

# Dlouhodobé změny společenstev mnohonožek v alpínské zóně Západních Tater

Postupné snižování emisí síry a dusíku je od 90. let minulého stol. provázeno významným poklesem kyselé atmosférické depozice. Ve střední Evropě, kde v posledních desetiletích proběhla největší redukce těchto emisí, vedly tyto změny k nejpatrnějšímu zotavení chemických poměrů ve vodních ekosystémech, a to zejména v horských oblastech – tedy ekosystémech, které jsou na kyselé depozice zvláště citlivé (Evans a kol. 2001, Camarero a kol. 2009; Živa 2009, 2–4). Zároveň se ukazuje, že na rozdíl od relativně rychlého a dobře předvídatelného zotavování vodního prostředí jsou změny v terestrických částech ekosystémů pomalejší, dlouhodobější a méně přímočaré (Kopáček a kol. 2004); probíhají v jiných časových měřítkách, rozdílných pro jednotlivé skupiny organismů, a předpovídat jejich průběh je mnohem obtížnější. Svůj význam má i synergické působení dalších faktorů, z nichž nesporně v posledních desetiletích hraje významnou úlohu oteplování klimatu. Takové svým rozsahem světově ojedinělé zotavování vodních a terestrických ekosystémů z předchozí acidifikace, navíc v kontextu probíhajícího oteplování, se odehrává v současnosti i v subalpínské a alpínské zóně nejvyšších slovenských pohoří. Díky poklesu depozice síry (o více než 60 %) i dusíku (o 40 %) se tyto změny od r. 1989 výrazně projevíly v chemismu tatranských ples. Dlouhodobá klimatická měření ukazují, že se i Vysoké Tatry oteplují, v průběhu posledních dvou dekád došlo ke zvýšení průměrné teploty vzduchu o 1,5 °C. Na změny ve společenstvech půdní mezofauny v alpínských a subalpínských polohách Západních Tater upozornil již dříve Josef Rusek (1996; Živa 2003, 4: 169–172; 2006, 4: 174–176). Přesto naše znalosti o zotavení v oblasti biogeochemických procesů, funkčních vazeb i samotných společenstev půdních bezobratlých v podmínkách snižující se acidifikace a oteplování klimatu jsou velmi útržkovité a neúplné. V tomto článku se pokusím na příkladu mnohonožek (*Diplopoda*), jedné ze skupin saprofágní půdní makrofauny, ukázat, jak složité a nejednoznačné může být hledání odpovědi na otázku, zda a jak rychle mohou bezobratlí živočichové reagovat na měnící se podmínky životního prostředí.

## Tomanovská (Tomanova) dolina – unikátní přírodní laboratoř

Území Tomanovské doliny poutalo pozornost botaniků a následně zoologů již od 50. let 20. stol. Leží zhruba uprostřed území Tatranského národního parku, je součástí orografického celku Západní Tatry. Dolina odbočuje z Tiché doliny směrem na západ, její nadmořská výška se pohybuje v rozmezí od 1 200 m při ústí do Tiché doliny až po vrchol Polské Tomanové s 1 977 m na jižní straně a 2 123 m v případě vrcholu Kresanica na severním hřebenu tzv. Červených vrchů, kde probíhá hranice s Polskou republikou. Významným rysem území je velmi blízká poloha granitového a vápencového podloží, což mimo jiné zásadně ovlivňuje a diverzifikuje skladbu přítomných rostlinných společenstev. Zatímco jižní polovinu zahrnující převážně severně exponované svahy hřebtu Polské a Liptovské Tomanové tvoří leukokratiní granitoidy s příměsí dalších hornin, tedy má pře-

vážně žulový a kyselý charakter, severní vápencovou bazickou část představují svahy pohraničního hřebene Červených vrchů s převážně jižní až jihovýchodní expozicí, geologicky reprezentované především gutensteinskými vrstvami tmavých vápencových hornin. Dno Tomanovské doliny, jímž protéká Tomanovský potok, je zároveň přirozeným rozhraním žulových a vápencových svahů, kde se na směsných morénách obě horniny vzájemně promíchávají.

Mozaiku vegetačních poměrů na žulových i vápencových svazích studoval již od konce 50. let a podrobně také popsal Jan Šmarda se svými studenty z Přírodovědecké fakulty Masarykovy univerzity v Brně (Šmarda a kol. 1966, Unar a kol. 1985). Půdně-zoologické výzkumy v Tomanovské dolině zahájil Josef Rusek během svých studií, kdy mu bylo umožněno zúčastnit se botanické expedice pořádaných v té době J. Šmardou. Již první analýzy odebraných vzorků půd ukázaly, že struktury

populací chvostoskoků (*Collembola*) vykazovaly vyhraněný vztah k dílčím rostlinným společenstvům a rovněž horninovému podkladu, tj. vápenci a žule. Opakované odběry vzorků a jejich rozborů v 70. a 90. letech poukázaly na změny ve skladbě společenstev těchto půdních bezobratlých (Rusek 1996). V průběhu let byly zaznamenány rovněž změny chemických parametrů v půdách alpínské zóny. Největší změny pH byly zjištěny v půdách na vápenci, zejména v místech zvýšené akumulace sněhu a v odtokových rýhách. Pokles pH (okyselení) se na žule pohyboval o 0,39 až 1,00, na vápenci však o 0,68 až 1,50 jednotky. Výsledky naznačily možné souvislosti mezi změnami chemismu půd (pokles pH) a v přítomných společenstvech chvostoskoků. Kromě ústupu nebo dokonce vymizení některých druhů těchto drobných půdních bezobratlých pozoroval J. Rusek také přesun druhů původně přítomných převážně nebo výhradně na žulovém podloží na vápencové svahy – zjevně se změnami půdního pH jednotlivých stanovišť. Následné odběry rovněž potvrdily pronikání některých druhů chvostoskoků z nižších poloh (nižinné, horské lesní druhy) výše nad hranici lesa, což lze dávat do souvislosti se zvyšující se teplotou v průběhu let v daném pohoří.

## Mnohonožky Tomanovské doliny

V 90. letech jsem byl přizván k probíhajícímu půdně-zoologickým výzkumům v této jedinečné přírodní laboratoři s cílem získat údaje o skladbě společenstev mnohonožek. S ohledem na obtížnou dostupnost studijních ploch a charakter většiny lokalit byly jako nejhodnější metoda sběru zvoleny dlouhodobě exponované padací zemní pasti. V podmínkách horských ekosystémů se zpravidla déletrvajících sněhovou pokrývkou a kratší vegetační sezonou je tato metoda zachycující epigeicky (na povrchu a ve svrchní vrstvě půdy) aktivní část přítomných populací mnohonožek skutečně efektivní. Pasti byly umístěny vždy začátkem července jednoho roku, následně kontrolovány (včetně odběru odchycených bezobratlých) v září nebo říjnu téhož roku a v červenci následujícího roku odebrány a jejich expozice ukončena. První interval úhrnem dvanáctiměsíční expozice pastí byl v letech 1992–93 (Tajovský 1997). Následně pokračovalo monitorování v letech 1997–98 a 2007–08. Poslední aktuální série zahrnuje sledování od července 2014 do července 2015, přičemž část studijních ploch je sledována ještě nyní (od července 2015 do července 2016) a materiály jsou postupně zpracovávány. V průběhu celého období bylo úhrnem vzorkováno na 24 různých stanovištích reprezentujících různá rostlinná společenstva typická pro danou oblast. Na většině míst se uskutečnilo sledování opakovaně ve dvou, třech i čtyřech (zahrneme-li i poslední sérii odběrů) časových intervalech. Vedle převážně alpínských poloh nad hranicí lesa na žulovém podloží (7 stanovišť) a na vápenci (14; zde byly postupně monitorovány lokality ve dvou ledovcových karech – Rozpadlý grůň a Zadný úplaz nazývaný také Hvíždalka nebo Svišťovka) se pozornost věnovala i níže položené části doliny se smíšenou morénou



**1** Samice plochule *Polydesmus tatanus* (řád *Polydesmida*) má délku těla kolem 13 mm (po fixáži v etanolu).

Na živých jedincích jsou dobře patrné charakteristické světlejší žlutavě zbarvené okraje hřbetních štítků na 3., 4., 6., 8., 11. a 14. tělním článku. Foto A. Mock

**2** Západokarpatský endemit hrbule *Hylebainosoma tatanum* (*Chordeumatida*, samec, délka těla 8 mm).

V Západních Tatrách vystupuje tento druh vysoko nad hranici lesa až do zóny alpínských trávníků. Foto A. Mock

**3** Hrbule *Chelogona carpathicum* (samec, 18 mm). Foto A. Mock

**4** Mnohonožka *Leptoiulus liptauiensis* (vlevo samec, 24 mm; vpravo samice, 30 mm) – endemit vyšších pohoří Západních Karpat. Foto A. Mock

**5** Severně exponované svahy hřbetu Polské a Liptovské Tomanové mají převážně žulový a kyselý charakter. Vpravo Tomanovský (Tomanův) hrbeček se suťovým západním svahem. Jedno ze zazemněných Tomanovských ples překrývají zbytky tajícího sněhu. Tatranský národní park (červenec 2009)

včetně poloh v porostech smrkového lesa a na otevřených plochách vysokostébelných horských luk.

#### Epigeická společenstva mnohonožek na žulovém a vápencovém podloží

Z celkem 13 zjištěných druhů mnohonožek reprezentuje 7 druhů (tedy více než polovina) karpatské (západokarpatské) endemity. Kromě toho řada z nich byla historicky poprvé popsána právě z těchto nejvyšších slovenských hor a některé si proto dosud nesou původně známé geografické určení v latinských druhových jménech. Příkladem je *Leptoiulus liptauiensis* (popsaný z Liptovských Tater) z řádu *Julida*, *Polydesmus tatanus*, zástupce řádu plochulí (*Polydesmida*), nebo druhy re-

prezentující hrbule (řád *Chordeumatida*) – *Hylebainosoma tatanum* nebo *Chelogona carpathicum* (původně dokonce popsána jako *Tatrasoma carpathicum*).

Z hlediska kvantitativních parametrů (data vycházejí z údajů získaných zemními pastmi, tedy jde o epigeicky, tj. povrchově aktivní část populací jednotlivých druhů) byly v prvním monitorovacím intervalu nejvíce zastoupeny mnohonožky *Chelogona carpathicum*, *Polydesmus tatanus*, *P. complanatus*, *Leptoiulus trilobatus* a *Hylebainosoma tatanum*. S ohledem na stanovištní podmínky se již od počátku výzkumů potvrdilo, že druhově chudší poměry jsou na lokalitách na žulovém podloží, kde bylo zaznamenáno pouze pět druhů (z toho tři endemické). Naopak na mnohonožky bohaté se ukázaly lokality na vápenci, a to co do počtu druhů (10, z toho 6 endemických) i počtu odchycených jedinců. Kromě toho význačným rysem pro vápencové podloží je přítomnost čtyř druhů rodu *Leptoiulus* – dvou endemických *L. liptauiensis*, *L. tussilaginis* a dále *L. norricus* a *L. trilobatus*. Tento rod, zahrnující tmavě zbarvené válcovité „juliformní“ mnohonožky (řád *Julida*), je považován za vývojově poměrně mladý, vázaný především na střední a jižní Evropu. V rámci asi 70 druhů mnohé reprezentují endemity alpských a karpatských pohoří. I z těchto důvodů společný výskyt čtyř druhů tohoto rodu na lokalitách stojí za pozornost. Pro lokality na žule byla od počátku výzkumů charakteristická přítomnost dříve jmenovaných dvou endemických hrbulí *H. tatanum* a *C. carpathicum*. Tito zástupci všeobecně patří k chladnomilnějším druhům, s charakteristickou fenologií provázenou dospíváním a aktivním výskytem dospělých samců a samic ke konci vegetační sezony, případně za vhodných podmínek až do pozdního podzimu a v časném jaru následujícího roku. Na styku hornin v zářezu Tomanovské doliny a na čelní

směsné moréně v nižší části doliny přistupují k těmto všem druhům mnohonožek další, které však již zřetelně nepronikají do vyšších nadmořských poloh nad hranici lesa (viz tab. 1). Rozdílnou skladbu společenstev mnohonožek žulových a vápencových lokalit včetně směsného podloží potvrdila i klastrová analýza dat (vyjadřující podobnost lokalit na základě kvantitativních a kvantitativních parametrů přítomných populací mnohonožek) z prvního monitorovaného období let 1992–93.

#### Časové změny ve struktuře společenstev mnohonožek

Potud by se parametry diverzifikace společenstev v závislosti na stanovištních podmínkách zdály být přehledné a vcelku logické. Další sledování, která už můžeme brát jako monitorování stavu jedné ze součástí půdního prostředí v období, kdy i v Tatrách jednoznačně ustupovala acidifikace, ukázala jiné parametry. Výsledky z první etapy výzkumu, z konce 90. let (1997–98) a z první dekády tohoto století (2007–08) ukázaly výrazné rozdíly ve studovaných společenstvech (obr. 6). Celkové počty všech odchycených jedinců v čase mírně statisticky neprůkazně klesaly. Co se však postupně měnilo, bylo poměrné zastoupení jednotlivých druhů, struktura společenstev se tedy v čase vyvíjela. Podíl původně významně zastoupené plochule *P. complanatus* v dalších sledovaných intervalech postupně klesal. Je zajímavé, že tento druh s poměrně širokou ekologickou valencí obývající v nižších polohách převážně lesní stanoviště, byl hojně zastoupen v alpínských loukách bez ohledu na charakter podloží. V průběhu let se snížily i počty endemických druhů jako *P. tatanus*, *C. carpathicum* a *H. tatanum*. Oproti těmto mnohonožkám, které mohou nést společný přívlastek chladnomilnější, narůstal podíl zástupců řádu *Julida*, tj. druhů rodu *Leptoiulus*. Z původních čtyř

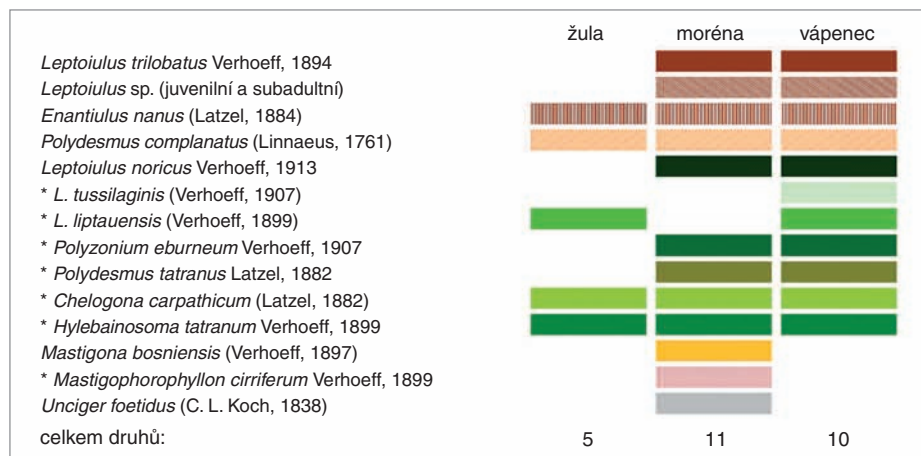
6 Změny ve struktuře společenstev mnohonožek. Úhrnné počty odchycených jedinců na plochách, kde výzkum probíhal ve všech třech sledovaných obdobích. Barevné rozlišení druhů viz tab. 1

7 Severní vápencová část Tomanovské doliny, amfiteátr Zadného úplazu se zvrásněnými gutensteinskými vrstvami tmavošedých vápenců. Alpínské trávníky ve střední části reprezentují na mnohonožky jedny z nejbohatších stanovišť s přítomností až 7 endemických druhů (červenec 2014)

8 Podzimní aspekt severních svahů s porosty sítiny trojklané (*Juncus trifidus*, nově řazené do rodu *Oreojuncus*), které se prvními přízemními mrazíky rychle zabarvují do rezavě červené barvy. V pozadí vrchol Svinica a hřebeny Vysokých Tater. Podle jedné verze dostaly tamní Červené vrchy název právě od červeně zbarvených trávníků, podle jiných údajů se odvozuje od červených verfenských břidelic, které v zářezu Tomanovské doliny vystupují až k povrchu (září 2014). Snímky K. Tajovského, není-li uvedeno jinak

druhů se v poslední době velmi prosazuje jediný, a to *L. trilobatus*. Tatranské lokality v tomto ohledu nejsou výjimkou, v posledních letech byl uvedený druh poměrně často potvrzen v obdobných biotopech nad hranicí lesa i v dalších karpatských pohorích. Zdá se, že právě ve vyšších polohách je mnohem více zastoupen, a to na úkor jiných často endemických druhů. Endemické druhy rodu *Leptoiulus* dokonce v následných sledováních v Tomanovské dolině téměř chyběly. Když se zohlední i údaje týkající se obtížně určitelných nedospělých samic a juvenilních jedinců, u nichž se pro absenci spolehlivých morfologic-

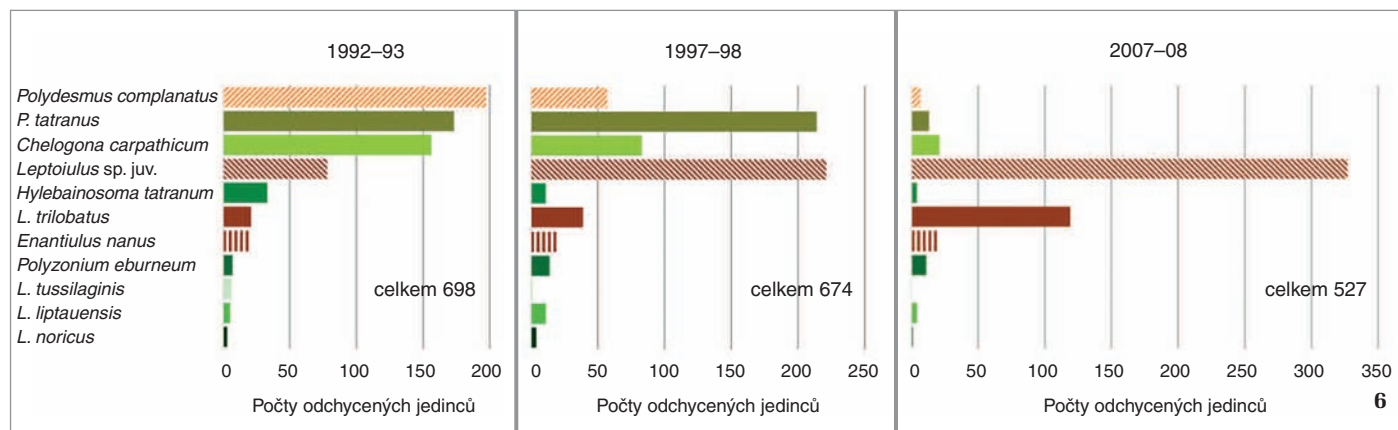
Tab. 1 Mnohonožky Tomanovské (Tomanovy) doliny s výskytem na žulovém a vápencovém podloží a na směsné moréně v nižších polohách doliny. Endemické druhy jsou znázorněny odstíny zelené barvy, pro druhy euryvalentního charakteru (obývající různé biotopy) byly použity odstíny okrové a hnědé; \* – endemity Západních Karpat



kých znaků nedá provést jednoznačná druhová determinace, lze s ohledem na podíl určených dospělých zástupců rodu usuzovat, že v této kategorii rovněž připadá nejvyšší podíl na progresivně se vyskytující druh *L. trilobatus*.

Podrobná analýza epigeické části společenstev ve třech po sobě následujících obdobích na jednotlivých konkrétních lokalitách reprezentujících rostlinná společenstva na žulovém podloží i na vápenci nicméně v detailech neukázala jednoznačné trendy, které bychom mohli dávat bez problémů do souvislosti s probíhajícími dlouhodobými změnami. Jako příklad byla vybrána dvě rostlinná společenstva na žule (použité názvosloví podle Šmardy a kol. 1966 a Unara a kol. 1985): *Juncetum trifidi tatrense* (1 963 m n. m.) a *Vaccinietum*

*myrtilli subalpinum* (1 619 m n. m.) a dvě na vápenci: *Festucetum versicoloris calcicolum* (1 811 m n. m.) a *Festucetum carpathicae* (1 789 m n. m.). Stoupající teploty i v podmínkách alpínských poloh nám mohou objasnit změny na žulovém podloží, kde převažují téměř výhradně zástupci „chladnomilných“ plochulí a hrbulí. V průběhu tří sledovaných period jejich počty klesaly. Vyšší teplota může mít negativní dopad na životní cykly těchto druhů. Vývoj od vajíčka do pohlavní dospělosti u nich trvá více než rok, zpravidla dva roky. Je známo, že změny nebo výkyvy v teplotě mohou ovlivnit příslušná vývojová stadia většinou negativně (např. zpomalení či prodloužení – oddálení vývojových fází nebo až celkové prodloužení životního cyklu).



7



8

Data ze dvou lokalit na vápenci ukázala velké rozdíly v zastoupení a hlavně odlišné trendy v průběhu let. Zatímco na první z nich (*F. versicoloris calcicolum*) epigeická aktivita stoupala, na druhém stanovišti (*F. carpaticeae*) naopak klesala. Nicméně v poměrném zastoupení prakticky v obou případech postupně narůstal podíl eurypatijského druhu *L. trilobatus* a naopak na obou lokalitách byl rovněž zřetelný ústup chladnomilných endemitů jako *P. tranus* a na druhé z nich i *C. carpathicum*.

#### Zotavení po acidifikaci nebo oteplování klimatu?

Proti údajům o vegetačních poměrech a skladbě společenstev chvostokoků, které jsou k dispozici i z období před zotavováním z acidifikace, mnohonozky byly sledovány prakticky až v období snižujících

se kyselých depozic a při teoretickém návratu nebo stabilizaci chemických poměrů v půdním prostředí v dané části Západních Tater. Dostupné údaje o mnohonozkách z let 1992–2008 nicméně svědčí o rozmanitosti společenstev s patrnými změnami, poklesy i vzestupy aktivit jednotlivých druhů. Určitý ústup chladnomilných endemitů na většině stanovišť se nabízí jako ukazatel potvrzující postupné změny v klimatických poměrech, které lze dávat do souvislosti s pozvolným oteplováním těchto alpských lokalit. Posuzovat zda a do jaké míry se u mnohonozek projevuje snižující se acidifikace, je podle dosavadních výsledků obtížné. Pokračující výzkum v alpských ekosystémech Západních Tater může mnohé osvětlit, nebo naopak opět pouze ukázat, že v půdním prostředí jsou tyto změny a procesy

mnohem provázanější a komplikovanější. Zůstává otázkou, jaké jsou příčiny např. postupně se zvyšujícího podílu vcelku běžného a v poslední době zjevně všeobecně se šířícího druhu *L. trilobatus*. A do jaké míry se trendy ve snižování nebo ztrátě diverzity, v současnosti často diskutované (i na stránkách Živy), promítají do půdního prostředí, resp. jak hluboce se dotýkájí půdní fauny a zda ústup nebo mizení endemitů, pokles druhové rozmanitosti a nástup obecných adaptabilních druhů probíhá také v půdách. A to dokonce ve zdánlivě zachovalých a člověkem přímo nedotčených alpských biotopech.

*Aktuální výzkum je podpořen Grantovou agenturou ČR (P503 14-09231S).*

Citovaná literatura uvedena na webu Živy.

Nicole Černohorská

## Zévy – mlži, kteří fotosyntetizují

Zévy patří mezi mořské mlže z čeledi *Tridacnidae* vyskytující se pouze v Indickém a v Tichém oceánu. Jsou výjimečné jednak způsobem získávání potravy, a také svou velikostí. Zéva obrovská (*Tridacna gigas*), která může měřit až téměř 1,4 m na délku a vážit až 500 kg, je největším a nejtěžším mlžem na světě. Dokonce ani ve fosilních záznamech se nenajde větší mlž. Ostatních 8 druhů zévu rodu *Tridacna* a dva druhy *Hippopus* dorůstají menších rozměrů (15–50 cm), ale v porovnání s ostatními mlži jsou stále hodně velké. O zévách se často šíří mýtus, že lapají svými lasturami nic netušící plavce nebo potápěče, kteří se tak mohou utopit. Avšak svěrací svaly těchto mlžů nejsou natolik silné a lastury se zavírají docela pomalu (u větších jedinců se dokonce ani nedovřou úplně), není proto třeba se jich obávat.

Zévy žijí v tropických vodách zpravidla přisedlým způsobem života na korálových útesech (zástupci rodu *Hippopus* leží volně na dně). Podobně jako ostatní mlži jsou schopny potravu získávat filtrováním vody, ale tropické mořské vody jsou oligotrofní (s nízkým obsahem živin), a tudíž samotné filtrování by těžko uživilo tak velkého živočicha. Zévy se ale na oligotrofní podmínky dobře adaptovaly. V jejich pláštích se vyskytují mikroskopické řasy zvané zooxantely (řazené mezi obrněnky – *Dinoflagellata*) patřící do rodu *Symbiodinium*, tedy stejné symbiotické řasy, které najdeme u korálů. Mají dokonce i stejnou funkci – využívají slunečního záření a odpadních látek hostitele k fotosyntéze jednoduchých cukrů, o něž se pak se svými hostiteli dělí. Na rozdíl od korálů jsou ale zooxantely u zévu extracelulární (mimobuněčné), lokalizované ve specifických kanálcích, které vedou ze střeva směrem nahoru a rozvířují se v prstovité výběžky k plášti a povrchu těla, kde je dostatek slunečního záření. Zévy, jako ostatní mořští mlži, mají volně plovoucí obrvenou larvu. Ta zpočátku žád-

né zooxantely nemá. Od rodičů je nedostává a musí je proto sama získat filtrací okolní vody. Po pozření zévou zooxantely nejsou stráveny, ze střeva putují kanálky do výběžků v plášti.

Symbiotické řasy jsou částečně zodpovědné i za zbarvení pláště zévy, který hýří barvami v jedinečných kombinacích. Každý jedinec zévy je jinak zbarvený. V případech, kdy dojde k oteplení okolní vody o několik °C po dobu několika týdnů, zévy (podobně jako koráli) tyto řasy mohou ztratit a může nastat tzv. bělení, které se vyznačuje ztrátou pigmentace hostitelského organismu. Pro korály tato situace nakonec vede až k uhynutí kolonie, ale na rozdíl od korálů nejsou zooxantely to jediné, co dodává zévám barvu. Mají totiž v povrchové vrstvě pláště ještě specializované buňky – iridocyty, propůjčující plášti výrazné lesklé modré a tyrkysové zbarvení.

Dlouho se nevědělo, k čemu iridocyty zévám slouží. Různé jiné skupiny měkkýšů (např. chobotnice, sépie nebo některá plži) používají iridescenci, tedy lom světla, ke komunikaci nebo maskování, k čemuž



**1 a 2** Zévy velké (*Tridacna maxima*) téměř celé zanořené do vápencového korálového podkladu. Ostrovy Lakadivy ležící severně od Maledív v Indickém oceánu

zjevně u zévu nedochází. V r. 2014 vědci přišli na to, že iridocyty jsou důležité právě pro zmiňované zooxantely (Holt a kol. 2014). Lámou sluneční světlo směrem dovnitř do hloubky plášťové tkáně a zvyšují tak přísun fotosynteticky důležitého záření symbiotickým řasám. Ty pak nemusejí být rozprostřeny jen na povrchu těla, kde je dostatek slunečního záření, ale mohou se vyskytovat i hlouběji v plášti, což se skutečně potvrdilo. Řasy jsou zde uspořádány