

Živá půda 5. Půdní makrofauna a megafauna

Z půdních organismů jsme v předchozích dílech našeho seriálu představili mikroorganismy, řasy, houby i drobnější živočichy. Tentokrát se zaměříme na živočichy, pro jejichž pozorování většinou již nepotřebujeme speciální pomůcky, tedy na makrofaunu a megafaunu. Opět se přitom soustředíme na ty, kteří jsou z hlediska půdní biologie nebo ekologie významní. V případě megafauny možná překvapí, kolik různých obratlovců lze v podstatě považovat za součást půdní fauny. Studium půdních obratlovců zpravidla provádějí specialisté na danou taxonomickou skupinu mimo obor půdní biologie, a vliv megafauny na půdní prostředí tak zůstává často neprobádaný. O megafauně proto podáme spíše letmý přehled, zatímco na půdní makrofaunu se zaměříme podrobněji.



Makrofauna

Půdní makrofauna zahrnuje živočichy dobře pozorovatelné pouhým okem, s šířkou (tloušťkou) těla nad 2 mm. Délka těla může dosahovat až desítek centimetrů. Patří sem žížaly, plži a ploštěnky většího vzrůstu a široké spektrum zástupců z řad členovců. Stanovená hranice mezi mezo- a makrofaunou je do určité míry arbitrární, avšak souvisí se skutečností, že živočichové této velikosti si v půdě zpravidla aktivně razí či prohrabávají chodby nebo se zdržují výhradně na půdním povrchu (epigeon), kde se ukrývají pod kameny, rostlinným opadem a kusy dřeva, případně do tlejícího dřeva pronikají. Epigeické druhy prolézají vrstvami opadu, do minerální půdy však pronikají nanejvýš v souvislosti s rozmnožováním (kladení vajíček) nebo během některých fází vývoje (např. kuklení, život larev), případně v půdě vyhledávají úkryty před predátory nebo nepříznivými klimatickými podmínkami. Řada saprofágních druhů se významně podílí na rozmělnění rostlinného opadu (primární rozkladači). Svou činností připravují podmínky pro nástup drobnějších saprofágů, navazujících na započaté rozkladné procesy. Predátoři mezi makrofaunou jsou dalším článkem v potravním řetězci založeném na konzumaci mrtvé organické hmoty. Živí se ostatními půd-

ními živočichy, ovlivňují či regulují jejich stavy a podílejí se tak významně na koloběhu látek i toku energie v terestrických ekosystémech. Nejsou však pouze součástí rozkladného (saprotrofního, detritového) potravního řetězce, protože loví i půdní fytofágy, tedy především druhy požírající kořínky. Kromě toho se jejich kořisti stávají druhy žijící na vegetaci.

● Žížaly (Megadrili)

Především v půdách mírného pásu jsou žížaly nejdůležitější skupinou makrofauny. Patří k nejznámějším půdním bezobratlým, avšak málokdo ví, že názvem „žížala“ označujeme více než 5 300 druhů převážně suchozemských kroužkovců (Annelida) zařazených do 23 čeledí. Jsou rozšířeny na všech kontinentech kromě Antarktidy, většina čeledí však obývá tropické a subtropické oblasti nebo mírné pásy mimo Evropu. Ve střední Evropě se vyskytují téměř výhradně zástupci žížalovitých (Lumbricidae) s více než 150 druhy, z nichž u nás žije 49. Jejich tělo je válcovité, v zadní části může být hranaté či zploštělé. Zbarvení žížal je velmi rozmanité, od bělavé až po červené, purpurové, hnědé, dokonce i smaragdově zelené, sytě modré nebo s nápadně zbarvenými skvrnami. Nejmenší žížaly dorůstají délky 1–2 cm, největší přes 3 m. Naši nejdelší žížalou je více než půlmetrová *Aporrectodea hubei*,

obývající stepní fragmenty na Mikulovsku a Znojemsku (blíže viz také Živa 2015, 5: 236–239). Druhově i početně bohatá společenstva žížal nalezneme ve vlhkých půdách lužních lesů, v eutrofních prameništích a v lučních půdách. Naopak kyselé půdy rašelinišť a jehličnatých lesů, ale i většina orných půd jsou na žížaly chudé, mohou v nich i chybět. V půdách mírného pásu dosahují průměrných počtů 30–400 jedinců/m², což představuje 2–50 g biomasy. Evropské druhy žížalovitých, které byly člověkem zavlečeny na jižní polokouli, však na tamních loukách a pastvinách čítají přes dva tisíce jedinců a tvoří biomasu až 350 g/m².

Žížaly jsou saprofágové, jako zdroj potravy využívají zejména odumřelou organickou hmotu rostlinného původu a mikroorganismy. Dělíme je do tří ekologických skupin, které se liší způsobem života a vlivem na půdní strukturu a půdotvorné procesy. Epigeické (povrchové) druhy jsou většinou malé, obývají organické půdní vrstvy a nevytvářejí chodby. Endogeické (půdní) druhy jsou středně velké až velké a žijí ve svrchních vrstvách minerální půdy, kde si vytvářejí většinou nestabilní, horizontálně orientované chodbičky. Živí se silně rozloženou organickou hmotou a mikroorganismy. Anektické (hlubinné) žížaly jsou velké a vytvářejí hluboké vertikální chodby (obr. 1). Potravu získávají na půdním povrchu a před jejím pohlcením ji zatahují do svých chodeb, kde proběhne částečný rozklad. Žížaly ovlivňují půdní prostředí především produkcí velkého množství exkrementů a tvorbou chodeb, které patří k největším půdním pórům. V jejich střevě dochází k rozrušení vazeb mezi minerálními a organickými složkami půdy a současně zde probíhají biochemické a chemické procesy, které napomáhají tvorbě nových organominerálních komplexů a stabilizaci půdní organické hmoty. Exkrementy mají zpravidla podobu zpevněných hrudek s vysokým obsahem organické hmoty. Jejich produkcí žížaly výrazně přispívají k tvorbě půdní struktury i mikrostruktury. Pozitivně působí na vodní režim a provzdušnění půdy a zvětšují povrch v půdě, čímž usnadňují mikrobiální aktivitu a pohyb mikrofauny.

V půdách s velkým množstvím žížal obvykle vzniká humusová forma mul, která se vyznačuje tmavou barvou a vysokým obsahem dusíku. Půdy bohaté na žížaly mají obecně lepší jímavost vláhy. Vertikálně probíhající chodby většinou přečkávají záplavy a významně zvyšují rychlost infiltrace vody. Půda je pak méně náchylná k podmáčení a vyšší podíl srážkové vody se dostane přímo ke kořenům rostlin. Následně se zvyšuje odolnost vůči erozi (za určitých podmínek ovšem ukládání trusu žížal na povrchu může půdní erozi i posílit). Tvorbou chodeb, zatahováním organických zbytků z povrchu do půdního profilu, jejich promícháváním s minerálními půdními částicemi, trávením a obohacováním o produkty metabolismu a slizový materiál tak žížaly plní významné půdotvorné funkce, ovlivňují růst rostlin i populace ostatních půdních organismů. Rovněž představují důležitý zdroj potravy mnoha obratlovců: obojživelníků, plazů, ptáků a savců. Živí se jimi i řada bez-



1 Anektická neboli hlubinná žížala *Dendrobaena platyura* (Lumbricidae) žije v hlubokých svislých chodbách v hlubších, středně vlhkých až vlhkých hlinitých půdách. Délka těla 6,5 až 17 cm. Foto V. Pižl

2 Plošík *Trogulus* sp. Tento rod je z evropských sekáčů (Opiliones) snad nejvíce přizpůsoben životu v povrchové vrstvě půdy; maskuje se částicemi půdy nebo detritu přichycenými na těle, loví plže. Délka těla zhruba 8 mm

3 Sklípkanek pontický (*Atypus muralis*, Atypidae) je silně vázán na stepi či suché trávníky na spraši nebo skalním podkladu, kde si hloubí až 50 cm hluboké nory pomocí velkých chelicer. Je nejohroženější z našich tří druhů sklípkanů (silně ohrožený – EN). Délka těla samice 15–25 mm. Foto P. Krásenský (obr. 2 a 3)

4 Páříci se proužkenky podzemní (*Megaphyllum projectum*, Juliformia). Druh patří mezi tzv. juliformní mnohonozky s protáhlým válcovitým tělem. Jde o primární rozkladače opadu a tlejícího dřeva. Délka těla do 35 mm. Foto P. Dolejš



obratlých živočichů. Specialisty lovící především žížaly najdeme jak u hmyzu, tak mezi suchozemskými ploštěnkami, plži, pijavkami a stonožkami. Jsou též hostiteli mnoha parazitů.

● Sekáči (Opiliones)

Skupina pavoukovců (Arachnida) s kompaktním tělem, bez snovacích bradavek a žláz, obvykle se čtyřmi páry velmi dlouhých nohou. Žijí ve vegetaci i na půdním povrchu. Životu v organických vrstvách půdy jsou přizpůsobeni plošíci s plochým protáhlým tělem a zkrácenými nohama (obr. 2). Je známo kolem 6 tisíc druhů sekáčů, u nás žije na 38. Většina se živí dravě, mnozí jsou také mrchožraví nebo všežraví – kromě živočišné potravy konzumují houbová vlákna, exkrementy i rostlinný materiál. Kořist loví ze zálohy nebo aktivním pronásledováním. Potravu netráví na rozdíl od pavouků mimotělně, ale ukrajují, trhají a polykají její malé části.

● Pavouci (Araneae)

Pavouci jsou nejpočetnější a nejznámější pavoukovci, o délce těla od 0,4 mm do 9 cm (u tropických sklípkanů, při maximálním rozpětí nohou 25 cm). Tělo sestává ze dvou nápadných oddílů: hlavohruď se čtyřmi páry nohou a na stopce připojeného zadečku se snovacími žlázami. Pavouci se rozmnožují kopulací po složitých námluvách. Jejich potravou jsou zejména čle-

novci, které loví za použití jedových žláz ústních v koncových bodcích chelicer. Většinou jde o generalisty, známe ale také druhy specializované na lov mravenců, termitů nebo stejnonožců. Některé druhy konzumují i uhynulé živočichy, byl pozorován i příjem nektaru. Potravu přijímají ve formě tekutiny vzniklé externím působením trávicích šťáv (mimotělní trávení), přičemž trávicí tekutina působí buďto v takřka neporušeném těle kořisti, nebo v kaši vzniklé rozdrčením kořisti chelicerami. Žijí jak v nadzemních částech ekosystémů, tak na povrchu půdy a v jejích organických vrstvách, případně pronikají do dutin minerální půdy a rozvolněného podloží. Celkově je popsáno přes 48 tisíc druhů pavouků. U nás bylo zjištěno 875 domácích a zdomácnělých druhů, z nichž asi polovina žije na povrchu půdy nebo v ní.

Epigeické druhy aktivně vyhledávají kořist nebo na ni číhají v záloze, často v různě uspořádaném předivu, pod kameny a kusy dřeva apod. Nejznámější a nejpočetnější jsou slídačkovití (Lycosidae) a skálovkovití (Gnaphosidae). Organické vrstvy a větší póry svrchní minerální půdy obývají ve velkých počtech drobné druhy (kolem 2–3 mm) z několika čeledí. Hojně zastoupení mají plachetnatkovití (Linyphiidae), zejména z podčeledi Erigoninae. Pavouci patří k nejúspěšnějším predátorům, v povrchových vrstvách půd mají proto velký ekologický význam. Někteří ovlivňují půdní prostředí také svou hrabavou činností (obr. 3).

● Mnohonozky (Diplopoda)

Zástupci této třídy stonožkovců (Myriapoda) mají většinou protáhlé tělo tvořené hlavou a trupem s vyšším počtem tělních článků (více než čtyři), z nichž většina (tzv. dvojčlánky) je opatřena dvěma páry nohou. Na hlavě se nachází pár tykadla a shluky jednoduchých očí, které mohou u některých druhů chybět. Na bocích těl-

ních článků většiny druhů ústí obranné žlázy, produkující odpudivé látky.

Velikost dospělců našich druhů se pohybuje v rozmezí 2–45 mm. Celkový počet druhů je odhadován asi na 90 tisíc, z nichž bylo zatím popsáno přes 10 tisíc. U nás je doložen výskyt 78 druhů (viz Živa 2019, 4: 184–187). Mnohonozky obývají především svrchní vrstvy půdy, rostlinný opad a tlející dřevo včetně prostor pod tlející kůrou. Preferují vlhčí stanoviště s dostatkem organických zbytků (obr. 4). Většina druhů žije v lese, mnohé také v travních porostech s různými stanovištními podmínkami, orných půdách, ruderalních místech, zahradách a sklenících. Početnost se pohybuje od několika jedinců po desítky až stovky jedinců na metr čtvereční, biomasa může dosahovat 4–8 g/m². Živí se převážně saprofágně rostlinným opadem, rozkládajícím se dřevem, ale také mikroskopickými houbami, řasami a dalšími půdními mikroorganismy. Některé druhy požírají i zbytky živočišných těl nebo živá pletiva rostlin. Za spoluúčasti mnohonozek (a dalších půdních členovců, např. larev dvoukřídlých a stejnonožců) vzniká strukturní humusová forma, které se říká arthropodový moder.

● Stonožky (Chilopoda)

Stonožky jsou jedinými dravými zástupci stonožkovců. Na jejich hlavě se nachází po jednom páru tykadla a očí (jednoduchých očí, jejich shluků nebo očí složených, často však zcela chybějí) a ústní ústrojí. K hlavě těsně přiléhá první článek trupu s velkými kusadlovými nožkami, které obsahují jedové žlázy ústící na koncových drápech. Slouží k uchopení a usmrcení kořisti. Následuje řada článků trupu, každý s jedním párem nohou, zakončená článkem s párem tzv. vlečných nožek (nejsou za tělem vlečeny, ale slouží jako jakási zadní tykadla či makadla, případně k uchopení kořisti), jedním či dvěma články s gonopody (drobnějšími končetinami s rozmnožovací funkcí) a telsonem (koncovým článkem bez končetin). Během vývoje dochází buď k postupnému dorůstání článků trupu (anamorfóza), nebo se z vajíčka líhne jedinec již s plným počtem segmentů a po jednotlivých svlékáních se jen zvětšují tělesné proporce (epimorfóza). Délka těla našich druhů se pohybuje od několika milimetrů až do 6 cm. Bylo popsáno přes tři tisíce druhů, z našeho území 72. Stonožky obývají půdní prostředí nejrozličnějších ekosystémů. Jsou hojně zastoupeny především v lesních půdách a dobře vyvinutých



půdách přirozených travinných biotopů. Živí se jako nespecifičtí predátoři drobnými půdními bezobratlými, např. larvami hmyzu a jinými členovci, žížalami a roupicemi, největší zástupci i malými obratlovci. Výjimečně požírají materiál rostlinného původu.

Představují významnou skupinu predátorů s vlivem na populace ostatních drobných půdních živočichů. Jejich početnost závisí na stanovištních podmínkách včetně dostupnosti vhodné kořisti. Průměrné počty se pohybují v rozmezí desítek až stovek jedinců, s biomasou 0,4 až 2 g/m². Schopnost vytvářet vlastní chodby je u nich malá, využívají existující prostory a chodbičky vzniklé fyzikální cestou nebo aktivitou jiných půdních živočichů. V půdě lze rozlišit dvě hlavní ekomorfologické skupiny. Do první patří různocočlenky (*Lithobiomorpha*) a stejnočlenky neboli stonohy (*Scolopendromorpha*), které jsou velmi pohyblivé (obr. 5). Žijí v rostlinném opadu, pod kameny a padlým dřevem, v trouchnivějícím dřevě a pod kůrou pařezů, padlých kmenů a větví nebo v mechových polštářích. Druhou skupinu představují zemivky neboli mnohočlenky (*Geophilomorpha*). Nemají oči, jsou málo pigmentované a osídlují hlubší vrstvy nadložního humusu i minerální vrstvy půd. Jde tedy o půdní živočichy v nejužším slova smyslu (euedafické). Dlouhé, tenké, mnohočlánkové tělo a krátké nohy jim umožňují prolézat úzkými půdními póry (obr. 6). Běžně je najdeme v půdách polí a zahrad nebo v kompostech.

● Suchozemští stejnoonožci (*Isopoda: Oniscidea*)

Stejnonožci jsou primárně mořští „korýši“ (dnes *Pancrustacea*). Suchozemští stejnoonožci – stínky (obr. 7) a svinky – se ale natolik přizpůsobili životu na souši, že ani pro rozmnožování nemusejí vyhledávat vodní prostředí. Jednou z hlavních adaptací je vchlípení dýchacího povrchu některých článků končetin (exopoditů) s původně žaberní funkcí a vznik pseudotracheálních žaber neboli vzdušnicových plic. Některé druhy jsou hygrofilní, zůstaly vázány na velmi vlhké prostředí, a dýchají pomocí článků končetin (endopoditů) s funkcí žaber. Drobné druhy si vystačí s dýcháním přes povrch těla. Velikost našich druhů se pohybuje od 1,5 do 20 mm. Je známo přes 3 600 druhů, u nás jich bylo doloženo 43. Obývají svrchní organické půdní vrstvy včetně listového opadu, rozkládající se dřevní hmoty apod. Některé

druhy pronikají do hlubších minerálních vrstev. Hojně jsou v lesních půdách, ale také v půdách otevřených biotopů (louky, obdělávané půdy aj.). Mnohé žijí synantropně (zahrady, komposty, rumišťe). Populační hustoty se pohybují mezi desítkami a stovkami jedinců na metr čtvereční, v přírodních podmínkách (mokřadní biotopy, travnaté biotopy s mírným vlhkým klimatem) mohou dosahovat až tisíce jedinců. Pro stejnoonožce je charakteristické shlukování ve velkých počtech v úkrytech např. pod dřevem nebo kameny. Živí se odumřelou organickou hmotou převážně rostlinného původu. Při lokálním přemnožení mohou napadat živé rostliny a působit mírné škody. Přispívají k rozemňování mrtvé organické hmoty na menší části a k její dekompozici průchodem přes trávicí trakt, svými exkrementy pak k tvorbě půdní struktury. Opakovaně požírají vlastní trus s nově se rozvíjející mikroflórou, kterou využívají jako zdroj výživy. Jsou významnou složkou potravy predátorů: drobných savců, ptáků, ale také např. některých pavouků.

● Termiti (*Blattodea: Isoptera*)

Tato odvozená skupina švábů je nejstarší známou skupinou sociálního hmyzu. Délka těla dělníků a vojáků se pohybuje od 2 do 14 mm, pohlavní jedinci mohou být o řád větší. Druhů, kterých známe kolem 3 100, ubývá se vzdáleností od rovníku, s nadmořskou výškou a s degradací obývaných biotopů. Termiti jsou citliví na vysychání a nízké teploty, vyskytují se proto zejména ve vlhkých a teplých oblastech. Centrem jejich výskytu jsou lesy a savany v tropech a subtropích. Některé druhy si budují hnízda ve stromech, půdněbiologický význam mají ty s hnízdy pod zemí, včetně druhů s typickými termitišti tyčícími se nad úroveň terénu. Významně se podílejí na přeměnách organické hmoty, koloběhu živin a promíchávání půdy. Vzhledem k velkému abundancím představují v tropech a subtropích jedny z hlavních hybatelů půdotvorných procesů a cyklů živin, mimořádný význam zde mají při rozkladu dřeva. Jejich hlavním zdrojem potravy je rostlinná hmota v různém stadiu rozkladu od mrtvého dřeva a trávy přes listový opad až po půdu s různým podílem organické složky. Velmi efektivně tráví celulózu, kromě jejich enzymů tomu napomáhají symbiotičtí prvoci nebo bakterie ve střevech a symbiotické houby pěstované v hnízdech. Tím se termiti výrazně podílejí na rozkladu mrtvé rostlinné hmoty a rychle tak vracejí živiny do půdy a ke kořenům

rostlin. Podobně jako mravenci hostí v hnízdech řadu jiných organismů včetně hadů, mravenců, brouků a mnohonožek.

● Mravenci (*Hymenoptera: Formicidae*)

Sociálně žijící mravenci jsou čeledí blanokřídlých s velikostí těla od 0,5 do 5 cm. Popsáno bylo přes 15 400 druhů a poddruhů, obývajících nejrůznější terestrické biotopy všech kontinentů kromě Antarktidy. U nás žije nejméně 122 druhů. Ne všechny však mají užší vazbu k půdě. Ačkoli většina jedinců (dělnice) zůstává po celý život nelétavá, jsou velmi aktivní a dokážou své okolí rychle a efektivně prohledávat. V půdě představují jednu z nejpočetnějších skupin makrofauny. Vytvářejí kolonie čítající od několika desítek po miliony jedinců; jejich biomasa tvoří významný podíl celkové biomasy půdních bezobratlých. Výrazně přetvářejí okolní prostředí a ovlivňují dostupnost potravních zdrojů i životní podmínky jiných organismů svázaných s půdou, protože jsou spolu s žížalami a termity řazeni k tzv. ekosystémovým inženýrům.

Mravenci hnízdí či hledají potravu na povrchu půdy (včetně vrstvy opadu), v mrtvém dřevě, ale i v hlubších vrstvách půdy. Budují si nadzemní i podzemní hnízda, s tím souvisí transport velkého množství organického materiálu (jehličí, větviček apod.) i minerálních částic, zejména v případě druhů hnízdících v půdě. Živí se především lovem a požíráním uhynulých bezobratlých živočichů, nicméně konzumují i širokou škálu dalších typů potravy (houby, části semen, plody a nektar rostlin, medovici). Důležitý je jejich úzký vztah se savým hmyzem (mšicemi, křísy), díky němu mravenci dokážou významnou měrou, byť nepřímou, využívat biomasu živých rostlin (trofobióza). Tak např. mravenec žlutý (*Lasius flavus*, obr. 8), hojný i u nás v travinných biotopech, má trofobiotický vztah k minimálně 22 druhům mšic sajících na kořincích. Jeho kolonie, žijící v podzemních mravenišťích a čítající tisíce jedinců, opatrují a využívají obdobně velké počty těchto mšic. Především mravenci rodu *Formica* v lesích mírného a boreálního pásu jsou považováni za „zdravotní policii“ ekosystémů, jelikož výrazně regulují počty hmyzích býložravců, působících hospodářské škody.

Významná je i tvorba množství organického odpadu (trus, odpady z potravních zásob) přispívajícího k utváření půdní struktury. Stavbou hnízd a různých ochranných struktur promíchávají a pro-



5 Stonoha *Scolopendra subspinipes* je velký druh s kosmopolitním rozšířením v tropech a subtropích. Agresivní lovec se silným jedem napadá velké pavoukovce včetně štírů i malé obratlovce. Délka těla až 20 cm. Foto J. Schlaghamerský

6 Zemívka *Stenotaenia linearis* (Geophilomorpha). Protáhlé tělo této stonožky tvořené velkým počtem článků s krátkými nožkami je uzpůsobeno pohybu v chodbičkách kořisti. Délka těla až 50 mm

7 Stínka zední (*Oniscus asellus*, Oniscidae) patří mezi naše nejhojnější stejnonožce. Žije na vlhkých místech, v opadu, pod kameny, spadlými kmeny, ale také ve sklepích nebo na rumišťích, kde se živí organickými zbytky rostlinného původu. Délka těla až 18 mm. Foto F. Trnka (obr. 6 a 7)

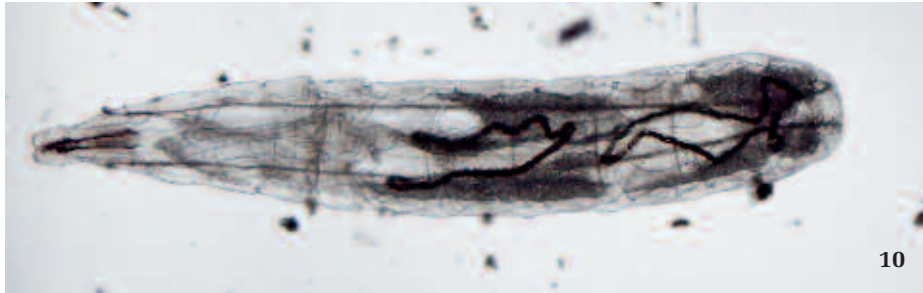
8 Mravenec žlutý (*Lasius flavus*) přenáší mšici. Je to převážně podzemní druh mravence travinných biotopů, jehož význam v půdě se zakládá hlavně na bioturbaci (převrácení půdy) a trofobioze s mšicemi sajícími na kořincích. S délkou těla 2–4 mm a příslušně menší šířkou náleží spíše do mezofauny, ačkoli bývají mravenci jako skupina obvykle řazeni k makrofauně. Foto P. Krásenský

9 Potemník písečný (*Opatrum sabulosum*, Tenebrionidae), jeden z nejhojnějších potemníků střední Evropy. Stavbou těla a způsobem života je adaptován na podmínky suchých písčitých půd. Larvy žerou v půdě živá i mrtvá pletiva rostlin. Délka těla až 10 mm. Foto P. Krásenský

10 Larva blíže neurčeného druhu krátkorohých dvoukřídlých (Diptera: Brachycera) z půdy. U larev této skupiny jsou nohy a hlavová kapsle redukovány, tvrdé struktury vyztužují jen ústní ústrojí. Délka asi 4 mm. Foto J. Schlaghamerský

● Dvoukřídlí (Diptera)

Početný řád hmyzu, jehož dospělci se vyznačují jedním párem blanitých křídel s jednoduchou žilnatinou, vyskytující se po celém světě včetně polárních oblastí. Dosud popsané druhy se blíží 160 tisícům,



odhaduje se však, že by jich mohlo být až kolem jednoho milionu. Pro naše území se uvádí asi 6 tisíc druhů. Nezanedbatelná část dvoukřídlých prodělává larvální vývoj v půdním prostředí, kde tvoří sice dočasnou, avšak významnou skupinu půdní mezo- až makrofauny. Mnohé z těchto druhů vyhledávají zamokřené půdy, s přechodem k životu v sedimentech vodních těles. Z půdněbiologického hlediska jsou důležité především larvy tiplic (Tipulidae), muchnic (Bibionidae), smutnic (Sciaridae) a pakomárů (Chironomidae). Za příznivých podmínek mohou jejich hustoty lokálně dosahovat až tisíce jedinců na metr čtvereční (hnízdovitý výskyt). Vysoké počty larev jsou známy z kompostů, hnojišť a jiných obdobných stanovišť s nahromaděnou vlhkou, rozkládající se rostlinnou hmotou. Jako saprofágové se podílejí na přeměně mrtvé organické hmoty, zejména v půdách listnatých lesů, kde patří k důležitým rozkladačům opadu včetně tlejícího dřeva. Muchnice se mohou při velkých hustotách žít ve větší míře i kořeny. Kromě výše jmenovaných se v půdě vyvíjí či aspoň kuklí plejáda dalších dvoukřídlých patříčích buďto také mezi primitivnější, parafyletické dlouhorohé („Nematocera“), nebo ke krátkorohým (Brachycera, obr. 10).

● Brouci (Coleoptera)

Tento řád hmyzu tvoří s více než 400 tisíci popsány druhy asi pětinu známých druhů živočichů, přičemž skutečný podíl bude ještě vyšší. Odhady diversity brouků v tropech naznačují, že reálný počet druhů může dosahovat až několik milionů. Charakteristickým znakem je přeměna prvního páru křídel na krovky. Brouci jsou hojně zastoupeni také v půdním prostředí. Mnozí žijí na půdním povrchu jako součást epigeonu. Další obývají organické vrstvy půdy a pronikají i do vrstev minerálních. Mezi nejvýznamnější patří střevlíkovití (Carabidae) včetně dříve samostatné podčeledi svižníkovití (Cicindelinae). Se zhruba 30 tisíci druhy jde o jednu z nepočtenějších čeledí, u nás žije přes 500 druhů. Velká většina střevlíků je dravá; jako mnozí predátoři přitom často konzumují také

uhynulé živočichy. V určité míře přijímají i rostlinnou potravu, především se to týká semenožravých dospělců některých druhů. Obecně představují rychlé a dobře adaptované lovce s velkými a silnými kusadly a dlouhými běhavými nohama. Jejich kořisti se stávají živočichové různé velikosti, zpravidla bezobratlí, pohybující se po povrchu nebo ve svrchních vrstvách půdy. Kromě různých vývojových stadií členovců může jít např. o žížaly, roupice nebo plže (na ty se některé druhy střevlíků přímo specializují). Larvy mnohých svižníků žijí v horizontálních nebo vertikálních až 1 m hlubokých chodbách v písčité půdě a číhají na kořist pohybující se po povrchu (obr. 11).

Další v půdě početná čeleď jsou drabčíkovití (Staphylinidae). Čítá na 63 tisíc popsaných druhů. Tělo drabčků se zpravidla vyznačuje velice zkrácenými krovkami a protaženým, pohyblivým zadečkem. To umožňuje menším druhům pronikat i do poměrně malých prostor jak v organických, tak minerálních vrstvách půdy. Drabčíci jsou převážně draví a loví bezobratle na půdním povrchu i v samotné půdě. Některé druhy se specializují na lov chvostoků nebo roztočů.

Mezi mrchožroutovité (Silphidae) patří hrobaří (rod *Nicrophorus*), kteří zahrabávají mršiny drobných obratlovců do půdy jako potravu pro své larvy.

Obdobně zahrabávají trus býložravých savců někteří koprofágní zástupci čeledi chrobákovití (Geotrupidae) a vrubonovití (Scarabaeidae). Další žijí přímo v trusu na půdním povrchu a živí se jím. Některé druhy budují v půdě hluboké systémy chodeb a komůrek, kam ukládají napéčované čerstvé listy rostlin, ty pak tlející slouží za potravu jejich larvám (např. u nás vyhnulý chrobák révový – *Lethrus apterus*). Larvy mnoha dalších druhů listorohých brouků žijí v půdě také saprofágně (např. někteří zlatohlávcí) nebo rhizofágně (jako dobře známé ponravy chroustů). Dalšími významnými rhizofágy jsou larvy kovaříkovitých (Elateridae), drátovci (některé jsou také dravé či všežravé).



11



12

Rhizofágní v larválním stadiu i jako dospělci jsou rovněž mnozí nosatcovití (Curculionidae), mezi kterými nacházíme řadu druhů adaptovaných na život ve svrchních, ale i hlubších vrstvách půdy (redukce očí, ztráta schopnosti letu apod.).

● Ostatní makrofauna

Mezi půdní makrofaunou najdeme zástupce mnoha dalších skupin hmyzu. Z rovnokřídlých (Orthoptera) jsou to někteří cvrčci (Grylloidea), především však krtonožky (Gryllotalpidae). Tvoří rozsáhlé systémy půdních chodeb a jsou většinou všežravé (rhizofagie z nich činí nevídané obyvatele obdělávaných půd). Od západní po střední Evropu je typickým druhem listového opadu, jímž se také převážně živí, cvrček lesní (*Nemobius sylvestris*). Známější je cvrček polní (*Gryllus campestris*), který si staví nory ústící na povrch a je všežravý (podobně žijí i další, blíže příbuzné druhy). Na teplejších stanovištích žije u nás v hnízdech mravenců pod kameny cvrček mravenčí (*Myrmecophilus acervorum*), dorůstající jen několika milimetrů. V jižní Evropě a dalších částech světa najdeme řadu příbuzných druhů taktéž u mravenců či termitů. Živí se patrně jako kleptoparaziti, snad i larvami a vajíčky svých hostitelů.

V listovém opadu na půdním povrchu se setkáme i se šváby (Blattodea). U nás jde o saprofágní druhy rusců (rody *Ectobius* a *Phyllodromica*). V subtropích a tropech půdněbiologický význam švábů narůstá. Kromě zmíněných termitů zde ve vyšších populačních hustotách najdeme mnoho dalších druhů, často značné velikosti.

Ve svrchních vrstvách půd (včetně minerálních) žijí také všežraví škvoři (Dermaptera, obr. 12). V organických vrstvách půdy najdeme rovněž některé plošnice (Heteroptera); v mírném pásu se jich v tomto prostředí ale vyskytuje poměrně málo, např. dravé druhy čeledi malenkovití (Ceratocombidae). Zmínku si zaslouží cikády (Auchenorrhyncha: Cicadoidea) s víceletým vývojem larev v půdě, kde sají na kořenech, přičemž mohou pronikat až do 3 m hloubky. V Severní Americe žije řada druhů rodu *Magicicada*, který si zasloužil zvláštní pozornost hromadným líhnutím velkých dospělců z půdy (asi 400 jedinců/m²) v extrémně dlouhých, třinácti- či sedmnáctiletých intervalech. Ze síťokřídlých (Neuroptera) zmíníme mravkolvy (Myrmeleonidae), jejichž larvy si budují nálevkovité pasti v písčité půdě a loví mravence. Z blanokřídlých byla již řeč o mravencích. Mnoho vos a včel si staví hnízda v půdě, některé vosy a žahalky vyhledávají kořist pod zemí,

tu paralyzují a nakladou do ní vajíčko; larva se pak živí tkáněmi kořisti.

Z „korýšů“ skupiny různonožců (Amphipoda) se některé druhy z čeledi Talitridae v Austrálii a Tasmánii zcela přizpůsobily životu ve vlhké organické vrstvě suchozemských, zpravidla lesních ekosystémů. Jeden z nich, *Arcitalitrus sylvaticus*, dosahuje v deštných pralesích hustot čtyř tisíc jedinců/m². Byl zavlčen a uchytil se v různých částech světa včetně Britských ostrovů (tam také příbuzný *A. dorrieni*).

Z pavoukovců nebyla výše řeč o štírech (Scorpionida), kteří již na jihu Evropy, a o to více v subtropických a tropických oblastech, získávají význam jako půdní a epigeičtí predátoři. Velice rychlími a zdatnými epigeickými predátory jsou v suchých, stepních až pouštních oblastech i solifugy (Solifugae). V subtropích a tropech najdeme na povrchu půdy (v listovém opadu, pod kameny apod.) krabovce (Amblypygi) a bičovce (Uropygi), kteří loví mnohé zástupce půdní fauny. Někteří bičovci si i vyhrabávají nory. V listovém opadu tropických a subtropických lesů Afriky a Ameriky (od Texasu po Brazílii) jsou zastoupeni další draví pavoukovci – roztočovci (Ricinulei), kteří měří 5–10 mm. O štírcích (Pseudoscorpionida) byla již řeč v minulém dílu, protože jde o významné predátory mezofauny a juvenilní jedinci či drobnější druhy štírků jsou velikostně na pomezí mezo- a makrofauny. I pro větší zástupce platí, že pro pohyb v půdě využívají různé půdní póry a skuliny, k čemuž jim napomáhá dorzoventrálně zploštělé tělo (půdní druhy, u nás např. rodu *Neobisium*, mají však tělo válcovitější než druhy adaptované na život pod tlející kůrou dřevin).

Ve vlhkém listovém opadu, v mechových polštářích, pod kameny a kusy dřeva, ale také v puklinách v minerální půdě otevřených stanovišť žijí v subtropích a tropech převážně jižní polokoule drápkovci (Onychophora). Dosahují délky těla 0,5 až 20 cm a patří k členovcům v nejšířším slova smyslu (Panarthropoda). Loví různé půdní a epigeické bezobratlé, které usmrctví vstříknutím trávicích enzymů. Velkou kořist předtím znehybní lepkavým slizem z velkých párovitých žláz, který vystřikují z ústních papil po obou stranách ústního otvoru. Na obdobných stanovištích žijí suchozemské ploštěnky (Platyhelminthes: Geoplanidae, obr. 13), dosahující značné druhové rozmanitosti např. na Novém Zélandu a v jihovýchodní Asii, ale také v Jižní Americe. Některé druhy žijí i v chladnějších částech světa nebo horském prostředí,

11 Zdánlivě bizarní stavba těla larvy svižníka polního (*Cicindela campestris*) umožňuje zakotvení těla ve vertikální chodbě v půdě a uzavření ústí chodby plochou hlavou a štítem, které také slouží jako „lopatka“ při hrabání. Přiblíží-li se vhodná kořist, vymrští larva hlavu (často v záklonu), popadne kořist kusadly a zatáhne do chodby. Délka těla asi 15 mm. Foto P. Krásenský

12 Škvoři (Dermaptera) tvoří často významnou součást svrchních vrstev půd. Na obr. samička škvara obecného (*Forficula auricularia*) se snůškou. Délka těla 10–20 mm. Foto P. Krásenský

13 Dravá terestrická ploštěnka rodu *Bipalium* (Platyhelminthes: Geoplanidae) z Japonska. Délka těla 6 cm

14 Sklovatka rudá (*Daudebardia rufa*) je dravý plž se zakrnělou ulitou, který loví žížaly, malé plže i členovce. Délka těla 16–20 mm. Foto M. Horsák

15 Blatnice skvrnitá (*Pelobates fuscus*) vyhrabává v lehkých půdách nory do hloubky až 1 m, k čemuž jí slouží velké patní mozoly s ostrou hranou. Délka těla 4–8 cm. Foto V. Pižl

16 Sysel obecný (*Spermophilus citellus*) je jedním ze zástupců pozemních veverkovitých hlodavců. Žije na stanovištích s krátkostébelnou vegetací, kde si zakládá systém podzemních chodeb a komůrek, čímž ovlivňuje půdní prostředí. Délka těla až 30 cm. Foto J. Schlaghamerský (obr. 13 a 16)

a to, navzdory citlivosti na vysychání, i v poměrně suchých oblastech. Jsou dravé, případně mrchožravé, přičemž mohou konzumovat různé členovce, žížaly, plže nebo jiné ploštěnky. Některé byly zavlčeny do Severní Ameriky i Evropy; např. ploštěnka novozélandská (*Arthurdendyus triangulatus*) začala redukovat populace žížal na Britských ostrovech a již se objevila v západní části kontinentální Evropy. Suchozemské jsou rovněž některé pijavice (Annelida: Hirudinea), běžněji v tropech, kde často jde o krevsající druhy, ale tři druhy čeledi Xerobdellidae, živící se nejspíše žížalami, známe jen z Evropy, z jižního okraje Alp a z Dinárského pohoří.

Daleko běžnější součástí půdní makrofauny tvoří plži (Gastropoda). Kromě převládajících plicnatých stopkookých plžů (Pulmonata: Stylommatophora) žijí v našich půdách také síměnky (*Carychium* spp., kdysi řazené mezi spodnooké, dnes do taxonu Acteophila) a předožábří („Prosobranchia“) z čeledi jehlovkovití (Aciculi-



dae). Předzožábří plži, kteří svou schránku uzavírají trvalým víčkem (operculum), jsou výrazně zastoupeni v půdách tropů, z evropských zástupců jmenujme ještě nápadnou kruhoústku lesní (*Pomatias elegans*). Obecně plži preferují půdy bohaté na vápník, který potřebují pro stavbu ulity (proto je tato závislost menší u druhů s redukovanou ulitou). Ve svrchních vrstvách půdy jsou zastoupeni řadou druhů středně velkých až téměř mikroskopických. V Evropě proniká nehlouběji do minerální půdy (běžně do 40 cm, někdy značně hlouběji) mykofágní bezočka šídlovitá (*Cecilioideus acicula*), drobný, slepý a nepigmentovaný druh s tenkostěnnou, štíhlou schránkou. Do půdy pronikají často různí nazi plži, přičemž jim absence ulity umožňuje protáhnout se překvapivě úzkými skulinami. Velké druhy plžů obývají půdní povrch, kde jim za úkrytu slouží prostory pod kameny, padlým dřevem, listy rostlin apod. Plži jsou často všežravci, do značné míry saprofágní, mnohdy se živí i houbami a řasami. Velké druhy půdního povrchu konzumují ve větší či menší míře také živou biomasu rostlin. V půdě žijí i vyhraněně dravé druhy, u nás především sklovatky (rod *Daudebardia*, obr. 14) typické svou redukovanou schránkou. Půdní prostředí plži ovlivňují především rozměňováním a „skeletováním“ rostlinného opadu, čímž přispívají k jeho fragmentaci a při průchodu trávicí trubici i transformaci. Významná je jejich exkrece slizu, kterou je půda obohacována o živiny, což podporuje mikrobiální aktivitu. Běžně do půdy kladou vajíčka.

Megafauna

Půdní megafauna zahrnuje živočichy, kteří svými tělesnými rozměry přesahují parametry předchozích skupin. Někdy jsou mezi ně řazeny i velké žížaly. Především však jde o obratlovce, kteří jsou alespoň v určité fázi života vázáni na půdní prostředí. Živí se menšími půdními živočichy, v případě mnohých savců pak býložravě, přičemž potravu vyhledávají přímo v půdě (kořínky, hlízy apod.) nebo konzumují nadzemní vegetaci. Více méně půdní druhy najdeme mezi obratlovci jak u obojživelníků, tak u plazů a savců. Z obojživelníků jsou bytostně půdní tropičtí červonoši (*Gymnophiona*), ačkoli jsou mezi nimi i vodní druhy. Také mnohé žáby a ocasatí mírného pásu tráví značnou část života v úkrytech na půdním povrchu, nebo dokonce do půdy aktivně zalézají. V sypaných půdách se do hloubky až několik desítek centimetrů zahrabávají blatnice (rod *Pelobates*, obr. 15) rozšířené od Maroka a západní Evropy po severní Írán a západní Sibiř. Podobně se chovají příbuzné žáby z čeledi Scaphiropodidae v Severní Americe. Z plazů stojí za zmínku hlavně různí subtropičtí a tropičtí zástupci čeledi dvouplazovití (*Amphisbaenidae*), zeměplazovití (*Trogonophidae*) a slepákovití (*Typhlopidae*). Na některé jejich druhy narazíme v jižní Evropě, z naší fauny se jim vazbou na epigeické až půdní prostředí nejvíce blíží slepýši (rod *Anguis*).



Značný vliv na epigeon i edafon v užším slova smyslu mají hmyzožraví savci. Mnozí loví na povrchu, ale řada druhů je přizpůsobena životu v půdě. Převážně v mírném pásu severní polokoule jsou rozšířeni krtkovití (*Talpidae*), které není třeba blíže představovat, mezi nimi se však vyskytují i zástupci, jež za půdní označit nelze. Hmyzožraví jsou také afričtí zlatokrtovití (*Chrysochloridae*), z nichž mnozí vytvářejí systémy podzemních chodeb, další „plavou“ pískem. Na první pohled se jim hodně podobají vakokrti (rod *Notoryctes*), kteří žijí v písčitých půdách Austrálie a žijí se zřejmě hlavně lovem bezobratlých. Z hlodavců jsou zcela vázáni na půdní prostředí

díky druhu z čeledi slepcovití (*Spalacidae*) v jihovýchodní Evropě, Asii a Africe, rypošovití (*Bathyergidae*) v Africe nebo pytlonošovité (*Geomyidae*) ve Střední a Severní Americe. U nich nacházíme běžně končetiny i jiné části těla, např. zuby, přizpůsobené hrabání, redukci až ztrátu zraku, v extrémním případě, jako je rypoš lysý (*Heterocephalus glaber*), i redukovanou srst a pigmentaci. Bez vlivu na půdní prostředí nejsou ani další hlodavci s půdními norami jako syšl (obr. 16), svišti a psouni (veverkovití – *Sciuridae*), pytlouši (*Heteromyidae*), myšivky a tarbíci (tarbíkovití – *Dipodidae*) nebo křečci a hraboši (myšovité – *Muridae*). Tím není výčet savců, kteří si vyhrabávají nory, zdaleka úplný, v ostatních případech je ale vliv této činnosti na půdní prostředí daleko lokalizovanější, a tedy i méně podstatný.



To platí i v ještě větší míře pro nory ptáků, které bývají zpravidla zakládány ve svislých stěnách substrátu, jenž představuje navzdory svému sypanému charakteru spíše výchozí materiál pro tvorbu půdy, tedy matečnou horninu (spraše, písky, náplavové hlíny, typicky erozní břehy vodních toků). Vliv ptáků na půdní faunu se tak projevuje především formou predace, která může být dosti významná. Hrabavá činnost obratlovců obecně spočívá v kypření a převracení půdy (bioturbace), které zároveň mění vodní i teplotní režim a dostupnost živin v půdním profilu. Významné je ukládání organického materiálu ve větší hloubce (hnízdni materiál, zásoby potravy, trus i uhynulá těla živočichů). Řada bezobratlých, především hmyzu, se také specializovala na život v norách a podzemních stavbách různých hrabavých savců, zpravidla ale nebývají počítáni mezi půdní faunu.

Po přehledu nejvýznamnějších skupin půdních organismů v dosavadních dílech seriálu se příště zaměříme na metabolické a fyziologické procesy, které v půdě probíhají právě díky jejich přítomnosti a aktivitě.

Po přehledu nejvýznamnějších skupin půdních organismů v dosavadních dílech seriálu se příště zaměříme na metabolické a fyziologické procesy, které v půdě probíhají právě díky jejich přítomnosti a aktivitě.

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

Použitou literaturu uvádíme na webu Živy. K dalšímu čtení Živa 2008, 3: 122–123; 2012, 4: 205–209; 2014, 5: 227–229 a 239–241; 2015, 6: 298–299.

Kolektiv spoluautorů: Václav Pižl, Karel Tajovský, Ivan H. Tuf, Jiří Tůma a Miloslav Šimek