

# Živá půda 7. Prostorová, časová a funkční organizace půdy

Z dosavadních dílů seriálu Živá půda (viz Živa 2020, 1–4 a 6; 2021, 1) si již můžeme udělat dobrou představu o bohatosti života v tomto prostředí. Probrali jsme nejvýznamnější skupiny půdních organismů a jejich fyziologickou rozmanitost. Pozorný čtenář si přitom jistě uvědomil i to, že půdní organismy nežijí izolovaně. Naopak, bakterie a archea vytvářejí obvykle kolonie rozrůstající se po povrchu půdních částic, vláknité mikroorganismy včetně aktinobakterií a hub se navzájem proplétají a obalují částice, drobní živočichové se shlukují poblíž zdroje potravy atd. Pro jejich mikroskopickou velikost a z toho plynoucí metodická omezení víme o prostorové distribuci mikroorganismů a nejmenších živočichů poměrně málo, ale i tak je jisté, že půdní organismy nejsou v půdě rozmístěny nahodile. Existují zákonitosti, zatím však jen částečně rozkryté, které určují jejich distribuci v půdním prostředí. Pochopitelné jsou potravní nároky – organismy vyhledávají zdroje živin a energie a pouze za jejich dostatku se mohou rozvíjet. Zdroje mohou být místně a dočasně hojné, ale v zásadě jsou v půdě vždy limitované. Organismy si tak vzájemně konkurují, a to nejen na své „velikostní“ a metabolické úrovni. Zdaleka ne všechny vztahy mezi nimi v půdě ale mají konkurenční charakter – organismy jsou navzájem propojeny mnoha vazbami. Když používáme termín „společenstvo půdních organismů“, vyjadřujeme tím, že je jich mnoho, a také reflektujeme skutečnost, že nejde o „osamělé jedince“, ale že žijí společně a ve vzájemných interakcích. V tomto článku se zaměříme na prostorovou a funkční organizaci půdy, na to, jak je půda vnitřně strukturovaná a jak v ní mohou organismy s nejrozmanitějšími nároky žít společně.

Půda představuje prostorově nesmírně heterogenní prostředí na styku pevné, kapalné a plynné fáze a je pro ni typická i časová proměnlivost. Jak jsme uvedli v minulém dílu, očekávaným důsledkem je velká schopnost půdních organismů i rostlin přizpůsobit se této všeobecné heterogenitě a variabilitě. Zároveň platí, že

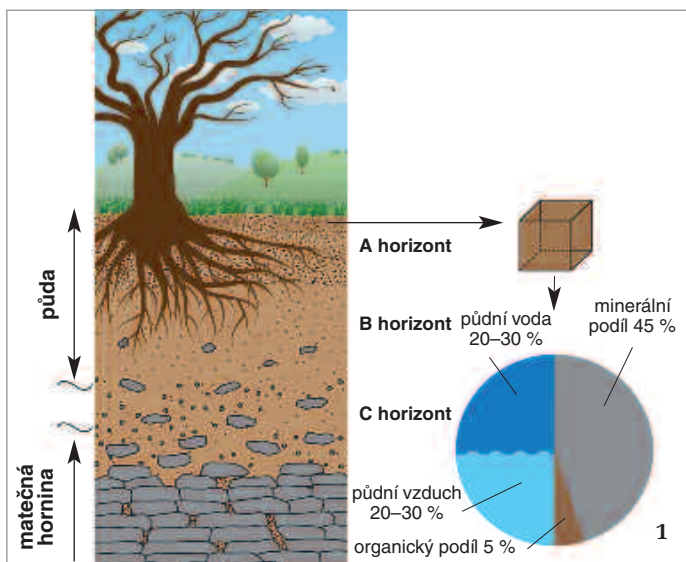
v půdě současně existuje široká škála podmínek – záleží jen na měřítku, které použijeme. V mikroměřítku, tedy buněk jednotlivých mikroorganismů, existují strmé gradienty chemických i fyzikálních podmínek, např. koncentrací jednotlivých iontů, molekul plynů, parciálního tlaku plynů, ale i teploty apod. Tyto gradienty se

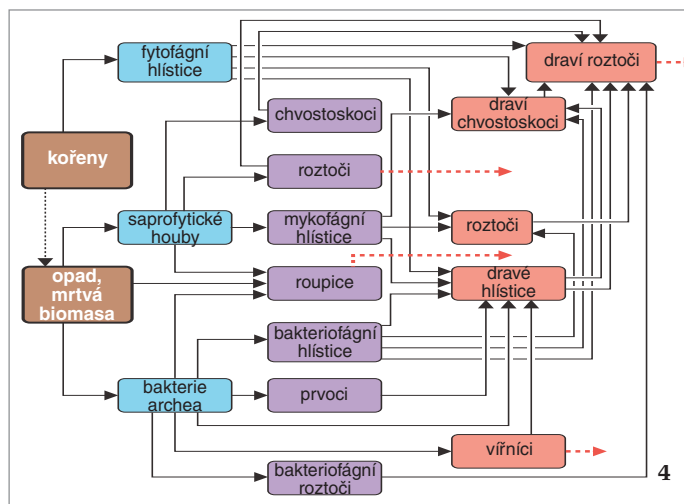
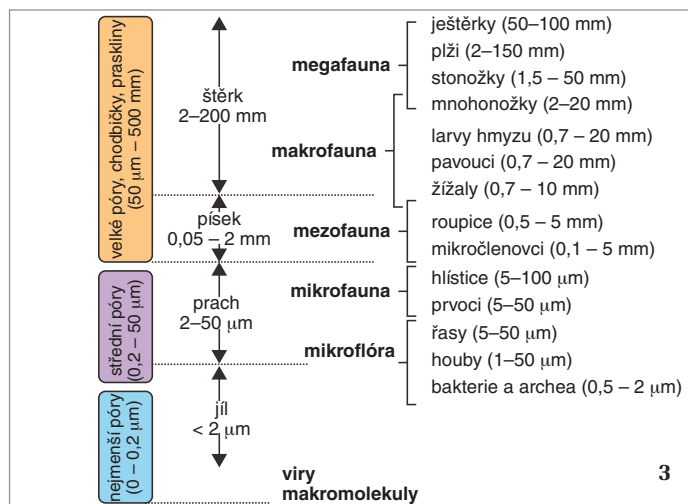
vyrovnávají difuzí a prouděním, které ale mají jen omezenou rychlost. V určitých mikroprostředích vymezených prostorově i časově jsou aktivní určité organismy a nedaleko (hovoříme nyní o škále mikrometrů až maximálně milimetrů), doslova v sousedství, mohou panovat zcela jiné podmínky, které podporují aktivity úplně jiných organismů. Jak se měřítko pohledu zvětšuje, půda nám může připadat homogennější; to ovšem jen proto, že pouhým okem nevidíme rozmanitost jejího prostředí, tvořeného jednotlivými půdními částicemi – organickými i anorganickými – a jejich agregáty a půdními póry mezi nimi. Nevidíme ani většinu půdních organismů.

Přes obecně vysokou heterogenitu není prostorové uspořádání půdy chaotické; naopak podléhá jistým zákonitostem. V důsledku působení půdotvorných činitelů se v průběhu vývoje půdy vytvářejí horizonty, tedy vrstvy podle horizontálního uspořádání půdních částic, se specifickými vlastnostmi, s určitým pH, obsahem minerálních látek a organické hmoty, texturou, barvou atd. Obecným fenoménem je např. snižování pórovitosti v půdním profilu od povrchu do spodních vrstev nebo také kumulace organické hmoty v povrchových vrstvách (obr. 1).

1 Půda je rozlišena do jednotlivých vrstev (horizontů), které se označují velkými písmeny (např. A, B, C). Vyvinutá půda je strukturní a skládá se z pevných částic a pórů mezi nimi. Většinu pevných látek tvoří minerální podíl, jen kolem několika procent objemu připadá na organické látky. Celkový objem pórů bývá kolem 50 %. Póry jsou částečně vyplněny půdní vodou, částečně půdním vzduchem. Jejich poměr se mění, při vysychání nahrazuje vodu vzduch a naopak. Půda, v níž se zmenšuje objem pórů např. nesprávným obděláváním (utužováním apod.), neposkytuje rostlinám a půdním organismům vhodné podmínky pro život.

2 Tropičtí mravenci *Oecophylla smaragdina* (m. krejčík) hodující na uhynulém hmyzu. Tito mravenci jsou nejen výkonnými mrchožrouty, ale živí se i býložravým hmyzem. Jsou tak vítanými hosty na plantážích, kde redukují počty škůdců plodin. Foto J. Tůma





Půdní organismy do velké míry závisí na půdní struktuře. Vzhledem k tomu, že celková pórovitost půdy bývá v rozsahu 30–60 objemových procent, mohou organismy přinejmenším teoreticky obývat velkou část půdního tělesa. Část půdních pórů je vždy vyplněna vodou, která představuje vhodné prostředí pro organismy s „vodním typem“ dýchání. K nim patří např. bakterie a archaea, žijící v nejmenších pórech nebo ve vodním filmu na povrchích půdních částic, ale i některé skupiny živočichů přijímajících kyslík povrchem těla, tedy rozpuštěný v půdní vodě. Ve větších pórech střídavě zaplněných vodou a vzduchem mohou žít a přemísťovat se jiné skupiny edafonu, např. roztoci a chvostokoci, tedy živočichové, kteří dýchají trachejemi a dalšími orgány a přijímají plyný kyslík ze vzduchu. Pórovitost půdy a obsah vody v půdě determinují, kde a které organismy mohou v daném půdním mikroprostředí žít a být aktivní. Život v půdě je tedy fyzicky omezen na póry (obr. 3). Druhým zásadním limitujícím faktorem pro půdní organismy jsou zdroje energie a živin. Místní a časová dostupnost zdrojů vede k mozaikovitému výskytu aktivních organismů, které migrují a shlukují se v místech dočasné hojnosti, či v případě mikroorganismů se zde rychle množí.

### Ekologické niky, potravní řetězce a sítě

Každý organismus žije v určitém prostředí, které využívá a často také přetváří. Souhrn podmínek prostředí a zároveň i role, kterou v něm organismus má, se označuje termínem nika. Ekologickou niku si můžeme představit jako prostor s mnoha vlastnostmi (vlhkost, teplota, pH atd.), jejichž rozpětí definuje ekologickou valenci pro daný organismus – podmínky, za nichž může žít, rozmnožovat se a plnit své funkce a role. Druhy s úzkou ekologickou valencí, tedy náročné na specifické podmínky, se nazývají stenoekní, zatímco jejich protipól, druhy přizpůsobivé a nenáročné, jsou euryekní. Půdních organismů je tolik a mají tak různé nároky na podmínky prostředí, že mezi nimi najdeme všechny typy v široké škále od striktně stenoekních po euryekní. Toto dělení je ovšem velmi zjednodušené a schematické, ale může dobře posloužit např. při porovnání ekologie dvou druhů. Pro úspěšný život ve svém prostředí vyvinuly jednotlivé skupiny půdních organismů různé životní strategie.

Standardním přístupem (nejen) v půdní ekologii je koncepce potravních řetězců a potravních sítí, zavedená poprvé asi před 100 lety pro prostředí tundry „otcem funkční ekologie“ Charlesem S. Eltonem (1900–1991). V půdě se podle dominantního zdroje organických látek tradičně rozlišují dva typy potravních řetězců: založený na kořenových exsudátech v rhizosféře a založený na nadzemním detritu. Řetězec v rhizosféře je rychlý, mikrobiální obrat, produkce a biomasa jsou několikrát větší než v detritovém řetězci. Potravní řetězce ale nejsou striktně lineární a v reálném prostředí jsou často propojeny s jinými řetězci. Tak vzniká potravní síť (obr. 4 a 5). Půdní potravní síť je nesmírně složitá, neboť zahrnuje obrovské množství organismů a jejich rozmanitých skupin a skládá se z mnoha propojených potravních řetězců. Jednodušší modely potravních sítí jsou sice názorné a mohou přispět k pochopení vztahů v půdě (i v celém ekosystému), ale zřejmě jen málo odpovídají skutečné situaci. Stále častěji je také představa lineárních potravních řetězců nahrazena modelem navzájem provázaných (zesíťovaných) řetězců či kanálů (reticulated channels), v nichž se mnohem více uplatňuje omnivorie (všežravost): např. herbivoři mohou být za jistých okolností saprofytové a dravci mají celou řadu kořistí napříč trofickými úrovněmi. V půdním prostředí nejspíš existuje mnoho organismů, které „ignorují“ schematické oddělení detritového a kořenového řetězce a živí se různorodou potravou (multi-channel omnivores), např. omnivorní žížaly, hlístice a roztoci. Výzkum v této oblasti stále probíhá, nicméně se zdá být potvrzené, že je třeba se vzdát klasické představy oddělených lineárních potravních řetězců. Koncepce ekologických nik a vztahových sítí je sice široce přijímána, ale stále také diskutována, vyplešována a opět zpochybňována, jak obecně, tak o to více v půdní ekologii (např. Wolkovich 2016, de Vries a Caruso 2016). Život v půdě je mnohem provzácnější a rozmanitější, než předkládaly dřívější modely, a paradigma půdní biologie a ekologie se mění.

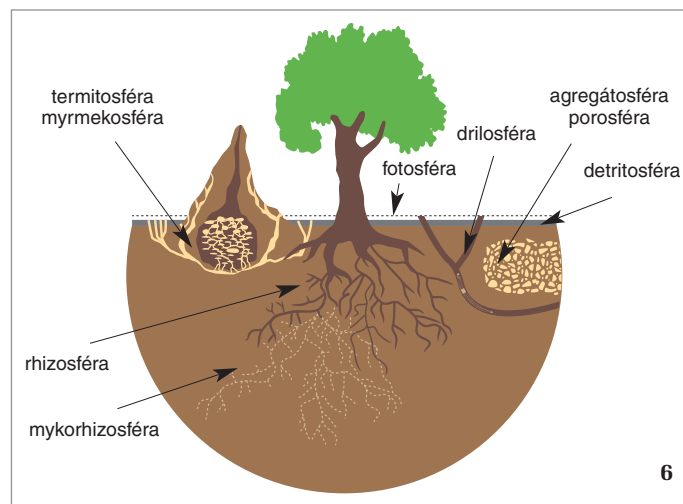
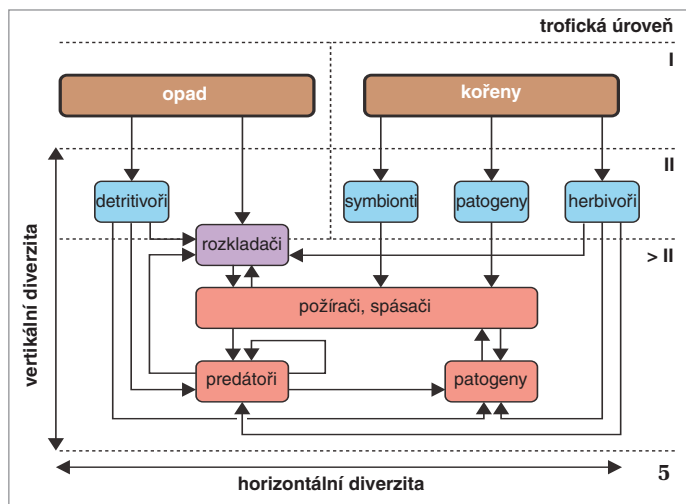
### Aktivita organismů, půdní sféry

Živé organismy se v půdě nacházejí v různém fyziologickém stavu – jako aktivní, potenciálně aktivní nebo dormantní. Aktivní organismy se účastní přeměn látek

a energie. Potenciálně aktivní se mohou aktivovat na stejnou metabolickou úroveň během minut (zejména mikroorganismy) až hodin. Dormantní organismy se mohou z neaktivních forem (spory, cysty aj.) aktivovat řádově během dnů. V půdě se nacházejí i mrtvé organismy v různé fázi rozkladu, které jsou významným zdrojem živin, uhlíku a energie. Aktuálně aktivní mikroorganismy představují pouze 0,1 až 2 % celkové mikrobiální biomasy, zatímco na potenciálně aktivní mikrobiální biomasu připadá 10–40 %, výjimečně až 60 % (Blagodatska a Kuzjakov 2013). Pro specifická mikroprostředí, kde mikrobiální procesy probíhají s mnohem vyšší rychlostí a větší intenzitou interakcí, než jak je tomu za průměrných podmínek v půdě, byl zaveden termín mikrobiální hotspots (microbial hotspots). Analogicky pro časový rozměr zvýšené mikrobiální aktivity termín mikrobiální hotmoments (microbial hotmoments); v českém jazykovém prostředí tyto termíny dosud nemají všeobecně přijímané ekvivalenty, někdy se používá výraz ohnisko. Model mikrobiálních hotspotů a hotmomentů, který bychom mohli charakterizovat jako koncepci půdních mikroprostředí se zvýšenou mikrobiální aktivitou, má svého předchůdce v koncepci specifických půdních sfér (obr. 6). Tento přístup představuje jinou – obecnější – variantu snahy o popis a poznání komplikované situace v půdě, než jakou nabízí starší koncepce potravních sítí, zahrnující pouze potravní vztahy mezi jednotlivými skupinami organismů v půdě. Kromě lépe nebo hůře rozlišitelných horizontů a gradientů půdních vlastností můžeme téměř v každé půdě nalézt specifická prostředí (sféry, funkční domény), která mají zvláštní vlastnosti odlišující je od zbytku půdy a charakteristicky se vyznačují zvýšenou biologickou aktivitou. Je však třeba poznamenat, že v reálné půdě jsou tyto jednotlivé „sféry“ někdy těžko rozlišitelné a prostupují jedna v druhou. Jde tedy do jisté míry o hypotetická (mikro)prostředí v půdě, především z hlediska jejich prostorového, ale i časového vymezení. Z hlediska funkčního mají tyto sféry (a zřejmě i další, zde nevyjmenované) velký význam, a lze tedy i tuto koncepci využít pro lepší pochopení vnitřní organizace půdy.

Biologicky významné sféry v půdě jsou zejména povrchová vrstva osídlená hlavně





**3** Životním prostředím půdních organismů jsou půdní póry, které obklopují půdní částice různé velikosti. Organismy mohou žít jen v pórech větších, než je velikost (tloušťka) jejich těla. V pravé části schématu jsou uvedeny příklady skupin půdních organismů dané velikosti. Upraveno podle: F. Buscot (2005)

**4** Potravní síť zoedafonu v půdě agroekosystému. Jednotlivé druhy/rody jsou spojeny do funkčních skupin podle typu potravy. Na kořenech se živí fytofágní hlístice, mrtvá biomasa je zdrojem energie a živin pro saprofytické houby a bakterie. Ty tvoří potravu mnoha dalších skupin půdní fauny. Vrcholem této specifické trofické pyramidy jsou draví roztoči, kteří představují potravu pro další skupiny zoedafonu (zde již nezobrazeno). Ekosystémem „protéká“ energie, primárně ze slunečního záření, z jedné trofické úrovně do další ve formě potravy. Při každé přeměně ale dochází ke ztrátám energie ve formě tepla, a tak má každá vyšší trofická úroveň k dispozici méně energie než předchozí, její celková biomasa je proto nižší. Upraveno podle: P. C. de Ruiter a kol. (2005)

**5** Vztahy mezi diverzitou a funkcí v půdě. Diverzita půdních organismů je propojena s jejich funkcí a má dva „rozměry“: horizontální obsahuje funkční skupiny v rámci téže trofické úrovně, zatímco vertikální prochází různými trofickými úrovněmi. Zejména trofická úroveň II je bohatá na funkční skupiny. Vyšší trofické úrovně zahrnují predátory (dravce) a patogeny, živící se obvykle zástupci několika nižších trofických úrovní. Upraveno podle: S. Wurst a kol. (2012)

**6** Biologicky významné sféry (funkční domény; blíže popsány v textu) v půdě představují hlavní systémy aktivity a regulace, v nichž probíhá vstup organických látek do půdy a rozklad organické hmoty. Mají tři obecné komponenty: zdroje (opad, půdní organická hmota atd.), rozkladače (mikroorganismy, enzymy) a regulátory (makroorganismy, zajišťující mimo jiné vytváření sfér a míchání a transport materiálů). Hranice mezi sférami nejsou ostré a někdy je ani nelze určit. Upraveno podle: P. Lavelle a A. V. Spain (2001)

fototrofními organismy (fotosféra); vrstva opadu (detritosféra), která může i nemusí být víceméně totožná s fotosférou; dále drilosféra, tedy část půdy ovlivňovaná žížalami; porosféra, představující vnitřek a blízké okolí půdních pórů a prolínající se s drilosférou; agregátosféra, zahrnující prostředí mikro-, mezo- a makroagregátů v půdě; a rhizosféra, půda v blízkém okolí kořenů rostlin, resp. mykorrhizosféra, zahrnující vedle rhizosféry ještě půdu ovlivněnou mykorrhizními houbami. Za specifické lze považovat i části půdy pod vlivem mravenců a termitů (myrmekosféra, termitosféra).

#### ● Fotosféra

Tato svrchní část půdy je přímo vystavena slunečnímu záření a proniká do ní sluneční světlo. Často bývá totožná s biologickou krustou na povrchu půdy. Krusta pionýrských stadií vývoje půdy je podle klasické představy tvořena zejména sinicemi (v sušších podmínkách) nebo zelenými řasami (ve vlhkých podmínkách), krusta vyvinutých půd obsahuje velké spektrum organismů: sinic, řas, hub, bakterií, archeí, lišejníků i mechorostů. Dobře rozlišitelnou biologickou krustu můžeme nalézt zejména u půd v prostředích nepříznivých pro rozvoj rostlin, např. v pouštích oblastech v horkých i studených podmínkách, v arktické i alpské tundře nebo ve vysokohorských oblastech. V podmínkách příznivých pro rozvoj rostlin se na povrchu vznikající půdy postupně vytváří vrstva opadu, je zde tedy vyvinuta detritosféra. Hranice mezi fotosférou a detritosférou však není ostrá.

#### ● Termitosféra

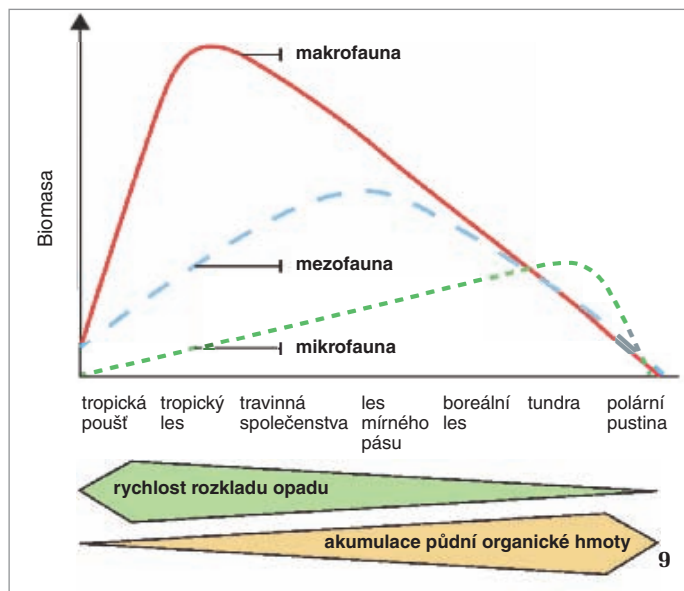
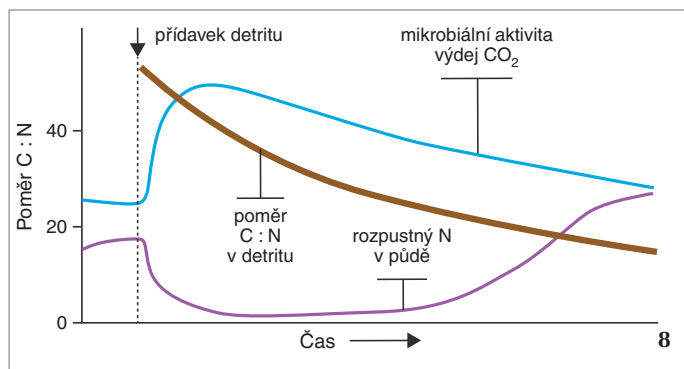
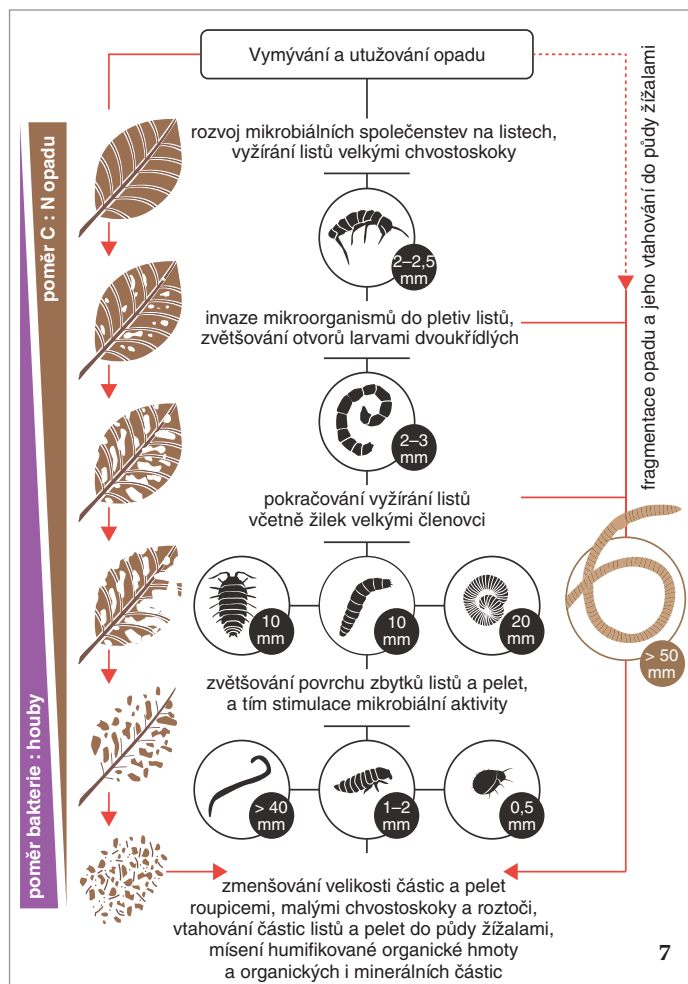
Je to část prostředí významně ovlivněná činností termitů. Zahrnuje především půdu včetně vrstvy opadu, mrtvé i živé dřevo a omezeně i stromové patro a má velký význam zejména v tropických a subtropických oblastech s vysokou početností a diverzitou termitů. V chladnějších oblastech termity částečně nahrazují, pokud jde o míru vlivu na půdu, mravenci a žížaly. Mravenci obývají větší část zemského povrchu než termity, ale jejich vliv na dekompoziční procesy není tak intenzivní jako u termitů. Mravenci jsou naopak významní svou predací, mrchožravostí a mutualistickými vztahy se savým hmyzem (obr. 2). Avšak samostatný termín myrmekosféra se

v současnosti, na rozdíl od termitosféry, nepoužívá, resp. je jím případně označováno pouze bezprostřední okolí mravenčího hnízda.

#### ● Detritosféra

Detritosféra je jedním ze základních typů půdního prostředí – jde o část půdy, kterou přímo ovlivňuje přítomnost rozkládajících se organických zbytků, nazývaných detrit. Charakterizují ji také procesy a organismy, které jsou spojeny s rozkladem a transformací detritu. Zdroje detritu můžeme rozdělit do čtyř hlavních skupin: odumřelá rostlinná pletiva a živočišné tkáně, sekrety organismů, nestrávené organické zbytky potravy živočichů a mrtvé organismy.

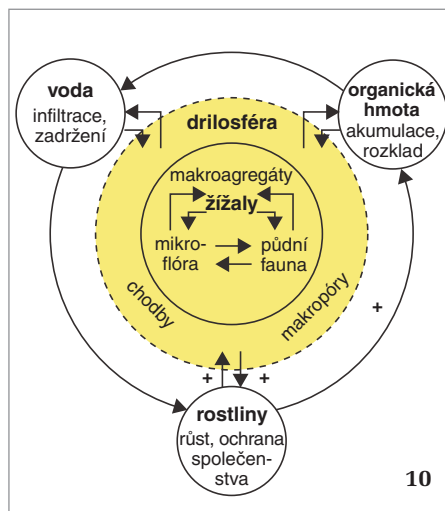
Odumřelých pletiv a tkání se živé organismy zbavují v souvislosti s přirozenou obnovou svých povrchových struktur a průběhem životních cyklů. U živočichů jde o různé kožní deriváty od srsti a peří po odumřelou kůži a svlečky (exuvie) a dále různé opuštěné schránky, ale např. i shozy paroží. Rostliny přispívají k tvorbě půdního detritu opadem listů, kůry a jehlic, odlomenými stonky, pylem, zbytky květů a plodů, popřípadě zbytky semen, a dále, neméně významně, odumřelými částmi podzemních orgánů. Rostliny a živočichové aktivně vylučují do půdy různé organické výměšky (sekrety), které živočichům např. usnadňují pohyb v půdě a chrání je před poraněním nebo nežádoucí infekcí při průchodu půdou. Rostliny přispívají zejména organickými sekrety uvolňovanými pasivně i aktivně v souvislosti s růstovou aktivitou kořenů a s příjmem živin, které se nazývají rhizodepozice a podílejí se na vzniku specifického mikroprostředí, rhizosféry (více v příštím dílu seriálu). Někteří bezobratlí živočichové za sebou při průchodu půdou zanechávají ochranné slizové sekrety. Typickým příkladem je specifické mikroprostředí žížalích chodeb – drilosféra (podrobněji dále v textu). Tento typ detritu navíc přispívá k tvorbě půdních agregátů. Nestrávené zbytky potravy živočichů (výkaly a vývržky) jsou důležitým, částečně již trávením ovlivněným typem detritu, dále různě rychle rozkládaným v závislosti na velikosti živočicha, typu jeho potravy a způsobu života. Nestrávená potrava může být některými živočichy i opakovaně pasážována zažívacím traktem.



Poslední významnou součástí detritu jsou mrtvá těla organismů, nekromasa odumřelých jedinců. Rychlost jejich rozkladu se odvíjí od složení a velikosti odumřelého těla a od podmínek prostředí. Zatímco lyze odumřelé mikrobiální buňky je otázkou minut až hodin, rozklad živočicha dnů až měsíců, u odumřelého stromu trvá i desítky let.

Všechny formy detritu jsou zdrojem živin a energie pro půdní rozkladače, kteří tvoří detritová dekompoziční společenstva. Rozklad zajišťují půdní mikroorganismy a extracelulární enzymy za vydatné spoluúčasti půdních živočichů a jejich enzymatické vybavy v trávicích traktech. Během rozkladu detritu se společenstvo mění v procesu detritové (dekompoziční, substrátové) sukcese a postupně dochází k jeho splývání s okolním edafonem. Během rozkladu se uvolňují a zpřístupňují živiny pro mikroorganismy a rostliny, dochází k podpoře růstu a biodiverzity společenstev půdních organismů a detrit je postupně transformován do podoby humusových látek, které se stávají součástí stabilnější půdní organické hmoty (podrobněji v některém dalším dílu).

Nejvýznamnějším zdrojem detritu v suchozemských ekosystémech jsou rostliny. Úplný rozklad odumřelé rostlinné biomasy je ale pro většinu jednotlivých půdních organismů velmi obtížný, ne-li nemožný, proto vznikají rozkladná společenstva, jejichž členové musejí úzce spolupracovat. Během rozkladu listového opadu se vystřídají a vzájemně se doplňují desítky až stovky populací organismů (obr. 7). Půdní bezobratlí živočichové opad fragmentují



a částečně tráví. Sami mají k dispozici jen omezenou škálu potřebných enzymů, a proto navazují výhodné symbiotické interakce. Specializované rozkladné mikroorganismy se stávají součástí zaživacího traktu živočichů, získávají tak stálý přísun potravy ve stabilním prostředí a často se i mezi nimi vytváří složitá síť potravních vztahů. Hostitelský živočich pak závisí na celém konsorciu rozkladných symbiotických mikroorganismů, díky nimž získává z detritu živiny a energii. Část mikroorganismů se zároveň stává součástí jím trávené potravy, tím se významně vylepšuje její výživová hodnota. Nezanedbatelný podíl rozkladných mikroorganismů odchází z těla spolu s nestrávenými zbytky potravy v exkrementech v podobě pelet (fekálních balíčků). Peletou ve vnějším

prostředí prorůstají mikroorganismy, čímž se zvyšuje její výživová hodnota a atraktivita, a je často znovu požírána nebo celá pohlcena a pasážována zaživacím traktem dospělých detritofágů i mladých jedinců, kteří tak získávají cenné specializované mikrobiální inokulum pro svůj zaživací trakt. Mechanickou fragmentací, která podstatně zvětšuje povrch rozkládaného materiálu, zpřístupňují bezobratlí živočichové rostlinný detrit rozkladným mikroorganismům, a přispívají tím k jeho rychlejšímu rozkladu. Mikroorganismy dokončují rozklad rostlinného opadu a jeho mineralizaci zpětně zpřístupňují živiny rostlinám. Jsou s nimi v tomto ohledu v nejbližší interakci z celého rozkladného společenstva (viz také obr. 8 a 9).

Organické zbytky živočišného původu jakožto zdroj půdního detritu nedosahují v globálním měřítku ve srovnání s odumřelou rostlinnou hmotou tak velkého významu, přesto jsou nedílnou, nezanedbatelnou a specifickou součástí detritosféry, stejně jako jejich rozkladná společenstva. Tzv. koprofilní společenstva se vyskytují a rozvíjejí na živočišných výkalech, zbytcích nestrávené potravy suchozemských masožravců, býložravců i všežravců. Rozklad živočišných pozůstatků zajišťují kadaverní neboli nekrotrofní společenstva, v nichž se uplatňují jak živočišné, tak mikroorganismy.

#### • Drilosféra

V současném pojetí je drilosféra část půdy ovlivněná aktivitou žížal. Zahrnuje biogenní struktury vytvářené žízalami – chodby, exkrementy ukládané na povrch půdy i do





7 Schematický postup rozkladu listového opadu, na němž se podílí řada mikroorganismů, živočichů a také extracelulární enzymy produkované edafonem i rostlinami. V průběhu tohoto procesu se mění kvalita rozkládajícího se opadu, tomu se přizpůsobuje i složení rozkladného společenstva. S postupujícím rozkladem se zmenšuje velikost fragmentů detritu, vymývají se minerální živiny a organické zbytky se utužují. Organická hmota se přesouvá z povrchu do hlubších vrstev půdy, snižuje se postupně poměr uhlíku a dusíku zbytků detritu, velké molekuly organických látek se částečnou degradací zmenšují. Postupně narůstá podíl bakteriálního vůči houbovému rozkladnému společenstvu a část původní organické hmoty je nakonec mineralizována na nejjednodušší sloučeniny.

Upraveno podle: J.-M. Gobat a kol. (2004)  
8 Změny mikrobiální aktivity (produkce oxidu uhličitýho), obsahu rozpustného dusíku v půdě a poměru uhlíku a dusíku během rozkladu detritu, jenž obsahuje relativně málo dusíku. Rozkladné mikroorganismy musejí využívat zásobu dostupného dusíku z půdy, jehož obsah záhy silně poklesne. Schéma znázorňuje situaci, kdy nejsou v blízkosti rostliny, které by průběžně odčerpávaly později uvolňovaný dusík. Upraveno podle: N. C. Brady a R. R. Weil (1999)

9 Podíl makro-, mezo- a mikrofauny na rozkladu rostlinného opadu s následnou akumulací půdní organické hmoty v závislosti na typu suchozemského biomu. V tropických oblastech je rychlost rozkladu opadu vysoká s minimální akumulací půdní organické hmoty, nejvíce z rozkladu profituje makrofauna. Rychlost rozkladu opadu postupně klesá a akumulace půdní organické hmoty narůstá se zvyšující se zeměpisnou šířkou (tedy obecně se změnou klimatických charakteristik, zejména s klesající teplotou a nárůstem srážek). Zároveň stoupá podíl mezofauny a mikrofauny na rozkladu rostlinného opadu. Mezofauna z rozkladu nejvíce profituje v lesích mírného pásu. V tundře se podíl všech skupin vyrovnává, v polárních oblastech je nejvýznamnějším rozkladačem mikrofauna. Upraveno podle: M. J. Swift a kol. (1979)

10 Obecný model drilosféry – části půdy ovlivněné aktivitou žízá. Uvnitř hranic této funkční domény žízály akumulují makroagregáty, vytvářejí chodby

a další prostory, vylučují různé látky a exkrementy, a tím formují specifické prostředí pro společenstva mikroorganismů a půdní fauny, se kterými následně vstupují do různých typů interakcí. Tyto interakce pak ovlivňují vnější prostředí, zejména růst rostlin a složení jejich společenstev, hydraulické vlastnosti půdy, přísun organické hmoty a její rozklad nebo humifikaci. Znaménka + indikují pozitivní zpětné vazby.

Upraveno podle: P. Lavelle a kol. (2007)

11 Epigeické žízá (např. *Lumbricus castaneus*) žijí především v opadance, kterou rovněž konzumují, rozměšávají a částečně tráví. Proto není jejich vliv vpravdě drilosferický, neboť půda je jimi ovlivňována vesměs nepřímo, přes změny v opadu. Epigeické žízá zvyšují rychlost jeho dekompozice, což vede k intenzivnějšímu vyplavování živin do půdy. Pohlcování a trávení exkrementů jiných živočichů navíc napomáhá uvolňování živin vázaných v dosud nestrávených organických frakcích. Podobně jako v případě ostatních skupin zoedafonu jsou v jejich střevním traktu přednostně stimulovány některé mikroorganismy a redukovány jiné, což zde často vede k vysoké dominanci druhů, které jsou v okolním prostředí zastoupeny jen vzácně. Foto V. Pižl

12 Anektické žízá, jako je žízá obecná (*L. terrestris*), budují v půdě rozsáhlé, převážně vertikálně orientované systémy chodeb. Z povrchu půdy mohou odstranit většinu opadu, který buď zapracují do půdy, nebo ho koncentrují v middens (blíže v textu). Tím významně urychlují jeho rozklad a tvorbu humusu typu mul. Na rozdíl od epigeických žízá, které pohlcují jen opadanku, anektické druhy pohlcují i značná množství minerálních a organických částic půdy (v případě *L. terrestris* mohou tvořit i přes 60 % pohlčeného substrátu). Jejich aktivita může ovlivňovat půdní charakteristiky až do hloubky několika metrů. Vertikální přenos opadanky, exkrece mukusu, průnik kyslíku a selekce půdních částic vede k obohacení stěn chodeb žízá o organickou hmotu a živiny (N, P, K, Ca, Fe). Následně vykazují stěny chodeb vyšší mikrobiální aktivitu než okolní půda. Chodby anektických žízá rovněž představují prostory pro preferenční růst kořenů rostlin, zejména v utužených půdách. Foto V. Pižl

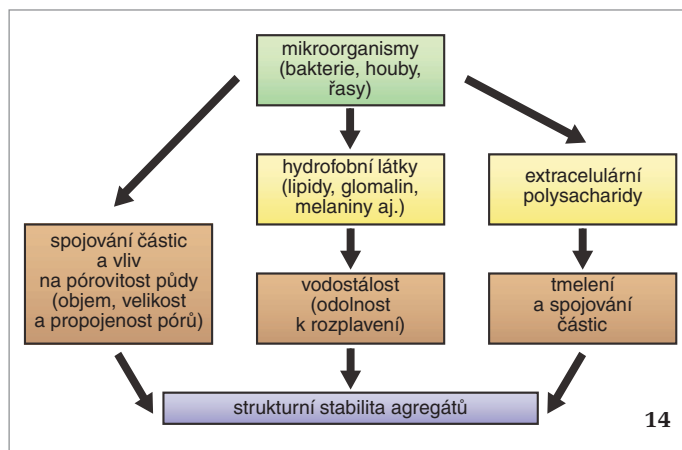
chodeb, tzv. middens – směs relativně málo rozložených organických zbytků a exkrementů nahromaděná při ústí chodeb anektických (hlubinných) druhů žízá, jakož i komůrky budované anektickými a endogeickými žízalami při přechodu do klidových stádií (diapauzy, quiescence). Součástí jsou povrchy těl žízá přicházející do styku s půdou a prostředí uvnitř jejich trávicího traktu, včetně populací mikroorganismů a prvků (protistů), které v něm vstupují do nejrůznějších specifických interakcí. Výsledkem vlivu žízá na půdu je významná odlišnost drilosféry od okolní půdy, a to jak v jejich fyzikálních, tak biochemických parametrech. Žízá rovněž ovlivňují růst a kvalitu rostlin, což je dáno interakcemi mezi drilosférou a rhizosférou (obr. 10), a přímo i nepřímo též řadu dalších podpůrných a regulačních ekosystémových služeb, zejména sekvestrací (ukládání) uhlíku a infiltraci a zadržování vody (Lavelle a kol. 2006). Velký podíl vlivů, které mají žízá na cykly živin a na rostliny, je nepřímý, zajišťovaný aktivitami mikroorganismů a bezobratlých živočichů, kteří jsou v drilosféře selektivně aktivováni a stimulováni. Mikroflóra je stimulována především promícháváním opadu a půdy a rozrušováním fyzikálních vazeb půdní organické hmoty uvnitř agregátů během jejich průchodu trávicím traktem žízá. Produkce velkého množství mukusu (polysacharidů) v přední části trávicí trubice žízá zajišťuje bohatý zdroj energie a je iniciátorem intenzivní mikrobiální činnosti. Ve středním střevě žízá pak dochází k rychlému rozkladu půdní organické hmoty, která je v okolní půdě pro mikroorganismy nedostupná. To vede k nárůstu mikrobiální biomasy v defekovaných exkrementech a k rychlé sukcesi hub a mikrofauny, které mohou být při opětovném pohlcení exkrementů významnou složkou potravy žízá.

Drilosféra je časoprostorově dynamickým systémem. Časová dynamika odráží období aktivity společenstva žízá a dobu jeho přetrvávání na daném místě, zatímco prostorová dynamika závisí především na horizontálním a vertikálním rozšíření žízá. Interakce s jinými organismy a ovlivňování půdních vlastností, a tím i působení drilosféry, nicméně přetrvávají delší dobu a ovlivňují větší prostor než pouze ten striktně ohraničený časoprostorovou distribucí žízáliho společenstva. Vliv drilosféry na strukturu a procesy v ekosystému dále závisí na velikosti společenstva





13



14

žížal, ale především na jeho struktuře, neboť drilosféry tvořené různými funkčními skupinami žížal mají různé vlastnosti (obr. 11–13).

### ● Porosféra

Představuje systém půdních pórů vyplněných půdním vzduchem nebo vodou, který poskytuje organismům prostor pro život a zajišťuje vertikální i horizontální transport látek a organismů půdním profilem. Její specifickou „podmnožinou“ je drilosféra. Hlavní faktory, které ovlivňují tvorbu, velikost a další vlastnosti pórů, jsou půdní textura (velikost půdních částic), struktura (způsob, jakým jsou půdní částice agregovány), aktivita půdních organismů (zejména hloubení chodeb) a růst kořenů. V obdělávaných půdách má velký vliv i kultivace půdy. Póry obvykle zauímají kolem 50 % z objemu půdy, u většiny půd a půdních horizontů je pórovitost 30–60 objemových procent.

Póry se rozdělují např. podle schopnosti zadržovat vodu, a to na mikro- a makropóry. Mikropóry jsou na průřezu menší než 30–60  $\mu\text{m}$ , zadržují vodu působením kapilárních sil a hrají důležitou roli pro zadržení (retenci) vody v půdě. Makropóry jsou pro zachycení vody pomocí kapilárních sil příliš velké, ale jsou důležité pro zasakování vody do půdy a proudění půdního roztoku a také půdního vzduchu. Specifickým případem makropórů jsou biopóry vytvářené růstem kořenů rostlin a žížalami (i dalšími skupinami půdních živočichů). V hlubších vrstvách půdy převládají menší póry a s nimi se zmenšuje i velikost organismů, které je obývají.

Bakterie a archea najdeme i v pórech menších než 10  $\mu\text{m}$ , ale vyskytují se prakticky ve všech pórech, často ve vodním filmu obklopujícím částice půdy. Protista i další zástupci mikrofauny, hlístice, vířníci a želvušky, obývají vodou vyplněné póry a vodní filmy. Jejich velikost se pohybuje v rámci desítek až stovek mikrometrů a obývané póry musí být podobně velké. Mezofauna, hlavně roztoci a chvostokoci, osídluje póry vyplněné vzduchem. Zejména chvostokoci mají značný význam pro tvorbu a zachování půdní struktury. Jejich zástupci rozměňují při konzumaci rostlinný opad a vylučují ho ve formě kompaktních fekálních pelet, které jsou kvalitativně mnohem zajímavějším zdrojem živin pro mikroflóru než celistvý surový opad. Fragmentací a rozměňováním se snižuje objem opadu za současného mno-

honásobného zvětšení povrchu, čímž se zpřístupňují živiny menším organismům. Na mletí rostlinného materiálu se podílí i mnoho zástupců makrofauny, např. mnohonožky (Diplopoda), suchozemští stejnonožci (Oniscidea), slimáci (Limacidae) a larvy dvoukřídlých (Diptera). Část zástupců makro- a megafauny je na velikosti pórů nezávislá, protože je schopna půdou aktivně razit chodby (tunely). Mezi aktivní tvůrce pórů patří v mírném pásu zejména anektické a endogické žížaly, v kyselých nebo sušších půdách jsou však významnější mravenci a v tropech je nahrazují termity. Mezi tunelující živočichy patří i řada dalších skupin, především zástupci hmyzu, jako jsou kratochvíle (Gryllotalpidae), ploštice hrabulky (Cydnidae), vrubounovití brouci (Scarabaeidae) a cikády (Cicadoidea). K megafauně mající vliv na pórovitost půd řadíme hlavně malé obratlovce žijící v zemi, krky, hračkové aj. Kořeny rostlin prorůstají půdou i do značné hloubky desítek metrů. Využívají již přítomné póry a praskliny, ale také aktivně póry vytvářejí (více v příštím dílu).

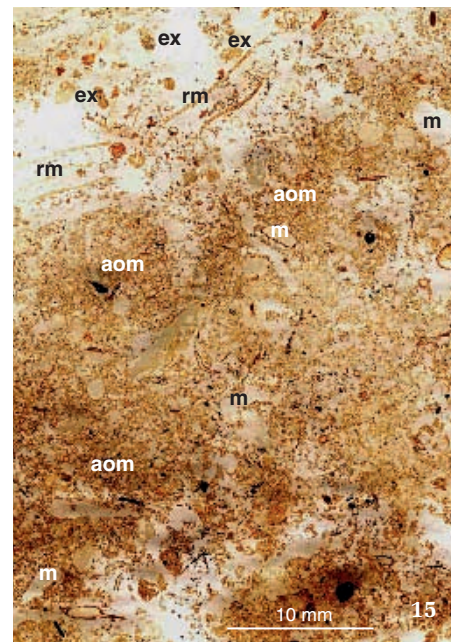
Porosféra je propojeným systémem, v němž probíhá transport látek a zdrojů živin a energie zprostředkovaný vodou, vzduchem i půdními organismy. Voda vstupuje do půdních prostor na základě gravitačních a kapilárních sil. Na její další pohyb půdním profilem mají vliv adhezní a adsorpční síly, které poutají vodu na povrchu pevných částic (např. organické hmoty nebo minerálů), kohezní síly, které poutají vodní částice k sobě na základě jejich polarit, dále osmotický a hydrostatický tlak. Pohyb vody závisí v neposlední řadě na velikosti a distribuci pórů. Kapalnou vodou jsou půdním profilem transportovány živiny, půdní částice i organismy. Voda se však šíří porosférou i v podobě vodní páry. Vzduch se v půdě pohybuje v závislosti na teplotních gradientech, proudící vodě a změnách atmosférického tlaku. Nejdůležitějším transportním artiklem je samozřejmě kyslík a již zmiňovaná vodní pára.

### ● Agregátosféra

Zahrnuje povrchy a vnitřní prostředí půdních agregátů, které jsou základem trojrozměrné stavby půdy, a tím i půdní struktury. Tvoří je pevné částice různé velikosti, a to jak minerální, tak organické, které jsou navzájem poutány silami, jež překonávají síly vedoucí k rozpadu agregátů. Podle velikosti se obvykle rozlišují

makroagregáty (> 250  $\mu\text{m}$ ) a mikroagregáty (< 250  $\mu\text{m}$ ). V půdě jsou organizovány hierarchicky – velké agregáty jsou tvořeny shluky menších agregátů a ty pak tvoří shluky samotných minerálních částic a humusu (o velikosti pod 20  $\mu\text{m}$ ). Makroagregáty vznikají volným shlukováním minerálních a organických částic a uvnitř těchto relativně velkých agregátů pak ještě těsnějším spojením vznikají menší mikroagregáty. Částice organické hmoty uzavřené uvnitř makroagregátů zde totiž mohou sehrát úlohu nukleárních jader a díky aktivitě mikroorganismů na svém povrchu jsou přeměňovány (tmeleny) v mikroagregáty.

Procesy, které podporují agregaci částic a tvorbu půdních agregátů, je mnoho (obr. 14). Z fyzikálně-chemických má největší význam vzájemná vazba mezi jílovými částicemi pomocí nábojů na jejich površích, která dává vzniknout prvotnímu stupni agregace (flokulám neboli vločkám). Tyto částice jsou základními stavebními jednotkami mikroagregátů, jejichž další agregaci napomáhají interakce jílových minerálů a humusových látek. Při těchto interakcích navíc dochází k orientaci hydrofilních funkčních skupin směrem do agregátu a aromatických jader z humusových látek směrem ven, čímž se mikroagregát jako celek stává vodoodpudivým, a tím nerozpustným a dlouhodobě stabilním.



15

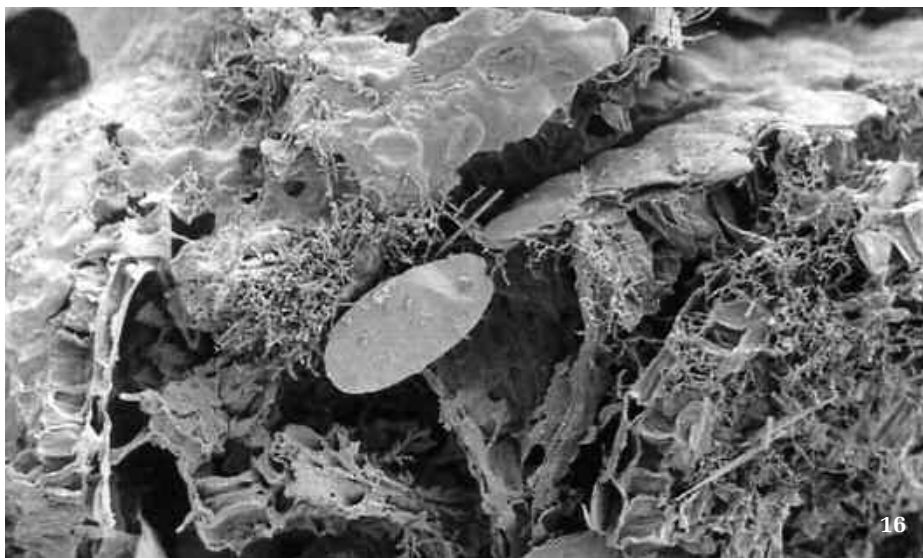
**13** Endogeické žížaly jsou geofágní, živí se v půdě obsaženou organickou hmotou. Jejich exkrementy obsahují a uvolňují významné množství živin. V krátkodobém měřítku několika hodin žížaly selektivně pohlcují a rozmělnují větší frakce půdy, ale asimilují jen malý podíl organické hmoty (asi 2–18 %). Následně vylučují velké množství uhlíku v exkrementech a zvyšují mikrobiální aktivitu jak ve střevě, tak v exkrementech. Ve střednědobém měřítku několika dnů až týdnů mikrobiální aktivita v exkrementech a chodbách nejprve roste, později po vyčerpání potravních zdrojů nebo vlivem vysychání klesá. Na snímku *Aporrectodea trapezoides*. Foto V. Pižl

**14** Hlavní mechanismy stabilizace půdních agregátů činností mikroorganismů. Vláknité mikroorganismy (houby, některé bakterie a řasy) proplétají agregáty a mechanicky spojují půdní částice. Vláknina hub svým růstem vytvářejí mezi půdními částicemi kanálky, z nichž po odumření vláken zůstávají půdní póry. Kohezi (soudržnost) částic zvyšují polysacharidy i jiné sloučeniny, např. glykoproteiny a proteiny, uvolňované jak mikroorganismy, tak některými živočichy i kořeny rostlin (např. ve formě slizů). Vodotěsnost agregátů významně zvyšují rozmanité hydrofobní látky uvolňované organismy do půdního prostředí. Upraveno podle: C. Chenu a D. Cosentino (2011)

**15** Půdní výbrus zhotovený z vysušeného vzorku zalitého do umělé pryskyřice umožňuje s pomocí mikroskopu studovat vzájemné uspořádání všech půdních částic, přítomnost rostlinných zbytků (liniovité struktury) i pelety ukládané do půdy bezobratlými živočichy: ex – exkrementy půdních bezobratlých (mnohonožek, larev dvoukřídlých), rm – rostlinné materiály (příčně řez listovým opadem), aom – amorfní organický materiál, m – minerální zrna.

**16** Detail povrchové struktury části pelety – exkrementu mnohonožky. Dobře patrné jsou hrubé úlomky nestrávených rostlinných pletiv a jemná síť vláken mikroskopických hub. Uprostřed schránka krytenky (světlý ovál). Ačkoli je peleta makroskopicky relativně homogenní, ve skutečnosti, jak ukazuje tento detail, má značně složitou strukturu. Snímek ze skenovacího elektronového mikroskopu. Foto K. Tajovský (obr. 15 a 16)

Z biologických procesů je zvláště významná aktivita půdních živočichů, především žížal. V průběhu svého života přemísťují a polykají minerální částice a organickou hmotu. Tyto částice se v jejich trávicím traktu rozpadají, promíchávají a následně flokulují a v produkovaných exkrementech tak nalezneme již vytvořené agregáty, které v některých případech tvoří až 60 % povrchové půdy; takové půdy pak nazýváme vermisoly. Rovněž při tvorbě chodeb mohou vznikat agregáty, a to tak, že pohybem a protlačováním žížal půdou dochází k vzájemnému přibližování částic, jejichž stmelování účinně napomáhá sliz obsahující mukopolysacharidy, který je produkován žízá-



lami. Kořeny rostlin a hyfy hub propojují minerální částice i samotné agregáty. Podobně jako bakterie při rozkladu organické hmoty produkují i kořeny rostlin a houby polysacharidy, jež vytvářejí lepicí síť. Polysacharidy jsou odolné vůči rozpouštění ve vodě, a tak jsou důležité nejen pro tvorbu agregátů, ale i z hlediska jejich dlouhodobé stability. Významný specifický stabilizační efekt na trvanlivost půdních agregátů mají mykorrhizní houby vytvářející lepicí glykoprotein glomalin s tmelícím účinkem. Podstatným činitelem při tvorbě a stabilizaci agregátů je organická hmota. Představuje zdroj energie pro životní aktivity půdních organismů produkujících polysacharidy a produkty rozkladu ve formě polymerů také fyzikálně-chemicky interagují s minerálními částicemi a formují voděodolné agregáty.

Výskyt agregátů je příznivý pro řadu funkcí půdy a její úrodnost a kvalitu. Ovlivňují půdní strukturu, s níž souvisí pohyb vzduchu a vody v půdě. Vytváření agregátů zajišťuje nízkou objemovou hmotnost půdy, a tedy vysoký podíl makropórů. Se zvyšujícím se zastoupením větších agregátů se tak zvyšuje pórovitost půdy, s čímž souvisí i lepší provzdušnost a kapacita poutat vodu. To působí na život v půdě, tedy růst kořenů rostlin a aktivitu půdních organismů rozkládajících organickou hmotu. Existence kvalitních voděodolných agregátů zvyšuje resilienci půdy a její odolnost vůči odnosu zejména nejmenších částic vodní i větrnou erozí. Zásahy podporující tvorbu půdních agregátů a tvorbu dobré struktury půdy tak patří k významným protierozním opatřením. Půdní agregáty jsou nesmírně důležitým prostředím pro půdní mikro- a mezoedafon. Představují organizovanou mikrostrukturu, lišící se vnitřním prostředím od okolní půdy. Uvnitř agregátů se nacházejí refugia specifických mikrobiálních společenstev, chráněných zde před predátory.

#### Mikrostruktura a ultrastruktura půdy

Jako půdní mikrostrukturu označujeme vzájemné uspořádání a velikostní poměry základních stavebních mikroelementů půdy, tedy minerálních zrn, zbytků rostlin a živočichů a produktů jejich metabolis-

mu, jakož i struktur vytvořených různými aktivitami půdních živočichů (řádově o velikosti desítek, stovek až tisíců mikrometrů). Základem pro její studium je zhotovení tenkých půdních výbrusů nebo leštěných řezů (obr. 15). Různé mikroskopické techniky umožňují na výbrusech lépe rozlišit jednotlivé komponenty včetně exkrementů různých zástupců půdních bezobratlých. Rozdíly v jejich morfologii, vnitřní stavbě a složení byly podrobně studovány, a lze je proto zpětně na výbrusech rozlišit (Rusek 1985). Drobné (30–200 µm) oválné a dobře zachovalé exkrementy vytvářejí v půdním profilu chvostokoci (Collembola) a roztoči ze skupiny pancířníků (Oribatida). Obdobnou velikost mají exkrementy roupic (Enchytraeidae), liší se však nepravidelnými tvary, vyšším obsahem minerálních částic i odlišnou lokalizací v profilu. Větší a často kompaktní exkrementy oválného nebo válcovitého tvaru (0,2–3 mm) produkují larvy dvoukřídlého hmyzu, mnohonožky anebo suchozemští stejnonožci. Exkrementy žížal obsahují vysoký podíl minerálních částic.

Ještě detailnější obraz strukturní stavby půdy poskytují metody elektronové mikroskopie. Tyto ultrastrukturní analýzy umožňují řádově několikanásobně vyšší rozlišení a pozorování struktur až na úrovni bakteriálních buněk. S využitím skenovací elektronové mikroskopie lze detailně pozorovat a dokumentovat povrchové struktury půdních částic a povrchy půdních organismů (obr. 16). Transmisní elektronová mikroskopie umožňuje nahlížet na půdní částice a biologické projevy až na úrovni aktivit půdních mikroorganismů.

V příštím dílu si přiblížíme interakce půdních organismů s rostlinami a zaměříme se na dvě významné funkční sféry, které mají k rostlinám úzký vztah – na rhizosféru a mykorhizosféru.

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

Seznam použité literatury je uveden na webové stránce Živy. K dalšímu čtení např. Živa 2000, 1–6; 2008, 2: 94–96; 2015, 2: 69–72.