

Živá půda 4. Půdní mikrofauna a mezofauna

Pro představení skupin půdních organismů jsme vybrali ty, které jsou zpravidla považovány za významné z hlediska vzniku, vývoje a fungování půd. Další zmíníme jen krátce pro větší úplnost přehledu. Tentokrát se podíváme na drobné živočichy a na zástupce heterotrofních jednobuněčných eukaryot, kteří jsou tradičně pojímáni jako součást půdní fauny (prvoci – „Protozoa“, společně s fotoautotrofními zástupci „Protista“). Zaměříme se na skupiny zpravidla řazené mezi tzv. mikrofaunu a mezofaunu, větší zástupce půdní fauny si necháme na příště.

Půdní fauna neboli zooedafon je významnou součástí živé složky půdy. Půdní živočichové mohou být klasifikováni podle různých hledisek. My se zde přidržíme členění podle velikosti (na základě šířky či tloušťky těla), které bylo zmíněno již v prvním dílu tohoto seriálu. Členění na mikro-, mezo- a makro- a megafaunu do značné míry odráží, jakým způsobem živočich proniká do půdy, kde v ní žije a tím také to, jak půdu a život v ní spoluutváří – jakou má ekologickou funkci. Velikost těla rovněž ovlivňuje, jakými prostředky danou skupinu studujeme – pro zachycení větších druhů je potřeba větších objemů půdních vzorků, drobné druhy bývají často vázány na půdní vodu a jsou citlivější k vysychání, čemuž musíme např. přizpůsobit metodu jejich vypuzování nebo vybírání z půdních vzorků.

Z hlediska významu a funkce půdní fauny jsou podstatné potravní nároky a vztahy. Rozlišujeme skupiny fytofágní čili herbivorní (býložravé), zoofágní neboli karnivorní (požírající živé živočichy) a saprofágní čili detritivorní (živící se mrtvou organickou hmotou). Tato poslední trofická skupina je pro půdu zvláště typická a důležitá, protože velká část potravních řetězců a sítí, tedy i toků energie, je založena právě na konzumaci mrtvé organické hmoty. Jakkoli je zařazení jednotlivých druhů, nebo nejlépe celých vyšších taxonů, do těchto skupin pro pochopení vzájemných vztahů a významu v půdě důležité, naráží v případě půdní fauny na skutečnost, že mnohé druhy patří do značné míry mezi všežravé (pantofágní, omnivorní) nebo přinejmenším nejsou omezeny jen na jeden typ potravy (polyfágové). U saprofágů typicky nelze dost dobře odlišit, do jaké míry se skutečně živí odumřelými rostlinnými pletivy a do jaké míry spíše tráví mikroorganismy, které s odumřelou biomasou pohlcují. Při označení trofických skupin si v odborné literatuře konkurují pojmosloví založená na staré řečtině, nebo na latině, nedoporučuji se pojmy složené ze slov obou jazyků (např. detritifágní). Fytofágové jsou v půdě zastoupeni makro-

a mikrofytofágy. První požírají vyšší rostliny, resp. jejich části. Bytostné půdní jsou přitom rhizofágové, kteří konzumují, nebo vysávají živé kořínky rostlin. Mikrofytofágové se živí mikroflórou, kam tradičně bývají kromě řas zahrnovány nejen fotoautotrofní sinice, ale všechny bakterie (dnes tedy i další z nich vyčleněné skupiny, např. archea) a mikroskopické houby. Protože z dnešního pohledu mají bakterie i houby s rostlinami málo společného, používá se pro heterotrofní organismy živící se těmito skupinami a protisty také označení mikrobiofágové či mikrobivorové (oproti tomu jsou mikrofágové heterotrofní organismy živící se drobnými částicemi potravy, které před pozřením nevyžadují další rozmělnění). Myko- nebo mycetofágové (fungivoři) konzumují houby. Saprofágové obecně využívají mrtvou organickou hmotu, často jsou ale chápáni úžeji jako živočichové zaměřeni na mrtvou organickou hmotu rostlinného původu (přesněji fyto- a saprofágové, ačkoli mnohdy požírají i trus různých půdních bezobratlých, včetně vlastního). Vyčleňování bývají koprofágové – živí se trusem obratlovců a zpravidla se v něm i zdržují a vyvíjejí. Taktéž samostatně bývají pojímáni nekrofágové neboli mrchožrouti, přičemž mrtvá těla členovců a jiných bezobratlých tvoří poměrně častou „příměs“ potravy klasických saprofágů, zatímco mršiny obratlovců představují hodně specifický zdroj potravy; existují zde ale časté přechody k zoofágům. Mezi zoofágy rozlišujeme predátory, živící se živočichy, které sami loví a usmrctví (patří sem tedy i parazitoidi), a parazity, jejichž život zpravidla nevede k smrti hostitele.

Mikrofauna

Půdní mikrofauna zahrnuje organismy s velmi malými tělesnými rozměry (s šířkou méně než 0,02 mm), které mohou dosahovat vysokých populačních hustot. Jejich celková biomasa však nebývá příliš velká. Využívají mikropóry vyplněné vodou, případně žijí ve vodním filmu potahujícím pevné půdní částice nebo části

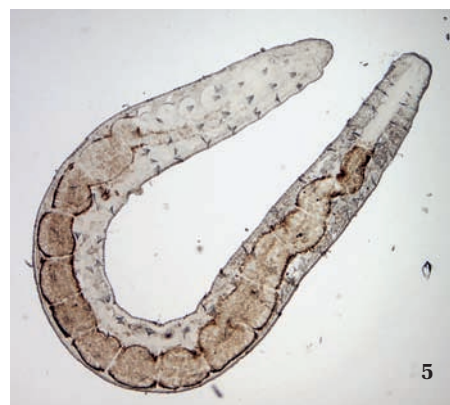
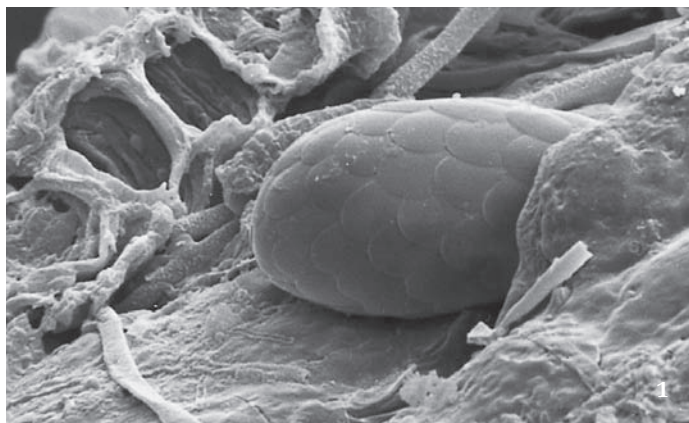
rostlin (např. mechové polštáře). Jde tedy o organismy v podstatě vodní, přičemž jsou dobře adaptovány na dočasné vysychání i vymrzání. Vzhledem ke své velikosti a způsobu života nejsou schopny aktivně pronikat půdou, zpravidla se vyskytují v poměrně omezených a oddělených prostorech. Preferují prostředí bohaté na organické látky.

● Prvoci („Protozoa“)

Prvoci představují para- a eukaryotický taxon, který zahrnuje pohyblivé heterotrofní jednobuněčné eukaryotické organismy. Na základě způsobu získávání potravy a funkce v půdě patří stále do sféry studia půdních zoologů a bývají řazeni do mikrofauny. Přidáme-li další jednobuněčné eukaryotické organismy, získáme skupinu Protista, která je ovšem rovněž para- a eukaryotická (blíže v Živě 2019, 5: 220–223). V půdě najdeme zástupce různých skupin, které mají rozličnou stavbu těla, jež ale mnohdy nespojují s jejich fylogenetickým postavením. Mohou mít buňky bičíkaté nebo měňavkovité, žijí zde nálevníci i hlenky, nebo třeba zástupci skupin, které si vytvářejí schránky a tradičně se označují jako krytenky. Volně žijící druhy prvoků se v půdě vyskytují v hustotě asi 100 milionů jedinců na metr čtvereční. Početnost výrazně kolísá v závislosti na typu půdy a počasí (půdní vláze a teplotě); za optimálních podmínek může být až 200krát vyšší. Biomasa je mnohem nižší (50 – 3 000 mg/m²) než biomasa hub nebo bakterií. Často vytvářejí klidová stadia, která přežívají i desítky let. Jsou hojně především ve svrchních několika centimetrech půdy, obecně (i do větší hloubky) pak v rhizosféře, kde nalézají množství potravy. Živí se často osmotrofně organickými látkami rozpuštěnými v půdním roztoku, případně uvolňovanými nebo aktivně získávanými z mrtvých organismů. Další se živí fagotrofně, tedy pohlcováním pevných částic, resp. jiných mikroskopických organismů, zejména bakterií, méně často mikroskopických hub, řas nebo jiných protistů. Regulují tak jejich množství. Velikost většiny půdních protistů se pohybuje v rozmezí 2–100 μm. V trofických řetězcích představují potravu pro mnohé další půdní organismy. Obecně preferují neutrální půdy. V lehčích lesních půdách, kde v mikrobiálním společenstvu dominují houby, převažují nálevníci a různé krytenky (obr. 1) a hlenky. V půdách, kde dominují bakterie (např. polních), nebo obecně v jílovitých půdách převládají životní formy bičíkovců a měňavek.

● Hlístice (Nematoda)

Co do počtu jedinců jsou hlístice nejpočetnější skupinou živočichů na Zemi a pravděpodobně druhým druhově nejrozmanitějším kmenem po členovcích (asi 25 tisíc popsáných druhů, skutečný počet se odhaduje na statisíce, ne-li miliony). U nás bylo zaznamenáno kolem 600 sladkovodních a půdních druhů včetně fytoparazitů. Žijí v půdách od polárních po tropické oblasti, od pobřežních zón a nížin až po vysokohorská stanoviště. Většina obývá svrchních 5–10 cm půdního profilu, hlouběji je najdeme především tam, kam sahá rhizosféra, některé i v hloubce několika metrů. Válcovité až nitkovité



tělo u půdních druhů nebývá delší než několik milimetrů, vzácně kolem 1 cm. V půdě žijí v pórech dostatečně zaplněných vodou, parazitické formy na kořenech i uvnitř rostlin nebo v tělech živočichů. Proti vysychání se hlístice brání migracími do vlhkých míst. Také přežívají sucho a mráz ve stavu nazývaném kryptobióza či anabióza, a to i několik let.

V závislosti na potravní biologii rozlišujeme 6 základních ekologických skupin volně žijících hlístic: fytofágní (fytoparazitické), bakteriofágní, mykofágní, fyto-mykofágní, dravé (zoofágní, obr. 2) a všežravé (polyfágní neboli omnivorní). Různé typy půd a ekosystémů se liší zastoupením těchto trofických skupin. Např. bakteriofágní a mykofágní hlístice jsou více zastoupeny v lesních i polních půdách, méně v lučních. Dravé a všežravé hlístice bývají početnější v přirozených travních ekosystémech. Na jedné lokalitě se v půdě vyskytnou desítky až stovky druhů. Úhrnné abundance půdních hlístic se pohybují od několika set tisíc do několika milionů až desítek milionů jedinců, biomasa od desetin po desítky gramů na metr čtvereční. Vysoké počty hlístic v půdě podstatně ovlivňují koloběh látek a tok energie. Mohou ovlivňovat i ekologickou sukcesii. Vzhledem k malé tělesné velikosti a tím velkému povrchu těla proti objemu mají jedinci vysokou respiraci, tedy i značnou spotřebu živin, resp. energie. Mohou svou konzumací snižovat početnost, ale také stimulovat růst mikroorganismů a tak urychlovat mineralizaci. Dále mohou ovlivňovat produkci rostlin, regulovat populace své kořisti a samozřejmě jsou hlístice kořistí mnohých půdních bezobratlých (ale i specializovaných hub). V některých půdách (např. kryogenní půdy Arktidy) představují klíčovou skupinu živočichů, která nepřímo i přímo ovlivňuje tvorbu, dekom-

pozici a mineralizaci organických látek. V půdách agroekosystémů, kde se fytoparazitické druhy (z obecně ekologického hlediska fytofágové poškozuující rostlinu) mohou přemnožit tak, že způsobují ztráty v desítkách procent primární produkce, představují významné konzumenty prvního řádu a z ekonomického pohledu významné fytopatogeny.

● Vírníci (Syndermata: „Rotifera“)

Vírníci jsou obvykle velmi malí živočichové (0,2–0,7 mm). Tělo mají členěné na hlavu, trup a nohu. Vírivý orgán na hlavě většinou slouží k získávání potravy a plavání, nápadný je žvýkací hltan (mastax), jenž obsahuje tvrdé struktury ke kouskávání či drcení potravy. Rozmnožují se převážně samooplozením – partenogenezí. U pijavenek (Bdelloidea, obr. 3), jež zastupují většinu půdních vírníků, jiné rozmnožování ani neznáme. Ačkoli jsou vírníci známí hlavně ze sladkých vod, v půdě se vyskytují často a pravidelně. Z popsanych přibližně 2 200 druhů jich v půdě pravidelně najdeme okolo 300. Skutečný počet bude ale mnohem větší. Abundance se pohybují mezi desítkami tisíc a miliony na metr čtvereční. Běžně žijí v povrchových vrstvách půdy včetně opadu, v mechových polštářích nebo na lišejnících. Pijavenky mají schopnost kryptobiózy, tedy přečkání nepříznivého období v mimořádně odolném klidovém stadiu. Mohou do něj přejít v kterékoli fázi životního cyklu a přežít tak vyschnutí a jiné extrémní výkyvy podmínek. Vírníci obývají všechny typy půd, nejvíce však pravidelně vysychající půdy a další podobné substráty, kde je kryptobióza zvýhodňuje oproti možným konkurentům. O jejich významu v půdě se ví málo, jistě souvisí s konzumací drobných částic a bakterií, nejčastěji filtrací z půdního roztoku.

1 Krytenka rodu *Tracheleuglypha* na povrchu rozkládajícího se pletiva odumřelého listu dubu. Velikost schránky kolem 100 µm. Foto K. Tajovský

2 Dravá půdní hlístice *Mylonchulus brachyuris* s délkou těla asi 1 mm. Foto L. Háněl

3 Vírící půdní pijavenka *Philodina plena* o délce těla kolem 300 µm. Foto M. Devetter

4 Dravé ploštěnky rodu *Geocentrophora* bývají nejčastěji nalézány ve vlhkém opadu listnatých lesů. Jejich délka těla bývá kolem 2 mm. Foto J. Schlaghamerský

5 Roupice *Buchholzia appendiculata* upřednostňuje organické vrstvy půdy; rozmnožuje se pohlavně i fragmentací (architomií). Juvenilní jedinec s tělem dlouhým asi 4 mm (v dospělosti dorůstají až 12 mm). Foto J. Schlaghamerský

6 Mechovec prostřední (*Melanozetes meridianus*). Pancířník (Oribatida) hojný v jehličnatém i listnatém opadu podhorských lesů, žije se půdními houbami, řasami a rozkládajícími se rostlinnými zbytky. Foto J. Starý

7 Roztoč *Labidostomma luteum*. Dravý roztoč ze skupiny sametkovci (Prostigmata). Velmi rychle se pohybuje v půdním opadu nížinných a podhorských lesů a svými velkými chelicerami a prvním párem nohou loví jiné roztoče, chvostoskoky, hlístice a další drobné bezobratlé. Délka jeho těla se pohybuje v rozmezí 0,7–0,9 mm. Foto J. Starý

● Želvušky (Tardigrada)

Želvušky patří do širšího příbuzenstva členovců. Tělo mají se čtyřmi páry nožek s drápkami (0,2–0,5 mm dlouhé). Ústní ústrojí zahrnuje dva dlouhé bodce, kterými potravu napichují, a savý hltan, jímž vysávají buněčný obsah hub, řas a mechů

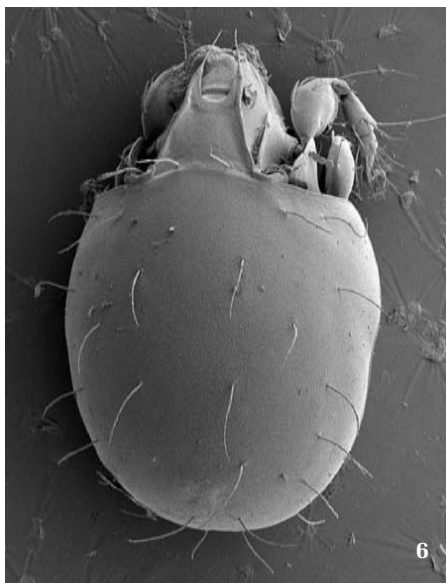
nebo tělní obsah drobných živočichů. Některé také nasávají detrit včetně přisedlých bakterií, větší dravé druhy mohou dokonce nasát celé drobné živočichy (vřítníky, malé želvušky). Mnohé druhy žijí v mořských i sladkovodních sedimentech a na vodních rostlinách. Na souši obývají lišejníky, mechy a půdy (především organické vrstvy, resp. listový opad), v nichž dosahují počtu tisíců až statisíců jedinců na metr čtvereční. V nepříznivých podmínkách upadají do kryptobiózy a mohou tak setrvat desítky let. Vyskytují se i na nejextrémnějších stanovištích, na ledovcích a v pouštích. Je známo asi 1 300 druhů, u nás bylo doloženo 110. Jejich výskyt v půdě bývá shlukovitý, početnost kolísá v průběhu roku a klesá s přibývajícím hloubkou půdy. Význam želvušek v půdě je málo prozkoumaný. Ve vyšších abundancích se často vyskytují v extrémních a narušených prostředích, tedy tam, kde je potlačena mezo- a makrofauna.

● Ostatní mikrofauna

Za zmínku stojí ještě dvě skupiny, početně méně významné, o nichž víme obecně málo, protože dlouhodobě chybějí specialisti, kteří by se jejich výzkumu věnovali. Volně žijící dravé ploštěnky mikroskopických rozměrů (Platyhelminthes: Rhabdiphora) bývají nejčastěji nalézány ve vlhkých vrstvách listového opadu listnatých lesů (např. rod *Geocentrophora*, obr. 4). Jen v půdách rakouského Štýrska bylo nalezeno 26 druhů. V půdách byly také zjištěny rovněž dravé břichobrvky (*Gastrotricha*). Jde jak o druhy známé ze sladkovodního prostředí, tak patrně i nepopsané. O jejich výskytu víme málo (bývají zřejmě přehlíženy), o možném významu ještě méně.

Mezofauna

Půdní mezofauna zahrnuje živočichy s větší šířkou těla (0,2–2 mm). Řadíme k ní mnoho skupin, jejichž zástupci půdu zpravidla obývají trvale. Významný podíl co do počtu druhů i jedinců připadá na drobné členovce („mikroarthropoda“). Z nich představují zpravidla nejvýznamnější skupinu roztoči (*Acari*) a chvostoskoci (*Collembola*). Méně početné jsou hmyzenky (*Protura*) a vidličnatky (*Diplura*; společně s chvostoskoky stojí na bázi vývojové linie šestinohých čili široce pojatého hmyzu) a drobní zástupci stonožkovic – drobnušky (*Paupoda*) a stonožky (*Symphyla*). Svým významem srovnatelné s roztoči a chvostoskoky jsou roupice (*Enchytraeidae*), dominantní skupina drobných půdních kroužkovic (souborně „mikroannelida“). Mezofauna se vyskytuje v organických vrstvách a svrchní minerální půdě do hloubky až 20 cm, většinu zástupců najdeme ve svrchních 5–10 cm. Před nepříznivými podmínkami se chrání horizontální a vertikální migrací, ale i vytvářením klidových stadií. Životní cyklus bývají přizpůsobeny chodu vlhkostních i teplotních změn. Tvoří důležitou součást potravních řetězců a sítí v půdě, zejména těch založených na mrtvé organické hmotě (detritických, saprotrófních). Mnozí zástupci jsou významnými konzumenty mikroskopických hub a bakterií, jiní patří mezi primární rozkladače, někteří jsou draví.



● Roupice (*Enchytraeidae*) a další drobní kroužkovci

Roupice jsou kroužkovci (*Annelida*) blíže příbuzní žížalám. Tělo mívají bělavé až nažloutlé, délky 1–50 mm, výjimečně delší, a šířky do 2 mm. Tělní články zpravidla nesou po čtyřech svazcích rovných či esovitě zahnutých jehlicovitých štětín. Známe přes 700 druhů, ze střední Evropy nové, a to nejen kryptické. Většina roupic žije v půdě, další v sladkovodních a mořských sedimentech. V půdě se zdržují převážně v horních 5–10 cm. Vazba na přítomnost organické hmoty vede také k jejich shlukovitému výskytu. Konzumují odumřelou organickou hmotu i půdní mikroorganismy, přispívají k rozmělnění a rozkladu mrtvé organické hmoty (obr. 5). Při jejím pozření společně s minerálními částicemi produkují trus obsahující organominerální komplexy, které přispívají k tvorbě a udržení půdní struktury. Požíráním půdní mikroflóry ovlivňují její početnost a aktivitu. Jsou významným zdrojem potravy pro další půdní živočichy. Množí se pohlavně (hermafroditi), u některých druhů také samooplozením nebo nepohlavně fragmentací (architomií), což jim umožňuje rychlé množení. Průměrné roční abundance roupic se v závislosti na typu půdy a podnebí pohybují

mezi několika sty a desítkami tisíc jedinců, biomasa mezi 0,02 a 4 g sušiny/m². Populační hustoty v průběhu roku výrazně kolísají – mohou překročit i 300 tisíc jedinců/m². Vysokých hustot dosahují v kyselých půdách jehličnatých lesů, vřesovišť a rašeliníšť, kde se stávají dominantní skupinou mezofauny, a svou činností do určité míry dokonce nahrazují aktivitu žížal. S klesajícím pH totiž početnost a druhová i funkční diverzita žížal klesá, až mohou žížaly zcela vymizet (nejdéle odolávají drobné epigeické druhy v organických vrstvách a mrtvém dřevě). Klesá i relativní význam dalších skupin mezofauny, zatímco roupice dosahují vysokých populačních hustot, ačkoli tvořených malým počtem druhů (1–5). V mírně kyselých až neutrálních půdách lesů a travinných biotopů spolu žije 20–30 druhů roupic, vzácně i více. V tropických půdách (odkud je stále málo údajů) bývá jejich početnost nízká, druhová bohatost je však vysoká.

Kromě roupic se v tropických půdách nalézají také zástupci čeledi nitěnkovití (*Naididae*). I v půdách mírného pásu se k roupicím připojují další drobní kroužkovci. Poměrně často jde o nitěnkovce *Rhyacodrilus falciformis* (žije i ve sladkovodních sedimentech). Můžeme zde narazit rovněž na olejnůšky (*Aelosomatidae*), které mají vlasové štětiny, často nápadně zbarvené tukové kapénky v pokožce a množí se často nepohlavně paratomií. Jde vesměs o druhy běžné ve sladkovodním prostředí, živící se spásáním bakteriálních nárostů. Nacházejí se spíše v málo kyselých až lehce bazických půdách, které bývají aspoň dočasně zamokřené (mohou ale i výrazně vysychat). Ačkoli byly dříve řazeny mezi tzv. máloštětinatce, dnes víme, že vůbec nejde o opaskovce, ale že patří do velké (a parafyletické) skupiny mnohoštětinatců. To platí i pro další dva druhy velice malých rozměrů (1–1,5 mm), jež jsou ovšem výhradně půdní – *Hraabeiella periglandulata* a *Parergodrilus heideri*. Stejně jako roupice se živí odumřelou organickou hmotou a na ní přisedlými mikroorganismy.

● Roztoči (*Acari*)

Půdní roztoči jsou většinou velmi malí pavoukovci (s délkou těla 120–850 μm), některé dravé druhy však dosahují až 5 mm. Vakovitě tělo má nejčastěji oválný nebo kulovitý tvar bez zjevné vnější segmentace, u dospělců se čtyřmi páry nohou. Velká škála různých typů chelicer (prvního páru končetin), charakteristické součásti ústního ústrojí, souvisí s diverzifikací potravních strategií. Dosud bylo popsáno asi 54 600 druhů roztočů z celého světa včetně vysoké Arktidy a kontinentální Antarktidy, a většina z nich žije v půdě. Jsou početně i funkčně dominující skupinou půdních členovců. Jejich abundance dosahují vysokých hodnot v rozmezí tisíců až statisíců jedinců na metr čtvereční. Druhová bohatost jejich taxocenóz bývá vysoká a tomu odpovídá i rozmanitost potravních strategií (obr. 6 a 7). Bohatou skupinu tvoří saprofágní druhy, které představují významnou součást dekompozičních potravních řetězců v půdním prostředí. Mezi půdními roztoči nalezneme

také aktivní predátory regulující populace půdních hlístic, chvostoskoků a ostatních roztočů. Z nich stojí za zmínku především čmelíkovci (Gamasida neboli Mesostigmata), kterých bylo popsáno přes 11 tisíc druhů. Jejich půdní zástupci jsou převážně draví (Gamasina), často specializováni na určitou kořist (mnohdy jiné roztoče nebo chvostoskoky). Další se živí saprofágně nebo vysávají hyfy hub a jednobuněčné řasy (Uropodina). Nejvýznamnější půdní roztoče a jednu z nejpočetnějších skupin půdní mezofauny představují saprofágní pancířníci (Oribatida), jichž bylo popsáno přes 10 500 druhů. Povrch těla mají většinou silně sklerotizovaný (odtud jejich český název). Abundance dosahují v některých typech lesních půd, především těch vlhkých, až několika set tisíc jedinců na čtvereční metr. Nejvyšší početnosti mají v submerzních rašelinicích vrchovišť a v půdách severské tundry, které skýtají velké množství organické hmoty, ale také extrémní podmínky, takže je tento potravní zdroj schopno využívat poměrně malé spektrum půdních živočichů. Jako většina půdních roztočů se vyskytují často výrazně agregované a jejich množství značně sezonně kolísá v závislosti na vlhkosti, teplotě a potravní nabídce. Limitujícím faktorem je obsah organické hmoty v půdě; v její dekompozici hrají pancířníci významnou roli. Druhy živící se odumřelými pletivy vyšších rostlin zvěšují povrch rozkládajících se rostlinných zbytků jejich fragmentací a tím významně zrychlují působení půdních mikroorganismů. Hrají tak důležitou roli v koloběhu živin v půdě a ve stimulaci sukcese půdních hub. Často přitom konzumují i živé půdní mikroorganismy, což platí i pro řadu dalších saprofágů. Mezi odborníky je pro ně zažité označení makrofytofágové, přestože konzumovaná rostlinná pletiva bývají již odumřelá. Mikrofytofágní druhy (živící se půdní mikroflórou) rozšiřují v půdním profilu ve svých exkrementech a na povrchu těla spory hub včetně fytopatogenů. Svou aktivitou a zmíněnými funkcemi podstatně přispívají k tvorbě a udržení půdní struktury. Některé druhy pancířníků jsou meziphostiteli tasemnic, a mohou proto mít i parazitologický význam, např. v oblastech s chovem skotu.

● Chvostoskoci (Collembola)

Chvostoskoci patří mezi šestinohé (hmyz v širším slova smyslu), v rámci nich pak do skrytočelistných (Entognatha – jsou možná parafyletičtí, ale ani po několika molekulárněbiologických studiích nejsou jejich vnější a vnitřní fylogenetické vztahy jednoznačně vyřešeny), kteří se vyznačují ústním ústrojím zanořeným do hlavové kapsle. Stejně zařazení platí pro hmyzenky a vidličnatky (viz níže). Tyto skupiny jsou primárně bezkřídlé a byly dříve řazeny (společně s chvostnatkami a rybenkami) do parafyletického taxonu bezkřídlých (Apterygota). Tělo chvostoskoků tvoří dobře odlišitelná hlava, trup se třemi páry nohou a zadeček s malým počtem článků (obr. 8 a 9). Na každé straně hlavy mají až 8 očí (jejich počet může být redukován nebo mohou úplně chybět). Specifickým znakem skupiny je skákací aparát, sestávající z vidlice (furka) a přídržovací-



ho zařízení (retinaculum) na břišní straně zadečku; obě tyto struktury umožňují při ohrožení vymrštit celé tělo na vzdálenost mnohokrát přesahující jeho délku. Chvostoskoci žijící na povrchu půdy mají skákací aparát dobře vyvinutý, půdní druhy ho mají naopak zakrnělý nebo jim chybí úplně (taktéž u nich bývají více či méně redukovány oči, pigmentace a ochlupení). Chvostoskoci žijí převážně v půdě. Jak svou abundancí, tak počtem druhů je řadíme mezi dominantní skupiny půdní mezofauny. Jejich biomasa není ve srovnání s ostatními dominantními skupinami (pancířníci, roupicemi) tak velká, avšak v půdním prostředí hrají rovněž významnou úlohu v dekompozičních procesech. Je známo více než 8 tisíc druhů chvostoskoků, skutečný počet se odhaduje až na 50 tisíc. U nás bylo zaznamenáno přes 400 druhů. Jejich počty kolísají od několika set až po statisíce jedinců na metr čtvereční v závislosti na podmínkách prostředí, biomasa dosahuje 100–600 mg sušiny/m². Druhově i početně bohatá společenstva chvostoskoků jsou charakteristická pro lesní půdy mírného pásu včetně podhorských smrkových porostů. Chudá společenstva se nacházejí v půdách tropických savan a pouští. Chvostoskoci se živí především mikroorganismy, tekutým obsahem odumřelých a odumírajících rostlinných pletiv, obecněji mrtvou organickou hmotou, některé druhy jsou dravé – jako potrava jim slouží drobní půdní bezobratlí.

● Hmyzenky (Protura)

Hmyzenkám chybějí tykadla, funkčně do jisté míry nahrazena prvním párem nohou napřaženým před hlavu. Také oči zcela chy-

8 Chvostoskok *Tetradontophora biela-nensis*. České jméno larvénka obrovská dobře vystihuje skutečnost, že s délkou až 10 mm patří k největším chvostoskokům na světě. Žije na povrchu půdy v opadu, za vlhkého počasí vylézá na kameny, bylinnou vegetaci a kmeny stromů a neumí skákat. Foto F. Trnka

9 Chvostoskok *Tomocerus minor* žije saprofágně v opadu, svrchní organické vrstvě půdy. Délku těla má do 4,5 mm. Foto P. Krásenský

10 Štětinatka rodu *Campodea*. Štětinatky (Campodeina) se řadí mezi půdní živočichy velmi citlivé na narušení prostředí. Živí se jak drobnými půdními živočichy, tak hyfami hub a odumřelou organickou hmotou. Dorůstá délky do 10 mm. Foto P. Krásenský

11 Štírek *Neobisium polonicum* představuje s délkou těla 5–6,3 mm a šířkou hlavohrudi do 1,3 mm velké zástupce skupiny. Velikostně jsou štírci často na pomezí mezo- a makrofauny. Štírci rodu *Neobisium* obývají listový opad i hlubší humusové vrstvy, ukrývají se pod kameny a tlejícím dřevem. Loví drobné živočichy, např. chvostoskoky. Foto F. Trnka

12 Hmatavec *Bryaxis femoratus* (drabčíkovití – Staphylinidae: Pselaphinae) patří s délkou těla 1,6–1,8 mm a menší šířkou k zástupcům půdní mezofauny. Žije ve svrchní organické vrstvě půdy (více či méně zetlelém listovém opadu) a meších, kde loví roztoče, případně další drobné členovce. Foto P. Krásenský

bějí. Tělo je protáhlé (dlouhé 0,5–2,5 mm), nepigmentované a málo sklerotizované. Ústní ústrojí tvořeně sadou štětínových bodců je bodavě savé. Na hlavě mají párovitý vjemový orgán, pseudoculus, sloužící k hygro- a chemorepci. Živí se pravděpodobně vysáváním houbových vláken, včetně hyf mykorrhizních hub. Žijí ve vlhkých organických vrstvách půdy, mechu apod. V příhodných podmínkách mohou dosahovat hustoty až 10 tisíc jedinců, běžně však jen několik stovek jedinců na metr čtvereční. Bylo popsáno přibližně 700 druhů, ze střední Evropy známe asi 200, u nás bylo doloženo kolem 20 druhů hmyzenek. Vývoj probíhá ve velmi vlhkém prostředí, první vývojová stadia lze chovat v laboratoři i ve vodě. U některých druhů je známa fakultativní partenogeneze.

● Vidličnatky (Diplura)

Vidličnatky (k zařazení viz výše) jsou drobné (zpravidla měří 2–10 mm), obvykle slabě pigmentované (bělavé až žlutavé), s nápadnými růžencovitými tykadly na dobře oddělené hlavě bez očí, se třemi páry nohou s nečláňkovanými chodidly. Dělíme je na dva zřetelně odlišné taxony: štětinatky (Campodeina), s párem dlouhých článkovaných přívěsků na konci zadečku (obr. 10), a škvorovky (Japygina) s párem krátkých klíšťkovitých útvarů, které jsou na rozdíl od zbytků těla silně sklerotizované a slouží k uchopení kořisti. Sesterské postavení obou skupin (monofylie vidličnatek) je zpochybňováno. Největší známý druh škvorovky dosahuje velikosti téměř 60 mm. Žijí v nadložních humusu a svrchní vrstvě minerální půdy, pod kameny a tlejícím dřevem, kde je



dostatečně vysoká vlhkost. Škvorovky preferují teplejší, sušší biotopy; ve střední Evropě se vyskytují v teplejších oblastech, směrem na jih přibývají. Většina druhů vidličnatek pochází ze subtropů a tropů. Celkem bylo popsáno přes 1 000 druhů, ze střední Evropy asi 50, od nás kolem 10. Počty na metr čtvereční se pohybují na úrovni několika set jedinců, v době rozmnožování bývají nalézány pohromadě ve větších počtech. Škvorovky jsou dravé, štětinatky se patrně živí nejen dravě, ale částečně hyfami hub, odumřelou organickou hmotou a snad i pletivy živých rostlin.

● Drobnušky (Paupoda)

Drobnušky představují skupinu drobných, slepých stonožkovec (Myriapoda) o délce těla 0,5–2 mm. Tělo složené z hlavy a trupu má až 11 článků, na většině z nich je po jednom páru nohou. Z celkově asi 380 druhů u nás žije 22, nejčastěji v mechu a nejsvrchnějších humusových vrstvách především lesních půd. Jejich početnost bývá velmi nízká, nejvýše 300–500 jedinců na metr čtvereční. Jsou považovány za sapro- a mycetofágní, zřejmě vysávají hyfy hub či konzumují jemné organické částice.

● Stonoženky (Symphyla)

Stonoženky jsou již o něco větší stonožkovci (do 10 mm délky). Tělo se skládá z hlavy bez očí, s dlouhými řetízovitými tykadly, a až 14článekového trupu. Většina článků je opatřena párem krátkých nohou. Bývají bělavě zbarvené, tělním povrchem prosvítá tmavý obsah střeva. Vnější kostra je bez výraznější inkrustace, proto jim lépe vyhovuje vlhčí prostředí. Žijí ve svrchních organických vrstvách lesních i lučních

půd, pronikají i do větších hloubek. Celkem známe na 170 druhů, u nás máme doloženo 11. Za obzvláště příznivých podmínek může jejich početnost dosahovat až 20 tisíc jedinců na čtvereční metr. Nejsou schopny vytvářet chodby, využívají existující půdní póry včetně chodbiček jiných živočichů. Konzumují jemný organický detrit a s ním i mikroflóru.

● Ostatní mezofauna

Do půdní mezofauny náleží i další drobní bezobratlí, často juvenilní stadia a menší zástupci skupin jinak řazených do makrofauny: mladší stadia mnohonožek (Diplopoda) a stonožek (Chilopoda), malé druhy štírků (Pseudoscorpionida, obr. 11) a zástupci některých hmyzích řádů (obr. 12) jako trásnokřídlí (Thysanoptera), drobné ploštice (Heteroptera), někteří brouci (Coleoptera) včetně larev nebo drobné larvy dvoukřídlých (Diptera). Na pomezí mezo- a makrofauny se nacházejí dvě skupiny primárně bezkřídlého hmyzu: chvostnatky (Archeognatha) a rybenky (Zygentoma) – společně také jako parafyletické šupinušky („Thysanura“). Chvostnatky (bývají 6–25 mm dlouhé) se živí řasami, lišejníky a rostlinným detritem, vzácněji dravě. Jsou teplomilné a preferují skalní výchozy, sutě apod. Určitého půdně biologického významu tak nabývají na surových půdách, kde konzumují řasy a lišejníky a jejich trus významně přispívá k tvorbě organické vrstvy. Podobně žijí v jižní Evropě některé rybenky (délka těla 5–30 mm). Jediná nesyntropně žijící rybenka střední a severní Evropy je r. mravenčí (*Atelura formicaria*), která je vázaná na půdní hnízda mravenců. Může překvapit, že i v rámci

půdní mezofauny narazíme též na zástupce bytostně vodních živočichů, a to koryšů klanonožců (Copepoda), konkrétně plazi-vek (Harpacticoida; dorůstají délky 1 mm). Žijí dravě ve vlhkém opadu listnatých lesů, další pak ve zvodnělých vrstvách podloží.

Kolektiv spoluautorů: Michaela Bryndová, Miloslav Devetter, Ladislav Háněl, Lubomír Kováč, Josef Starý, Karel Tajovský a Miloslav Šimek

Príspevek vznikl s podporou programu Strategie AV21 Záchrana a obnova krajiny.

Použitou literaturu uvádíme na webu Živy. S tématem souvisejí články v Živě 2015, 5: 207–209 a 227–229; 2016, 1: 27–30 nebo 2019, 5: 220–223.

Dovětek z redakce

Autoři v tomto příspěvku používají pojmy běžné v půdní biologii, které neodpovídají současnému pohledu na fylogenetické vztahy živých organismů, jenž se snažíme v Živě respektovat (blíže např. Živa 2016, 1 a 2019, 5). Dovolili jsme si proto komentovat jejich užití krátkým doplňkem.

Bezobratlí (evertabrata) stejně jako prvoci (protozoa) nejsou v současnosti uznávanými taxonomickými jednotkami, ale soubornými pojmy podobně jako třeba bezkřídlý hmyz, zooplankton apod. Měly by proto být psány s malými písmeny, aby bylo zřetelné, že je nechápeme jako taxonomické skupiny. Organismy, které autoři označují jako protozoa, protistologové nazývají heterotrofní protista. Obecně považujeme za nešťastné používání parafyletických skupin. Snažíme se v Živě informovat o nových názorech na fylogenezi a tyto pojmy, byť užité v ekologickém kontextu a s komentářem, že jde o parafyletické skupiny, jsou matoucí. To se týká dnes neuznávaných skupin Entognatha a Apterygota i řazení olejnušek mezi mnohoštětinatce.

Další poznámka se týká počtu druhů v rámci jednotlivých živočišných kmenů. Prakticky všechny soudobé učebnice zoologie považují za druhy nejpočetnější kmen živočichů měkkýše, nikoli hlístice.