

**Přírodovědecká fakulta Univerzity Karlovy v Praze**

**Katedra ekologie**

**Bakalářská práce**

**Vliv půdní makrofauny na půdní vlastnosti a vegetaci  
během sukcese na výsypkách v okolí Sokolova**

**Alena Roubíčková**

**Praha, květen 2007**

**Vedoucí práce: doc. RNDr Jan Frouz**

## Abstrakt

Práce přináší literární přehled o vlivu žížal na růst rostlin zejména ve vztahu k schopnosti žížal ovlivnit sukcesy rostlin na výsypkách a podobně disturbovaných územích. Je zde popsána sukcese žížalích společenstev na výsypkách a jiných disturbovaných územích a vliv jednotlivých ekologické skupiny žížal na chemické, fyzikální a biologické vlastnosti půdy a přímý i nepřímý vliv žížal na růst rostlin. Na závěr jsou shrnuty mechanismy, kterými se živočichové mohou podílet na regulaci sukcese rostlinných společenstev.

V experimentální části jsme testovali hypotézu, že žížaly a zejména pak druh *Lumbricus rubellus* Hoffm. ovlivňují růst rostlin v podmínkách raných a středních sukcesních stadií výsypek. Za tímto účelem byly zkonstruovány 3 mikrokosmové pokusy – 2 laboratorní a 1 terénní - ve kterých rostly 2 a více druhů rostlin na půdě s žížalami a bez žížal. V prvním laboratorním pokuse byl prokázán větší růst obou druhů rostlin na půdě s žížalami přičemž tráva - kostřava (*Festuca rubra*) dosahovala větší biomasy než bobovitá rostlina - jetel (*Trifolium repens*). V druhém laboratorním pokuse se sedmi druhy rostlin byl celkově růst rostlin na půdě s žížalami srovnatelný nebo nižší s růstem na samotném jílu, u jednotlivých druhů nebyla pozorována souvislost s růstem na půdě s žížalami a na příslušnosti k druhům raně či pozdně sukcesním. Navíc byla u jednotlivých variant mikrokosmů měřena mikrobiální respirace – nejvyšší byla u pokusných nádob s opadem bez žížal. Terénní pokus měl podobný výsledek jako první laboratorní pokus - byla zde zvýšená biomasa kostřavy (*Festuca rubra*) oproti jeteli (*Trifolium repens*). Při analýze aktivity jedenácti půdních enzymů bylo v mikrokosmech s žížalami zvýšené množství pouze u celobiázy.

## Abstract

The thesis begins with a literature review, which is focused on the effect of earthworms on plants and especially on the ability of earthworms to influence the succession on spoil heaps and other disturbed sites. The succession of earthworm communities on spoil heaps and other disturbed sites is mentioned, as well as the effect of each of the ecological group of earthworms on chemical, physical and biological characteristics of the soil and the direct nad indirect effect on plant growth. In the conclusion the mechanisms of how soil fauna may influence plant succession are mentioned. In the experimental part we tested the hypothesis, that earthworms and especially the species *Lumbricus rubellus* Hoffm. influence plant growth in the conditions of early and middle-successional stages of the spoil heaps. To examine this, we constructed 3 microcosm experiments – 2 laboratory and 1 field – where 2 or more plant species grew on the soil with or without earthworms. In the first laboratory experiment we documented a better growth of plants on soil with earthworms and the species *Festuca rubra* (*Poaceae*) had higher biomass than the species *Trifolium repens* (*Fabaceae*). In the second laboratory experiment with 7 species of plants the growth of plants on soil with earthworms was generally the same or worse than the growth on clay only, no connection between the

growth of plants and the successional stage which they represent. Also the microbial respiration of soil from each type of treatment was measured. The field experiment gave a similar result as the first experiment – the biomass of the grass *Festuca rubra* was higher than the biomass of the legume *Trifolium repens*. The only soil enzyme among the 11 soil enzymes measured, that had a higher activity in presence of earthworms, was cellobiase.

## 1. Úvod

Na Sokolovské pánvi probíhá již téměř půl století povrchová těžba hnědého uhlí. Při povrchové těžbě hnědého uhlí jsou odstraněny až 200metrové vrstvy svrchních sedimentů za účelem odkrytí třetihorních ložisek uhlí. Balastní hornina je posléze přemísťována na výsypky. Na nich je hornina vysypána bez ohledu na sled vrstev. a proto se na povrch často dostanou kompaktní kusy horniny nebo hornina obohacená těžkými kovy. V případě Sokolovské oblasti jsou to zpravidla jílové a bentonitové sedimenty, jež mají charakter velkých plátů, často neprostupných pro kořeny rostlin. Proto se kvůli rychlejšímu osídlení těchto ploch vegetací často přistupuje k technickým rekultivacím. Povrch 5 – 8 let staré výsypky je zarovnan, povrchová vrstva je rozrušena a jsou sem vysazeny stromy. K rekultivacím se používá široké spektrum druhů stromů – lípy, olše (černá a lepkavá), modřiny, duby, smrky a další. Při rekultivacích mohou být na výsypky také introdukovány některé druhy půdních organismů vázané na daný druh stromu (mykorhizické houby) nebo vyskytující se ve většině půd (například žížaly (Pižl 2002)). Vývoj půdy na těchto plochách je poměrně jednoznačně nasměrován druhem stromu, který na dané ploše dominuje – kvalita jeho opadu určuje poměr C:N a tím i rychlost dekompozice a zastoupení jednotlivých skupin půdních živočichů. V určité fázi vývoje se proto přibývání druhů na těchto plochách prakticky zastaví (Frouz a kol. 2001, Hodačová a Prach 2003).

Na plochách ponechaných spontánní sukcesi probíhá vývoj půdního společenstva pomaleji, protože je na nich zpočátku velmi řídký porost vegetace a malé množství opadu. Zároveň zde nedochází k introdukci půdních organismů díky zásahům člověka, organismy sem musí přirozeně namigrovat. S postupujícím stářím výsypky se však zvyšuje počet druhů i biomasa rostlin, jílové pláty jsou rozrušeny kořeny a souběžně s tím se také diversifikuje půdní společenstvo. Po 30 – 40 letech je na nich více druhů rostlin i živočichů než na plochách rekultivovaných (Frouz a kol. 2001, Hodačová a Prach 2003).

Je to dílem dáno také větší stanovištní rozmanitostí, protože na těchto plochách bývá zachován členitý reliéf vzniklý vysypáním horniny na jednotlivé haldy (Hodačová a Prach 2003). Největší změny v rostlinných společenstvech na stanovištích se spontánní sukcesí se objevují asi po 25 letech vývoje výsypky – v tu dobu zde nastupují druhy bylin typické pro lesní a luční biotopy (jahodník, kostřava, psineček, štírovník růžkatý, metlička křivolaká) Ukázalo se, že tyto změny v ekosystému jsou určeny především formováním humusové vrstvy a promícháváním organické a minerální vrstvy. S těmito

změnami koreluje také větší výskyt žížal (na mladších plochách jsou jen ojediněle)(Frouz a kol. 2001).

Proto jsem se ve své práci zaměřila právě na tuto skupinu živočichů – zdá se, že žížaly mohou hrát důležitou úlohu v sukcesi ekosystému.

Vliv rostlin na životní prostředí živočichů je všeobecně znám a je poměrně detailně prozkoumán, především v nadzemní části ekosystému. To jak rostliny interagují s půdními živočichy však již není tak zřejmé. I zde jsou však rostliny nezbytné, protože produkují organickou hmotu, kterou se živí všichni dekompozitoři. Půdní organismy napomáhají recyklaci živin a mineralizují organickou hmotu na CO<sub>2</sub>, který uniká do atmosféry a může být opět využit rostlinami. Rozhodující roli v tomto procesu hrají půdní mikroorganismy, které vykonávají převážnou část dekompozičních procesů. Přímý vliv půdních živočichů na dekompozici je mnohem menší, mohou však významně měnit podmínky v nejrůznějších půdních mikroprostředích a tím ovlivňovat aktivitu mikroorganismů (Anderson a Ineson, 1984). Některé skupiny půdních živočichů (např. žížaly) hrají klíčovou úlohu při formování svrchních vrstev půdy (Heemsbergen a kol. 2004, Laakso a kol. 2000, Frouz a kol. 2006, Bohlen a kol. 2004). Přítomnost nebo nepřítomnost takové skupiny živočichů má proto dalekosáhlý dopad na celý ekosystém.

Mezi nejčastěji uváděné vlivy půdní fauny patří fragmentace opadu či účast na tvorbě půdních agregátů, což má za následek úpravu vodního režimu, aeraci a modifikaci prostoru pro jiné organismy, jakož i pro kořeny rostlin (Anderson a Ineson, 1984). Vliv půdních organismů na půdu je však zpravidla kumulativní, protože struktury vytvořené půdními organismy často přetrvávají dlouhou dobu a jejich hromadění potom může vést k výrazné změně celého půdního profilu. Skutečnost že tato změna půdního profilu je kumulací malých, těžko měřitelných vlivů jednotlivých jedinců ovšem komplikuje studium tohoto procesu (Barot a kol. 2006).

Cílem této práce je posoudit, zda pionýrské druhy žížal, které patří mezi kolonizátory výsypek, mohou měnit půdní podmínky na výsypkách natolik, aby to ovlivnilo růst rostlin.

## 2. Přehled literatury

### 2.1. Ekologie žížal

Žížaly se dělí do tří hlavních ekologických skupin podle své životní strategie a podle toho, v které vrstvě či vrstvách půdy žijí (Pižl 2002):

**epigeické** druhy (*Dendrobaena octaedra* Savigny, *Dendrodrilus rubidus* Savigny, *Lumbricus castaneus* Savigny) žijí v nejsvrchnější vrstvě půdy, mají výraznou pigmentaci (tmavočervená až hnědá barva). Provrtávají půdu převážně horizontálně, nemají chodby v pravém slova smyslu.

Nepříznivé období roku přečkávají v kokonech, živí se převážně rostlinným opadem. Jsou to druhy převážně malé, rychle se množící (r-stratégové) (Pižl 2002).

**endogeické** druhy (*Aporrectodea caliginosa* Savigny, *A. rosea* Savigny, *Allolobophora chlorotica* Savigny) žijí v hlubších vrstvách půdy, jsou většinou světle zbarvené (od bílé po růžovou či šedou). Tyto druhy se živí převážně humusovou vrstvou a svrchní vrstvou minerální půdy, proto se někdy označují jako geofágní. Jejich chodby jsou převážně horizontální, nemají velkou trvanlivost. Dorůstají větší velikosti než epigeické druhy, množí se pomalu - jsou to převážně K-stratégové (Pižl 2002)

**anektické** druhy (*Lumbricus terrestris* Linnaeus, *Aporrectodea longa* Ude) jsou druhy tvořící vertikální, trvanlivé chodby o délce i přes 1 metr, procházející od povrchu půdy hluboko do minerálního horizontu. Tyto žížaly zatahují opad z povrchu půdy do chodeb, kde ho po částečném natrávení mikroorganismy konzumují. Svými exkrementy potom obohacují minerální i povrchovou vrstvu půdy.. Je u nich patrný výrazný předozadní pigmentový gradient – předek těla je tmavočervený až hnědý jako u epigeických druhů, zadní polovina těla je zpravidla světlá. Jejich chodby jsou trvalé a mají proto velký vliv na strukturu půdy v dlouhodobém měřítku. Jsou to zpravidla velké druhy s pomalejším rozmnožováním než u epigeických druhů, jsou proto řazeny na rozhraní mezi r- a K-stratégy (Pižl 2002, Killham 1994 ).

Dále existují různé přechody mezi těmito skupinami - např. druh *Lumbricus rubellus* Hoffmeister může někdy žít v opadu jako striktně epigeický druh (především juvenilní jedinci), jindy může zatahovat opad do výrazně větší hloubky než je tomu u ostatních epigeických druhů (Bohlen a kol. 2004, Francis a kol. 2001) a bývá proto řazen do kategorie epi-endogeických žížal. Jeho chodby mají větší trvanlivost než chodby epigeických i některých endogeických druhů (Francis a kol. 2001).

Pro fungování půdních společenstev je důležité zastoupení těchto ekologických skupin ve společenstvu žížal, jak dokládá ve své práci Bohlen a kol. (2004), kteří studovali změny půdy při invazi žížal do severoamerických lesů. Tito autoři udávají daleko větší vliv u druhů, které se významně podílejí na odstraňování opadu z vrchní vrstvy půdy a jeho zapracovávání do minerálních horizontů. Různé druhy žížal mají také různý účinek na mikrobiální společenstva v půdě, jak zjistili Scheu a kol.(2002).

## 2.2. Sukcese žížal na disturbovaných územích

Na sokolovských výsypkách na rekultivovaných plochách se objevují žížaly dříve než na nerekulitovaných plochách – dochází zde pravděpodobně k umělé introdukci spolu s vysazovanými dřevinami (Pižl 2001). Myšlenku introdukce člověkem podporuje i fakt, že se zde v iniciálních stádiích sukcese uplatňují endogeické druhy (*Aporrectodea caliginosa*, *Allolobophora chlorotica*), dokonce dříve než epigeické (Pižl 2001) . Na nerekulitovaných plochách se žížaly objevují až po 20-25 letech, nejprve jsou to druhy epigeické zejména *Dendrobaena octaedra*, *Dendrodrillus rubidus* později *Lumbricus rubellus* (Frouz a kol. 2002, Frouz a kol. 2006). Nástup žížal na plochách spontánní sukcese, zejména pak druhů *L. rubellus* a *A. caliginosa*, souvisí na Sokolovsku s výraznými

mikrostrukturními změnami ve svrchní vrstvě půdy, které jsou doprovázeny změnami ve složení mikrobiálního společenstva (Frouz a Nováková 2005). Pižl (1992) při výzkumu sekundární sukcese na bývalých zemědělských plochách v jižních Čechách zjistil, že prvními žížalími kolonizátory těchto ploch jsou *L. rubellus* a *D. octaedra*, stejně jako na sokolovských výsypkách.

Při výzkumu sukcese žížalích společenstev na zatravněných rekultivovaných výsypkách ve Velké Británii byly na nejmladších plochách dominujícími druhy *Lumbricus rubellus* a *Allolobophora chlorotica* (Rushton 1986). Také Dworschak (1997) uvádí druh *L. rubellus* jako dominující na čerstvě zrekultivovaných půdách - na rekultivovaných výsypkách v Porýní se vyskytoval na pionýrských plochách s nejnižším pH a poměrně hrubou texturou půdy.

.Oba tyto druhy jsou epigeické či epi-endogeické, r-stratégové, jsou nenáročné na půdní pH, protože se zdržují pouze v organické části půdy, a nejsou tolik ovlivněny chemickými vlastnostmi minerální půdy. Proto jsou dobrými kolonizátory rekultivovaných i nerektivovaných ploch (Pižl 2001).

*D. octaedra* je široce rozšířeným druhem, žijícím téměř ve všech typech lesních ekosystémů (Pižl 2002a)

Druh *L. rubellus* je také široce rozšířeným euryekním druhem (Pižl 2002a). Navíc se vyznačuje velmi silným efektem na promíchávání svrchních a spodních vrstev organické hmoty a tím výrazně urychluje mineralizaci opadu (Bohlen a kol. 2004, Heemsbergen a kol. 2004). Jeho účinek na půdu při invazi do severoamerických lesů byl ještě výraznější než u anektických druhů (Bohlen a kol. 2004). Tento druh také podporuje větší rozvoj mikroorganismů zpracovávajících složitější organické molekuly, jako je například *Pseudomonas* sp., *Aktinomycetes* a další, které jsou přítomny v jeho střevech a exkrementech (Furlong a kol. 2002).

Dalšími druhy, které jsou poměrně úspěšné při kolonizaci nových ploch jsou endogeické druhy *Aporrectodea caliginosa* a *Allolobophora chlorotica*. Tyto druhy se vyznačují především vysokou tolerancí k vyschnutí (Pižl 2001, Curry a Cotton 1983)

## **2.3. Vliv žížal na půdu**

### **2.3.1. Vliv žížal na chemické vlastnosti půdy**

V exkrementech žížal byl zjištěn vyšší obsah minerálních iontů ( $\text{NH}_4$ ,  $\text{NO}_3$ , K, P, Ca a Mg) než v okolní půdě (Scheu 1987 a Czerwinski a kol. 1974 in Pižl 2002, Makulec 2002, Tiunov a kol. 2001). Laverack (1963) uvádí, že v tělech žížal se koncentruje vápník, jež je ukládán do kalciferních žláz a poté vylučován spolu s exkrementy. Proto bývá v žížalích exkrementech zpravidla vyšší pH než v okolní půdě (Duvigneaud 1988). Haimi a Boucelham (1991) naproti tomu udávají, že *L. rubellus* v opadance z jehličnatých stromů snížil pH půdní vody asi o 0,5, což mohlo být způsobeno nedostatkem vápenatých iontů v kyselém opadance (Killham 1994).

V následujících odstavcích se budu věnovat zvláště jednotlivým prvkům, na které může mít činnost žížal vliv:

**Dusík:** Žížaly vylučují dusík především ve formě amonného iontu, močoviny a mukopolysacharidů - slizovitých látek, které usnadňují žížale pohyb v chodbách - přičemž amonné ionty tvoří největší část vyloučeného N (Laverack 1963). Amonné ionty jsou přímo využitelné rostlinami a nitrifikačními bakteriemi, které ho převádí na dusičnany (Duvigneaud 1988). Další formou dusíku produkovanou žížalami je močovina, jednoduchá organická sloučenina rozkládaná mnoha bakteriemi (Killham 1994). Díky zvýšené koncentraci těchto látek se v žížalích chodbách, exkrementech a jejich okolí koncentrují bakterie a kořeny rostlin, které využívají snadno dostupný zdroj dusíku. Většina dusíku je rostlinami přijímána ve formě  $\text{NO}_3$  iontů, jež jsou volně rozpuštěné ve vodě, protože amonné ionty jsou díky kladnému náboji vázány na anionty v půdě (zejména v kyselých půdách) a tím se stávají pro rostliny nedostupnými (Laakso a kol. 2000, Killham 1994). Proto mají pro výživu rostlin velký význam nitrifikační bakterie v chodbách žížal.

Mimo zvýšenou koncentraci N v chodbách anektických druhů byl prokázán také zvýšený celkový obsah anorganického dusíku v půdě v přítomnosti různých ekologických skupin žížal (Bohlen a kol. 2004, Araujo a kol. 2004, Willems a kol. 1996). Koncentrace anorganického dusíku závisí na rovnováze mezi bakteriemi a jejich konzumenty v půdě (Laakso a kol. 2000, Killham 1994). Když nejsou populace bakterií regulovány, rychle spotřebují dostupný anorganický dusík a dochází k jeho immobilizaci v bakteriálních buňkách; při požeru bakterií živočichy se dusík opět uvolňuje ve formě využitelné rostlinami (Killham 1994). Koncentrace dusíkatých iontů je také ovlivněna biomasou rostlinných kořenů – v pokusech kde jsou přítomny živé rostliny nebyla naměřena vyšší koncentrace  $\text{NO}_3$  a  $\text{NH}_4$  než v kontrole, ale zvýšila se koncentrace dusíku v rostlinách (Thompson a kol. 1993, Wurst a Jones 1993, Laakso a kol. 2000, Newington a kol. 2004)

**Uhlík:** Jak již bylo zmíněno, podíl půdních živočichů na mineralisaci uhlíkatých sloučenin na  $\text{CO}_2$  je v porovnání s mikroorganismy poměrně malý. Oxid uhličitý je také produktem metabolismu žížal, ačkoli Ostle a kol. (2007) uvádí, že žížaly nemají tak velký obrat uhlíku jako jiné skupiny půdních živočichů.

Žížaly patří mezi živočichy, v jejichž střevě byl zaznamenán enzym celuláza, který umožňuje rozklad celulózy na jednoduché cukry, ačkoli tento enzym je pravděpodobně původem z bakterií žijících ve střevech žížal (Laverack 1963, Killham 1994). Proto má průchod půdy a rostlinného opadu střevem žížal velký význam při dekompozici organické hmoty (Duvigneaud 1980, Killham 1994). Dalším důležitým důsledkem činnosti žížal je vliv na rozkladnou činnost mikroorganismů díky změnám půdního mikroprostředí. Příkladem může být tvorba agregátů organické hmoty s anorganickou - ve střevech žížal se vytváří organominerální komplexy, ve kterých jsou organické molekuly poměrně pevně vázány a nejsou dostupné pro rostliny ani pro mikroorganismy. Tyto struktury hrají velkou roli v globálním cyklu uhlíku, protože je v nich uhlík imobilizován (Bossuyt a kol. 2005, Frouz a kol.

2001). Přítomnost žížal může mít vliv také na rozklad ligninu – Marhan a Scheu (2006) zjistili, že v přítomnosti žížal druhu *Octolasion tyrtaeum* Savigny se lignin rozkládá rychleji, pravděpodobně díky větší akumulaci fosforu v žížalích exkrementech..

**Fosfor:** Fosfor je důležitým biogenním prvkem pro živočichy i rostliny. V půdě je jeho nejdůležitějším zdrojem zpravidla organická hmota a proto je důležitá recyklace tohoto prvku v ekosystémech (Duvigneaud 1988). Rostliny na rozdíl od živočichů mohou fosfor přijímat pouze v anorganických fosfátech, které do půdy uvolňují bakterie (např. *Bacillus*, *Proteus*), kvasinky (*Saccharomyces*, *Candida*) a některé houby (Duvigneaud 1988). V koloběhu fosforu je důležitý humus, protože váže hliník a železo, které jinak s fosforem ochotně tvoří komplexy a tak ho imobilizují. Kvůli fosforu a jiným minerálním iontům rostliny vstupují do symbiózy s mykorhizickými houbami – houby dokáží fosfor efektivněji čerpat z půdy a to jak z organických tak z anorganických zdrojů (Duvigneaud 1988)

Žížaly jsou známy tím, že dokáží fosfor akumulovat ve svém těle a proto je v jejich exkrementech vyšší obsah fosforu než v okolní půdě (Asawalam 2005). Co se týče celkového obsahu a obsahu mobilního fosforu v půdě, jsou výsledky pokusů poměrně různorodé. Např. Vimmerstedt (1984) v laboratorním pokuse zjistil zvýšený obsah mobilního P v přítomnosti žížaly *Lumbricus terrestris*, zatímco v terénním pokuse byl zjištěn nižší obsah P v půdě s žížalami, ačkoli v obou pokusech použil stejnou půdu a stejný druh žížaly. Thompson a kol. (1993) v laboratorním pokuse zjistili zvýšený obsah fosforu v přítomnosti žížal. Suárez a kol. (2003) při výzkumu severoamerických lesů kolonizovaných evropskými druhy žížal zjistili zvýšený celkový obsah fosforu v půdách s dominujícím druhem *Lumbricus terrestris*. Vysvětlují to tím, že *L. terrestris* mobilizuje fosfor z minerálních vrstev půdy a tím ho přidává do koloběhu živin v půdě. V půdách s převažujícím druhem *L. rubellus* byl zvýšen obsah rozpustného fosforu, ale celkový obsah fosforu v půdě poklesl. To je způsobeno zvýšeným uvolňováním fosforu z rostlinných a živočišných zbytků; fosfor potom může být snáze vyluhován a dochází k jeho úbytku z ekosystému (Suárez a kol. 2003)

**Produkce látek ovlivňujících růst rostlin:** Kromě jednoduchých anorganických látek byly v exkrementech žížal zjištěny i organické molekuly, které působí na rostliny – Nardi a kol (1994) zjistili přítomnost nízkomolekulární huminové substance, označované HEf, v exkrementech druhu *Aporrectodea caliginosa*. Tato látka měla na rostliny podobné účinky jako auxin (IAA). Autoři to vysvětlují tím, že látka HEf inhibuje IAA-oxidázu a tím chrání IAA před degradací; její účinek je tedy nepřímý.

Muscolo a kol.(1999) zjistili, že látka Hef má účinek také na metabolismus nitrátu v rostlině. Autoři se domnívají, že tato látka pochází od mikroorganismů ve střevě žížal (zejména od Aktinomycet), jejichž produkce látek podobných hormonům je známa (Frankenberger a Arshad 1991). Látka HEf byla zjištěna v nízké koncentraci i mimo žížalí exkrementy (Muscolo a kol.1999).



V exkrementech žížal jsou také koncentrovány další látky podporující růst rostlin jako jsou gibbereliny, cytokininy a volné aminokyseliny (Pižl 2002)

### **2.3.2. Vliv žížal na fyzikální vlastnosti půdy**

Fyzikální vlivy žížal na vlastnosti půdy spočívají především v tvorbě chodeb mezi různými půdními horizonty (Killham 1994, Barot a kol. 2006). Chodby představují kanály pro vodu s rozpuštěnými živinami a pro půdní vzduch, který takto může lépe pronikat ke kořenům rostlin a k jiným půdním organismům (Killham 1994, Duvigneaud 1988). Největší význam mají chodby v kompaktních, jílovitých půdách – zde může v žížalích chodbách růst 40 až 60% všech rostlinných kořínků a koncentrují se zde N-fixující bakterie (Pižl 2002). Chodby jsou důležité také pro infiltraci vody po dešti – fungují jako přirozená meliorace a zároveň mají protipovodňovou funkci (Pižl 2002). V půdě s druhy žížal tvořícími chodby je svrchní vrstva půdy sušší než u půd bez žížal nebo pouze s epigeickými druhy (Loranger a kol. 1998).

Pokusy provedené Domínguezem a kol. (2004) poukazují na to, že žížaly svou mechanickou činností v kombinaci se změnou chemismu půdy mohou způsobovat únik živin z agoekosystémů. Tito autoři prokázali větší únik dusíku do hlubších vrstev půdy v přítomnosti žížaly *Lumbricus terrestris*.

Pravděpodobně je to způsobeno zvýšenou mineralizací dusíku a zároveň zvýšeným odtokem vody s rozpuštěnými dusíkatými ionty skrz žížalí chodby (Domínguez a kol. 2004).

Půdní mikrostruktury vytvořené v trávicí soustavě žížal mění půdní strukturu – zvětšují životní prostor pro ostatní skupiny organismů (Migge-Kleian a kol. 2006, Loranger a kol. 1998), zvyšují provzdušnění půdy a zvětšují absorpční schopnost půdy (Pižl 2002, Frouz a kol. 2006).

Pižl (2002) navíc uvádí, že činnost žížal zabraňuje tvorbě krusty na povrchu půdy, jež brání vzcházení rostlin.

### **2.3.3. Vliv žížal na půdní mikroorganismy**

Půdní mikroorganismy mají zásadní úlohu v procesu dekompozice organického materiálu (Anderson a Ineson 1984). Složení společenstva mikroorganismů a jeho aktivita může být do značné míry ovlivněna činností žížal (Mummey a kol. 2005, Scheu a kol. 2002, Furlong a kol. 2001, Araujo a kol. 2004, Groffman a kol. 2004).

#### **Vlivy jednotlivých ekologických skupin žížal na aktivitu a distribuci mikroorganismů.**

Různé skupiny žížal mají na strukturu mikrobiálních společenstev různý vliv.

Jak bylo řečeno výše, epigeické žížaly se živí především opadem – rozměňují organickou hmotu na menší částice a tím zvětšují plochu pro mikrobiální činnost. Proto se v jejich přítomnosti zvyšuje

mikrobiální aktivita v půdě (Scheu a kol. 2002). Makulec (2002) zjistil zvýšenou biomasu bakterií a aktinomycet a sníženou biomasu hub v přítomnosti epi-endogeičského *L. rubellus*. Groffman a kol. (2004) udávají z ploch v severoamerických lesích kolonizovaných převážně druhy *L. rubellus*, *L. terrestris* a *Octolasion tyrtaeum* zvýšenou mikrobiální biomasu v minerální vrstvě půdy, což souvisí s rychlým rozkladem silné vrstvy opadu. Anektické druhy žížal mikrobiální aktivitu zvyšují, protože se živí opadem, který zatahují do minerálních vrstev půdy. K výraznému zvýšení mikrobiální aktivity dochází zejména v okolí jejich chodeb (Tiunov a kol. 2001).

Endogeičské žížaly naopak spíše snižují mikrobiální aktivitu v půdě (Scheu a kol. 2002). Mohou být regulátory mikrobiální biomasy v kořenové zóně rostlin, kde probíhá kompetice o jednoduché anorganické sloučeniny (dusičnany, fosforečnany) mezi mikroorganismy a rostlinami (Killham 1994).

### **Vliv žížal na složení půdního mikrobiálního společenstva.**

Různé druhy bakterií a hub mají různou odolnost k průchodu střevem žížaly. Pokusy Furlonga a kol. (2001) prokázaly, že hojnou skupinou obsaženou ve střevě druhu *L. rubellus* jsou Aktinomycety, jež vylučují antibiotika. Podle Furlonga a kol. (2001) jsou antibiotika Aktinomycet hlavní příčinou selektivního odstranění některých druhů bakterií - odpovídá tomu i zastoupení druhů v exkrementech *L. rubellus*. V exkrementech žížal převažují druhy bakterií schopné rozkládat širokou paletu organických molekul (*Pseudomonas*, Aktinomycety), což jsou skupiny důležité pro dekompoziční procesy v půdě - jejich činností se urychluje mineralizace organické hmoty (Scheu a kol. 2002, Furlong a kol. 2001, Makulec 2002).

Selektivní trávení ve střevě žížal se vztahuje také na houby. Gange (1993) zjistil, že žížaly mohou být významným distributorem infekčních stadií hub tvořících arbuskulární mykorhizy (VAM).

Vysvětluje to tím, že žížaly okusují živé i odumírající kořeny rostlin a s nimi i hyfy hub, které ale většinou nestráví. Nestrávené zbytky hub jsou často vyloučeny spolu se semeny rostlin a mohou proto infikovat rostliny hned po vyklíčení. Tento jev je významný především v raných fázích sukcese (na plochách max. 8 let starých) (Gange 1993). Pattison a kol. (1996) naopak zjistili, že žížala *Aporrectodea caliginosa trapezoides* Dugés má spíše negativní vliv na kolonizaci kořenů jetele mykorhizickými houbami. Mechanismy jejího působení na mykorhizu nejsou zcela jasné – je možné, že je to způsobuje konzumací hyf, mechanickým narušováním mycélia nebo změnou v koncentraci iontů (Pattison a kol. 1996).

Žížaly působí na půdní mikroorganismy také nepřímo – změnou půdního pH. Díky kalciferním žlázám je v jejich exkrementech mírně vyšší pH než v okolní půdě (Laverack 1963), které vyhovuje bakteriím, zatímco houby rostou spíše při nižším pH (Duvigneaud 1988). Při přítomnosti žížal vytvářejících chodby mohou být díky vysušení svrchní vrstvy půdy zvýhodněny Aktinomycety, protože tolerují větší vyschnutí než ostatní bakterie (Beck 1968).

### **Vliv žížal na mikroorganismy skrze změnu půdních struktur.**

Na stěny žížalích chodeb je koncentrováno především velké množství aerobních bakterií. Pižl (2002) udává, že až 42% aerobních fixátorů dusíku je koncentrováno v žížalích chodbách nebo v jejich těsné blízkosti. Také Tiunov a kol. (2001) udávají celkově vyšší biomasu bakterií a hub z chodeb *L. terrestris* než je v okolní půdě, což potvrzuje i výrazně zvýšená biomasa bakteriofágních živočichů (především prvoků a hlístic).

Významným činitelem ovlivňujícím distribuci a aktivitu půdních bakterií je však také struktura půdy na úrovni půdních agregátů. Žížaly mají podíl na tvorbě půdních mikro a makroagregátů, ve kterých jsou vhodné podmínky pro bakteriální společenstva (Mummey a kol. 2005). Tyto struktury vznikají ve střevě endogeických a anektických druhů, které konzumují také minerální hmotu. Už ve střevě žížaly nebo těsně po vzniku exkrementu je vnitřek i povrch těchto struktur kolonizován bakteriálními společenstvy s vyšší diversitou než mají v okolní půdě (Mummey a kol. 2005).

#### **2.3.4. Vliv žížal na ostatní půdní živočichy**

Žížaly jsou dominující skupinou půdní fauny ve většině biotopů, ve kterých jsou schopné žít – mají zpravidla nejvyšší biomasu (až 1t/ha) (Duvigneaud 1988). Svou mechanickou i chemickou činností proto významně ovlivňují ostatní skupiny živočichů (Pižl 2002, Migge-Kleian a kol. 2006). Jejich účinek na ostatní živočichy při kolonizaci nové plochy může spočívat v několika procesech:

- přeměna organické složky půdy z moderu na mull (Bohlen a kol. 2004), což má za následek menší vrstvu opadu
- zvětšení půdních pórů, tvorba drobných půdních struktur – zvětšení prostoru pro mezo- a mikrofaunu (Loranger a kol. 1998)
- odvodnění svrchních vrstev půdy (což může mít pozitivní účinek např. na členovce (Loranger a kol. 1998))
- zvětšení mikrobiální biomasy – více potravy pro bakteriofágní živočichy (Tiunov a kol. 2001)
- kompetice žížal s ostatními dekompository a bakteriofágní živočichy o zdroje potravy (Migge-Kleian a kol. 2006).
- žížaly mohou být důležitým zdrojem potravy pro velké půdní bezobratlé i pro obratlovce (Migge-Kleian a kol. 2006)

Salmon (2001) zjistila, že chvostoskok *Heteromurus nitidus* vyhledává žížalí exkřety bohaté na dusík (mukopolysacharidy a močovinu) a z toho usuzuje, že jeho výskyt by mohl být vázán na výskyt žížal. Loranger a kol. (1998) zjistili, že přítomnost žížal má pozitivní vliv na společenstvo mikroskopických členovců v tropických půdách především díky změně půdní struktury a zvýšením potravní nabídky. Ilieva-Makulec a Makulec (2002) zjistili, že žížala *Lumbricus rubellus* snižuje početnost hlístic v krátké době po kolonizaci nové plochy. Později se zvyšuje počet hlístic, živících se rostlinami, a

počet bakteriovorních hlístic, jež postupně dosáhne podobných hodnot jako u kontroly. Obecně byla redukce počtu hlístic způsobena pravděpodobně konzumací hlístic žížalami, přičemž hlístice živící se kořeny rostlin nebyly tolik zasaženy, protože se vyskytují hlouběji, než kam zasahuje činnost *L. rubellus* (Ilieva-Makulec a Makulec 2002). Fungivorní druhy měly celkově redukovanou biomasu pravděpodobně díky snížení biomasy půdních hub v přítomnosti *L. rubellus*. Zvýšený výskyt hlístic v přítomnosti *Lumbricus terrestris* uvádí Tiunov a kol. (2001). V chodbách tohoto druhu žížaly byl zvýšený výskyt zejména bakteriofágních druhů díky velké biomase bakterií a také hlístic živících se kořeny rostlin a mycéliem hub (Tiunov a kol. 2001)

Haimi a Boucelham (1991) zjistili, že za určitých podmínek (na opadu z jehličnanů) má *L. rubellus* pozitivní vliv mimo jiné i na roupice (*Enchytraeidae*). Ty se jinak zpravidla nevyskytují společně s žížalami, protože preferují kyselejší půdy než žížaly (Duvigneaud 1988).

Bonkowski a Schaefer (1997) zjistili, že žížala *Aporrectodea caliginosa* se přednostně živí půdou bohatou na prvoky, v jejich přítomnosti měla výrazně zvýšenou biomasu. Na druhou stranu může činnost žížal vést k zvýšené početnosti prvoků skrze zvýšenou mikrobiální biomasu, jak dokládá Tiunov a kol. (2001). Bonkowski a kol. (2001) naproti tomu nezjistili žádný vliv žížaly *A. caliginosa* na biomasu nebo diverzitu prvoků.

## 2.3 Vliv žížal na rostliny

### 2.3.5. Přímý vliv

Žížaly mohou jako vedlejší zdroj potravy využívat i kořeny rostlin, zejména v raných fázích sukcese (Gange 1993). Ostle a kol. (2006) zjistili, že ve stepním biotopu tvoří uhlík z živých rostlinných pletiv kolem 25% organického uhlíku v žížalách. Při sledování vlivu žížal na rostliny je třeba brát v úvahu i tento jev, protože může ovlivnit reakci rostlin na půdní patogeny i růst rostlin samotných (Blouin a kol. 2005)

Další významnou činností žížal je konzumace semen rostlin a jejich distribuce v půdě. Milcu a kol. (2006) zjistili, že *L. terrestris* zatahuje semena do země bez ohledu na jejich velikost, ale rostliny s menšími semeny jsou tím zpravidla znevýhodněny – žížala je snadněji natráví a při zatažení do větší hloubky nejsou schopna vyklíčit. Byliny s většími semeny z transportu do větších hloubek naopak těží – na povrchu jsou vystavena většímu nebezpečí požití živočichy (granivory) než semena malá a jsou schopná klíčit i ve větších hloubkách. Davidson (1993) označuje granivory za klíčové predátory rostlin především v pozdějších stádiích sukcese - svým selektivním požíváním velkých semen sukcese zpomalují. Thompson a kol. (1993) zjistili, že žížaly dávají přednost malým semenům (lipnice roční, starček obecný) před velkými (jetel), což má za následek ještě větší selekční tlak proti rostlinám s menšími semeny.

Všechna semena, která projdou trávicím traktem žízály a podaří se jim vyklíčit, mají potom zvýhodněné podmínky pro růst – nachází se v žízalích chodbách, kde jsou jejich kořeny zásobeny živinami, vodou a kyslíkem (viz výše) (Milcu a kol. 2006, Thompson a kol. 1993).

#### **2.4.2. Nepřímý vliv – přes dostupnost živin**

Jak bylo zmíněno výše, v přítomnosti žízal se v půdě zvyšuje obsah látek využitelných rostlinami. Díky tomu mají rostliny rostoucí na půdách se žízalami zpravidla větší biomasu a vyšší obsah dusíku v pletivech (Wurst a Jones 2003, Thompson a kol. 1993, Wurst 2004, Bonkowski a kol. 2001, Kreuzer a kol. 2004). Různé skupiny rostlin však reagují na přítomnost žízal různě, jejich reakce se liší také podle délky experimentu (Wurst 2004). Thomson a kol. (1993) při dlouhodobém pokusu zjistili pozitivní vliv žízal na růst bobovité rostliny *Trifolium dubium* a na tvorbu hlízek s dusík-fixujícími baktériemi. Naopak Wurst (2004), Kreuzer a kol. (2004) a Partsch a kol. (2006) v pokusech trvajících méně než 4 měsíce dokládají, že přítomnost žízal nijak výrazně neovlivnila růst bobovitých rostlin. Jejich výsledky vypovídají o tom, že v krátkodobém měřítku žízaly podporují kompetiční sílu travin (*Lolium perenne*), jež jsou ovlivněny zvýšenou dostupností dusíku. Bobovité rostliny jsou ale na půdním dusíku poměrně nezávislé díky hlízkovým baktériím (Wurst 2004). Při dlouhodobém pokusu se pravděpodobně uplatnil vliv zvýšeného obsahu fosforu a zvýšené tvorby hlízek, což pozitivně ovlivnilo kompetiční sílu bobovité rostliny *Trifolium dubium* oproti trávě *Poa annua* a starčku (*Senecio vulgaris*) (Thompson a kol. 1993). Scullion a Malik (2000) však při terénních pozorováních zjistili, že na rekultivovaných výsypkách, kam byly introdukovány žízaly (*Aporrectodea longa*, *A. caliginosa*, *Lumbricus terrestris*), se po 8 letech prokazatelně zvýšil podíl travin na úkor bobovitých rostlin, což podporuje hypotézu, že přítomnost žízal má větší pozitivní vliv na lipnicovité rostliny než na bobovité.

#### **2.4.3. Vliv žízal na obranu rostlin**

S. Wurst (2004) zjistila sníženou abundanci mšic na jitrocelu (*Plantago lanceolata*) v přítomnosti žízal. Při následné analýze sekundárních metabolitů se ukázalo, že za přítomnosti žízal v půdě se zvyšuje obsah sekundárních metabolitů (fytosterolů) v listech jitrocele přímo úměrně se vzrůstem obsahu dusíku v listech. Wurst a kol. (2006) zjistili naopak sníženou koncentraci sekundárních metabolitů – glukosinolátů – v brukvovité rostlině řepce olejné (*Brassica oleracea*) v přítomnosti žízal. Blouin a kol. (2005) zjistili, že žízaly pomáhají rostlinám překonávat negativní účinek parazitce hlísticemi, protože v přítomnosti žízal nedošlo k redukci biomasy ani snížení fotosyntetické aktivity rýže (*Oryza sativa*) oproti půdě pouze s parazitickými hlísticemi, kde byla biomasa i fotosyntéza silně redukována. Žízaly mohly zvýšit toleranci rostlin skrze zlepšenou dostupnost živin, kyslíku, vody,

látek s účinkem podobným rostlinným hormonům a také skrze drobné fyzické poškozování kořenů rostlin (indukce jasmonátové signalizační dráhy) (Blouin a kol. 2005).

## 2.5. Sukcese rostlinných společenstev a možné ovlivnění živočichy

Studium sukcesních změn ekosystémů hrálo podstatnou roli při formování ekologické teorie. (Clements 1916, Odum 1969, Colley 1978, Burrows 1990,). Sukcese rostlin je velmi komplexní děj, který je ovlivňován vazbou rostlin na podmínky prostředí a kompetičními schopnostmi jednotlivých druhů (Grime 1979). Kromě vztahů mezi rostlinami však může být chod sukcese ovlivněn i působením živočichů. Např. Schmitz a kol. (2006) zjistili, při dlouhodobém vyloučení vlivu herbivorů se sukcese přepne do jiného režimu řízeného kompeticí rostlin o dusík a o světlo. Jak bylo zmíněno výše, žížaly zvyšují dostupnost některých minerálních živin (zejména dusíku a fosforu) a tím mohou ovlivnit složení společenstva rostlin (Scullion a Malik 2001). Klíčovou úlohu obsahu minerálních živin v půdě pro sukcesi potvrdily pokusy Van der Puttena a kol. (2000), kteří zjistili, že rozmanité společenstvo z pozdější fáze sukcese se uplatní v kompetici s druhy z raných sukcesních fází pouze na půdách bohatých na živiny a s příznivým pH.

Při přítomnosti herbivorů byli však hlavní hybnou silou sukcese oni (Schmitz a kol. 2006, Carson a Root 1999), ačkoli síla jejich efektu pravděpodobně také závisí na koncentraci živin v půdě – při nízkém obsahu dusíku v rostlině je i růst herbivorů snížen (Newington a kol. 2004, Bonkowski a kol. 2001, Thompson a kol. 1993, Wurst a Jones 2003).

Rostliny z iniciálních stadií sukcese mají jinou strategii obrany proti herbivorům než rostliny z pozdějších fází (Fenny 1975). Rostliny z iniciálních stadií buď nemají žádné sekundární metabolity a útoku herbivorů čelí pouze rychlým množením a migrací, nebo mají velmi silné jedy (např. alkaloidy v máku a vlašovičniku, glukosinoláty u brukvovitých atp. ), které produkují v malé koncentraci, ale na něž si některé druhy herbivorů mohou vyvinout účinnou adaptaci; pro tyto druhy je typický ostrůvkovitý a poměrně rychle se měnící výskyt v krajině – to jim umožňuje únik před herbivory. Naproti tomu rostliny z pozdějších fází sukcese obvykle produkují metabolity, které sice nejsou v malém množství jedovaté, ale brání pozeru ve velkém měřítku a herbivoři na ně nemohou mít adaptaci (např. třísloviny v dubu, fytoosteroly v jitrocelu) (Fenny, 1975, Frouz 2006). Grime (1979) poukazuje na to, že na půdách bohatých na živiny při sukcesi brzy nabývají převahy pomalu rostoucí druhy s velkou produkcí nejedlých látek, protože rychle rostoucí a málo se bránící druhy byly přednostně žrány herbivory. Sekundární metabolity (zejména ty produkované rostlinami pozdějších sukcesních stadií) mají také vliv na rozklad opadu rostlin (Cornelissen a kol. 1999, Uyl a kol 2002, Berendse 1994) což může ovlivňovat pohyb živin v ekosystému a vývoj půd. Uyl a kol (2002) zjistili, že žížala *Lumbricus rubellus* účinněji zpracovává opad traviny z rodu kostřava (*Festuca*) než rodu medyněk (*Holcus*) a tím může ovlivnit zastoupení těchto rostlin ve společenstvu.

Dalším významným faktorem může být zpětná vazba mezi rostlinami a půdními patogeny. Klironomos (2002) zjistil, že čím je větší negativní zpětná vazba patogenů daného druhu, tím je rostlina vzácnější a naopak. Tak může být vysvětlena úspěšnost invazivních druhů – i druhy, které jsou ve svém původním prostředí vzácné mohou na nově osídlených plochách dobře prosperovat, protože zde chybí jejich přirozené patogeny (Klironomos 2002). Mezi nejvýznamnější patogeny patřily houby; pozitivní efekt mykorhizních hub byl v přítomnosti patogenních druhů potlačen – druhy s mykorhizou neměly v přítomnosti patogenů výhodu nad druhy bez mykorhizy (Klironomos 2002). Podobné výsledky získali Brinkman a kol. (2005) při pokusech s pobřežním druhem trávy (*Ammophila arenaria*) – přidání půdy, ve které tato rostlina předtím rostla mělo negativní efekt na její růst, zatímco přidání endoparazitických hlístic při růstu v jiné půdě ji neovlivnilo. Z toho je zřejmé, že negativní zpětnou vazbu zde způsobily jiné organismy než hlístice.

Kardol a kol. (2006) si povšimli, že v průběhu sukcese se mění charakter zpětné vazby – u raně sukcesních společenstev rostlin prokázali výraznou negativní zpětnou vazbu s půdou, u středně-sukcesních společenstev neutrální a u pozdně-sukcesních výrazně pozitivní zpětnou vazbu. K podobným výsledkům dospěli také De Deyn a kol. (2003), kteří se zaměřili konkrétně na účinek půdní fauny na různá sukcesní stadia. Když byly rostliny v půdě bez živočichů, převládly rostliny ze střední fáze sukcese, zatímco při přítomnosti půdní fauny byly tyto rostliny zatlačeny druhy z pozdějších fází. Důležitou roli především v raných fázích sukcese hraje pravděpodobně mykorhizická symbióza (Hart a kol. 2003). Grime a kol. (1987) zjistili, že přítomnost mykorhizních hub výrazně snižuje kompetiční sílu druhů, které jsou dominantní na půdách bez mykorhizy. Vzhledem k tomu, že v raných fázích sukcese je mykorhizních hub v půdě obecně málo (Loree a Williams 1987), může zvýšení jejich množství způsobit velké změny ve složení rostlinného společenstva. A protože žížaly mají vliv na distribuci těchto hub (Gange 1993), je třeba při posuzování jejich vlivu na ekosystém brát v potaz i vliv na mykorhizní symbiózu.

### 3. Metodika

V experimentální části jsem se snažila ověřit hypotézu, že žížaly selektivně podporují růst některých rostlin na výsypkách po těžbě uhlí.

K ověření hlavní hypotézy o selektivním vlivu žížal na růst rostlin na výsypkách byly zkonstruovány 3 mikrokosmové pokusy – 2 pokusy laboratorní, jeden terénní. V každém pokusu byl použit epigeický druh *Lumbricus rubellus*, v prvním laboratorním pokuse navíc ještě endogeický druh *Aporrectodea caliginosa*. V pokusech jsem sledovala vliv žížal na růst rostlin charakteristických pro raná a pozdější stadia sukcese na sokolovských výsypkách.

### 3.1. Laboratorní pokus 1

Cílem tohoto pokusu bylo posoudit vliv žížal *L. rubellus* a *A. caliginosa* na klíčení a růst dvou druhů rostlin - kostřavy červené (*Festuca rubra*) a jetele plazivého (*Trifolium repens*). Navíc jsem se snažila oddělit krátkodobé a dlouhodobé působení žížal. Proto byly kromě 2 kontrolních variant (se samotným jílem a s jílem a opadem) založeny ještě 3 varianty se žížalami, v první z nich byly žížaly přítomny po celou dobu pokusu, v další byly žížaly přítomny pouze 4 měsíce před výsevem rostlin a pak byly odstraněny zatímco v třetí variantě byly žížaly introdukovány těsně před výsevem rostlin.

#### 3.1.1. Materiál

Jíl použitý k založení mikrokosmů byl odebrán z nerekulturní plochy, asi 7 let staré plochy na Velké podkrušnohorské výsypce na Sokolovsku. Po odběru byl jíl homogenizován prosevem přes 6mm síto. Opad použitý v pokusech byl odebrán na asi 20 ti-leté nerekulturní ploše porostlé směsí vrby jívy (*Salix caprea*), topolu osiky (*Populus tremula*) a bříz (*Betula spp.*), listy těchto druhů stromů také dominovaly v opadu. Opad a jíl byly před pokusem defaunovány dlouhodobým vysušením. Žížaly byly nachytány ručním vybíráním na starších, asi 30- 40-letých plochách porostlých směsí spontánních náletových dřevin s pásy rekulturních ploch osázených zejména olší a lípou. Sběr výše uvedeného materiálu proběhl v červnu roku 2005.

#### 3.1.2. Konstrukce mikrokosmů, založení a udržování pokusu

Do 24 plastových krabiček 11x13x10 cm velkých bylo naváženo 200g jílu, do 20 z nich byla přidána 2 cm silná vrstva opadu a do 8 krabiček bylo přidáno po čtyřech žížalách – 2 jedinci druhu *L. rubellus* a 2 jedinci druhu *A. caliginosa*. Všechny krabičky byly poté zakryty plastovým víčkem a uchovávány při pravidelném zavlažování v místnosti s stálou teplotou okolo 15°C po 4 měsíce.

Poté byly ze 4 mikrokosmů žížaly přendány do 4 mikrokosmů s opadem, ve kterých předtím žížaly nebyly – vzniklo tak 5 pokusných variant.

Schéma pokusu:

varianta	počet opakování	žížaly před vysetím	žížaly po vysetí
bez opadu	4	-	-
s opadem	8	-	-
s žížalami 1	4	-	+
s žížalami 2	4	+	-
s žížalami 3	4	+	+

Jednotlivé mikrokosmy byly rozděleny na 2 oddíly plastovými přepážkami, do každého oddílu byla vyseta semínka jednoho druhu rostliny, 40 semen na 1 oddíl. Semena použitá v pokusech byla nakoupena od komerční firmy Planta Naturalis



Rostliny rostly pod denním světlem a byly dosvětlovány umělým světlem na 12 hodin světla denně v místnosti s průměrnou teplotou 20°C (s kolísáním den-noc asi 5 stupňů), zavlažovány rozprašovačem jednou za 2-3 dny.

### **3.1.3. Měřené parametry a zpracování dat**

V průběhu růstu byly počítány vyklíčené rostliny v intervalu zpočátku 2, 2, 3 a 4 týdny (celkem 4 měření); po 3 měsících byly rostliny sklizeny, usušeny (5 dní na vzduchu při pokojové teplotě) a zváženy i s kořeny na vahách s přesností 0,001 g . Repeated measurement ANOVA byla použita pro porovnání počtu rostlin v jednotlivých variantách, jednoduchá ANOVA pak pro porovnání biomasy rostlin na konci pokusu.

## **3.2 Laboratorní pokus 2**

Cílem 2. laboratorního pokusu bylo posoudit vliv žížal na klíčení a růst 7 druhů rostlin z různých fází sukcese. Byly proto zkonstruovány 3 varianty pokusných nádob: s jílem; s jílem a opadem; s jílem, opadem a s žížalami.

### **3.2.1. Materiál:**

Jíl byl získán ze spodních vrstev minerálního horizontu na rekultivované ploše osázené převážně olšemi (*Alnus incana* a *Alnus glutinosa*). Po odběru byl homogenizován prosevem přes 6 mm síto a vysušen na vzduchu. Opad byl odebrán na asi 20 ti-leté nerektivované ploše porostlé směsí vrby jívy (*Salix caprea*), topolu osiky (*Populus tremula*) a bříz (*Betula spp.*), stejně jako u prvního pokusu. Opad byl také defaunován vysušením na vzduchu. Žížaly byly získány ručním vybíráním z půdy na starších, asi 30- 40-letých plochách porostlých směsí spontánních náletových dřevin a pásů rekultivovaných ploch osázených zejména olší a lípou. Materiál byl získán na Vintřovské výsypce v dubnu roku 2006.

### **3.2.2. Konstrukce mikrokosmů, založení a udržování pokusu**

Do 18 plastových truhlíků o rozměrech 15x60x15 cm byla vlepena síťovina, za účelem zabránit zvýšenému pohybu žížal po dnu a stěnách truhlíku. Potom do nich byly naváženy 2 kg jílu. Do 12 z nich byla přidána 2 cm silná vrstva opadu, do 6-ti truhlíků s opadem bylo přidáno 5 jedinců druhu *Lumbricus rubellus*. Vznikly tak 3 varianty – mikrokosmy se samotným jílem, mikrokosmy s jílem a opadem a mikrokosmy s jílem, opadem a žížalami. Pokusné nádoby byly poté přikryty skleněnými deskami s průduchy a umístěny do temné místnosti se stálou teplotou okolo 15°C, kde byly ponechány po dobu 6-ti měsíců a pravidelně zavlažovány. Posléze byl každý truhlík plastovými

přepážkami rozdělen na 14 oddílů. Vždy do dvou oddílů bylo vyseto po 30 semenech jednoho druhu byliny; v každém truhlíku bylo všech 7 druhů bylin: chrpa luční (*Centaurea jacea*), jetel prostřední (*Trifolium medium*), psineček obecný (*Agrostis capillaris*), medyněk vlnatý (*Holcus lanatus*), jitrocel kopinatý (*Plantago lanceolata*), psárka luční (*Alopecurus pratensis*) a štírovník růžkatý (*Lotus corniculatus*)

### 3.2.3. Měřené parametry a zpracování dat

Rostliny byly počítány v 8 intervalech: 4 dny po vysetí, 8 dní po vysetí, 12, 17, 23, 34 a 45 dní po vysetí. Na konci byly z půdy odebrány vzorky pro změření mikrobiální respirace, která byla provedena ve spolupráci s Biologickým centrem AVČR. Respirace byla stanovena titrační metodou v modifikaci popsané Frouzem a Novákovou (2005). Repeated measurement ANOVA byla použita pro porovnání počtu rostlin v jednotlivých variantách.

## 3.3. Terénní pokus

Cílem tohoto pokusu bylo zjistit dlouhodobý vliv *L. rubellus* na stejné druhy jako v 1. pokuse (kostřavy červené a jetelu plazivého) rostoucích v podmínkách výsypkových ploch se spontánní sukcesí. Pokus proto probíhal přímo na Velké podkrušnohorské výsypce po dobu 11 měsíců. Podrobnější charakteristiku výsypky lze nalézt v pracích Frouz et al. (2001, 2002, 2006)

### 3.3.1. Pokusná plocha, mikrokosmy a průběh pokusu

Na ploše asi 15 let staré s porostem vrby jívy (*Salix caprea*), topolu osiky (*Populus tremula*) a bříz (*Betula spp.*) a převážně pionýrských bylin jako *Calamagrostis epigejos*, *Tussilago farfara*, *Epilobium angustifolium*. Na této ploše byla vybrána místa s malou pokryvností rostlin. zde bylo vykopáno 10 jam, do nichž byly zasazeny kbelíky o průměru 25 cm a objemu 12 l. Kbelíky byly na spodní straně opatřeny drenážními otvory pro odtok vody, které byly zalepeny sítkou o velikosti ok 0,3 mm. Po obvodu kbelíků byl nalepen pás síťoviny tak že tvořil uzavřený válec vysoký asi 50 cm, válec byl ve výšce 40 cm nad okrajem kbelíku svázan provazem. Tato bariéra bránila případné migraci žížal z nebo do kbelíku. Předchozí opakovaný půdně-zoologický průzkum této plochy neindikoval přítomnost žížal druhů *L. rubellus* či *A. caliginosa* ani jiných endogeických druhů. Kbelíky byly naplněny vykopanou hlínou a na povrchu zaspány vrstvou suchého opadu odpovídajícího zásobě opadu na okolní ploše. Do 5-ti kbelíků bylo přidáno 6 žížal druhu *L. rubellus*. Toto bylo provedeno počátkem října 2005. V březnu 2006 bylo do každého kbelíku zaseto 0,5g semen jetele plazivého (*Trifolium repens*) a kostřavy červené (*Festuca rubra*).

### 3.3.2. Měřené parametry a zpracování dat

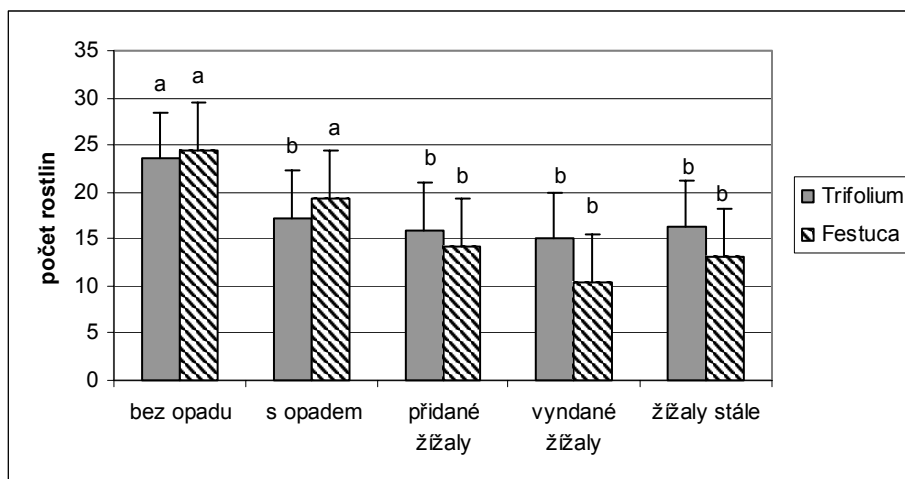
Na počátku září 2006 byly kbelíky vyklopeny, žížaly vybrány a spočítány, rostliny opatrně vyndány i s kořeny a rozděleny na 3 skupiny: *Fabaceae* (s převahou *Trifolium repens*), *Poaceae* (s převahou *Festuca rubra*) a ostatní (autochtonní byliny přítomné na výsypce), posléze byly kořeny promyty ve vodě, a celé rostliny spočítány a zváženy – čerstvá hmotnost. Pro porovnání biomasy rostlin byla použita jednoduchá ANOVA.

Posléze byly odebrány vzorky pro rozbor půdních enzymů. Rozbor půdních enzymů byl proveden pracovníky Mikrobiologického ústavu; byla měřena aktivita celkem 11 enzymů z půdních bakterií a hub, buď přímo inkubací s různými substráty (lakáza, arylsulfatáza, fosfatáza, glukosidáza, xylosidáza, endoklukanáza (celobiáza), chitináza) nebo po extrakci (Mn-peroxidáza, peroxidáza, oxidáza, Lakáza ABTS). Koncentrace enzymů v půdě s žížalami a bez žížal byly porovnávány t-testem.

## 4. Výsledky

### 4.1. Laboratorní pokus č. 1

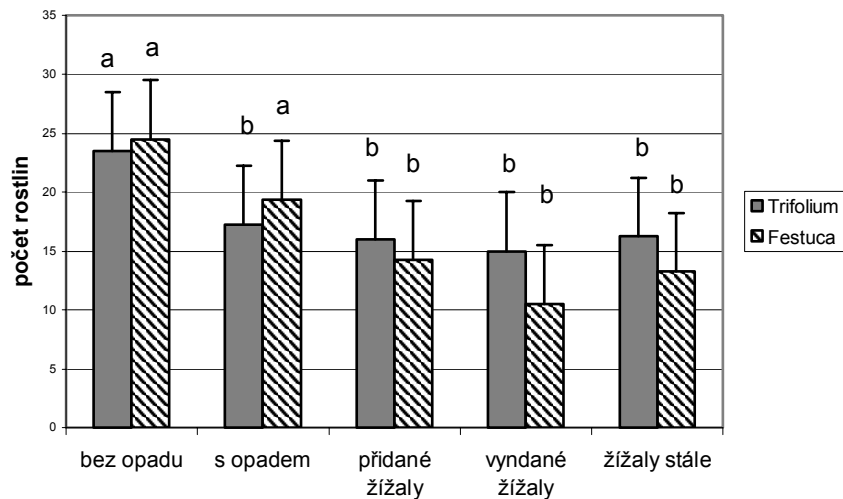
U obou použitých druhů rostlin docházelo v průběhu pokusu k postupnému úbytku vyklíčených rostlin. Ve variantách bez žížal obecně vyklíčilo větší množství semen a lépe zde klíčila kostřava (*Festuca rubra*). V variantách se žížalami lépe klíčil jetel (*Trifolium repens*), ale tyto rozdíly nebyly signifikantní (testováno neparametrickým t-testem). Největší množství semen vyklíčilo ve variantách bez opadu a bez žížal, který se lišil signifikantně u obou druhů od ostatních variant. U kostřavy se navíc signifikantně lišila varianta s opadem bez žížal od variant s žížalami (Obr. č. 1)



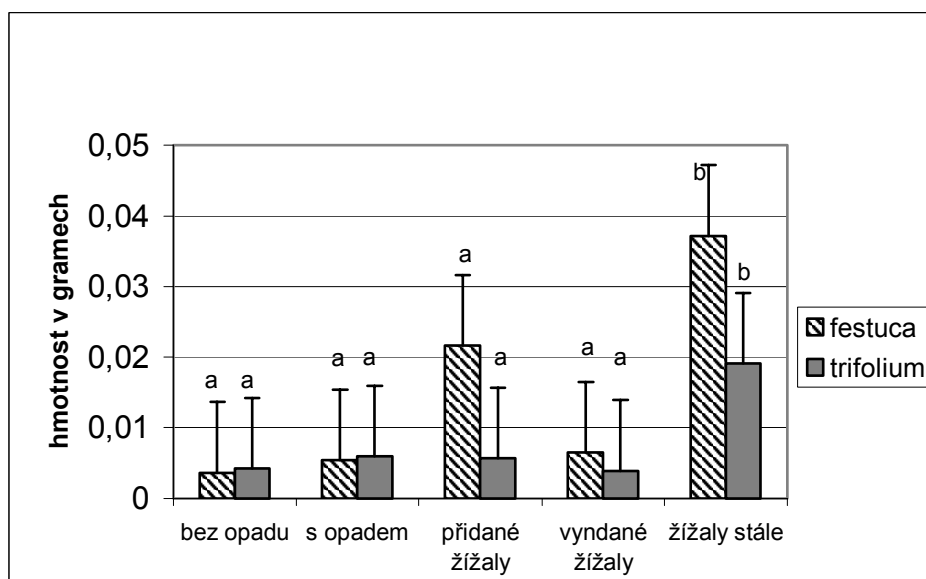
Obr. č. 1 Průměrný počet rostlin v jednotlivých druhích pokusných nádob v prvním časovém intervalu. Varianty téhož druhu rostliny označené stejnými písmeny se statisticky významně neliší (ANOVA, LSD test,  $p < 0.05$ )

Tabulka 1. Výsledky dvoučetné ANOVA sledující vliv jednotlivých druhů pokusných nádob (varianty) a jednotlivých termínů odečtu (čas) na počet rostlin.

		jetel		kostřava	
	Počet opakování	F	P	F	P
varianty	76	6.213456	0.000222	8.872873	6.2071E-06
čas	76	4.07114	0.009752	0.161932	0.92164719



Obr. 2 Průměrný počet rostlin za celou dobu trvání pokusu. Varianty téhož druhu rostliny označené stejnými písmeny se statisticky významně neliší (ANOVA, LSD test,  $p < 0.05$ )



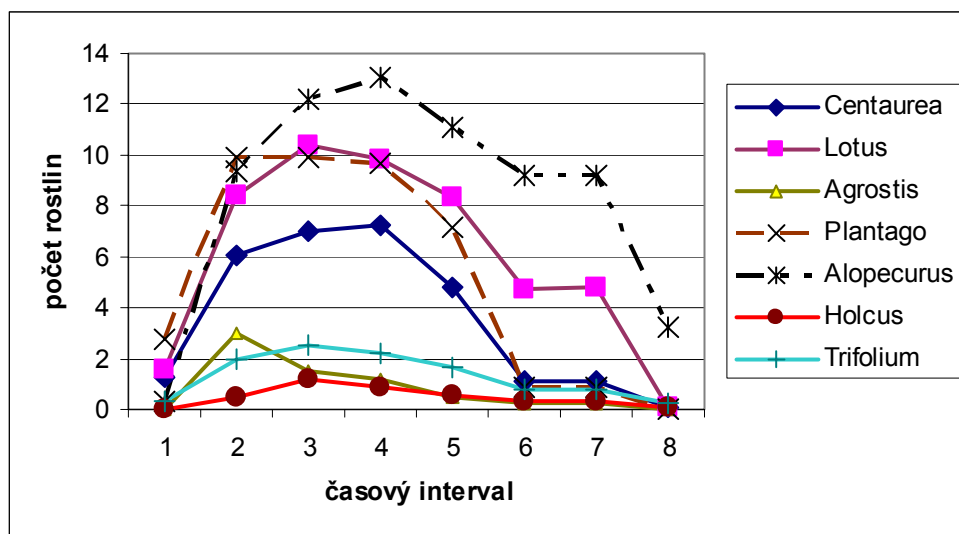
Obr. 3 Průměrná hmotnost vydělená počtem rostlin za celou dobu trvání pokusu. Varianty téhož druhu rostliny označené stejnými písmeny se statisticky významně neliší (ANOVA, LSD test,  $p < 0.05$ )

Rostliny jetele ve variantě kde byly žížaly po celou dobu pokusu měly na konci pokusu signifikantně větší biomasu než rostliny v ostatních variantách. Podobně tomu bylo u kostřavy - zde navíc vykazovala vysokou biomasu také varianta, kde byly žížaly pouze v druhé polovině pokusu - ta se nelišila statisticky významně od varianty s žížalami po celou dobu pokusu ale byla větší než všechny ostatní varianty (Obr. č. 3).

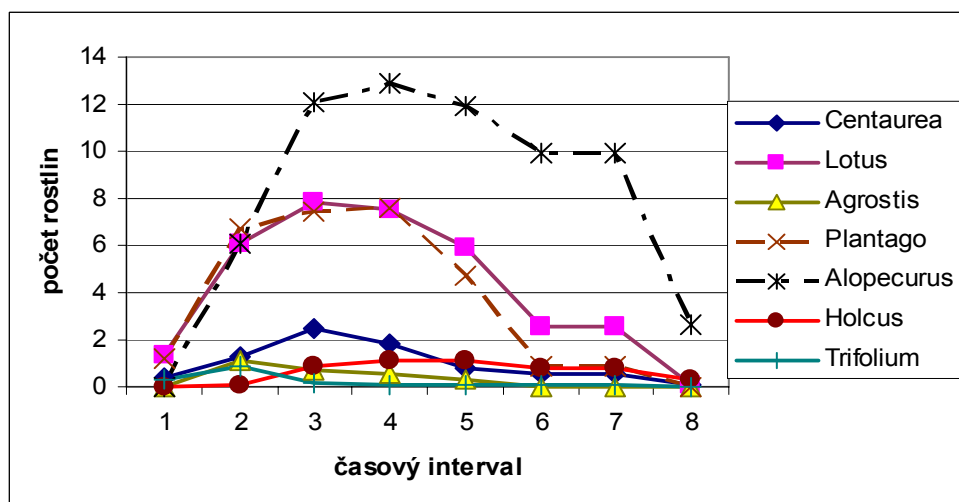
## 4.2. Laboratorní pokus č. 2

Od začátku až po přibližně dvacátý den růstu rostlin přibývalo, poté nastal nejprve mírný a pak rychlejší pokles, při ukončení pokusu po dvou měsících nebyly v mikrokosmech téměř žádné rostliny.

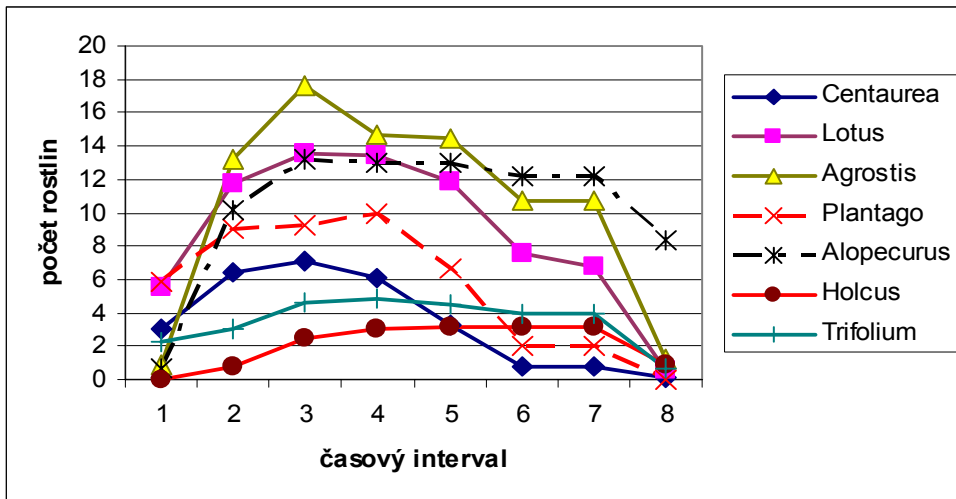
Růst různých druhů rostlin měl různý průběh, jak je vidět z obrázků. 4, 5, 6



Obr. č. 4 vyjadřuje růst jednotlivých druhů rostlin v průběhu pokusu v pokusných nádobách s žížalami

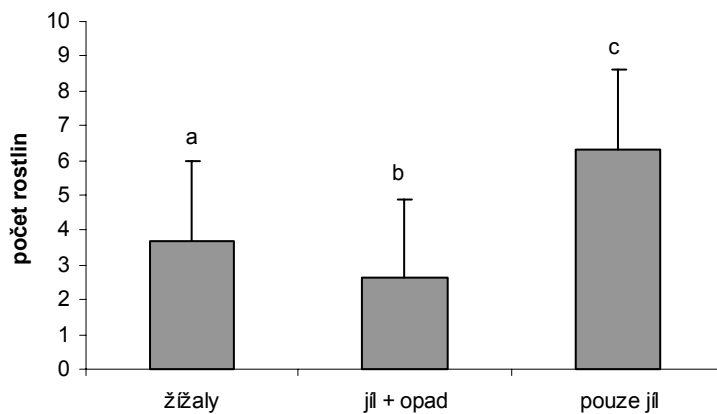


Obr. č. 5 vyjadřuje růst jednotlivých druhů rostlin v průběhu pokusu v pokusných nádobách s opadem bez žížal



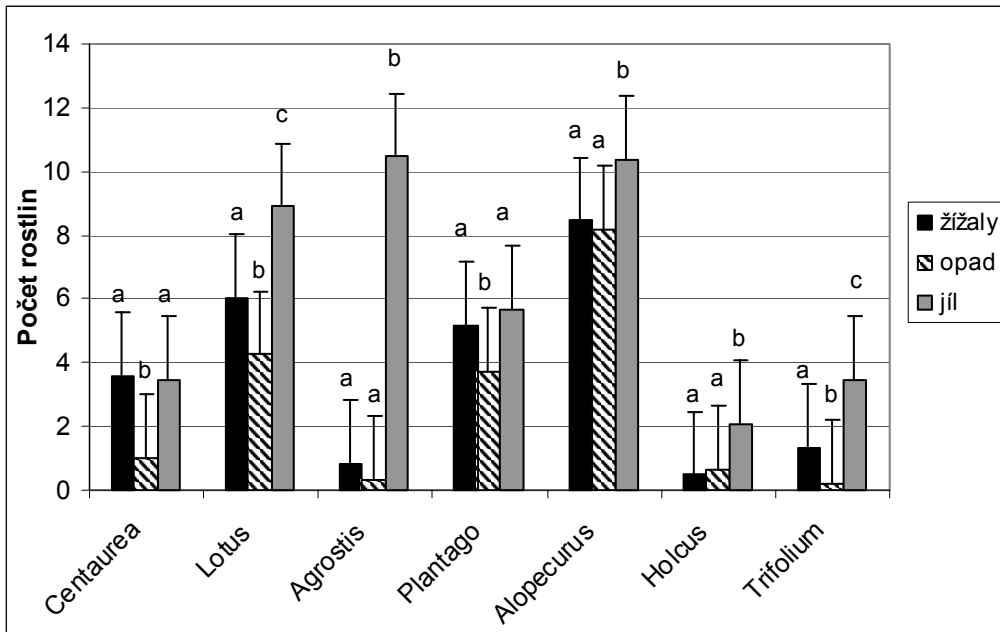
Obr. č. 6 vyjadřuje růst jednotlivých druhů rostlin v průběhu pokusu v pokusných nádobách pouze s jílem

Celkově rostly rostliny nejméně v nádobách s opadem bez žíval, nejvíce rostly ve variantách se samotným jílem (Obr. č. 7).



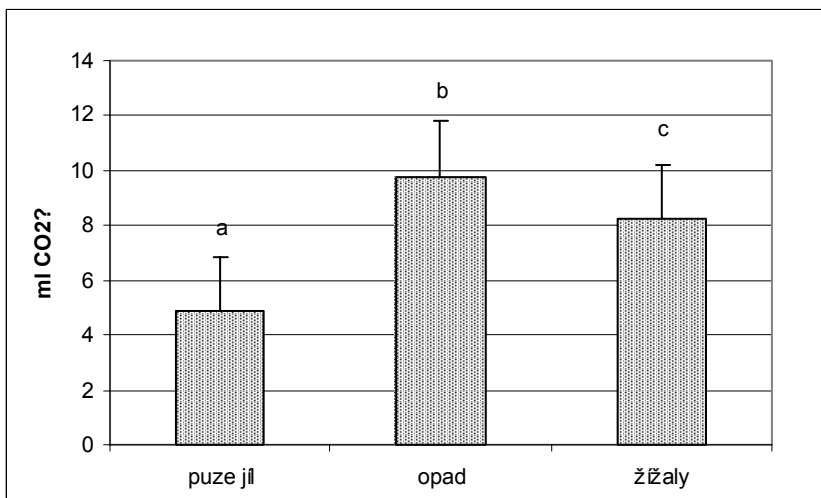
Obr. č. 7 vyjadřuje průměrný celkový počet rostlin rostoucích v jednotlivých druzích pokusných nádob

U některých druhů se však významně neliší růst na jílu a na půdě s žívalami, jak je vidět z obr. č.



Obr. č. 8 vyjadřuje průměrný počet rostlin jednotlivých druhů v závislosti na druhu pokusné nádoby.

Respirace půdních mikroorganismů byla nejvyšší u mikrokosmů s opadem bez žížal a nejnižší u mikrokosmů pouze s jílem. Všechny hodnoty se od sebe signifikantně lišily -  $F = 24,9$ ;  $p = 0,00002$  (Obr. č. 9)



Obr. č. 9 zobrazuje hodnotu mikrobiální respirace v jednotlivých druzích pokusných nádob, odlišná písmenka vyjadřují signifikantní rozdíly mezi hodnotami.

### 4.3. Terénní pokus

Na konci pokusu zůstalo jen 9 mikrokosmů – 1 z kontrolních pokusných nádob byla v průběhu vysypána vandaly. Počty žížal v kbelících na konci pokusu jsou shrnuty v Tabulce 2.

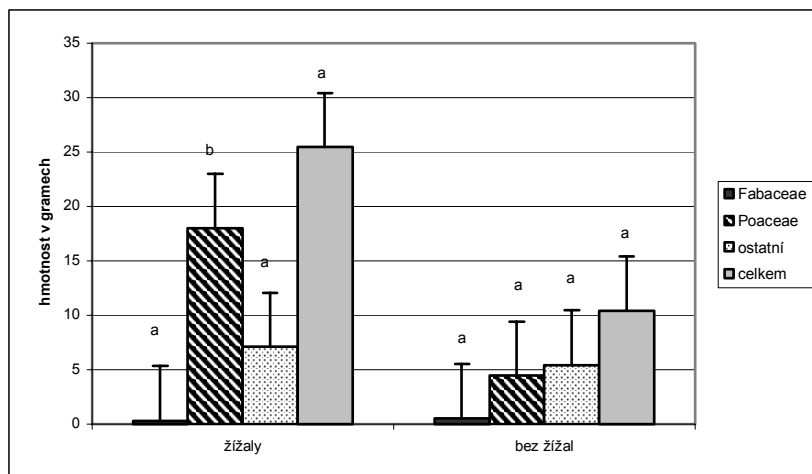
Tabulka 2. Počty žížal na začátku a na konci terénního pokusu v mikrokosmech na Velké podkrušnohorské výsypce.

číslo mikrokosmu	Žížaly na začátku pokusu	počet žížal na konci pokusu		
		dospělci	juvenilní	
1		6	5	0
2		6	4	1
3		6	3	0
4		6	3	0
5		6	2	1
6		0	1	0
7		0	0	0
8		0	0	0
9		0	0	0

Přičemž nádoba č. 6 byla původně bez žížal, byla proto vypuštěna z měření rostlinné biomasy.

Statisticky byla vyhodnocena pouze biomasa jednotlivých skupin, protože počty jedinců byly velmi variabilní a vzhledem k trsovitému růstu kostravy (*F. rubra*) nebylo často možné oddělit jednotlivá individua.

Jediný statisticky významný rozdíl byl mezi biomasou trav (*Poaceae*) v nádobách s žížalami a bez žížal – v nádobách se žížalami byla vyšší biomasa trav, ale menší biomasa bobovitých (*Fabaceae*) a ostatních druhů rostlin, ačkoli rozdíly u těchto skupin nebyly signifikantní. Celková biomasa rostlin byla také vyšší u nádob s žížalami, jak je vidět z Obrázku. 10



Obr. č. 10 vyjadřuje průměrnou hmotnost různých skupin rostlin v 1 mikrokosmu – s žížalami nebo bez žížal, odlišná písmenka u jednotlivých skupin značí signifikantní rozdíl v biomase

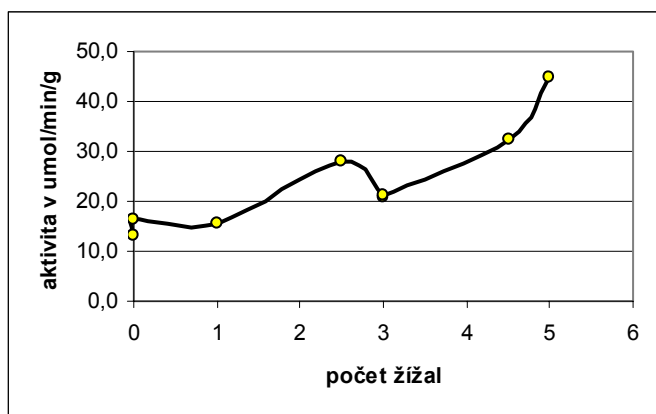
Výsledky z analýzy půdních enzymů: z 11 testovaných enzymů bylo v treatmentech s žížalami zjištěno marginálně signifikantní zvýšení množství endoglukanázy - celobiázy ( $p=0,054$ ), aktivita celobiázy také narůstala s počtem žížal, jak je vidět z obrázku č.12

Vzorek	Žížaly	Aktivita $\mu\text{mol}/\text{min}/\text{g} = \text{mU}/\text{g}$						
		Lak. 2,6-DMF	Arylsulfatáza	Fosfatáza	Glukosidáza	Xylosidáza	Endoglukanáza	Chitináza
1	+	1,549E-05	1,781E-02	6,873E-02	2,382E-02	8,181E-03	1,042E-02	2,316E-02
2	-	7,168E-05	0,000E+00	7,616E-02	2,628E-02	7,871E-03	4,217E-03	1,793E-02



3	+	4,916E-04	6,113E-03	1,535E-01	2,710E-02	1,152E-02	6,642E-03	2,751E-02
5	-	0,000E+00	3,423E-03	7,480E-02	1,889E-02	9,064E-03	1,078E-02	1,164E-02
6	+	0,000E+00	1,282E-02	8,930E-02	4,197E-02	1,582E-02	8,961E-03	1,689E-02
7	-	1,093E-03	8,313E-03	1,269E-01	2,788E-02	8,197E-03	5,022E-03	2,676E-02
8	+	0,000E+00	5,406E-03	1,034E-01	3,985E-02	2,077E-02	1,431E-02	1,774E-02
9	-	0,000E+00	1,973E-02	1,432E-01	3,337E-02	1,189E-02	5,205E-03	1,880E-02
10	+	5,324E-04	6,339E-04	6,512E-02	1,363E-02	7,353E-03	6,782E-03	1,014E-02
enzymy stanovené přímou inkubací								
Vzorek	Žížaly	Mn perox.	Peroxidáza	Oxidáza	Lak. ABTS			
1	+	-4,921E-03	1,373E-02	1,250E-02	2,500E-03			
2	-	-9,076E-03	1,549E-02	2,317E-02	2,627E-03			
3	+	-8,964E-03	2,452E-02	3,575E-02	2,923E-03			
5	-	-5,061E-04	1,976E-02	2,006E-02	1,131E-03			
6	+	-8,395E-03	3,366E-02	4,021E-02	2,248E-03			
7	-	1,163E-02	2,256E-02	3,355E-02	3,671E-03			
8	+	3,823E-02	2,733E-02	7,201E-02	4,676E-03			
9	-	1,593E-02	2,253E-02	5,486E-02	2,731E-03			
10	+	8,591E-03	5,783E-03	2,453E-02	2,003E-03			
enzymy stanovené po extrakci								

Obr. č. 11: Aktivita měřených půdních enzymů v terénních mikrokosmech s žížalami a bez žížal



Obr. č. 12 vyjadřuje závislost aktivity celobiázy na počtu žížal přítomných v mikrokosmu.

## 5. Diskuse

### 5.1. Vliv žížal na růst rostlin

Výsledky prvního pokusu ve shodě s dalšími autory (Wurst 2004, Partsch a kol. 2006 a Kreuzer a kol. 2004) ukazují, že přítomnost žížal urychluje růst rostlin. Tento vliv je ve shodě s Partschem a kol. (2006) a Kreuzerem a kol. (2004) významější u travin než u bobovitých rostlin. Výsledky terénního pokusu ukazují že tento rozdíl v rychlosti růstu může posílit konkurenci travin na úkor bobovitých bylin. Ve shodě s Partschem a kol. (2006) a Kreuzerem a kol. (2004) se domnívám že tento efekt může souviset s tím, že žížaly zvyšují dostupnost dusíku pro rostliny, jak bylo prokázáno např. Edwardsem a Bohlenem (1995) a Willemssem a kol. (1994). Bobovité rostliny jsou jen málo závislé na dostupnosti půdního minerálního dusíku (díky hlízkovým baktériím) a proto jsou schopné dobře prosperovat i na půdách chudých na dusík, na nichž se jiným skupinám rostlin nedaří. Proto když se v půdě zvýší množství minerálního dusíku (v našem případě činností žížal), růst bobovitých rostlin se

v podstatě nezmění, zatímco růst ostatních skupin rostlin je zvýšen (Wurst 2004). Žížaly mohou ovlivňovat půdu nejen zvýšenou koncentrací minerálních látek, ale také například změnou půdní struktury. Zatímco vliv na pohyb živin souvisí zejména se změnami půdy při průchodu střevem žízá, perzistence struktur vytvořených žížalami může být značná a tyto struktury mohou přetrvávat i dlouho poté co byly žížaly z půdy odstraněny. Výsledky této studie ukazují, že nejsilnější vliv žízá je ve variantách, kde byly žížaly přítomné během růstu rostlin a statisticky nevýznamný tam, kde byly přítomny pouze před výsevem rostlin. To znamená, že krátkodobé vlivy žízá, k nimž patří i uvolňování živin včetně dusíku, jsou patrně významnější než vlivy dlouhodobé (alespoň u mikrokosmových pokusů). Nelze ovšem vyloučit že 4 měsíce které byly žížaly přítomné před pokusem jsou krátká doba na to aby došlo k významnému vlivu žízá na strukturu půdy. Je také možné, že význam těchto efektů byl v laboratorní pokusu oslaben. Je známo, že přítomnost žízá mění mnohé fyzikální vlastnosti půdy, včetně např. zvýšení schopnosti půdy zadržovat vodu (Frouz a kol. 2006), ale jakkoli může být vodní režim rozhodující pro přežití rostlin v terénních podmínkách, v podmínkách pravidelné závlivy lze očekávat, že se zlepšení vodního režimu projeví méně než např. dostupnost živin.

Výsledky terénního pokusu odpovídají výsledkům dosaženým v prvním laboratorním pokusu Potlačení bobovitých v terénním pokuse je v rozporu s výsledky Thompsona a kol. (1993), kteří v dlouhodobých pokusech pozorovali naopak pozitivní vliv žízá na růst bobovitých daný zejména zvýšeným uvolňováním rozpustného fosforu a zvýšeným počtem kořenových hlízek. Půdy výsypek jsou poměrně dobře zásobeny fosforem (Šourková et al. 2002) a proto je možné že vliv žízá na tento prvek je méně významný. Je také možné že vliv žízá je daleko komplexnější a mohou se zde projevovat další interakce (s půdními patogeny, s mykorrhizickými houbami a jinými organismy).

Rozdíly v počtu rostlin na začátku druhého laboratorního pokusu byly pravděpodobně dány různou rychlostí klíčení, jež se lišila podle rostlinného druhu i podle druhu pokusné nádoby (jak je vidět z grafů 4, 5, 6). Tyto rozdíly mohou být dány odlišnými ekologickými nároky rostlin – kořeny spíše stepních druhů (psineček, štírovník, chrpa, jitrocel) (Deyl a Hísek 2001) pravděpodobně hůře pronikají silnou vrstvu opadu než kořeny částečně lesních druhů (jetel, medyněk, psárka) (Deyl a Hísek 2001). To vysvětluje, proč například štírovník, psineček a jitrocel klíčily nejrychleji na jíl samotném a nejmaleji na půdách s opadem bez žízá (viz grafy 4-6). Opad měl v druhém pokusu celkově negativní vliv na klíčení rostlin. Tento jev může být částečně způsoben mechanickými vlastnostmi opadu (neprostupnost pro kořeny), částečně také chemickými vlastnostmi – opad vrby jívy (*Salix caprea*) může mít alelopatické účinky. V prvním laboratorním pokuse se výsledky lišily – ve variantách s opadem vyrostlo srovnatelné nebo větší množství rostlin jako ve variantách s žížalami, ačkoli byl použit opad ze stejného místa. Příčiny tohoto rozdílu nejsou zcela jasné - mohou souviset s jinými druhy rostlin v obou pokusech či s jiným termínem odběru opadu. Různý počet vyklíčených

rostlin v jednotlivých variantách může být ovlivněn také zatahováním semen žížalami do země, o němž vypovídají pokusy provedené Thompsonem a kol. (1993), Milcu a kol. (2006). Tito autoři ovšem pracovali převážně s druhem *L. terrestris*, který se zavrtává hluboko do půdy. *Lumbricus rubellus* použitý v našem pokusu by se ale měl zdržovat převážně ve svrchních vrstvách půdy (Pižl 2002, Francis a kol. 2001), proto ovlivňuje klíčení semen pravděpodobně tím, že přednostně konzumuje malá semena, která potom již nevyklíčí (Thompson a kol. 1993). Průběh přibývání rostlin byl u všech variant podobný – největší počty rostlin byly v 3. a 4. intervalu - do té doby vyklíčila pravděpodobně převážná většina semen, které byly klíčení schopné. Ke konci pokusu docházelo k rychlému úbytku, nejvýraznější úbytek rostlin byl u mikrokosmů s žížalami – pravděpodobně díky konzumaci kořenů žížalami, protože tou dobou nebyl na povrchu půdy již téměř žádný opad a žížaly pravděpodobně hladověly. Celkový úbytek rostlin v průběhu pokusu byl způsoben asi omezeným prostorem v mikrokosmech. Rápidní pokles počtu rostlin po 30. dni pokusu ve všech druzích pokusných nádob mohl být způsoben vyčerpáním zásob živin

Výsledky této práce poukazují na vliv žížal na rozvoj společenstva rostlin v podmínkách výsypek. Nicméně některé protichůdné výsledky dosažené v jednotlivých pokusech ukazují, že pro podrobnější pochopení tohoto jevu bude třeba dalšího studia. V našich pokusech jsme zkoumali vliv žížal na rostliny pouze na jedné trofické úrovni a nebrali jsme v potaz další vztahy jako např. mykorhizickou symbiózu nebo herbivorii. Proto je do budoucna potřeba zaměřit se také na vliv žížal na vztahy mezi rostlinami, jejich symbionty, herbivory a patogeny, protože i tyto vztahy mohou důležitou úlohu v sukcesi (Kardol a kol. 2006, de Deyn a kol. 2003, Klironomos 2002). A také je třeba se zaměřit na vliv žížal na infekci rostlin mykorhizickými houbami, protože tento proces se ukázal být důležitým především v rané sukcesi (Grime 1987)

## **5.2. Vliv žížal na mikrobiální aktivitu půd**

V těchto pokusech žížala *L. rubellus* snížila mikrobiální respiraci v půdě. Tím, že *L. rubellus* je epioendogeický druh, jeho účinky na mikrobiální biomasu mohou být různé – část autorů uvádí zvýšenou mikrobiální aktivitu v jeho přítomnosti (Makulec 2002, Groffman a kol. 2004), ale např. Furlong a kol. (2001) uvádí sníženou mikrobiální biomasu v exkrementech *L. rubellus* díky selektivní eliminaci některých skupin mikrobů. Snížení mikrobiální biomasy v kořenové zóně rostlin může mít také vliv na růst rostlin – půdní bakterie s rostlinami kompetují o některé živiny, především o minerální dusík (Killham 1994). *L. rubellus* může svou činností zasahovat i do kořenové zóny, zvláště když jsou rostliny malé s dosud málo vyvinutým kořenovým systémem.

Vyšší aktivita celobiázy v terénních mikrokosmech s žížalami může vypovídat o zvýšené mikrobiální činnosti, ale vzhledem k tomu, že její aktivita stoupala s počtem žížal, je to pravděpodobně celobiáza vylučovaná žížalami. Celobiáza je enzym, který je součástí komplexu celulólytických enzymů, ale

tímto enzymem je vybavena většina živočichů a jeho výskyt v půdě proto pravděpodobně nevypovídá o zvýšené aktivitě celulolytických mikroorganismů (Šustr, osobní sdělení).

## 6. Závěry

V našich pokusech se spolehlivě podařilo potvrdit pouze hypotézu, že *L. rubellus* v krátkodobém měřítku (do 3 měsíců) podporuje růst trav a nemá vliv na bobovité rostliny, zatímco v dlouhodobějším měřítku (v řádech měsíců) má také pozitivní vliv na bobovité rostliny.

Dále byl prokázán vliv žížal na klíčení semen, ačkoli se u jednotlivých pokusů lišil - přítomnost žížal v prvním laboratorním pokuse snižovala počet vyklíčených semen zejména u kostravy, kde byly počty vyklíčených rostlin dokonce výrazně nižší než u nádob s opadem bez žížal, zatímco v druhém pokuse vyklíčilo v přítomnosti žížal u většiny druhů (výjimkou byl pouze medyněk) větší množství semen než na opadu bez žížal.

## 7. Seznam literatury

Anderson, J.M., Ineson, P (1984) Interacton between microorganisms and soil invertebrates in nutrient flux pathways of forest ecosystems. in Anderson, J.M., Rayner, A.D., Walton, D.W.H. (1984) Invertebrate microbial interactions, p. 59-88. Cambridge University Press. Cambridge

Araujo, Y., Luizao, F., J., Barros, E. (2004) Effect of earthworm addition on soil nitrogen availability, microbial biomass and litter decomposition in mesocosms. *Biological Fertility of Soils* 39, 146-152

Asawalam, D.O.(2005) Influence of cropping intensity on the production and properties of earthworm casts in a leucaena alley cropping system. *Biology and Fertility of Soils* 42, 506-512

Barot, S., Ungolini, A. a Bekkal Brikci, F. (2006) Nutriet Cycling Efficiency Explains the Long-term Effect of Ecosystem Engineers on Primary Production. *Functional Ecology* 21, 1–10

Bohlen, P.J. a Edwards, C.A. (1995) Earthworm Effects on Nitrogen Dynamics and Soil Respiration in Microcosms Recieving Organic and Inorganic Nutrients. *Soil Biology and Biochemistry* 27, 341-348

Bonkowski, M. a kol. (2001) Effects of soil decomposer invertebrates (protozoa and earthworms) on above-ground phytophagous insect (cereal aphid) mediated through changes in the host plant. *Oikos* 95, 441-450

Bossuyt, H., Six, J., Hendrix, P., F. (2004) Rapid incorporation of carbon from fresh residues into newly formed stable microaggregates within earthworm casts. *European Journal of Soil Science* 55, 393-399

Brinkman, E.P., Troelstra, S.R., van der Putten, W.H. (2005) Soil feedback effects to the foredune grass *Ammophila arenaria* by endoparasitic root-feeding nematodes and whole soil communities. *Soil Biology and Biochemistry* 37, 2077-2087

Burrows, C.J. (1990) *Processes of Vegetation Change*. Unwin Hyman. London

Carson, W.P., Root, R.B. (1999) Top-down effects of insect herbivores during early succession: influence on biomass and plant dominance. *Oecologia* 121, 260-272

Clements, E.F. (1916) *Plant Succession: An analysis of development of vegetation*. Carnegie Institut Publications 242. Washington

Colley, F.B. (1978) *Ecological succession*. Dowden. Hutchinson and Ross Inc. Stroudsburg

Cornelissen, J.H.C. a kol. (1999) Leaf structure and defence control litter decomposition rate across species and life forms in regional floras on two continents. *New Phytologist* 143, 191-200

Davidson, D.W. (1993) The effect of herbivory and granivory on terrestrial plant succession. *Oikos* 68, 23-35

De Deyn, G. a kol. (2003) Soil invertebrate fauna enhances grassland succession and diversity. *Nature* 425, 711-713

Domínguez, J., Bohlen, P.J a Parmelee, R. W. (2004) Earthworms Increase Nitrogen Leaching to Greater Soil Depths in Row Crop Agroecosystems. *Ecosystems* 7, 672-685

Duvigneaud, P. (1988) *Ekologická syntéza*. Academia. Praha

Dworschak, U., R. (1997) Earthworm populations in a reclaimed lignite open-cast mine in the Rhineland. *European Journal of Soil Biology* 33, 75-81

Fenny, P. (1975) Biochemical coevolution between plants and their insect herbivores. in Gilbert, L.E., Raven, P.H.(1975) *Coevolution of Animals and Plants*. Texas University Press. Austin

Francis, G.S., Tabley, F.J., Butler, R.C., Fraser, P.M.(2001) The burrowing characteristics of three common earthworm species. *Australian Journal of Soil Research* 39,1453 - 1465

Frankenberger, W.T, Arshad, M. (1991) Microbial-production of plant hormones. *Plant and Soil* 133, 1-8

Frouz, J. a kol. (2001) Soil biota and upper soil layer development in two contrasting post-mining chronosequences. *Ecological Engineering* 17, 275-284

Frouz, J. (2002) The effect of soil macrofauna on litter decomposition and soil organic matter

accumulation during soil formation in spoil heaps after brown coal mining: A preliminary results. *Ekologia* 21, 363-369

Frouz, J. a Nováková, A., (2005) Development of soil microbial properties in topsoil layer during spontaneous succession in heaps after brown coal mining in relation to humus microstructure development. *Geoderma* 129, 54-64.

Frouz, J. (2006) Interakce rostlin, půdy a půdních živočichů a jejich vliv na sukcesi rostlinných a živočišných společenstev na disturbovaných územích. *Zprávy české botanické společnosti*. Praha. *Materiál* 21, 65-71

Frouz, J., Elhottová, D., Kuráž, V., Šourková, M. (2006) Effects of soil macrofauna on other soil biota and soil formation in reclaimed and unreclaimed post mining sites: Results of a field microcosm experiment. *Applied Soil Ecology* 33, 308-320

Frouz, J. (in press) The effect of litter type and macrofauna community on litter decomposition and organic matter accumulation in post mining sites

Furlong, M.A. a kol. (2002) Molecular and culture-based analyses of prokaryotic communities from an agricultural soil and the burrows and casts of the earthworm *Lumbricus rubellus*. *Applied and Environmental Microbiology* 68, 1265-1279

Grime, J.P., Mackey, J.M., Hillier, S.H., Read, D.J. (1987) Floristic diversity in a model system using experimental microcosms. *Nature* 328, 420-422

Grime, J.P. (1979) *Plant Strategies and Vegetation Processes*. John Wiley, Chichester

Groffman, P.M., Bohlen, P.J., Fisk, M.C., Fahey, T.J. (2004) Exotic earthworm invasion and microbial biomass in temperate forest soils. *Ecosystems* 7, 45-54

Haimi, J., Boucelham, M. (1991) Influence of a litter feeding earthworm, *Lumbricus rubellus*, on soil processes in a simulated coniferous forest floor. *Pedobiologia* 35, 247-256

Hart, M.M., Reader, R.J., Klironomos, J.N. (2003) Plant coexistence mediated by arbuscular mycorrhizal fungi. *Trends in Ecology and Evolution* 18, 418-423

Hodačová, D., Prach, K. (2003) Spoil heaps from brown coal mining: technical reclamation versus spontaneous revegetation. *Restoration Ecology* 11, 385-391

Ilieva-Makulec, K., Makulec, G. (2002) Effect of the earthworm *Lumbricus rubellus* on the nematode community in a peat meadow soil. *European Journal of Soil Biology* 38, 59-62

Kardol, P., Bezemer, T. M., Van der Putten, W. H. (2006) Temporal variation in plant-soil feedback controls succession. *Ecology Letters* 9, 1080-1088

Killham, K. (1994) *Soil ecology*, Cambridge University Press. Cambridge

- Klironomos, J. N. (2002) Feedback with soil biota contributes to plant rarity and invasiveness in communities. *Nature* 417, 67-70
- Laverack, M.S. (1963) *The Physiology of Earthworms*. Pergamon Press. Oxford.
- Loranger, G., Ponge, J.F., Blanchart, E., Lavelle, P. (1998) Impact of earthworms on the diversity of microarthropods in a vertisol (Martinique). *Biological Fertility of Soils* 27, 21-26
- Loree, M.A., Williams, S.E. (1987) Colonization of western wheatgrass (*Agropyron smithii* Rydb.) by vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi during the revegetation of a surface mine. *New Phytologist* 106, 735-744
- Makulec, G (2002) The Role of *Lumbricus rubellus* Hoffm. in determining biotic and abiotic properties of peat soils. *Polish Journal of Ecology* 50, 331-339
- Marashi, A. R. A., Scullion, J. (2003) Earthworm casts form stable aggregates in physically degraded soils. *Biological Fertility of Soils* 37, 375-380
- Migge-Kleian, S., McLean, M. A., Maerz, J. C., Heneghan, L. (2006) The influence of invasive earthworms on indigenous fauna in ecosystems previously uninhabited by earthworms. *Biological Invasions* 8, 1275-1285
- Milcu, A., Schumacher, J., Scheu, S. (2006) Earthworms (*Lumbricus terrestris*) affect plant seedling recruitment and microhabitat heterogeneity. *Functional Ecology* 20, 261-268
- Mummey, D.L., Rillig, M.C., Six, J. (2006) Endogeic earthworms differentially influence bacterial communities associated with different soil aggregate size fractions. *Soil Biology and Biochemistry* 38, 1608-1614
- Nardi, S., Panuccio, M. R., Abenavoli, M. R., Muscolo, A. (1994) Auxin-like effect of humic substances extracted from faeces of *Allolobophora caliginosa* and *A. rosea*. *Soil Biology and Biochemistry* 26, 1341-1346
- Odum, E.P.(1969) The strategy of ecosystem development. *Science* 164, 262-270
- Ostle, N. a kol. (2007) Isotopic detection of recent photosynthate carbon flow into grassland rhizosphere fauna. *Soil Biology and Biochemistry* 39, 768-777
- Partsch, S., Milcu, A., Scheu, S. (2006) Decomposers (*Lumbricidae*, *Collembola*) affect plant performance in model grassland of different diversity. *Ecology* 87, 2548–2558
- Pattison, G.S., Smith, S.E., Doube, B.M. (1996) Earthworm *Aporrectodea trapezoides* had no effect on the dispersal of a vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi, *Glomus intraradices*. *Soil Biology and Biochemistry* 29, 1079-1088
- Pižl, V. (1992) Succession of earthworm populations in abandoned fields. *Soil Biology and Biochemistry* 24, 1623-1628

- Pižl, V. (2001) Earthworm succession in afforested colliery spoil heaps in the Sokolov region, Czech Republic. *Restoration Ecology* 9, 359-364
- Pižl, V. (2002) Žížaly České republiky. Sborník Přírodovědného klubu v Uherském Hradišti. Supplementum č. 9
- Rushton S.P. (1986) Development of earthworm populations on pasture land reclaimed from open-cast coal mining. *Pedobiologia* 29, 27-32
- Salmon, S. (2001) Earthworm excreta (mucus and urine) affect the distribution of springtails in the forest soils. *Biological Fertility of Soils* 34, 304-310
- Scheu, S. a kol (2002) Effects of the presence and community composition of earthworms on microbial community functioning. *Oecologia* 133, 254-260
- Suárez, E.R. a kol. (2003) Effects of exotic earthworms on soil phosphorus cycling in two broadleaf temperate forests. *Ecosystems* 7, 28-44
- Šourková, M., Frouz, J., Šantrůčková, H. (2005) Accumulation of carbon, nitrogen and phosphorus during soil formation on alder spoil heaps after brown coal mining, near Sokolov (Czech Republic). *Geoderma* 124, 203-214
- Thompson, L. a kol. (1993) The effect of earthworms and snails in a simple plant community. *Oecologia* 95, 171-178
- Uyl, A., Didden, W., Marinissen, J. (2002) Earthworm activity and decomposition of <sup>14</sup>C-labelled grass root systems. *Biological Fertility of Soils* 36, 447-455
- Van der Putten, W.H. a kol. (2000) Plant species diversity as a driver of early succession in abandoned fields: a multi-site approach. *Oecologia* 124, 91-99
- Vimmerstedt, JP (1983) Earthworm ecology in reclaimed opencast coal mining sites in Ohio, str. 229-240. In: Satchel, J.E.(editor) *Earthworm ecology from Darwin to vermiculture*. Chapman and Hall. London
- Willems, J. J. G. M., Marinissen, J. C. Y, Blair, J. (1996) Effects of earthworms on nitrogen mineralization. *Biology and Fertility of Soils* 23, 57-63
- Wurst, S. (2004) Effects of earthworms on plant and herbivore performance. Dissertation. Technischen Universität Darmstadt
- Wurst, S., Langel, R., Rodger, S., Scheu, S. (2006) Effects of belowground biota on primary and secondary metabolites in *Brassica oleracea*. *Chemoecology* 16, 69-73
- Wurst, S., Jones, T.H. (2003) Indirect effects of earthworms (*Aporrectodea caliginosa*) on above-ground tritrophic interaction. *Pedobiologia* 47, 91-97