bibionidae* (Diptera) Larvae, *Folia Microbiol (Praha)* 48(4): 535-42.

Frouz, J., Jílková, V., 2008: The effect of ants on soil properties and processes (Hymenoptera: Formicidae), *Myrmecological News* 11: 191-199.

Goulden, C. E., 1969: Developmental phases of the bioceosis, *Proc. Nat. Acad. Sci.* 62(4): p. 1066-1073.

Hale, W. G., 1965a: Post embryonic development in some species of Collembola I, *Pedobiologia*, 5(1/2): 146-152.

Hale, W. G., 1965b: Post embryonic development in some species of Collembola II, *Pedobiologia*, 5(3):, 161-177.

Heděnc, P., Radochová, P., Nováková, A., Keneda, S., Frouz, J., 2012: Grazing preference and utilization of soil fungi by *Folsomia Candida* (Isotomidae:Collembola), *European Journal of Soil Biology*, 55: 66-70.

Hendrix, P. F., Parmelee, R. W., Crossley, Jr., D. A., Coleman, Odum, E. P., Groffman, P. M., 1986: Detritus Food Webs in Conventional and No-Tillage Agroecosystems, *American Institute of Biological Sciences*, 36(6): 374-380.

Holland, E. A., Coleman, D. C., 1987: Litter Placement Effects on Microbial and Organic Matter Dynamics in an Agroecosystem, *Ecology* 68(2): 425-433.

Holtkamp, R., Kardol, P., van der Wal, A., Dekker, S. C., van der Putten, W. H., de Ruiter, P. C., 2008: Soil food web structure during ecosystem development after land abandonment, *Applied Soil Ecology* 39(1): 23–34.

Hövmeyer, K., 1992: Response of Diptera populations to experimentally modified leaf litter input in beech forest on limestone, *Pedobiologia*, 36: 35–49.

Ingham, R. E., Trofymow, J. A., Ingham, E. R., Coleman, D. C., 1985: Interactions of Bacteria, Fungi and their Nematode grazers: Effects on nutrient cycling and plant growth, *Ecological Monographs* 55(1): 119-140.

Jílková, V., Šebek, O., Frouz, J., 2012: Mechanisms of pH change in wood ant (*Formica polyctena*) nests, *Pedobiologia* 55: 247–251.

Jones, C. G., Lawton, J. H., Shachak, M., 1994: Organisms as ecosystem engineers, *OIKOS*, 69: 373-386.

Jouquet, P., Lepage, M., Velde, B., 2002: Termite soil preferences and particle selections: strategies related to ecological requirements, *Insectes soc.* 49: 1–7.

Jouquet, P., Tessier, D., Lepage, M., 2004: The soil structural stability of termite nests: role of clays in *Macrotermes bellicosus* (Isoptera, Macrotermitinae) mound soils, *European Journal of Soil Biology* 40: 23–29.

Jouquet, P., Dauber, J., Lagerlöf, J., Lavelle, P., Lepage, M., 2006: Soil invertebrates as ecosystem engineers: Intended and accidental effects on soil and feedback loops, *Applied Soil Ecology* 32(2): 153–164.

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

- Killham, K., 1994: Soil Ecology, Cambridge University Press, Cambridge.
- Kooch, Y., Jalilvand, H., 2008: Earthworms as Ecosystem Engineers and the Most Important Detritivores in Forest Soils, Pakistan Journal of Biological Sciences, 11: 819-825.
- Laakso, J., Setälä, H., 1998: Composition and trophic structure of detrital food web in ant nest mounds of *Formica aquilonia* and in the surrounding forest soil, OIKOS 81: 266-278.
- Neher, D. A., Wu, J., Barbercheck, M. E., Anas, O. 2005: Ecosystem type affects interpretation of soil nematode community measures, Applied Soil Ecology 30: 47-64.
- Nkem, J. N., Lobry de Bruyn, L. A., Grant, C. D., Hulugalle, N. R., 2000: The impact of ant bioturbation and foraging activities on surrounding soil properties, Pedobiologia 44(5): p. 609–621.
- Odum, E. P., 1977: Základy ekologie, Československá akademie věd, Praha, 736 str.
- Osman, K. T., 2013: Soils: Principles, Properties and Management, Springer, Dordrecht, 293 str., ISBN 978-94-007-5662-5.
- Pace, N. R., 2006: Time for a change, Nature 441(7091): 289.
- Paul, E. A. (eds.), 2007: Soil Microbiology, Ecology and biochemistry, Elsevier.
- Ponge, J. F., 2003: Humus forms in terrestrial ecosystems: a framework to biodiversity, Soil Biology and Biochemistry 35(7): 935-945.
- Ritz, K. and Trudgill, D. L., 1999: Utility of nematode community analysis as an integrated measure of the functional state of soils: perspectives and challenges, Plant and Soil 212: 1–11.
- Ritz, K., 2011: The Architecture and Biology of Soils: Life in Inner Space, CABI, 256 str., ISBN:978-1845935320.

- Round, F. E., 1981: The ecology of algae, Cambridge University Press, Cambridge.
- Scamardella, J. M., 1999: Not plants or animals: a brief history of the origin of Kingdoms *Protozoa*, Protista and *Protoctista*, Internati. Microbiol. 2: 207-216.
- Scheu, S., Schaffer, M., 1998: Bottom-up control of the soil macrofauna community in a beechwood on limestone: manipulation of food resources, *Ecology*, 79(5): 1573-1585.
- Seastedt, T. R., Crossley, Jr., D. A., 1984: The Influence of Arthropods on Ecosystems, *Bioscience* 34(3): 157-161.
- Sedlag, U., 1952: Untersuchungen über den Ventraltubus der Collembolen, *Wissenschaftliche Beiträge der Martin-Luther-Universität*, 1: 93-127.
- Seeger, J., Filser, J., 2008: Bottom-up down from the top: Honeydew as a carbon source for soil organisms, *European Journal of Soil Biology*, 44: 483-490.
- Wilcow, H. E., 1969: Morphology of *Ectendomycorrhizae* in *Pinus resinosa* in HacsKaylo, E. (ed.), *Mycorrhizae - Proceedings of the First North American Conference on Mycorrhizae*, (US Dep. of Agr.).
- Wood, H. B., James, S. W., 1993: Native and Introduced Earthworms from Selected Chaparral, Woodland, and Riparian Zones in Southern California, USDA Forest Service Gen. Tech. Rep. PSW-GTR-142.
- Yeates, G.W., Bongers, T., de Goede, R.G.M., Freckman, D.W. and Georgieva, S.S., 1993: Feeding Habits in Soil Nematode Families and Genera-An Outline for Soil Ecologists, *Journal of Nematology*, 25(3): 315-331.
- Yeates, G. W., Bongers, T., 1999: Nematode diversity in agroecosystems, *Agriculture, Ecosystems and Environment* 74: 113-135.

Zaragoza, S. R., Whitford, W. G., Steinberger, Y., 2007: Effects of temporally persistent ant nests on soil protozoan communities and the abundance of morphological types of amoeba, *Applied Soil Ecology*, 37(1-2): 81-87.

Internetové zdroje:

<http://www.biolib.cz>

9. Přílohy

1. Heděnc, P., Radochová, P., Nováková, A., Keneda, S., Frouz, J., 2012: Grazing preference and utilization of soil fungi by *Folsomia Candida* (Isotomidae:Collembola), European Journal of Soil Biology, 55: 66-70.