



Masarykova univerzita
Přírodovědecká fakulta
Ústav botaniky a zoologie



Úvod do půdní biologie

Jiří Schlaghamerský

Brno, 2013

© Jiří Schlaghamerský, 2013

Fotografie na obálce © Jiří Schlaghamerský, 2013

Obrázky v textu © Eva Tajovská, Jana Procházková, Jiří Schlaghamerský, 2013

Neoprávněné užití tohoto díla je porušením autorských práv a může zakládat občanskoprávní, správněprávní, popř. trestněprávní odpovědnost.

Výukový materiál byl vydán s podporou projektu „Modularizace výuky evoluční a ekologické biologie“ (CZ.1.07/2.2.00/15.0204), spolufinancovaného Evropským sociálním fondem a státním rozpočtem České republiky v rámci operačního programu Vzdělávání pro konkurenceschopnost.



evropský
sociální
fond v ČR



EVROPSKÁ UNIE



MINISTERSTVO ŠKOLSTVÍ,
MLÁDEŽE A TĚLOVÝCHOVY



OP Vzdělávání
pro konkurenceschopnost



INVESTICE DO ROZVOJE VZDĚLÁVÁNÍ

Předmluva

Pedobiologie čili půdní biologie se – jak samotný název říká – zabývá životem v půdě. Bez tohoto života by půdy ani nebylo a půda sama je zase základem pro růst rostlin, a tím pro primární produkci suchozemských ekosystémů. Většina rozkladu biomasy na souši se odehrává právě zde; zde tedy dochází k remineralizaci – návratu prvků do více méně původní podoby, ve které jsou rostlinám dostupné jako živiny. Většinu pedobiologického výzkumu lze z hlediska otázek, které si klade, a metod, které používá, označit za součást oboru ekologie. Má přitom úzkou vazbu na aplikované obory, jako jsou zemědělství a lesnictví.

Půda a její úrodnost hraje pro člověka klíčovou úlohu minimálně od mladší doby kamené, kdy jí poprvé začal obdělávat za účelem stabilnějšího přísunu potravy. Vlastnictví půdy je proto ve většině lidských kultur věc velmi ceněná, úzce spjatá s uspořádáním dané lidské společnosti. Ztráta půdy vlivem eroze či snížení její kvality v důsledku jevů, jako jsou zasolení, dezertifikace či vyčerpání živin, opakovaně uvrhly potřežené lidské společnosti do existenciálních problémů. Ačkoliv se chápání příčin a důsledků i dalších souvislostí vyvíjely postupně a poměrně pozdě, lze určité snahy o ochranu půdy zaznamenat již od starověku. Skutečnost, že ve dnešních „vyspělých“ lidských společnostech v zemědělství pracuje jen zlomek populace, a že se z hlediska různých indexů výkonnosti hospodářství začíná jevit jako takřka okrajová záležitost, by neměla zastírat, že lidská populace je stále závislá na zemědělské produkci vyžadující dostatek úrodné půdy.

Nauka o půdě – pedologie, nebo také půdoznalství (pod tímto označením, případně jako nauka o stanovišti, hlavně v aplikované sféře zemědělství a lesnictví), se začaly rozvíjet v průběhu 19. století. Ačkoliv byl biologickým procesům brzy přiznáván klíčový vliv na tvorbu půdy a remineralizaci živin, zůstaly půdní organismy, tzv. edafon, pro pedology zpravidla jakousi černou skříňkou, kterou je třeba v různých modelech zohlednit, avšak do které snad ani není třeba vidět. Půda byla často chápána – a to i významnými vědci – především jako substrát pro růst rostlin. Samotný obor půdní biologie se pak rozvíjel do značné míry pod vlivem potřeby udržet či zlepšit půdní vlastnosti pro rostlinnou produkci (nejen v zemědělství, ale i v lesnictví) a v této spojitosti také lépe chápat procesy v půdě probíhající a úlohu organismů v nich. Také z pohledu ekologie ekosystémů, rozvíjející se od 60. let 20. století, šlo především o kvantifikaci toků látek a energie půdním subsystémem. V rámci oboru tak získala určitou dominanci půdní mikrobiologie, protože o vlivu mikroorganismů na koloběh látek (rozklad, fixaci atmosférického dusíku atd.) nemohlo být pochyb. Velký rozvoj od té doby ale zaznamenala i půdní zoologie: taxonomie i ekologie půdních živočichů. Stále více se ukazuje, že půdní živočichové významnou měrou ovlivňují charakter půdy i procesy v ní (včetně mikrobiálního rozkladu a složení mikroflory). Ani toto poznání však není pouze věcí posledních desetiletí. Nakonec, o významu žížel při tvorbě půdy napsal již sám velký Charles Darwin své poslední velké dílo, které se stalo „bestsellerem“ své doby. V půdě také trvale či dočasně žije řada býložravých organismů, které se projevují jako fytopatogeny hospodářských rostlin. Jak půdní mikroorganismy, tak různé půdní živočichové dnes nacházejí uplatnění v ekotoxikologii při posuzování závadnosti různých chemických látek, znečištění půdy apod. Mikroorganismy jsou s úspěchem používány i pro tzv. bioremediaci – například pro odstranění znečištění ropnými látkami.

Ne náhodou se výše uvedené nese v duchu významu půdy, a tedy i půdních organismů, pro člověka. Jak již nastíněno, byl vývoj oboru půdní biologie tímto hlediskem významně ovlivněn a to platí dodnes. V neposlední řadě proto, že pokud má vědec získat prostředky pro svůj výzkum a uznání za své výsledky, musí veřejnost a její zástupce (ať demokraticky volené či samozvané) přesvědčit, že tyto prostředky budou smysluplně vynaloženy (a zpravidla převáží názor, že samotné posouvání hranice lidského poznání není dost pádným důvodem).

Půdní biologie ale samozřejmě zajímá i život v půdě jako takový. Půda je velice komplexní prostředí vyznačující se velkou heterogenitou jak ve velmi malém, tak ve velkém prostorovém měřítku. Zároveň jí v důsledku rozkladu odumřelé biomasy prochází většina energie fixované primární produkcí. Proto půda hostí obrovské množství organismů (z hlediska počtu druhů i jedinců), které vytvářejí složité potravní sítě. Pokud uznáváme globální biodiverzitu (biologickou rozmanitost) za hodnotu samu o sobě, máme zde z hlediska studia půdy stále velký dluh. O rozšíření a míře ohrožení jednotlivých druhů půdních živočichů toho stále víme žalostně málo. Ne náhodou byla půda ještě zcela nedávno označena za „the last frontier“ čili poslední hranici poznání (což se netýká zdaleka jen její živé složky) a za „the poor man's rain forest“, tedy deštný prales chudého vědce, který – chce-li objevovat nové druhy – ani nemusí podnikat nákladné výpravy do tropů, pokud je ochoten se „snížit“ ke studiu utajeného světa pod vlastníma nohama. Pravda, tygry, slony či gorily v našem „podsvětí“ nenajdeme a jejich ekologické protějšky oceníme až při trpělivém studiu pod mikroskopem. I to však má svůj půvab. Ostatně, subtropy a tropy jsou z hlediska půdních organismů samozřejmě také prozkoumány daleko méně než chladnější klimatická pásma. Ve srovnání s nadzemními částmi suchozemských ekosystémů či vodním prostředím toho o životě v půdě zkrátka víme stále žalostně málo. V poslední době se přitom dostává do popředí vědeckého zájmu také vzájemné ovlivňování „podzemních“ (below-ground) – vlastně půdních – a nadzemních (above-ground) složek ekosystémů. Velká heterogenita půdního prostředí (například ve srovnání s podmínkami ve vodách), jeho neprůhlednost a drobné rozměry půdních prostor a organismů v nich, jsou zajisté příčinou obtížnosti a proto i relativní zaostalosti oboru a jeho menší přitažlivosti jak pro vědce, tak pro širší odbornou i laickou veřejnost.

Ani v bývalém Československu, ani za již 20 let existence samostatné České republiky, nevyšla česká učebnice půdní biologie. Vysokoškolské učebnice biologie a ekologie vydané v češtině o této problematice pojednávají více či méně okrajově (o středoškolských ani nemluvě). Některé dokonce svým obsahem prozrazují na své autory, že jim jsou půdní organismy odborně značně vzdálené. Učebnice „Pedologie a paleopedobiologie“ autorů Němeček, Smolíková a Kutílek (1990) pojednává o pedogenezi a klasifikaci či systematice recentních a fosilních půd na 546 stranách, přičemž jediná podkapitola, dotýkající se ve větší míře vlivu bioty na půdu „Biologický faktor a pedogeneze“ o vlivu organismů pojednává v rozsahu čtyř stran a o půdních živočišcích v ní není ani zmínka. Knížka Půda planety Země významného českého pedologa M. Kutílka, která čtenáři populární formou přibližuje obor pedologie a význam půdy a jejíž první vydání vyšlo teprve roku 2012, je půdním organismům věnováno zhruba 11 z celových 199 stran textu, přičemž má toto pojednání hodně daleko k výstižnému popisu složení a funkce půdní fauny (Kutílek, 2012). Ačkoliv u nás v rámci Akademie věd působí Ústav půdní biologie (dnes součást Biologického centra AV ČR, v.v.i.) s dlouholetou tradicí, je výuka půdní biologie na českých vysokých školách stále spíše popelkou. Nemá smysl zastírat, že například oproti hydrobiologii (oboru svým zaměřením v mnohém srovnatelném) nebo entomologii je postavení oboru půdní biologie v Česku výrazně slabší a postavení „české školy“ ve světě méně významné. Určitý nedostatek učebnic daného oboru bylo možno donedávna konstatovat i v celosvětovém měřítku. Během prvního desetiletí 21. století však vyšly minimálně tři základní učebnice půdní biologie či ekologie v anglickém jazyce (Coleman et al., 2004; Bardgett, 2005; Lavelle a Spain, 2005), které situaci zásadním způsobem změnily. Jejich dostupnost pro české studenty je však stále nízká. Nadto bohužel není znalost angličtiny mnohých českých studentů na takové úrovni, aby si tyto poměrně obsáhlé knihy s chutí prostudovali. Není tomu tak dávno, co byly znalosti z oboru ekologie u nás čerpány spíše z německy psané literatury. Ta měla a má, pokud jde o pedologii a pedobiologii, co nabídnout. V daném kontextu si zaslouhuje zmínku přinejmenším klasická kniha W. Dungera „Tiere im Boden“ (poslední vydání 1983), učebnice „Biologie der Bodenorganismen“ od W. Toppa (1981), „Bodenökologie“ od U. Gisiho a spoluautorů

(poslední vydání 1997) a kompendium pedologie „Lehrbuch der Bodenkunde“, založené autory F. Schefferem a P. Schachtschnabelem (poslední přepracované vydání od kolektivu autorů z r. 2010). Němčina u nás však byla natolik vytlačena angličtinou, že pro málokoho z mladší generace ještě představuje alternativu. Je také jistě žádoucí, aby aspoň základní učební texty pro studenty bakalářského a magisterského studia byly k dispozici v jejich mateřštině.

Nedostatku české učebnice má alespoň trošku odpomocť toto skriptum. Vzniklo na základě semestrální přednášky, kterou jsem začal nabízet studentům biologie na Přírodovědecké fakultě Masarykovy univerzity před zhruba deseti lety. Její podoba za tu dobu doznala různých proměn, naposledy v rámci zevrubné inovace provedené v rámci projektu Operačního programu Vzdělávání pro konkurenceschopnost v roce 2012. Vysokoškolská skripta ze samotné definice odpovídají náplni konkrétní přednášky a jsou odrazem toho, jak přednášející danou látku pojímá, a které informace pro své posluchače považuje za podstatné. Přesto doufám, že by mohla zaujmout i některé kolegy a studenty z jiných vysokých škol.

Toto skriptum v žádném případě nemá nahradit učební text pedologický, přičemž půdní biolog se bez určité znalosti pedologie neobejde. Obsahuje však základní informace z tohoto oboru obzvlášť relevantní pro pochopení podmínek prostředí půdních organismů a charakterizace půdního prostředí používané v pedobiologické literatuře. Nemá smysl zakrývat, že autor je zoologického zaměření – skriptum věnuje velkou pozornost právě půdní fauně, která ovšem bývá v odpovídajících učebních textech aplikovaných oborů spíše zanedbávána. Zde nelze než předpokládat, že čtenář má jakési povědomí o fylogenetické pozici jednotlivých vyšších taxonů v systému živočichů, stejně tak jako dalších skupin organismů, o kterých zde je pojednáno (či že si příslušné informace dohledá). Větší pozornost je věnována saprotrofnímu (detritovornímu) potravnímu řetězci a rozkladu (dekompozici) biomasy jako procesu pro půdu charakteristickému (a v dominantní „nadzemní“ ekologii spíše opomíjenému). Proto jsou také obsaženy kapitoly, jejichž vazba na půdní biologii na první pohled nemusí být tak patrná: procesy rozkladu dřeva, trusu a mršin v suchozemském prostředí a organismy na ně vázané.

Zatímco prezentace k přednáškám jsou ilustrované většinou barevnými obrázky, včetně mnohých fotografií, zvolil jsem pro skriptum obrázky černobílé, většinou perokresby. Možná to může být označeno za „staromódní“, dle mého však často výstižnější a hlavně lépe reprodukovatelné. Abych se vyhnul porušení autorských práv, byly všechny obrázky připraveny za tímto účelem jako originály, ač často překreslením starších předloh jiných autorů. Nakreslily je Bc. Jana Procházková a – především – Mgr. Eva Tajovská. Obsah jsem dále konzultoval s řadou předních českých odborníků na půdní biologii, resp. jednotlivé skupiny organismů (v abecedním pořádku): Mgr. Miloslavem Devetterem, Ph.D., RNDr. Josefem Starým, CSc., RNDr. Karlem Tajovským, CSc., doc. RNDr. Václavem Pižlem, CSc. z Ústavu půdní biologie BC AV ČR v Č. Budějovicích, Mgr. Ivanem H. Tufem, Ph.D. z Katedry ekologie a životního prostředí Palackého univerzity v Olomouci a Ing. Jiřím Vávrou z entomologického oddělení Ostravského muzea. Skriptum po jazykové stránce korigovala Mgr. Lenka Petráková a s formátováním do konečné podoby pomohl Bc. Jan Budka. Všem výše zmíněným spolupracovníkům zde chci ještě jednou poděkovat; veškeré chyby a nedostatky (které se jistě najdou) jsou pak mojí zodpovědností a prosím čtenáře o shovívavost (za konstruktivní kritiku i podněty k obsahu budu vděčný a budu se snažit je zohlednit při budoucích úpravách).

Nakonec chci poděkovat dvěma osobnostem, které mě kdysi během mého studia biologie na universitě v německém Göttingenu (či také Gotinkách) uvedly do tajů půdní biologie a ekologie a jejichž „stopa“ se jistě najde i v mém pojetí daného oboru: Prof. Dr. rer. nat. Matthiasovi Schaeferovi a Dr. rer. nat. Jürgenovi Schaueremannovi (škoda, že si český text nepřečtou).

Obsah

1. Půda

Co je to půda (definice půdy, tři skupenství); pevná fáze, struktura, textura půdy, humus, humusové formy, půdní voda, půdní vzduch; půdní reakce, sorpční/kationtová výměnná kapacita, puřovací zóny; pedogeneze, půdní horizonty; hlavní půdní typy.

2. Ohrožení a ochrana půdy

Acidifikace půdy; tropické půdy a paradox nedostatku živin; degradace půdy zasolením; degradace půdy (zhutnění, eroze, typy eroze); úrodnost půdy, hnojení; kontaminace půdy, bioremediace.

3. Saprotrofní a autotrofní potravní řetězce v půdě

Dekompozice a saprotrofní potravní řetězec: potravní řetězce, sítě, pyramidy; dekompoziční subsystém (kompartment) terestrických ekosystémů.

4. Půdní organismy – edafon

Distribuce v prostoru a čase; členění půdních organismů; přehled zastoupených taxonů; funkce půdních organismů; vliv invazních druhů na půdní prostředí a organismy.

5. Rozklad v terestrických ekosystémech

Vliv kvality zdroje, vliv abiotických faktorů; poměr C:N a imobilizace dusíku; vliv klimatických zón; degradativní sukcese; sukcese společenstev při rozkladu dřeva.

6. Půdně biologické metody

Rozvržení vzorkování půdní fauny v prostoru a čase (sampling design); různé typy vzorkovacích zařízení (sondy, rámy,...); principy získávání půdních živočichů z půdních vzorků: metody, extrakční zařízení; srovnání efektivity extrakce různými metodami; konstrukce a využití emergenčních pastí; využití emergenčních pastí při studiu saproxylické fauny.

7. Saproxylický komplex

Přehled živočichů žijících v tlejícím dřevu; mikrostanoviště vznikající při tlení dřeva; trofické vazby a trofické skupiny saproxylických živočichů; obratlovci jako saproxyličtí živočichové, nidikolní fauna; saproxyličtí živočichové v tropech – význam termitů; ohrožení a ochrana saproxylických živočichů.

8. Společenstva na trusu a mršinách

Rozklad trusu, trus jako zdroj, společenstva bezobratlých na trusu (koprofágové a jejich predátoři); rozklad mršin, mršiny jako zdroj, nekrofágové/mrchožrouti.

9. Seznam použité literatury

1. Půda

1.1 Co je to půda?

Ačkoliv je půda integrální a neodmyslitelnou součástí našeho životního prostředí, lze se setkat s velmi různými definicemi její podstaty. To pramení do značné míry z úhlu pohledu autora, který je dán především jeho vlastní odbornou specializací, a samozřejmě také ze skutečnosti, že tyto definice vznikaly v různých dobách.

Například významný německý profesor rostlinné výroby a půdoznalství E. A. Mitscherlich (1874–1956) půdu jednoduše definoval takto: „Půda je **směsí jemnozrnných pevných částic, vody a vzduchu**, která je při přiměřeném obsahu rostlinných živin nositelem vegetace“ (Mitscherlich, 1905). Taková jednostranná definice jistě dobře poslouží zemědělcům či botanikovi, ale zoologa či mikrobiologa sotva uspokojí. Svůj půvab má jistě i stručná definice české pedoložky, profesorky L. Smolíkové: „Půda je **výřez pedosféry, zahrnující vše mezi extrémě čerstvá hornina – surový opad**“ (Smolíková, 1982). Velmi komplexní pohled na půdu, najdeme již u jednoho ze zakladatelů pedologie (nauky o půdě), Rusa V. V. Dokučajeva (1846–1903). Podle něj **je půda svrchní, zvětralá vrstva zemské kůry, pozměněná klimatickými a chemickými vlivy a činností organismů**. Přitom se jedná o přírodninu diferencovanou v genetické horizonty (tj. vrstvy, jejichž charakter a uspořádání souvisejí se způsobem jejich vzniku), která vznikla na rozhraní různých sfér a je více méně snadno rozpojitelná. Jde o komplikovaný **oživený systém** (biologický útvar) se specifickými znaky a vlastnostmi. Již z tohoto popisu je patrné, že bez organismů není půda půdou, jedná se pouze o mrtvý substrát. Bez živých organismů ani žádná půda nevzniká. Jistou sémantickou hádankou zůstává, máme-li živé organismy v půdě obsažené považovat za její součást či za její „pouhé“ obyvatele (obdobně bychom se nakonec mohli tázat jak daleko jsou organismy žijící na planetě Zemi její součástí). Určitou odpovědí je skutečnost, že živé organismy v půdě na základě konvence nezahrnujeme do půdní organické hmoty (viz níže).

Na rozhraní mezi suchozemským a vodním prostředím vznikají tzv. semiterestrické půdy. Některé pedologické klasifikační systémy zahrnují pod definici půdy také půdy podvodní, tedy sedimenty ve vodních tělesech. Zde se ale budeme věnovat pouze půdám terestrických (suchozemských) ekosystémů včetně půd zamokřených či dočasně zaplavovaných.

Lze tedy konstatovat, že na vznik a charakter půdy mají vliv

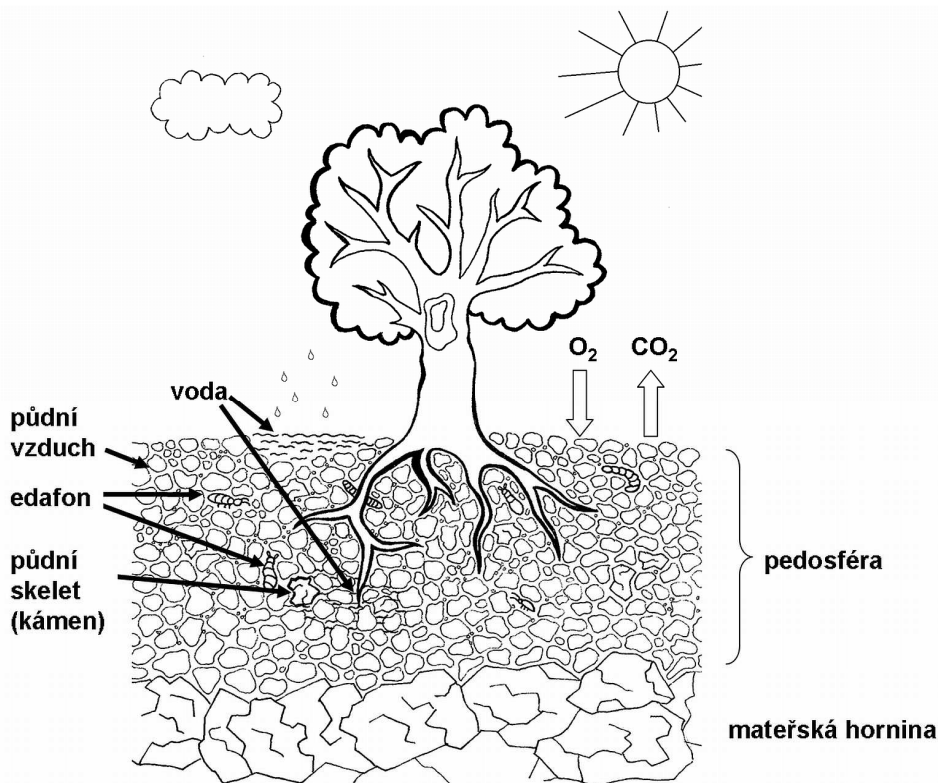
- litosféra (matečná hornina),
- hydrosféra,
- atmosféra a
- biosféra.

Půda není ostře ohraničená, neboť představuje hraniční fenomén zemského povrchu – pedosféru.

Jsou v ní přítomny tři fáze (skupenství):

- pevná – pevné částice (minerální i organické),
- tekutá – půdní voda/roztok,
- plynná – půdní vzduch.

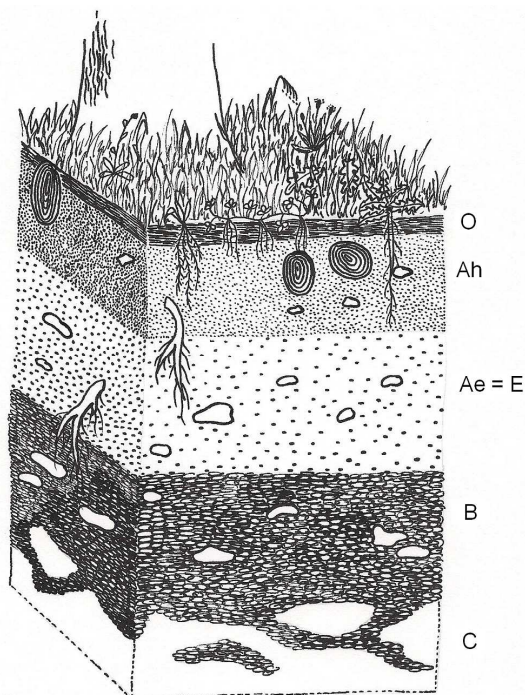
Druhá a třetí fáze se nacházejí v prostorech mezi pevnými částicemi, v tzv. půdních pórech či průduších. V nich se také nachází organismy: kořeny rostlin a **edafon**, tj. množina všech půdních organismů přítomných v dané půdě (obr. 1).



Obr. 1: Pedosféra: vrstva mezi atmosférou a nezávětralou mateřskou horninou

Půda se s hloubkou, tedy s přibývajícím vzdáleností od svého povrchu, mění. Přitom bývají více či méně patrné vrstvy jednotného charakteru, tzv. **půdní horizonty** (obr. 2). S výjimkou hlubokých, čistě organických půd některých rašelinišť s hloubkou stoupá podíl minerální části pevné fáze půdy a naopak klesá podíl její organické části.

V geologii a stavebnictví se dále užívá pojem **zemina**. Ta je chápána jako nezpevněná hornina. Při popisu zeminy se berou v potaz vlastnosti daného půdního materiálu (především ve smyslu textury či zrnitosti půdy), nikoliv však jeho vertikální stratifikace, která je právě důležitá pro charakterizaci a klasifikaci půdy.



Obr. 2: Trojrozměrný výřez půdy s kompletním půdním horizontem od organického horizontu (O) po částečně zvětralou mateřskou horninu (C); mezi těmito krajními horizonty se v daném případě nachází humózní minerální horizont Ah, eluviální (vylouhovaný) horizont Ae či E (tradiční středoevropské označení dle německé pedologické školy a označení dle mezinárodního systému WRB) a horizont B (obohacený o látky vymyté ze svrchních horizontů).

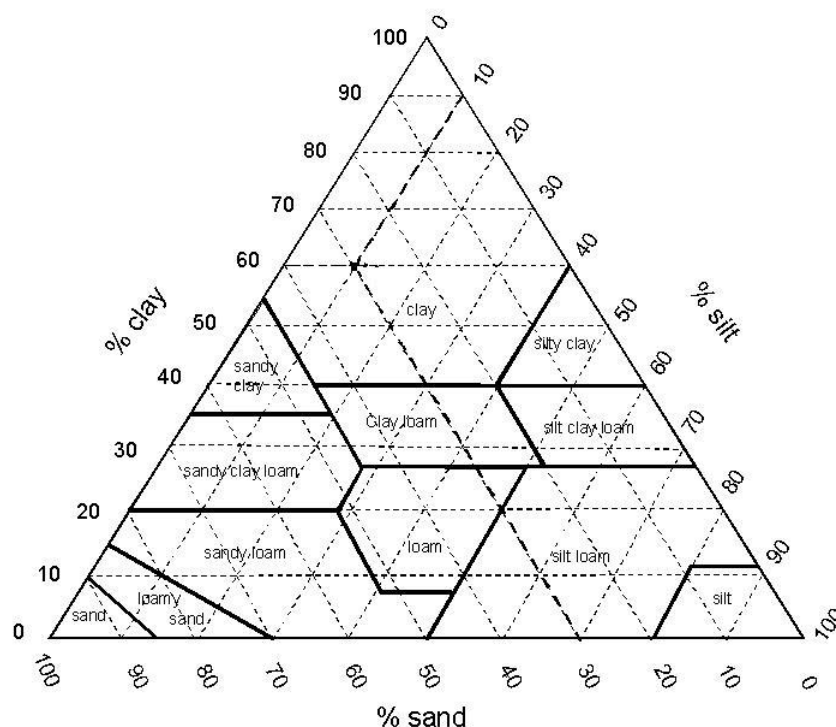
1.2 Vlastnosti půdy

1.2.1 Pevná fáze

Pevná fáze půdy sestává z minerálních částic různých velikostí (od nejjemnějších jílových částic až po velké kameny) a odumřelé organické hmoty (**SOM** – soil organic matter) různého stupně rozkladu. Tyto částice mohou být a zpravidla jsou agregovány do částic větších. Velikost těchto sekundárních částic, jejich tvar a uložení jsou rozhodující pro množství a velikost prostor mezi nimi (půdních pórů), ve kterých se nacházejí ostatní fáze půdy (půdní voda a vzduch) i půdní organismy a kořeny rostlin.

1.2.2 Minerální částice, půdní textura a struktura

Minerální část půdy se mezi jednotlivými půdami liší podílem velikostních frakcí – hovoříme o **půdní textuře** (angl. soil texture) čili její **zrnitosti** (také o „půdním druhu“, ale pozor, v jiných jazycích překlad tohoto pojmu nemusí být chápán stejně). Větší minerální částice s průměrem nad 2 mm – hrubý písek, štěrky a větší kameny – tvoří tzv. **půdní skelet**. Menší částice tvoří tzv. **jemnozemi**, u které rozlišujeme přinejmenším tři frakce (pro různé účely pak dále diferencujeme): nejhrubší je **písek** (angl. sand), jemnější **prach** či **pel** (druhý název se užívá zejména pro jeho jemnější frakce; angl. **silt**) a nejjemnější **jíl** (angl. clay). Podle procentuálního podílu těchto frakcí, zejména podílu jílu, pak půdy charakterizujeme jako písčité, hlinité, jílovité apod.; např. půda s 60 % písku, 10 % prachu a 30 % jílu je písčitohlinitá půda (**hlínou**, angl. loam, označujeme více méně soudržné směsi výše uvedených frakcí, pokud jedna z nich výrazně nepřevažuje) (obr. 3).



Obr. 3: Mezinárodně užívané zařazení půdy dle textury (zrnitosti). Zdroj: Wikipedia Commons.

V jednotlivostech se však užívané kategorie a hranice mezi nimi liší dle jednotlivých klasifikačních systémů (společná jim je přinejmenším hranice mezi prachem/pelem a jílem, za

kteřý univerzálně platí částice $\leq 2 \mu\text{m}$); většina zemí má svůj vlastní systém, někdy se jich v rámci jednoho státu používá i několik. Je-li podíl skeletu podstatný, je stanovován, jinak se textura stanovuje pouze jako poměr frakcí jemnozeme a to zpravidla prosíváním (pro písčité frakce) a sedimentací (pro prachové a jílové frakce). Existuje několik více méně exaktních metod jak podíl jednotlivých frakcí stanovit. Pro hrubé určení si půdoznalci vystačí s hmatovou zkouškou, při které se třením navlhčené zeminy mezi palcem a ukazovákem zjišťuje její soudržnost a tvárnost (pro srovnání různých půd to vyžaduje jednotné nastavení jejich vlhkosti, která má na zkoušené vlastnosti půdy velký vliv): při přítomnosti většího podílu písku tento skřípe mezi prsty, prachové částice naopak navozují pocit hladkého povrchu, jílové zvyšují mazlavost; některá půda se dá vyválet ve váleček, jiná k tomu není dost soudržná.

Podle uspořádání pevných částic hovoříme o **půdní struktuře** čili **skladbě** (angl. soil structure). Tvar a velikost půdních agregátů mají velký vliv na velikost a propojenost půdních pórů, a tím také na provzdušnění a obsah vody v půdě. Nespojené minerální částice vytváří **sytkou čili zrnitou strukturu** – tuto nacházíme, pokud chybí koloidní složka, především u písků (platí např. pro eluviální horizont podzolů, viz dále). Skladbu z jednotlivých zrn nacházíme ale i u spraše (zde jsou jednotlivá zrnka ovšem jemnější), přesto sprašové půdy nebývají sytké, protože jednotlivá zrnka bývají stmelena. Tam, kde je vysoký podíl koloidní složky, hovoříme o **koherentní čili souvazné struktuře**. Těsné spojení půdních částic je zde zapříčiněno například koloidní kyselinou křemičitou nebo oxidy či hydroxidy trojmocného železa či hliníku, karbonátovým tmelem, jílem nebo humusem. Koherentní strukturu najdeme například v horizontech B podzolů, pokud zde dochází k tvorbě tzv. ortsteinu (horizont je silně obohacen oxidy a hydroxidy).

V půdě zpravidla dochází k shlukování pevných částic do agregátů různých velikostí a tvarů, ale i různé stability na základě přítomnosti velmi jemných tzv. koloidních částic. Při tzv. stavební skladbě (z něm. Aufbauegefüge), kterou nacházíme ve svrchních, silně oživených půdních horizontech, vznikají agregáty hlavně působením kořínků rostlin a půdních mikroorganismů i živočichů (důležitý je zejména průchod zažívacím ústrojím). Působení elektrolytů vede k koagulaci, resp. vyvločkování půdních koloidů – vznikají pórovité, jemně stmelené celky. Různé kombinace kohezních a adhezních sil vedou k agregátům různých velikostí a tvarů. Při vytváření malých (1–10 mm) kulovitých agregátů, tzv. drobtů, máme **drobtovitou strukturu**, která se vyznačuje stálou pórovitostí a je v zemědělství považována za optimální. Větší agregáty označujeme jako hrudky, přičemž půda může mít také smíšenou strukturu s podílem jak drobtů tak hrudek. Příznivý vodní a vzdušný režim má také tzv. **houbovitá čili červincová struktura** (z něm. Schwammgefüge či Wurmlösungsgefüge – tedy skladby z trusu červů, tj. žížal).

Další typy půdní struktury vznikají převážně působením klimatu, které zapříčiňují objemové změny v důsledku změn vlhkosti a teploty, resp. jinými mechanickými činiteli. Jemné minerální částice se seskupují do tzv. odlučných forem čili segregátů, podle jejich tvarů strukturu označujeme jako lístkovou, prizmatickou, sloupovou či polyedrickou (vytvářejí se ve ztuhnutých jílovitých půdách). Tyto půdy bývají za sucha sytké, silně pórovité, avšak za vlhka velmi soudržné.

Textura i struktura půdy jsou sledovány v zemědělství a mají svůj význam i ve stavebnictví. Příslušná charakterizace půdy v pedobiologické literatuře často chybí, což má tu velkou nevýhodu, že o přímém vlivu těchto charakteristik na život v půdě mnoho nevíme.

1.2.3 Půdní organická hmota a humusové formy

Odumřelá organická hmota (tedy odumřelá biomasa – což je tak trochu protimluv – či nekromasa) v půdě je převážně rostlinného původu, obsahuje ale také zbytky těl živočichů, jejich výměšky a odumřelé buňky mikroorganismů. Do půdy se dostává z jejího povrchu (převážně jako rostlinný opad, v sezónálním klimatu je proto její přísun v průběhu roku nerovnoměrný) a úhynem rostlinných kořínků či jiných organismů, které se v půdě nacházejí. Často se pro ní užívá označení **humus**. Pojem humus však bývá odborně chápán v daleko užším a specifickém smyslu, a to jako amorfní organická hmota sestávající z často dlouhých a poměrně stabilních molekul, která vznikla rozkladem, ale také přestavbou molekul výchozí organické hmoty, tzv. humifikací. Molekuly humusu nejen že obsahují prvky, které slouží organismům jako živiny (především uhlík jako zdroj energie), ale také na svém povrchu vážou mnohé ionty těchto prvků a zvyšují tak schopnost půdy živiny udržet a postupně uvolňovat pro potřeby rostlin. Odumřelá organická hmota v půdě (angl. **soil organic matter** – SOM) je základem saprotrofního potravního řetězce v půdě. Vrstvy půdy s vysokým podílem organické hmoty jsou zároveň tou částí půdy, ve které se soustřeďuje většina půdních organismů.

Zatímco jemné větvičky, obaly semen stromů apod., zpravidla považujeme za součást listového opadu, je přístup k větším kusům padlého dřeva – od větších větví přes silné větve až po padlé kmeny stromů a jejich stojící pahýly (v anglické ekologické literatuře se hovoří o „**coarse woody debris**“ čili CWD) nejednotný a svým způsobem rozpačitý. Je otázkou, od kdy z hlediska času, resp. stádia rozkladu, považovat jakoukoliv odumřelou organickou hmotu v kontaktu s půdním povrchem za součást půdy. V podstatě sem počítáme již surový opad, který na zemi leží – jedná se o nejsvrchnější organickou vrstvu a tu již při značení půdního profilu označujeme velkým písmenem L (jako angl. litter – odpad, resp. zde **opad**; česky hovoříme tradičně o **hrabance**, tento termín připomíná dřívější využívání jako stelivo v chlévech, jako jakýsi hybrid se objevuje pojem opadanka; v mezinárodní literatuře se také užívá označení **förna** pocházející ze švédštiny), případně jako O_L, O_I apod., čímž dáváme najevo, že jí počítáme k organické vrstvě nad povrchem minerální půdy (označované jako O či A₀), tedy k tzv. **nadložnímu či povrchovému humusu** (angl. také „forest floor“ či „duff“). Padlé kusy dřeva vyššího průměru než mají slabé větve zpravidla přímo za součást půdy nepovažujeme, ač bychom svým způsobem mohli. Svou strukturou se však stále i organismy, které je osídlují, od opadové vrstvy a hlubších půdních horizontů výrazně liší. Tyto rozdíly se začnou výrazněji stírat až v pokročilém stupni rozkladu dřeva.

Organický opad se také zachytává a rozkládá v korunovém patře lesů, bez přímého kontaktu s vlastní půdou. V mírném pásmu se jedná o jev spíše okrajový, například ve vidlicích stromů, ptačích hnízdech, více či méně otevřených stromových dutinách apod. V tropických deštných lesích s množstvím epifytů je tento jev mnohem významnější. V odborné literatuře se takové nahromadění tlejícího opadu označuje pojmem **zavěšená půda** (angl. suspended soil).

Podle charakteru a rozložení organické látky v půdním profilu rozlišujeme – především v lesních půdách mírného pásma – tzv. **humusové formy** (angl. humus forms). Je to ostatně příklad odborného užití pojmu humus v širším slova smyslu pro nadložní organické horizonty. Mezinárodně užívaná označení humusových forem jsou odvozena z názvů v germánských jazycích (dánštině, švédštině a němčině). Vlastní koncepce humusových forem sahá až na konec 19. století a vyvinula se z ní celá řada více či méně národních klasifikací. Od začátku 21. století lze zaznamenat snahu systém klasifikace humusových forem více zpřesnit a přitom dojít k evropskému, ne-li mezinárodnímu, konsensu, který by vedl k zahrnutí charakterizace humusové formy do celkové charakterizace půd dle mezinárodního referenčního systému. Základní humusové formy jsou poměrně dobře rozpoznatelné a vypovídají hodně o podmínkách na stanovišti – v neposlední řadě také o

oživení půdy. Zásadním znakem pro určení humusové formy je přítomnost a uspořádání charakteristických vrstev více či méně rozložené organické hmoty.

V lesních půdách slabě zásaditých až mírně kyselých (kromě stromového patra zde bývá dobře vytvořeno přinejmenším také patro bylinné, produkovaný opad je bohatý na živiny a dobře rozložitelný), případně v půdách stepních, dochází v ideálním případě od podzimu jednoho roku do léta roku následujícího k úplnému zmizení listového opadu z půdního povrchu. Po část roku tedy nacházíme na povrchu do značné míry nerozložený opad (označovaný také švédským jménem **förna**; angl. litter, při značení půdních profilů zpravidla jako L, O_L či A₀₀; tvořen při vnějším pohledu (takřka) neporušenými větvičkami, listy, květy, plody dřevin, případně bylin) jako jedinou výraznou „nadložní“ organickou vrstvou. Po další část roku mizí i tato, dočasně se mohou objevit nevýrazné vrstvičky více rozloženého opadu, nacházíme přechody k další humusové formě - moderu. Podíl jemného humusu ve formě trusu půdních živočichů přítomném nad svrchním minerálním horizontem nepřesahuje 10 %. Veškerá další organická hmota – rozmělněná a do značné míry rozložená a transformovaná do amorfního humusu – je promíchána s minerálními částicemi s kterýmiž utváří drobtovitou strukturu půdy a tvoří humózní svrchní minerální horizont (při značení půdních profilů zpravidla jako A_h či A₁). Na rozmělnění opadové vrstvy a jejím zapracování do minerální půdy se podílí bohatá makro- a megafauna (větší bezobratlí živočichové, ve stepních půdách ve větší míře také drobní hlodavci), především žížaly, které se zpravidla vyskytují ve všech třech základních ekologických skupinách, vč. druhů zakládajících hluboké vertikální chodby. Hovoříme o humusové formě **mull** (česky zpravidla psáno „mul“, ale my se zde přidržíme původnější formy, tak jak je užívána ve světové literatuře).

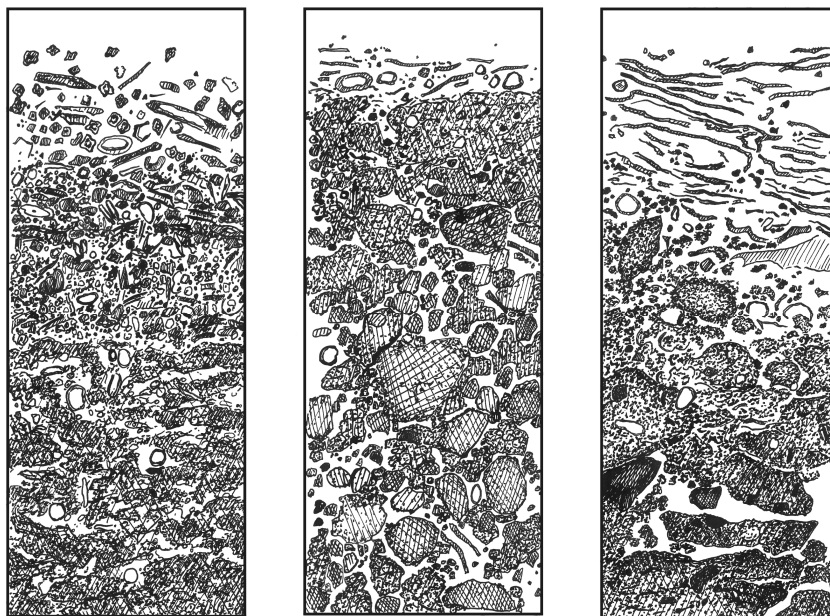
V kyselejších lesních půdách, kde se žížalám již daří méně a převažující dřeviny (jako dub, buk či jehličnany) produkují hůře rozložitelný opad, je rozklad opadu pomalejší a dochází k jeho hromadění na půdním povrchu – vzniká tzv. nadložní humus, který přetrvává po celý rok. Pod vrstvou (takřka) nerozloženého opadu vzniká další organická vrstva sestávající z materiálu rozmělněného na menší kousky ve více méně pokročilém stádiu rozkladu, přičemž je ale zpravidla ještě rozpoznatelný jejich původ (zůstávají zachovány např. žilnatina listů, resp. vnější povrch jehlic, řapíky, zbytky bukvic, šišek apod.). Tato vrstva drží více pohromadě, vytváří plstnaté vrstvičky prorostlé hyfami hub, typické zbarvení je rezavě hnědé. Označujeme jí jako **fermentační vrstvu či drť** (F, O_F či A₀₁). Pod touto vrstvou následuje vrstva amorfního humusu (**humifikační horizont** H, O_H či A₀₂), která bývá zpravidla tenká, ale ve vlhkých vysokohorských polohách může dosahovat mocnosti až 20 cm (sytě černá; základem je především trus chvostoskoků). Tyto nadložní organické horizonty však nejsou zřetelně oddělené, přechod mezi nimi je spíše plynulý. Hlavní část organických horizontů tvoří trus mesofauny: drobných půdních členovců (chvostoskoků, roztočů,...) a kroužkovců (roupic). Následuje opět humózní minerální horizont, ač méně výrazný než tam, kde máme před sebou humusovou formu mull. Tuto humusovou formu nazýváme **moder** (angl. v americké literatuře někdy také „duff mull“) – viz obr. 4.

Tam, kde je půda ještě kyselejší, resp. hostí maximálně nepočtené populace několika druhů žížal žijících převážně v samotné organické vrstvě či trouchnivějícím dřevě (mnohé další druhy makrofauny závislé na dostupnosti vápníku rovněž ustoupily), nedochází k mísení organických látek s minerální půdou. Mohou se zde vytvářet mocné organické horizonty (5-30 cm) tzv. nadložního humusu – k výše popsaným vrstvám L a F přistupuje oproti moderu daleko mocnější **vrstva tvořená amorfním humusem** (H, O_H či A₀₂), mazlavé či drobtovité konsistence a tmavě hnědého až černého zbarvení (česky také nazývaná měl). Přechody mezi těmito organickými horizonty jsou ostré. Máme před sebou humusovou formu **mor** neboli **surový humus** (angl. raw humus, mor). Pod ním se nacházející svrchní minerální vrstva (často písčitá) je na humus velice chudá a bývá průsakem okyselené vody vybělená (půdní typ podzol). K tvorbě moru dochází především při chladném a vlhkém klimatu na extrémně

chudých a zrnitých půdách pod vegetačním pokryvem s těžko rozložitelným opadem, tedy na vřesovištích, v borech a smrčinách, ale i v chudých bučinách (obr. 4).

Hranice mezi výše popsanými základními formami humusu však není ostrá, naopak se jedná o kontinuum v jehož rámci lze vylíšit různé přechodové typy (a právě zde se odborníci a klasifikační systémy často rozcházejí). Podle toho, zda se přechodová forma blíží spíše moru nebo mullu jí pak označujeme za mor-moder nebo mull-moder. Při dočasném zamokření půdy, zpravidla v zimě, kdy dochází v důsledku nedostatku kyslíku ke zpomalení rozkladu, se vytvářejí obdobné humusové formy, avšak s vyšším obsahem organických látek. Při celoročně vysoké hladině podzemní vody dochází především v minerálních půdách bohatých na živiny k navýšení obsahu humusu na 15–30 % – hovoříme o Aa-horizontu (mocnosti 20–40 cm a neutrálního až lehce kyselého pH). Pokud zde chybí nadložní humus, označujeme humusovou formu **anmoor**. Tam, kde jsou trvale zamokřené půdy chudé na živiny, nebo kde jsou bohatší půdy dlouhodobě zaplavené, je výrazně zbrzděn rozklad opadu půdními živočichy a vznikají půdní horizonty s podílem organických látek nad 30 % , tj. rašeliny. Na dně vodních těles vznikají tzv. subhydričné půdy (hlavní typy - dy, sapropel, gyttja – se vytváří v závislosti na trofii a provzdušnění), kterými se ale již dostáváme do hájemství limnologie či hydrobiologie. V terestrickém prostředí jsou dnes ale odlišovány ještě dvě další humusové formy, které stojí tak trochu stranou: tangel a amphimull (v poslední době často nazýván pouze amphi).

Tangel je za samostatnou humusovou formu považován již dlouho. Mocností organických horizontů sice může připomínat mor, má však výrazně vyšší pH. Tangel vzniká pod vlivem chladného a vlhkého klimatu v horských lesích (většinou jehličnatých, někdy i bučinách) a porostech zakrslých dřevin subalpinského vegetačního stupně na půdách vznikajících z karbonátových hornin (vápenců a dolomitů), s malým podílem rozpadlé minerální drtě (minerální horizonty půdy bývají poměrně mělké). Nadložní humus zde může dosahovat mocnosti až 1 m a dělí se na horizonty F a H s nezřetelným přechodem. Jako u moderu je zde velký podíl trusu drobných půdních bezobratlých, bioturbace makrofaunou je však omezena. Přesto zde může být jejím přičiněním vyvinutý i humózní minerální horizont (A_h).



Obr. 4: Výbrusy svrchní vrstvy půdy vč. nadložního humusu: vlevo humusová forma mor (surovy humus) z jehličnatého lesa, uprostřed mělká půda na vápenci (bez žížal) – humusová forma moder, vpravo moder v listnatém lese na kyselé hornině.

Amphi(mull) (ve francouzské klasifikaci amphimus) se podobá mullu výrazně humózním A-horizontem (za přičinění endogeických a částečně i anektických žízá), zároveň je u něj však vyvinutý mocný nadložní humus – vrstvy L, F i H. K jeho tvorbě dochází tam, kde jsou půdy sice poměrně bohaté a dobře oživené, kde ale klimatické podmínky, především sezonní sucho, dočasně omezují aktivitu půdních organismů, tímto zpomalují rozkladné procesy, a zároveň podporují růst xerotermní vegetace produkující těžko rozložitelný opad (v Evropě především v Mediteránu).

1.3 Půdní voda

Voda se do půdy dostává z povrchu vsakem srážek (infiltrací), stoupáním (vzlínáním) podzemní vody, případně boční infiltrací z výše položené části svahu a z vodních těles – toků a stojatých vod. Část vody je více méně pevně zadržována v půdě (viz níže), zbytek prosakuje až po první nepropustnou vrstvu (zpravidla jílu; tvoří tzv. bázi podzemní vody), která brání vodě ve vertikálním průsaku. Zde se nachází vodou nasycená vrstva půdy, tzv. zvodně, která je napájena nejen průsakem od povrchu, ale také laterálním přítokem. Hladina této volně pohyblivé podzemní či spodní vody kolísá v závislosti na této dotaci a na místním odběru vody odpařováním (přímým a přes vegetaci - evapotranspirací). Pokud se nejedná o celoročně zvodnělou vrstvu, ale o jev pouze dočasný po silných srážkách, záplavách atd., nejedná se podle některých autorů o pravou podzemní vodu (podzemní voda není definována jednotně: některé definice zahrnují veškerou vodu pod půdním povrchem, tedy i půdní vodu, jiné pouze spojitou, volnou vodu zvodně, nahoře ohraničenou kolísající vodní hladinou). Pokud se pod špatně propustnou, vodou nasycenou vrstvou nachází vrstva lépe propustná, dochází k odvodňování nasycené vrstvy odspoda, vzniká zde tzv. zavěšená vodní hladina. K tomu dochází především v takzvaných pseudoglejích – půdách dočasně zamokřených vlivem infiltrace vydatných srážek. Pro pochopení vodního režimu krajiny je podstatné znát zákonitosti pohybu vody v půdě. Půdní biolog si však zpravidla vystačí se znalostí aktuální dostupnosti vody v půdě a jejich změn v čase.

Voda se v půdě nachází v půdních pórech (průduších). Zastoupení pórů různých velikostí závisí na zrnitosti (textuře) a struktuře půdy (kromě velikosti zrn a jejich tvaru záleží také na míře jejího zhutnění). Póry se totiž nachází jak mezi půdními agregáty, tak mezi půdními částicemi (uvnitř agregátů, pokud existují). Velké póry (> 50 μm) obsahují vodu pouze pokud je půda zamokřená (jen tyto póry dovolují růst kořínků rostlin). Středně velké póry (0,2–50 μm) obsahují kapilární vodu (a jsou přístupné mikroorganismům a kořenovému vlášení, které tuto vodu přijímá). Jemné póry (< 0,2 μm) váží vodu tak pevně, že většině rostlin již není dostupná. Tyto póry jsou ve vlhkém podnebí prakticky vždy naplněné vodou.

Voda je k povrchu pevných částic vázána elektrostatickými silami, vzájemným působením dipólů a vodíkovými můstky (**adsorpce**; výjimku tvoří některé organické látky, které vodu odpuzují a na kterých k adsorpci vody nedochází). Dostane-li se suchý povrch do kontaktu s vodou, potáhne se zprvu monomolekulární vrstvou vody, na kterou se pak váží další vrstvy molekul vody. Dokonce i na vzduchu vysušená půda stále obsahuje adsorpční vodu, a to o to více, čím vyšší je vlhkost okolního vzduchu. Půda se tedy v tomto stavu chová **hygroskopicky**, hovoříme také o hygroskopické vodě. Adsorbovaná voda je vázaná velmi pevně. Avšak již ve vzdálenosti několika průměrů molekul je voda vázána k povrchu pouze nepřímou kohezí mezi molekulami vody. Takto vázaná voda je označována jako **kapilární** (modelově si jí lze představit jako vodu v tenké trubičce kruhovitěho průměru, ač se od něho skutečný tvar půdních pórů samozřejmě liší). S velikostí (průměrem) půdních pórů klesá síla kapilární vazby vody. Různé typy půd mají různé velikostní rozložení půdních pórů a proto také různou schopnost vodu držet. Modelově si lze tyto póry v dané půdě představit jako

svazek trubiček různých průměrů, přičemž zastoupení různých průměrů odpovídá zastoupení různě velkých pórů (ve skutečnosti ovšem půdní póry mají nerovný povrch a mohou se různě zužovat a rozšiřovat, což ovlivňuje chování vody v nich). V závislosti na vlastnostech půdy a tedy velikostním rozložení kapilár se liší průběh poklesu obsažené vody při jejich vysychání. Tento popisují tzv. desorpční křivky vodního napětí či potenciálu v půdě. Jejich průběh není totožný s průběhem adsorpčních křivek při (opětovném) zavlažování půdy, protože se zde úzká místa v pórech, uzavřené bubliny vzduchu, smáčivost povrchu a změny agregátů vlivem zcvrkávání a bobtnání projevují odlišně. Tyto křivky označujeme také za pF-křivky, přičemž pF značí logaritmu hodnoty maticového potenciálu (\log cm vodního sloupce) – vysvětlení pojmu potenciálu viz níže.

Dynamika obsahu vody v půdě závisí především na klimatu: máme-li vícero ročních období a tedy i období vegetační a období vegetačního klidu, dochází ke změnám přísunu i ztráty (odběru) vody. Na **vodní režim** půdy dále působí její vlastnosti a hydrologická situace daného místa. Výše jmenované síly, které drží vodu v půdě, lze v tak heterogenním systému jako je půda stěží úplně popsat a také je nelze jednoduše sčítat. Proto spíše než síly jako takové popisujeme práci, kterou je třeba vynaložit, abychom dané množství vody dostali z jednoho bodu v půdě do jiného, referenčního bodu. Tato práce odpovídá práci potřebné k vyzdvižení daného množství vody z volné vodní hladiny do určité výšky v kapiláře (půdním póru), resp. jejímu odstranění z půdy tímto způsobem. Hovoříme o **vodním potenciálu**. Voda se vždy pohybuje (proudí) z míst s vyšším potenciálem (tj. vyšší potenciální energie) do míst s potenciálem nižším, protože při tomto procesu se uvolňuje energie. Vývoj vždy směřuje k vyrovnání potenciálů tak, aby celkový vodní potenciál byl všude stejný. Celkový potenciál sestává z několika dílčích potenciálů: gravitačního, maticového (kapilárního), osmotického (daného množstvím rozpuštěných solí), plynového a dalších.

Obsah vody zadržené v půdě za maximálního nasycení po ustálení (aniž by již docházelo k jejímu odtoku vlivem gravitace) označujeme jako **polní, absolutní, kapilární či maximální vodní kapacitu** (angl. maximum waterholding capacity). Její stanovení v terénu předpokládá opakovaná měření obsahu vody (až po stabilizaci, při které nedochází k dalšímu úbytku) při přikrytém povrchu tak, aby nedocházelo k odpařování. Jednodušeji lze hodnotu stanovit v laboratoři na neporušeném půdním monolitu – tj. válečku půdy odebraného do určité hloubky. Především z ekofyziologie rostlin je známo, že zdaleka ne všechna voda v dané půdě obsažená je rostlinám také skutečně k dispozici. Obdobně to platí také pro dostupnost pro půdní organismy. Při poklesu půdní vlhkosti pod určitou mez není rostlina již ani při maximálním přivření svých stomat schopna z půdy nahrazovat vodu ztracenou transpirací. Tehdy rostlina začne vadnout (bod vadnutí). Obsah vody v půdě, který odpovídá stavu, kdy rostlina zvadne natolik, že ani opětovný přívod vody již neobnoví turgor jejích buněk, nazýváme bodem trvalého vadnutí (angl. permanent wilting point – PWP). Maticový potenciál tehdy odpovídá u rostlin jako jsou slunečnice nebo borovice lesní (v hustě prokořeněné půdě) hodnotě $-1,5$ Mpa, neboli pF 4,2. Tato hodnota platí pro většinu kulturních rostlin a je proto univerzálně používána, ačkoliv má mnoho rostlin ve skutečnosti svůj bod vadnutí při jiné hodnotě. Takzvaná využitelná vodní kapacita (voda, která je rostlinám kořenicím v půdě k dispozici) je obsah vody v půdě mezi hodnotami polní kapacity a bodu vadnutí.

Složení půdní vody: Voda v půdních pórech obsahuje velké množství rozpuštěných látek. Proto také hovoříme o půdním roztoku. Mezi rozpuštěné látky patří také kyslík a oxid uhličitý, koncentrace druhého je vzhledem k jeho vysoké rozpustnosti (ale také vzhledem k disimilačním procesům v půdě) vysoká. Dále se v půdní vodě (angl. soil water) nachází drobné nerozpuštěné částice v suspenzi. Doba zdržení vody v půdních pórech stoupá s klesajícím průměrem půdních pórů. S přibývajícím dobou zdržení pak zpravidla stoupá i koncentrace rozpuštěných látek. Voda se v půdním profilu pohybuje a přitom dochází k přemísťování rozpuštěných i suspendovaných látek vyplavováním a usazováním, resp. srážením.

1.4 Půdní vzduch

Množství vzduchu v půdě závisí na objemu a velikostním rozložení půdních pórů a míře nasycení vodou, která kolísá v závislosti na klimatických podmínkách. V minerálních půdách se pohybuje podíl vzduchu na celkovém objemu půdy mezi 0 a 40 %. Dolní hranice objemu vzduchu je dosažena při polní kapacitě (maximálním nasycení půdy vodou): u písčinych půd cca 30-40%, u prachových a hlinitých půd 10-25 %, u jílovitých půd 5-10 %, při velkém zhutnění i méně (Blume et al., 2010). Zhutňováním půdy dochází nejen k úbytku půdních pórů, ale také k přerušení jejich vzájemného propojení a napojení na atmosféru a k nadproporciálnímu úbytku velkých pórů představujících větší část plynné fáze půdy. Složení vzduchu v půdních pórech se značně liší od složení volné atmosféry nad půdním povrchem, protože výměna plynů mezi půdními pory a volnou atmosférou je omezena. Obsah vodní páry a tím relativní vlhkost jsou velmi vysoké a zůstávají blízko bodu nasycení i při značném poklesu vodního potenciálu v půdě (kromě pouští a horních 2 cm půdy platí $pF < 4,2$ a relativní vlhkost vzduchu $> 95\%$). Koncentrace oxidu uhličitého je o jeden až dva řády vyšší než ve volné atmosféře (tj. 0,3–3 %), za anaerobních podmínek v zamokřených půdách ještě vyšší (do cca 10 %). Do půdního vzduchu (v angl. hovoříme o „soil atmosphere“) se CO_2 dostává dýcháním kořínků, mikroorganismů a živočichů. Z jednoho hektaru lesní nebo zemědělské půdy ročně uniká do atmosféry průměrně cca 4 000 m³ (8 000 kg) CO_2 , z toho pochází asi třetina z dýchání kořínků a dvě třetiny z dýchání edafonu (Blume et al., 2010). Naopak kyslík je tímto procesem odebírán a ve špatně provzdušněných půdách může klesnout na hodnoty o asi jeden řád nižší než ve volné atmosféře (z cca 21 % na méně než 2 %). Zvýšené koncentrace nacházíme také u oxidu uhelnatého, oxidu dusného a metanu. Zamokřené půdy (rašelinště, rýžová pole apod.) jsou významným zdrojem uvolňování metanu do atmosféry, kde působí jako skleníkový plyn. N_2O se uvolňuje jako vedlejší produkt nitrifikace i denitrifikace hlavně v nejsvrchnějších vrstvách půdy; celosvětově jsou hlavním emitentem zamokřené lesní půdy, stoupá význam intenzivně hnojené zemědělské půdy. V bázičických půdách se uvolňuje ve větší míře také čpavek, jeho emise ze zamokřených půd tundry a tajgy jsou omezořány zpravidla nízkými hodnotami půdního pH (Blume et al., 2010).

1.5 Půdní teplota

Půdní teplota je obecně závislá na klimatických podmínkách, ve kterých se daná půda nachází, a zcela konkrétně na energetické bilanci půdního povrchu. Přenos tepla z půdního povrchu do hlubších vrstev je závislý na tepelné kapacitě a vodivosti půdy. Tepelná vodivost pak závisí na půdní textuře a hustotě, obsahu vody a v organických půdách pak také na obsahu organických látek. Voda má daleko vyšší tepelnou kapacitu než suchá půda, takže tepelná kapacita půdy stoupá s jejím obsahem vody. Rovněž tak stoupá i tepelná vodivost. Rychlé odvádění teploty z půdního povrchu do větší hloubky však v sezónálním klimatu vede k tomu, že na jaře trvá daleko déle, než se ohřeje povrchová vrstva vlhkých až zamokřených půd, což brzdí mnohé procesy v půdě a tím i růst rostlin, které v ní koříní. Oproti teplotě na svém povrchu či v atmosféře je teplota půdy s přibývajícím hloubkou stabilnější, s výrazně utlumenými výkyvy. Jak roční tak denní průběh teplot tak vykazuje s rostoucí hloubkou stále menší extrém (denní kolísání je od hloubky 50 cm zpravidla již velmi malé), přičemž zpoždění při odvodu tepla vede k posunu maxima na pozdější období v průběhu dne a v sezónálním klimatu také v průběhu roku .

1.6 Půdní reakce (pH) a sorpční kapacita:

Půdy se liší koncentrací iontů vodíku v půdním roztoku. Hovoříme o půdním pH či půdní reakci (angl. soil pH, pojem soil reaction se objevuje, ale není příliš užíván a není obecně srozumitelný), přičemž se u pH jedná o negativní logaritmus koncentrace iontů H^+ . Oproti situaci ve vodních ekosystémech se zde setkáváme se značně vysokým rozpětím hodnot a to nejen mezi jednotlivými půdními typy, ale i na malé prostorové škále v důsledku vysoké heterogenity půdního prostředí. Většina půd je lehce až středně kyselá; postupné okyselování (acidifikace, angl. acidification) půdy je přirozený proces (především v jehličnatých lesích vlivem kyselosti jejich opadu), avšak v mnohých částech světa, vč. rozsáhlých částí Evropy, dochází od průmyslové revoluce k výrazné acidifikaci v důsledku depozice látek emitovaných lidskou činností do ovzduší (viz kap. 2). Půdy jsou oproti acidifikaci různě odolné – mají různou pufrovací schopnost, tzn. schopnost neutralizovat volné ionty vodíku. Tam, kde je půdotvorný substrát (mateřská hornina) zásobený vápníkem, je k dispozici karbonátová (uhličitanová) pufrovací zóna. Takové půdy mají pH mezi 6,2 a 8,6. Pokud pH klesne pod 6,2, znamená to, že byla tato zóna vyčerpána (přinejmenším dočasně: zvětrávání horniny není natolik intenzivní, aby uvolňované uhličitanové ionty neutralizovaly přítomné ionty H^+) – byla-li kdy přítomna. Nastupuje silikátová pufrovací zóna, která působí až do poklesu pH na 5,0, přičemž zde při neutralizaci H^+ dochází k uvolňování iontů hliníku do půdního roztoku (avšak v daleko menší míře než v pufrovací zóně hliníku – viz níže). Po jejím vyčerpání přichází na řadu zóna kationtové výměnné kapacity, působící v rozmezí pH 4,2–5,0. Drobné minerální (jílové) částice, tzv. půdní koloidy, ale také organické molekuly (humus) představují spolu tzv. sorpční komplex půdy: nesou na svém povrchu vazebná místa pro ionty, přičemž převažuje negativní náboj. Podle počtu a uspořádání těchto nábojů zde mohou s větší či menší silou vázat různé ionty, převážně s pozitivním nábojem – tedy kationty. Obecně hovoříme o sorpční kapacitě. Ta je důležitou vlastností půdy, protože na ní závisí schopnost zachytit z půdního roztoku prvky sloužící rostlinám jako živiny a bránit tak jejich vyplavení do nižších vrstev a posléze do podzemní vody. Mezi koncentrací kationtů (ovšem i aniontů) v půdním roztoku a v sorpčním komplexu panuje rovnováha. Dojde-li k zvýšení koncentrace H^+ v půdním roztoku, vede to k výměně části těchto kationtů za kationty jiných prvků, doposud vázaných v sorpčním komplexu, které naopak jdou do roztoku. Rostliny tohoto mechanismu využívají – jejich kořinky vylučují ionty vodíku a následně přijímají uvolněné kationty živin. Kationtová výměnná kapacita sorpčního komplexu tedy působí proti acidifikaci, avšak na úkor stabilizace obsahu živin v půdě. Je-li vyčerpána, brání další acidifikaci pufrovací zóna hliníku, která působí až po pH 3,0. Překrývá se s poslední pufrovací zónou, zónou železa (pH 3,0–3,5). Při takto vysokých koncentracích H^+ dochází k reakcím těchto kationtů, při kterých jsou uvolňovány do půdního roztoku kationty trojmocného hliníku a posléze i železa. Tyto ionty jsou vzhledem k svému náboji (stejně tak jako samotné kationty vodíku) ve skutečnosti obaleny molekulami vody (které působí jako slabé dipóly). Uvolňování hliníku do roztoku je jedna z příčin negativního dopadu acidifikace na suchozemské i vodní ekosystémy, ne-li příčina hlavní: působí jako silný buněčný jed a to především na rostlinné buňky.

1.7 Pedogeneze a klasifikace půd

Výchozí situací pro tvorbu půdy – pedogenezi – je hornina vystavená zvětrávání vlivem fyzikálních a chemických procesů, které jsou výrazně ovlivněny klimatickými podmínkami. Tuto horninu, která dává vznik minerálním částicím podléhajícími se na vzniku půdy, nazýváme

horninou matečnou. Matečnou horninou přitom není pouze pevná skála, ale také jemnozrnný a více méně sypký materiál jako štěrky, písky či spraše. Minerály (nerosty) obsažené v půdě jsou na začátku takřka totožné s minerály, které tvoří matečnou horninu (část však vzniká vysrážením z půdního roztoku). Tyto však v průběhu stárnutí dané půdy dále zvětrávají a tím dochází k jejich přeměně. Velice brzy se na zvětrávání horniny mohou podílet organismy, v první fázi především lišejníky, později mechrosty i vyšší rostliny. Jejich odumřelou hmotu pak rozkládají první půdní živočichové a mikroorganismy; představuje druhý výchozí materiál pro tvorbu půdy (v případě rašeliny dokonce materiál jediný). Zpravidla dochází k tvorbě humusu, který se ukládá na zprvu velmi mělké vrstvě minerální půdy a později s ní může být promísen aktivitou půdních organismů, tzv. bioturbací. Tyto a další procesy, které se uplatňují v různé míře v závislosti na charakteru matečné horniny, georeliefu a klimatu (s posledními dvěma faktory souvisí i vodní režim půdy), pak vedou k vertikální stratifikaci půdy, tj. tvorbě charakteristických vrstev – půdních horizontů (jedním takovým je ale i nezvětralá matečná hornina). Podle přítomnosti, sledu a vlastností (mocnosti, zbarvení atd.) těchto horizontů pak půdy klasifikujeme. Při výkladu o půdotvorných procesech se nelze dost dobře vyhnout označení typu půdy, která při nich vzniká.

Klasifikace půd ale trpí velkou nejednotností – nejenže se v různých částech světa dlouho vyvíjela na sobě značně nezávisle (ačkoliv často ze společného základu) a přitom jednotlivé systémy doznaly v průběhu času změny a někde byly radikálně vystřídány systémy zcela jinými, ale dokonce i v rámci jednoho státu může být současně užíváno klasifikačních systémů několik. Nepříjemným důsledkem je, že se pro stejné či obdobné půdy používají velmi různé názvy. Na rozdíl od aplikované sféry zemědělství a lesnictví jsou obory jako biologická ekologie, půdní biologie, fyzická geografie či přírodovědně pojímaná pedologie daleko více odkázány na publikování v mezinárodních časopisech a čerpání z nich, nevystačí si proto s národním systémem klasifikace půdy. Pro půdního biologa není podrobná znalost půdní klasifikace tak klíčová, jak by se možná mohlo zdát. Přece jen je ale vhodné správně označit půdu, ve které byl vlastní pedobiologický výzkum prováděn; rovněž je užitečné si pod příslušným názvem při čtení odborné literatury představit o jakou půdu se jednalo (což nám řekne hodně i o faktorech, které na stanovišti působí, resp. působily v minulosti).

1.8 Půdotvorné procesy

Vyluhování solí, iontů: dochází k němu v humidním klimatu, protože zde přísun vody v podobě srážek převyšuje ztrátu vody odpařováním (evaporací). Rozpustné součásti půdního sloupce jsou odnášeny vodou do větších hloubek (soli, ionty, např. vápník, držené jako výměnné ionty v jílovo-humusových komplexech, jejich náhrada ionty vodíku vede k acidifikaci). Vymývané ionty se buďto akumulují ve větší hloubce (B-horizont), kde se mohou vysrážet, nebo se dostávají do podzemní vody.

Lessivace, illimerizace: Půdní částice nacházející se v suspenzi, především frakce koloidálního a velmi jemného jílu ($< 0.2 \mu\text{m}$) jsou vymývány (**eluviace**) a přemísťovány do nižších horizontů, kde se akumulují (**illuviace**). K přemísťování jílu dochází v půdách, ve kterých se střídají suchá a vlhká období. Dochází k němu až poté, co došlo vyluhováním ke ztrátě CaCO_3 , při optimálním pH o hodnotě 5,5–6,5. Pukliny vzniklé během suchých období společně s kořinkovými kanálky a chodbami živočichů slouží jako drenážní kanály pro vodu, která jílu odnáší. Na jejich stěnách vytváří jílu oranžově-hnědé až červeno-hnědé usazeniny.

Podzolizace: Dochází k ní v (semi-)humidním klimatu, pokud velmi kyselý půdní roztok ($\text{pH} < 5$) způsobí rozpad jílových minerálů. V důsledku tohoto rozpadu vytvářejí křemík, hliník a

železo komplexy s organickými látkami obsaženými v půdě. Tyto minerály jsou odstraňovány ze svrchní vrstvy půdy a mohou se hromadit v nápadných, tmavých, podpovrchových vrstvách. Podzoly často nacházíme pod vřesovišti a rašeliništi (typickou humusovou formou je surový humus neboli mor). Pojmenování procesu je odvozeno od jména podzol pro půdní typ, který jim vzniká (zola zmananá ruský popel, popelavou barvu mají vymyté horizonty).

Oglejení: Dochází k němu tam, kde se půda nachází v (takřka) stálém kontaktu s podzemní vodou. V takto zamokřených půdách s anaerobními podmínkami jsou sloučeniny železa redukovány a buďto odstraněny z půdy, nebo vysráženy ve formě hrudek (konkrecí). Také mangan – Mn (IV) a Mn (VII) – a vícemocná síra jsou redukovány. Dekompozice půdní organické hmoty je zpomalena. Oglejené půdy nacházíme často v mokřadech.

Pokud k zamokření dochází periodicky, je Fe(II) (přítomné v sloučeninách) opět oxidováno na Fe(III) – v půdním profilu je patrné ve formě rezivých skrvn.

Je-li zamokření trvalé, vznikají zelené alumosilikáty, které obsahují Fe(II), modravé fosfáty a šedo-černé sulfity. Výsledkem je modrošedý glejový horizont označovaný velkým písmenem G. Na styku oxidační a redukční zóny nacházíme rezavé skrvny (konkréce).

Glej (ukrajinsky) = klich, maz (zde označení pro mazlavou hlínu)

Brunifikace (hnědnutí): Dochází k ní v průběhu zvětrávání minerálů s obsahem dvoumocného železa - Fe(II), tj. železosilikátů. Železo je ve větší míře uvolňováno pouze pokud je $\text{pH} < 7$, tzn. poté, co byly vymyty karbonáty, pokud byly přítomny (např. ve spraši). Ionty Fe^{2+} se srážejí jako hnědé hydroxidy (FeOH_2), které vytvářejí povlaky na půdních částicích, což vede k hnědému zbarvení půdy. Přitom vznikají jílové částice.

Typické pro půdy vysoké biotické aktivity s humusovou formou mull ($\text{pH} 4,5-7$).

Laterizace, feralitizace: Probíhá v teplém a vlhkém klimatu subtropů a tropů. Za těchto podmínek je urychleno zvětrávání a vysoké dešťové srážky vedou k vymývání zemitéch a alkalicko-zemitéch prvků (Ca, Na, Mg, K) a posléze i křemíku (ve formě kyseliny křemičité). Dochází k hromadění zbývajících prvků, především železa a hliníku, resp. jejich sloučenin. Jako stabilní produkty zvětrávání tak převládají oxidy železa (goethit, hematit) a hliníku, jíly jako gibbsit (z alkalických vyvěřelin či silně zvětralých křemenitých hornin) či kaolinit (i ten ještě dále zvětrává). Tento proces nazýváme feralitizací. Ve svrchí půdě se – za přičinění vysychání – utváří tvrdá vrstva, jakýsi pancíř. Tento proces je označován za laterizaci. Oxidy železa způsobují červené, resp. rezavé zbarvení, oxidy hliníku bělavé. Lateritové půdy označujeme také jako plinthosoly.

Later (latinsky) / plinthos (řecky) = cihla

1.9 Půdní profil a horizonty

Výše popsané půdotvorné (pedogenní) procesy dávají vznik odlišným půdním vrstvám, tzv. genetickým půdním horizontům, a jejich charakteristickému sledu – soubor půdních horizontů tvoří půdní profil. Konkrétní půdní profil odráží vývoj půdy na daném místě, není tedy pouze odrazem současných podmínek, ale i jejich změn v minulosti. O půdních horizontech byla již řeč výše, aniž bychom si však v úplnosti vysvětlili jejich charakter, označení a sled v půdním profilu. Tyto jsou přitom základem pro klasifikaci půd, tedy pro jejich označování, které zároveň odráží i mnohé charakteristiky jednotlivých půd. Zde se budeme soustředit na základní minerální horizonty (poznámka k případnému zahrnutí nadložního humusu je uvedena u horizontu A). U jednotlivých půdních horizontů rozlišujeme mocnost, barvu, zrnitost, skladbu, soudržnost, obsah humusu a konkrecí, kromě těchto morfologických znaků

také např. pH. Vlivná německá pedologická škola, která hodně čerpala z děl ruských pedologů a dala také základ české pedologii, označuje půdní horizonty velkými písmeny a jejich charakter dále upřesňuje malými písmeny, které uvádí zpravidla za písmenem velkým. Vzhledem k tomu, že u konkrétního půdního profilu mohou být v rámci jediného horizontu vyvinuty odlišné vrstvy, značí kombinace velkého a malého písmena tzv. subhorizont. Při popisu půdního profilu postupujeme od shora do hloubky a v tomto pořadí pojmenováváme jednotlivé hlavní horizonty po sobě následujícími prvními písmeny abecedy (A, B, C, D). Někdy však natrefíme na půdní horizonty, které se od těchto klasických horizontů nápadně liší – pro tyto pak užíváme jiná velká písmena (zpravidla se jedná o začáteční písmeno slova, které označuje půdu, u které se s tímto horizontem setkáváme, či proces, kterým dochází k jeho vzniku; např. G značí glejový horizont – viz níže). Obdobný systém užívá i WRB (viz níže), bohužel však nejsou všechna velká a hlavně všechna malá písmena užívána pro označení stejných skutečností.

Horizont A: Jedná se o nejsvrchnější horizont půdy s výrazným podílem minerální složky, tedy pod případnými organickými horizonty („nadložním humusem“). Někdy jsou do horizontu A ale také zahrnovány tyto organické horizonty – poté zpravidla značeny jako A_l, A_f a A_h (podle opadu – angl. litter, fr. litière, fermentované vrstvy a humusu; někdy také jako A_{0o}, A₀ a A₁ – zde číslice 1, nikoliv malé písmeno l). Samotný minerální horizont je více či méně obohacený organickými látkami – humózní (při vysokém obsahu označován jako A_h) – čím více, tím se jeho barva více blíží černé. V tomto horizontu dochází v humidních oblastech k vymývání, je tzv. eluviální (ve WRB je takto ochuzený horizont odlišován a označován jako E; v německém systému však E značí půdní horizont vzniklý antropogenním hnojením alochtonním drnem obohaceným o mrvu apod. – jednalo se o velmi specifické hospodaření na podzolových půdách některých oblastí severozápadní Evropy; takový půdní horizont je však ve WRB zahrnován pod označení A). V aridních oblastech zde naopak dochází k hromadění solí přiváděných vztlínající vodou, která se odpařuje z půdního povrchu – je tzv. iluviální.

Horizont B: Jedná se o iluviální horizont, ve kterém se hromadí látky vymyté z horizontu A (je-li vytvořen, nachází se přímo pod tímto horizontem): sloučeniny trojmocného železa a hliníku, kyselina křemičitá a půdní koloidy (jílové částice). Uhlíčitan vápenatý však chybí, bývá vyloužen a přemístěn do ještě větší hloubky. Zbarvení horizontu B je buďto stejnoměrné, nebo je skvrnité, mramorované či smouhovité. Často jsou obsaženy konkrce. V horizontu B může dojít i k hromadění humusových látek vyplavených z horizontu A, vzniká černošedý B_h. Horizont B může vzniknout také zvětráváním výchozí horniny na místě (abychom hovořili o horizontu B musí pevná složka podkročit 75 % objemu a dojít k změně zbarvení), značíme jako B_v (V = něm. Verwitterung, zvětrávání).

Horizont C: Jedná se o matečnou horninu (výchozí materiál, ze kterého daná půda vznikla) převážně pevnou (nezvětralou) nebo její zvětralinu, s látkami přemístěnými z vyšších horizontů. Pokud jde o pevnou horninu bez příměsí sypké půdní složky, je tento horizont podle FAO označován jako R. Matečnou horninou mohou být také sypké substráty – usazeniny dopravené na místo vodou či větrem, např. písek nebo spraš.

Horizont D: Hornina, která není matečnou, tj. není výchozím materiálem pro půdu nad ní. Nachází-li se pod horizontem C, může tvorbu a charakter půdy ovlivňovat svými vlastnostmi, především mírou propustnosti pro vodu (např. pokud je horizont C tvořen šterky či písky a D představuje pro vodu nepropustnou vrstvu). Může se ale skutečně či zdánlivě (při velmi tenkém horizontu C) nacházet přímo pod vlastními půdními horizonty, pokud došlo v průběhu půdního vývoje k úplnému zvětrání horizontu C.

Horizont G: Vzniká v zamokřených půdách (glejových) v hloubce, kde dochází vztlínáním podzemní vody k nedostatku kyslíku a proto k redukčním pochodům – vzniku sloučenin dvoumocného železa. Zbarvení je modrošedé, šedé či šedo zelené. V horní části, kde se v důsledku kolísání hladiny podzemní vody střídají aerobní a anaerobní podmínky, může být vytvořen subhorizont s rezivými a světle šedými skvrnkami.

Horizont H: Rašelinný horizont (angl. histic horizon).

1.10 Půdní klasifikace

První klasifikace půd byla vyvinuta v 19. století v Rusku. Dala základ prakticky všem „národním“ klasifikacím, proto v nich přetrvávají mnohá označení převzatá z ruského jazyka. Postupně docházelo k úpravám převzatého systému na základě konkrétních přírodních podmínek jednotlivých zemí či větších regionů. Tím se zvětšovala přesnost zařazení půdy pro dané území a praktický užitek takového zařazení (především výpovědní hodnota z hlediska zemědělského využití), zároveň se ale vytrácela mezinárodní srozumitelnost či převoditelnost užívaných kategorií. Jednotlivé národní systémy také nedostatečně, pokud vůbec, zahrnovaly půdy nevyskytující se na území daného státu. Ve středoevropském prostoru dlouho dominovala německá pedologická škola, která měla velký vliv i na českou pedologii. Vychází z ní také rakouská klasifikace, ve které je věnována větší pozornost půdám horských oblastí. Při FAO (Food and Agriculture Organization of the United Nations) vznikla ve spolupráci odborníků z mnoha států půdní klasifikace při přípravě světové mapy půd (Soil Map of the World), která vyšla v r. 1988. Tato klasifikace byla dále rozvinuta v dnešní World Reference Base for Soil Resources (WRB) – první verze vyšla v r. 1998. Mezinárodní pedologická unie (International Union of Soil Science) prohlásila WRB v témže roce za mezinárodní standard. V r. 2006 byla publikována výrazně přepracovaná verze, v r. 2007 její korigovaná verze. WRB nemá nahradit národní klasifikace, ale sloužit mezinárodní komunikaci v oboru, umožnit tedy co nejpřesnější převod jednotek národních systémů (což funguje především pro vyšší klasifikační jednotky). Dnešní české taxonomické kategorie půd jsou do značné míry přizpůsobeny tomuto systému, ale ač používají částečně stejné názvy, není jejich význam vždy totožný. Mezinárodního významu dosáhl také systém vypracovaný ministerstvem zemědělství USA a National Cooperative Soil Survey, tzv. USDA Soil Taxonomy (USDA = United States Department of Agriculture). Při tvorbě tohoto systému došlo k radikálnímu odklonu od původní americké klasifikace půd, která měla s evropskými systémy více společných rysů. Došlo k vytvoření mnoha zcela umělých názvů. Kladem americké půdní taxonomie je zavedení důsledného systému kvantitativních znaků, podle kterých jsou půdy zařazovány. Vede to však k tomu, že se mnohdy půdy svým vznikem, tedy (pedo)geneticky příbuzné, ocitají v různých vyšších jednotkách (řádech) a naopak půdy geneticky vzdálené mohou být zařazeny do stejného půdního řádu (angl. soil order).

Následně si představíme nejdůležitější typy půd, přičemž budeme postupovat od půd málo vyvinutých, mělkých, k půdám vyvinutým, s větším počtem horizontů (do určité míry se jedná o skutečné, resp. předpokládané vývojové řady). Přitom si uvedeme tradiční i dnes mezinárodně preferované názvy daných půd (názvy dle WRB a USDA Soil Taxonomy v anglické podobě tak, jak se s nimi setkáme v mezinárodní literatuře). Hlavní účel je, aby si čtenář při čtení odborné pedobiologické literatury byl schopen pod uváděnými informacemi o půdě zkoumaného stanoviště zhruba představit její charakter a z toho vyplývající podmínky pro půdní organismy. Pokud jde o tvorbu názvosloví i další členění či naopak vyšší klasifikační jednotky, odkazuji zájemce na specializovanou pedologickou literaturu.

V počátku tvorby půdy na zvětrávající hornině nacházíme tzv. **surové půdy či syrozemě**: slabě vyvinutý humózní horizont A (mocnosti do 2 cm) na pevné matečné hornině (C), která je maximálně do hloubky 30 cm rozpadlá na drobnější úlomky. Ve WRB i v současné české klasifikaci půd jsou tyto půdy řazeny mezi leptosoly, angl. **Leptosols** (řecky leptos = tenký), hlavně jako **Lithic Leptosol** (Soil Taxonomy: řazeny mezi Entisols). Dnes takové půdy nacházíme především ve velehorách, polárních a pouštních oblastech, ale na malých plochách mohou vznikat také na skalních výchozech nižších poloh a na místech s antropogenně obnaženou matečnou horninou. Jsou silně vysychavé, pH se zásadně liší podle toho, zda je matečná hornina silikátová (kyselá) či karbonátová (neutrální).

Surové půdy na sypkých substrátech, např. vátých píscích nebo spraších, se ekologicky výrazně liší (podle některých autorů je samotná spraš produktem pedogenetického vývoje, nikoliv tedy pouhým sedimentem, a řadí se podle nich proto mezi půdy a nikoliv mezi horniny). Rostliny mohou kořenit ve větší hloubce a především sprašové surové půdy lze kultivovat orbou. Ve WRB i současné české klasifikaci jsou řazeny mezi arenosoly – **Arenosols** (lat. arena = písek) a regosoly – **Regosols** (řecky rhegos = příkrývka), dle Soil Taxonomy mezi Psamments či Orthents.

Na silikátových horninách se půda dále vyvíjí v tzv. **ranker** (jako Rank je v Rakousku označován příkrý svah, něm. sich ranken = pnout se; zde tedy půda přiléhající k příkrému svahu). Jedná se o půdy s relativně mělkým humózním horizontem A nad skeletovitě zvětralým horizontem C, přičemž humusová forma může být mor (nadložní, surový humus) ale také mull. Ač v podstatě kyselé, mohou se tyto půdy tedy právě z hlediska pH výrazně lišit a dělí se na řadu subtypů. Ve WRB je řadíme mezi **Leptosols** (US Soil Taxonomy: Lithic Haplumbrepts). Na sypkých kyselých substrátech vznikají **regosoly**, tj. půdy humózním A-horizontem přiléhajícím přímo na sypký matečný substrát mocnosti přes 30 cm. Ve WRB jsou řazeny mezi **Regosols**, jsou-li na píscích tak mezi **Arenosols** (US Soil Taxonomy: Entisols, např. Psamments).

Zvětralejší půdy se sledem horizontů A a C na karbonátových horninách jsou označovány jako **rendziny** (polsky rzendzić = skřípat, vrzat; podle zvuků ozývajících se při orbě těchto kamenných půd). Jejich horizont A je bohatý na humus, horizont C může být pevný vápenec, ovšem zpravidla s horní vrstvou rozpadlou vlivem mrazového zvětrávání (na skelet je bohatý i horizont A) či jiná (i sypká) silně karbonátová hornina. Ve WRB je většina rendzin řazena mezi leptosoly (**Rendzic Leptosols**), v US Soil Taxonomy se označuje jako Rendoll (je-li přítomen humózní „mollic A“). Při zvětrávání zůstávají v A-horizontu převážně jíly. Vyšší pH umožňuje přítomnost bohaté makrofauny včetně žížal, pročež je horizont A tvořen převážně trusem půdních saprofaunických živočichů a má drobtovitou strukturu – je dobře provzdušněn. Humusová forma bývá mull, v chladných a vlhkých horských polohách ale také moder (svrchní část A-horizontu je v důsledku vylouhování vápníku okyselena) nebo tangel. V suších oblastech, např. středomoří, bývají rendzinové půdy suché (xerorendziny) a proto málo oživené.

Na šterkových terasách, vápnitých pískovcích, opukách, nebo na bazických vyvěřelinách (např. čediči) mohou vznikat méně trvanlivé **pararendziny** (WRB: **Calcaric Regosol**, částečně **Phaeozems** (řecky phaios = šerý, tmavý); US Soil Taxonomy: Typic/Lithic Udorthens, při přítomnosti „mollic A“ Entic/Lithic Hapludolls).

Na spraších pak vznikají **černozemě** s humózním A-horizontem mocnosti zpravidla nad 40 cm (v současné české klasifikaci je černozem půdní typ patřící do tříd půd nazývaných černosoly). Dobře vyvinuté, nedegradované černozemě jsou typické stepní půdy kontinentálního, semihumidního až semiaridního klimatu. Ve střední Evropě se po nastoupení vlhčího klimatu udržely navzdor nástupu lesa převedením původní stepní vegetace na ornou půdu (kulturní step). Vysoká míra bioturbace zapříčiněná půdní makro a megafaunou – žížalami a savci s půdními chodbami – se projevuje humózním materiálem sahajícím

ve starých chodbách živočichů (krotovinách) do hloubky až několika metrů, tedy v horizontu C. Naopak se v A-horizontu nacházejí chodby naplněné přemístěným žlutavým materiálem z C-horizontu. Na bázi horizontu A může být vyvinutý zvláštní karbonátový horizont Ca, který může obsahovat i vápnité konkrece. Podíl humusu v horizontu A (A_h) dosahuje ve východní Evropě až 10 % , ve střední Evropě bývá nižší. Nízký poměr C/N a C/P, vysoká sorpční kapacita a dobré zásobení mikroživinami, jakož i vysoký podíl pórů střední a velké velikosti a schopnost vysoké retence vody, činí z černozemí vynikající orné půdy, které jsou typicky využívány pro pěstování obilí, především pšenice. Dle WRB jsou typické východoevropské černozemě označovány anglickou formou tohoto původně ruského jména, tj. jako **Chernozems**; degradované (světlejší a odvápněné) černozemě převažující ve střední Evropě jsou označovány jako **Phaeozems** (US Soil Taxonomy: tyto půdy jsou označovány jako Hapludolls, pokud je patrný výrazný vliv žízále tak jako Vermudolls).

Následně uváděné půdní typy se vyznačují přítomností horizontu B. První velká, avšak poměrně polymorfní skupina byla tradičně označována za **hnědozemní půdy** (něm. Braunerden), především **hnědá (lesní) půda**. B-horizont (zde označován B_v – v z něm. verwittert = zvětralý) vzniká tzv. zhnědnutím, tj. uvolněním železa z primárních silikátů a jeho opětovným vysrážením ve formě oxidů a hydroxidů tvořících povlaky na minerálních zrnkách, a dále tvorbou jílových minerálů. Přechody mezi horizonty jsou pozvolné (A, A/B, B, B/C, C), přičemž mocnost horizontů nad matečnou horninou má velké rozpětí (C často nastupuje až ve 150 cm hloubky). Zásobení bazickými kationty, pH a struktura půdy velice kolísají. Dle WRB se jedná zpravidla o tzv. **Cambisols** (lat. cambiare = měnit se), český **kambisoly**, při malém obsahu bazí v Ah jako **Cambic Umbrisols** (US Soil Taxonomy: Ochrepts, Umbrepts).

Na karbonátových a sádrovcových horninách mohou z rendzin dalším vývojem vznikat tzv. **terrae calcis** s mělkým humózním horizontem A a mocným, sytě žlutohnědě, červenohnědě až červeně zbarveným horizontem B (v něm. klasifikaci také jako T od začátečního písmena slova Terra; pozor T se někdy objevuje také jako označení tangelového humusového horizontu), se zvlněným avšak ostrým přechodem na horizont C. K jejich tvorbě dochází úplným zvětráním (odvápněním, okyselením) svrchní vrstvy a vnosem cizorodého minerálního materiálu, který má podíl na následné pedogenezi. Dochází rovněž k procesu zhnědnutí. **Terra fusca** je (žluto)hnědá (lat. fusca = hnědá), **terra rossa** červená (tradiční italské označení, rossa = červená), což je zapříčiněno tvorbou hematitu (tzv. rubefikace). Terrae calcis jsou ve střední Evropě považovány za tzv. fosilní půdy, které zde na krytých stanovištích přetrvaly z dob, kdy se utvářely velmi pomalu, a to za jiných klimatických podmínek. To platí především pro terra rossa, jejíž vznik je spojován s teplým a vlhkým klimatem třetihor. Ve WRB je terra fusca klasifikována obdobně jako hnědozemě, často jako **Chromic Cambisol**, terra rossa často jako **Rhodic Cambisol** (US Soil Taxonomy: Eutrochrept, resp. Rhodic Xerochrept).

Illimerizované půdy (fr. Sols lessivés, v něm. systému rovněž jako Lessivés; fr. lessiver = vymývat) jsou půdy, u nichž došlo k uvolnění koloidního jílu (peptizace: jílové minerály, u kterých na povrchu převažují negativní náboje, přechází při nízkých koncentracích vícemocných kationtů v půdním roztoku z koagulované formy do roztoku), včetně sloučenin železa, a jeho přemístění do větší hloubky půdního profilu, kde vytváří výrazné hnědé povlaky na stěnách pórů, resp. povrchu půdních agregátů. Na mělký humózní horizont A_h navazuje mocný světle hnědý horizont Al (l = lessivovaný čili ochuzený o jíl) a poté mocný (40–120 cm), sytě hnědý horizont Bt (t = něm. tonverlagert = s přemístěním jílu) polyedrické či nepravidelně prismatické struktury nad horizontem C. Ve WRB jsou tyto půdy označovány jako **Luvisols**, také současná česká klasifikace hovoří o luvisolech (Soil Taxonomy: Alfisols). Mezi rozšířené typy patří tzv. parahnědozem (něm. Parabraunerde, fr. sol brun lessivé) a výrazněji diferencový drnopodzol (něm. Fahlerde, fr. sol lessivé) s výrazně vybledlým

horizontem Ael (WRB: **Albeluvisols**; Soil Taxonomy: Luvisols: Glossudalfs, Glossocryalfs). Illimerizované půdy jsou vázány na mírné humidní klima a patří k nejrozšířenějším půdám Euroasie i severní Ameriky. Ve střední Evropě je nacházíme převážně na spraších a starých ledovcových morénách, zpravidla původně pokrytých listnatými či smíšenými lesy.

V chladnějším, mírně až silně humidním klimatu, vznikají na propustných horninách (často pískovcích) s menším obsahem živin a chudých na vápník **podzoly** (podzol je označení, které pro tuto půdu používali ruští sedláci, vzhledem k jejímu popelavému zbarvení; rus. zola = popel). V současné české klasifikaci se příslušná referenční třída půd nazývá novotvarem podzosoly, vlastní půdní typ však již podzol. Ve WRB se rovněž užívá **Podzols**, v Soil Taxonomy Spodosols. Jedná se o výrazně okyselené půdy s mocnou vrstvou nadložního humusu formy mor čili surový humus. Vegetační pokryv tvoří zpravidla lesy (často, nikoliv však nutně, jehličnaté) či vřesoviště, často je podzolizace až důsledkem vyčerpání živin a okyselení nevhodným obhospodařováním ze strany člověka (vznik jehličnatých porostů a vřesovišť po odlesnění). Proces podzolizace je dán vymýváním živin a půdních koloidů, vč. organických látek, ze svrchní půdy do větších hloubek v důsledku prosakování velkého množství srážkové vody. Z kyselého nadložního humusu se uvolňují látky, které z minerální půdy vyluhují železo a hliník; dochází k chemickému rozrušení jílových minerálů (na rozdíl od procesu illimerizace). Pod nadložním humusem tak následuje tenký podhorizont, který je na jedné straně ještě obohacený humusem, ale na druhé straně již vybělený ztrátou železa (Aeh). Následuje více či méně mocný (zpravidla několik desítek cm) eluviální horizont (Ae), který se vyznačuje světlým, popelavě šedým zbarvením a je sypké, písčité skladby. Následuje ostrý přechod k tmavému iluviálnímu horizontu, který zpravidla tvoří dva subhorizonty: hnědočerný, humózní Bh a rezivě hnědý Bs (dohromady většinou o mocnosti 10–20 cm; s – hromadění sesquioxidů, hlavně železa). Tato vrstva může být více či méně zpevněná, a to až po vznik pevné vrstvy tzv. ortsteinu (něm. Ortstein, angl. se užívá hardpan, což ale má širší význam). Tato pevná vrstva často zůstává pro vodu dobře propustná, v opačném případě však vede k zamokření půdy. Přechod mezi horizonty B a C bývá nezřetelný. Při hnojení a zavlažování lze podzoly zemědělsky úspěšně využívat, negativně se projevuje ortstein, je-li vytvořen blízko pod povrchem.

Půdy, u kterých jako půdotvorný činitel převládá působení podzemní vody, označujeme jako glejové; podzemní voda zde vystupuje aspoň dočasně do hloubky méně než 40 cm od půdního povrchu, řadíme je mezi půdy semiterestrické. **Glej** (něm. Gley, angl. gley) je označení z lidové ukrajinštiny pro klich či maz, snad z německého Klei(e), užívaného v obdobném smyslu (také pro půdy získávané z vysušeného mořského dna na pobřeží Severního moře). Současná česká klasifikace užívá název glejsoly, taktéž dle WRB **Gleysols** (Soil Taxonomy nerozlišuje půdy zamokřené podzemní vodou a zadržanou vodou dešťovou, různé gleje označuje např. jako Aquept či Aquod). Pod horizontem A (humózní Ah) následuje horizont G ovlivněný podzemní vodou, u kterého rozlišujeme subhorizonty Go a Gr. Go je oxidační horizont; pokud se vyskytuje, tak se nachází nad Gr. Gr je redukční horizont, který vzniká v trvale zamokřené zóně tam, kde podzemní voda více méně stojí a je tudíž velice chudá na kyslík – panují zde trvale redukční podmínky. Železo a mangan se nacházejí v dvoumocné podobě ve sloučeninách, které tomuto horizontu propůjčují šedou, šedozelenou až modročernou barvu. Jsou dobře rozpustné a v půdním roztoku kapilárně stoupají do subhorizontu Go, který je zamokřený jen dočasně. Při kontaktu s atmosférickým kyslíkem zde dochází k jejich oxidaci a vysrážení v podobě konkrécií a povlaků oxidů, především na stěnách velkých pórů. V případě hojnějšího železa jsou oxidy rezavě hnědé, v případě manganu černé. Vzniká tak typické mramorování glejových půd. Skrvny a pruhy podél kořenů mohou sahat až do horizontu A (pokud podzemní voda dočasně dosahuje k půdnímu povrchu, má tento horizont charakter přechodu mezi Go a A). V případech, kdy je podzemní voda lépe prokysličená, může chybět Gr, naopak zde pak máme mocnější horizont Go. Humusová forma

může být v závislosti na zásobení vápníkem a dalšími živinami vlhký mull až moder, na nevíce zamokřených lokalitách dochází k tvorbě rašeliny či při lepším zásobení uličitanem vápenatým tzv. náslat' (něm. Anmoor), ve které dochází oproti rašelině k vyšší bioturbaci.

Podobné půdy vznikají (často z illimerizovaných půd) také vlivem střídavého zamokření srážkovou vodou a vysychání, hovoříme o stagnosolech (WRB: **Stagnosols, Planosols**; Soil Taxonomy: Aqualfs a další). Mezi ně patří především tzv. pseudogleje. Nепropustné podloží zadržuje srážkovou vodu, která se dočasně hromadí v horní části půdního profilu. Pod horizontem Ah/Al (cca 10 cm) následuje zpravidla bledě šedý horizont s konkrécemi nebo rezivými skvrnami. Zde dochází během dočasného zamokření k oxidaci a vysrážení rozpuštěného železa a manganu. Niž se nachází vodou nasycená zóna nad nepropustnou vrstvou (tu tvoří Bt nebo C, případně oba horizonty společně). Zde dochází vlivem nedostatku kyslíku k redukci železa a manganu a jejich částečnému přechodu do půdního roztoku. V nasycené zóně vzniká mramorování (pruhování) půdy: Difuzí se Fe^{2+} a Mn^{2+} dostávají dovnitř půdních agregátů (struktura bývá polyedrická či prismatická), kde v dočasně zamokřených půdách často ještě přetrvávají aerobní podmínky, takže zde dochází k jejich opětné oxidaci a vysrážení; výsledkem je situace, kdy povrch agregátů bývá bledý, zatímco uvnitř agregátů se nacházejí rezavé a černé konkréce (hydr)oxidů železa a manganu. Na rozdíl od pravých glejů, se pseudogleje počítají mezi terestrické půdy, převažuje u nich období, kdy půda vysychá a probíhají oxidační procesy. Silné vysychání svrchní půdy během vegetační sezóny je podporováno jejím silným prokořeněním – rostliny své kořeny soustřeďují právě zde, protože ve větší hloubce se příliš projevují negativní důsledky dočasného zamokření. Klima a konkrétní podmínky stanoviště (podloží, georelief apod.) výrazně ovlivňují délku období, kdy je půda zcela zamokřená, vlhká či naopak silně vyschlá. Existují proto také nejrůznější varianty a přechody k jiným půdním typům.

Výrazně vliv vody určuje charakter **nivních půd**, tzv. fluvisolů (lat. fluvius = řeka, proud). Ve WRB jsou označovány jako **Fluvisols**, v Soil Taxonomy často spadají mezi Entisols, např. jako Fluvents či Fluvic Psamments. Fluvisoly vznikají na opakovaně, avšak pouze dočasně zaplavovaných nivách vodních toků. Stejně tak jako gleje je řadíme mezi půdy semiterestrické. V nivách se lze setkat i se samotnými gleji, a to tam, kde dochází k trvalému zamokření půdy, což bývá spíše na okraji nivy než blízko vlastního toku. Niva blíže samotného koryta toku bývá u přirozených, tj. neregulovaných, toků periodicky zaplavována (přeplavována), případně, pokud je chráněna protipovodňovými hrázemi, dochází při stavu vysoké vody k laterálním průsakům z říčního koryta a vztlánání vody k povrchu až po vystoupení nad něj. V každém případě obsahuje tato říční voda dost kyslíku (v chladných ročních obdobích výrazně více než v teplých) a říční sedimenty v nivě bývají relativně dobře propustné, takže nenastávají redukční podmínky. Pokud se objevuje glejový horizont, nastanou pouze oxidační podmínky, a to ve větší hloubce. Hladina podzemní vody je napojena na hladinu toku a podléhá v průběhu roku značnému kolísání (v případě niv větších řek v řádu několika metrů). Především pokud dochází k přeplavování, dochází v nivě jak k sedimentaci (ukládání nánosů allochtonního materiálu), tak k vodní erozi (odnosu organického opadu i minerální půdy). Obojí přerušuje autochtonní pedogenezi. Při sedimentaci vznikají tzv. pohřbené horizonty: humózní horizont A a případně organické vrstvy jsou při záplavě překryty minerální vrstvou sedimentu, na ní se opět utváří humózní svrchní půda, poté dojde k opětovnému převrstvení, atd. Charakter nivní půdy je výrazně ovlivňován polohou v rámci toku (podélného profilu nivy) a jeho odtokovým režimem, dále pak vzdáleností od koryta toku (polohy v rámci příčného profilu nivy). Klasické je dělení na surovou nivní půdu – ramblu, středně vyvinutou nivní půdu – paternii – a zvětralou nivní půdu – vegu. Toto dělení platí především pro říční sedimenty silikátové, s menším obsahem vápníku, existují tedy ještě další typy. **Rambla** (arab. ramla = hrubý písek) je typická pro nivy horních toků horských a podhorských řek. Má pouze slabě vyvinutý humózní horizont A

s trochou nadložního surového humusu (často nacházíme několik slabých pohřbených horizontů; opad je často odnášen vodou) na nezvětralých říčních sedimentech, které zde představují výchozí substrát – horizont C. **Paternia** (podle řeky Rio Paternia ve španělském pohoří Sierra Nevada) má již výrazně vyvinutý humózní horizont A šedé barvy (do 10 cm, humusová forma mull či mulovitý moder) na velmi slabě zvětralých říčních sedimentech. I zde jsou běžné pohřbené horizonty A. Oproti ramble vzniká paternia v místech méně exponovaných povodním. **Vega** (rovněž ze španělštiny) se tvoří v nivách klidnějších dolních toků řek. Má mocnější humózní horizont A (do 20 cm, humusová forma mull) nad mocným horizontem B (20-30 cm, někdy i o hodně více), sytě hnědé či načervenalé barvy. Proto se také užívá označení hnědá nivní půda. U tzv. autochtonní vegy se jedná o důsledek procesu brunifikace při pedogenezi in situ, u tzv. allochtonní vegy o důsledek sedimentace allochtonního materiálu (např. červené půdy ze zvětralin permského původu). Pod horizontem B se může nacházet oxidační glejový horizont (Go).

3. Saprotrofní a fotoautotrofní potravní řetězce v půdě

3.1 Úvod do znázorňování trofických vztahů

Potravní čili trofické vztahy mezi organismy lze znázornit jako potravní řetězce, sítě či pyramidy. Každé takové znázornění má svoje opodstatnění a klade důraz na něco trochu jiného. **Potravní síť** (angl. food webs, trophic webs) představují komplexní znázornění potravních vztahů mezi všemi členy určitého společenstva (ve skutečnosti je často jak kvůli neúplné znalosti tak kvůli potřebné přehlednosti zakreslit pouze předpokládané nejdůležitější druhy či shrnout některé do vyšších taxonů). První publikovaná potravní síť (Summerhayes & Elton, 1923) se týkala společenstva organismů na norském ostrově Bjørnøya v Arktidě (do literatury vešel pod anglickým překladem svého jména jako Bear Island) a zahrnovala organismy suchozemského prostředí včetně půdy, sladkovodních těles a mořského pobřeží. Nebylo náhodou, že první pokus o popis všech trofických vztahů ve společenstvu se týkal Arktidy – jednoduchá společenstva, jaká nacházíme v extrémních přírodních podmínkách, tento přístup výrazně usnadňují.

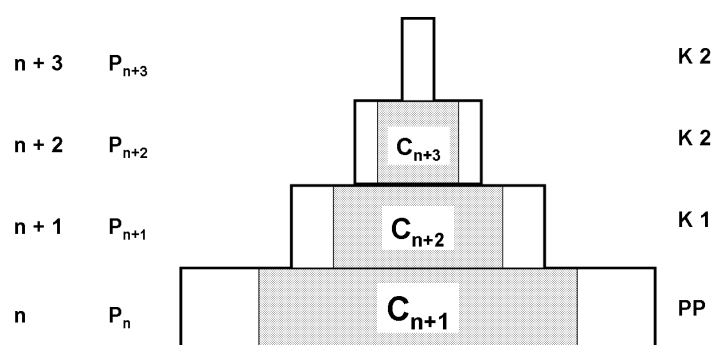
Oproti tomu je **potravní řetězec** (angl. food chain, trophic chain) znázornění jednoho konkrétního sledu organismů, které se navzájem požírají: od prvního článku, který tvoří kořist článku dalšího, a tak dále, až po konečného konzumenta, který se za živa jen vzácně stane sám potravou (kořistí). Zpravidla je jako konečný článek znázorňován tzv. vrcholový predátor, ale v podstatě by zde mohl být i nějaký parazit, parazitoid či dokonce hyperparazitoid. Ve velmi jednoduchém společenstvu takový potravní řetězec může skutečně odrážet celou realitu, zpravidla se ale jedná pouze o jakýsi výsek z více či méně složité potravní sítě, který v lepším případě ukazuje skutečně převažující trofické vztahy mezi znázorněnými organismy. Takto znázorněný sled organismů odpovídá jejich odlišné trofické pozici (úrovni); k problematice zařazení konkrétního druhu na konkrétní trofickou úroveň viz níže. Než se vrátíme ke konceptu potravního řetězce, vysvětlíme si v této souvislosti ještě jeden pojem, resp. způsob znázornění trofických vztahů: potravní pyramidu.

Potravní či trofická pyramida (angl. food pyramid, trophic pyramid) schématicky znázorňuje kvantitativní zastoupení jednotlivých trofických úrovní v daném společenstvu (biocenóze daného ekosystému). Klasická učebnicová potravní pyramida vychází z fotoautotrofních rostlin – primárních producentů – na bázi. Nad nimi stojí jako tzv. primární konzumenti či konzumenti 1. řádu býložravci (fytofágové = herbivoři; podle toho zda se přikloníme k terminologii založené na staré řečtině nebo latině). Následuje jedna i více úrovní sekundárních konzumentů, neboli konzumentů 2. řádu, 3. řádu atd. Jedná se o predátory (zoofágy), kteří se zase mohou stát kořistí dalších predátorů a tak dále, až po predátory vrcholové (viz výše). Vzhledem k tomu, že konkrétní predátor může mezi trofickými úrovněmi „skákat“ (uloví-li dravec semenožravého ptáka nebo třeba hraboše, tedy konzumenty 1. řádu, vystupuje v pozici konzumenta 2. řádu, uloví-li hmyzožravého ptáka nebo třeba lasičku, je z něho konzument 3. řádu), je zařazení konkrétního druhu do určité trofické úrovně často problematické a představuje určitý kompromis. Konzumenta jakéhokoliv řádu může představovat také všežravec (polyfág = omnivor), např. medvěd či divoké prase (pokud možno, tak takový druh zařadíme podle toho, který typ potravy u něj převažuje). Při znázornění výše popsané potravní pyramidy mnozí autoři nezahrnují saprotrofní organismy (včetně mrchožroutů – nekrofágů), protože nemají z hlediska potravních vztahů vliv na kvantitu základního článku potravní pyramidy (primární producenty). Zpravidla ani nejsou zahrnováni paraziti či parazitoidi. Jiní autoři tyto skupiny zahrnují, což ale často vede ke koncepčním nedůslednostem. Ne všechny organismy zařazené na jednotlivých úrovních do potravní pyramidy musí být vzájemně provazovány skutečnými trofickými vztahy.

Předpokladem pro vytvoření potravní pyramidy je tedy kvantifikace jejich úrovní či stupňů. Nejsmysluplnější se zdá kvantifikace na základě biomasy, při které v různých typech ekosystémů vzniká skutečně tvar pyramidy nejširší na bázi (při běžném dvojrozměrném znázornění také trojúhelníku, běžně se ale znázorňuje jako pyramida stupňovitá). Pokud vycházíme z počtů jedinců (abundancí), nemusí tomu tak být: v lesním ekosystému je počet jedinců primárních producentů (zde především stromů) malý oproti počtu fytofágního a zoofágního hmyzu na vyšších trofických úrovních (naopak v případě vodních ekosystémů s významnou produkcí fytoplanktonu si pyramidy vytvořené na základě abundance a biomasy celkem odpovídají). Jak u biomasy tak u abundance je třeba hodnoty vztáhnout k nějaké plošné jednotce. Potravní pyramida také může být založena na hodnotách produkce (v jednotkách biomasy na plochu a čas).

Zužování potravní pyramidy směrem k vrcholu je dané značnými energetickými ztrátami mezi jednotlivými úrovněmi: živočich za svůj život sežere mnohonásobek biomasy svého vlastního těla. Velká část potravy je využita k získání energie, část této energie je ztracena ve formě vyzářeného tepla, část potravy je v transformované podobě opět vyloučena (výkaly, moč, exkrementy, svlečky apod.). Ekotrofický koeficient udává, jaký podíl bezprostředně předcházející trofické úrovně je pozřen konzumenty příslušné úrovně, např. ekotrofický koeficient úrovně K_1 neboli $n + 1$ se rovná C_{n+1} / P_n (obr. 5).

Čím je větší primární produkce, tím může mít pyramida více pater, tedy vícero řádů konzumentů. To také znamená, že nejdelší potravní řetězce (absolutní délkou i průměrnou délkou v rámci potravní sítě) se vyskytují v nejproduktivnějších ekosystémech.



Obr. 5: Schematická potravní pyramida z primárních producentů (PP) a konzumentů 1.-3. řádu (K_1 - K_3). K produkci (P_n až P_{n+3}) dochází na čtyřech trofických úrovních (n až $n + 3$ v levém sloupci). Rastrovaná plocha značí ekotrofický koeficient, tj. podíl bezprostředně předcházející trofické úrovně, který je pozřen konzumenty (C = konzumace, angl. consumption).

3.2 Autotrofní a saprotrofní potravní řetězce

Potravní řetězec nám ale také slouží jako model – zjednodušení, pomocí kterého popisujeme určitou realitu, totiž společenstva, která se na základě svých trofických vztahů zásadně liší. V tomto kontextu se sice hovoří o potravních řetězcích, užívá se však jakási kombinace znázornění potravního řetězce a potravní pyramidy, přičemž se zpravidla uvádějí vyšší taxony zařazené do jednotlivých trofických skupin, nikoliv jednotlivé druhy. Do určité míry synonymně se také hovoří o subsystémech (angl. subsystem, compartment) daného

ekosystému (hovoříme-li o potravních řetězcích, je však jasnější, že máme na mysli vztahy různých trofických úrovní, naopak do subsystému ekosystému patří také jeho abiotická složka).

Klasickým, nejčastěji uváděným potravním řetězcem je řetězec, jehož základ tvoří fotoautotrofní organismus jako primární producent (zpravidla zde hovoříme o rostlinách, patří sem ale také různé řasy, a to nejen ty zelené, dále pak lišejníky, fotoautotrofní prvoci a sinice čili cyanobakterie). V angličtině se tento typ potravního řetězce nejčastěji nazývá „herbivore food chain“, ačkoliv při zahrnutí všech zapojených organismů jeho základ nepředstavují býložravci, ale fotoautotrofní organismy. V češtině byl pro něj zaveden pojem **pastevně-kořistnický potravní řetězec**. V zásadě podobně vypadá potravní řetězec vycházející z chemoautotrofních bakterií, což je vzácný případ především některých hlubokomořských společenstev u hydrotermálních prúdů. Tyto potravní řetězce jsou autotrofní - mají společné, že jejich základ tvoří živé autotrofní organismy – primární producenti. Tím se zásadně liší od typu potravního řetězce, který převládá především právě v půdě a který vychází z mrtvé organické hmoty. Ta je zpravidla rostlinného původu, může se ale také jednat o trus a různé exkřevy živočichů nebo jejich mrvá těla (v půdě jsou zastoupeny všechny tyto prvky). Jeho snad nejvhodnější pojmenování je **saprotrofní potravní řetězec** (tomu by odpovídalo angl. saprotrophic food chain).

Anglicky se nejčastěji užívají pojmy detritivore food chain a detritus food chain (někdy také saprovore food chain, což obsahuje nešťastnou kombinaci řečtiny a latiny v jednom slově), čemuž odpovídá česky detritivorní či detritový potravní řetězec; jak uvidíme níže, užívá se také potravní řetězec dekompoziční. V extrémnějších případech se jedná o potravní řetězce společenstev, která jsou specializována na zúžitkování trusu větších zvířat nebo mršiny obratlovců. Zatímco oba základní typy autotrofních potravních řetězců začínají primárními producenty, kteří získávají energii a budují svou biomasu pomocí fotosyntézy či chemosyntézy, jsou na bázi saprotrofního potravního řetězce organismy, které veškerou energii a živiny získávají z mrtvé organické hmoty. Nemusí se přitom jednat o saprofágy (= detritivory, „saprovory“) v pravém slova smyslu, protože se často nejedná o živočichy ani jim ekologicky podobné heterotrofní prvky, ale o bakterie a houby. To vystihuje neutrální označení „saprotrofní“, tedy živící se hmotou nacházející se v rozkladu. Více a více se ostatně ukazuje, že živočichové, kteří přijímají odumřelou organickou hmotu, většinou nejsou schopni tuto řádně strávit (chybí jim k tomu potřebná enzymová výbava). Potřebné živiny ve skutečnosti získávají spíše trávením bakteriálních povlaků a prorůstajících hyf hub, případně pomocí symbiotických bakterií a prvoků. V některých zobrazeních potravních řetězců či pyramid lze najít na bázi „mrtvou organickou hmotu“, „humus“ či „detritus“ – pak by ale např. u suchozemských fotoautotrofních (pastevně-kořistnických) vztahů musely být na bázi uvedeny živiny z půdy (či jiného substrátu), oxid uhličitý z atmosféry a sluneční energie (jako zdroje pro fotosyntézu).

Ačkoliv je saprotrofní potravní řetězec z hlediska energie, která jimi prochází, velice významný (viz níže), byla mu v ekologii, tedy mimo spíše okrajový obor půdní biologie, historicky věnována poměrně malá pozornost a v české odborné literatuře zde panuje značné **zmatení pojmů**. V Ekologický slovníku Jakrlové a Pelikána (1999) – jehož vydáním byla svého času velmi záslužně zaplněna mezera z hlediska české odborné literatury – lze v rámci výčtu různých typů potravních řetězců najít následnou definici: „p. ř. dekompoziční, vede od odumřelé organické hmoty přes četné následné rozkladače (dekompozitory) až k mikroorganismům. Velikost se zmenšuje, početnost vysoce zvětšuje.“ Dále zde lze najít definici tzv. dekompozičního řetězce: „přenos látek a energie v procesu *dekompozice*; rozklad odumřelých látek od počátečních (iniciálních) rozkladačů (*dekompozitorů*), přes návazné další články až ke konečným (finálním) dekompozitorům, uvolňujícím v konečné fázi dekompozice

minerální látky. Dělbá práce (funkce) dekompozitorů, protože žádný druh organismu nemůže sám kompletně rozložit mrtvé tělo až na látky minerální. Viz *potravní řetězec*.“

Obdobný výklad jako v uvedeném díle lze najít i jinde. To, co je výše popsáno, však v obou případech není potravní řetězec, ale sled organismů, které se podílejí na rozkladu (= dekompozici). Jistě by bylo možné tento sled nazvat dekompozičním řetězcem, nebýt toho, že slovo „řetězec“ nutně svádí čtenáře k domněnce, že se opět jedná o řetězec potravní, což nadto potvrzuje odkaz autorů na příslušné heslo.

Potravní řetězec vycházející z mrtvé organické hmoty takto tedy nevypadá. Jedná se totiž o **řetězec popisující trofické vztahy, nikoliv o řetězec popisující průběh rozkladu**. Jak bylo zmíněno výše, jsou jeho prvním článkem konzumenti mrtvé organické hmoty, kteří mají schopnost z této hmoty získávat živiny a energii. Jedná se tedy o konzumenty 1. řádu. Může se jednat o bakterie, houby (často hovoříme o mikroorganismech, ale toto označení v případě hub není často přiléhavé), tzv. prvoky, nebo pravé (vícebuněčné) živočichy s potřebnou enzymovou výbavou. Pokud jde o nekrofágní živočichy – mrchožrouty, neliší se z tohoto hlediska nijak významně od predátorů. U saprofágních živočichů v užším slova smyslu (také je nazýváme detritivory, ač zdaleka ne všechna jejich potrava má charakter detritu), je zde ovšem problém, že toho o jejich skutečné schopnosti trávit mrtvou organickou hmotu stále víme poměrně málo. Pokud k tomu využívají symbiotickou „mikrofloru“ uvnitř vlastního těla (ve své trávicí trubici či speciálních orgánech), těžko jim status primárních saprofágů budeme upírat (symbiotickou mikroflору mají i konzumenti dalších řádů a býložravci by bez ní také nebyli schopni života). Problém nastává, když se zdá, že vlastní mrtvá organická hmota (ať se jedná o čerstvě spadlý list nebo o molekuly humusových latek pozřené s půdou) prochází trávicím traktem beze změny až na to, že živočich strávil část přisedlých mikroorganismů. Pak totiž najedou vystupuje jako mikrobiofág čili mikrobivor (název bakteriofág má v biologii jiný, rozšířenější význam, a proto se v daném kontextu příliš neužívá, nadto nemusí být potravou bakterie, může se také jednat o houby), a tím se stává konzumentem 2. řádu. Problém s trofickým zařazením tak máme dokonce u tak známých, probádaných a důležitých půdních živočichů, jako jsou žížaly. Konzumenty 2. řádu jsou také mycetofágové (= mykofágové, fungivoři). Zde se může jednat o typické půdní bezobratlé, kteří se živí např. napichováním a vysáváním hyf (např. hmyzenky a mnozí chvostoskoci), mnohé xylobiontní resp. saproxylické druhy bezobratlých (především zastupce hmyzích řádů brouci a dvoukřídlí), které můžeme najít pod odumřelou kůrou, v tlejícím dřevě nebo v plodnicích dřevních hub), také samozřejmě druhy, které se živí a vyvíjí na či uvnitř plodnic hub rostoucích na půdním povrchu. Zajímavým příkladem jsou také mravenci subtropického až tropického rodu *Atta*, kteří do speciálních komůrek svých podzemních hnízd nosí úkrojky zelených listů rostlin, na kterých pěstují houbu, která jim slouží za potravu. Ekologicky tedy navenek působí jako býložravci (konzumenti 1. řádu fotoautotrofního potravního řetězce), z hlediska skutečně přijímané potravy jsou ale do značné míry mycetofágní, tedy konzumenti 2. řádu saprotrofního potravního řetězce. Konzumentem 2. řádu v rámci saprotrofního potravního řetězce může být ovšem také zoofágní druh čili predátor. Zoofágové pak představují všechny další trofické úrovně až po vrcholového predátora. Stejně jako u fotoautotrofního potravního řetězce zde velikost jedince s trofickou úrovní přibývá (a početnost či celková biomasa na každé úrovni naopak ubývá). Vrcholový predátor ostatně může být totožný s vrcholovým predátorem fotoautotrofního potravního řetězce – např. jestřáb nebo kočka domácí, když uloví kosa, známého lovce žížal.

Pokud vyčleňujeme zvláště tzv. **parazitický potravní řetězec**, u kterého na hostitele navazuje parazit či parazitoid a na něj hyperparasit či hyperparasitoid, je třeba si uvědomit, že hostitelem může být příslušník jakéhokoliv autotrofního či saprotrofního potravního řetězce. Jedná se tedy o jakousi odbočku v rámci těchto potravních řetězců, přičemž se zde na trofických úrovních následujících po hostiteli velikost jedinců zmenšuje.

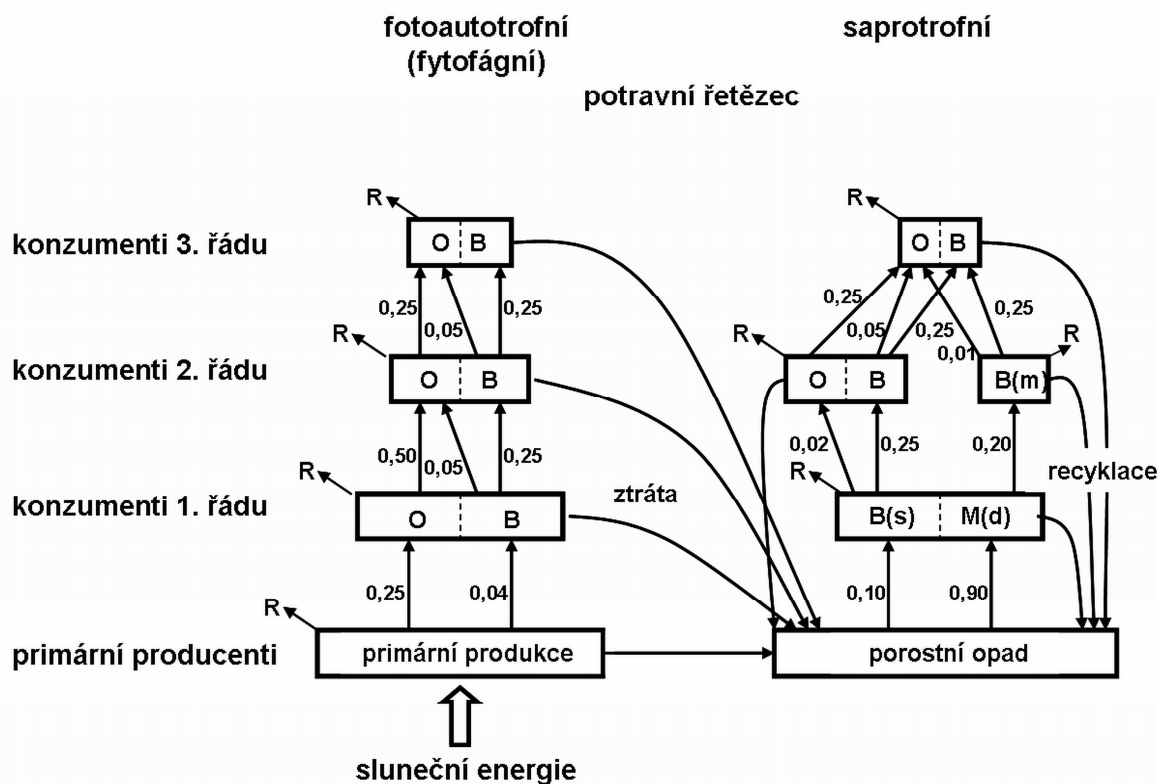
3.3 Význam saprotrofního a fotoautotrofního potravního řetězce v půdě

Jak ukázali Heal a McLean (1975) na příkladu travinného ekosystému, převyšuje energie procházející saprotrofním potravním řetězcem čili subsystémem vícenásobně tu, která prochází potravním řetězcem fotoautotrofním, ve většině relevantních veličin (tab. 1; obr. 6). Při takto markantních rozdílech není důvod se domnívat, že by tomu bylo v dalších významných suchozemských ekosystémech jinak (pokud jde o ekosystémy vodní, tak např. v tekoucích vodách je tak malý podíl primární produkce, že zde zcela převažuje přítok živin a energie z terestrických ekosystémů; vodní toky tedy nelze považovat za samostatné ekosystémy, ale za součást povodí). Významnou výhodou saprotrofního potravního řetězce je skutečnost, že odumřelá hmota vznikající v rámci řetězce se do systému vrací – je recyklována – zatímco pro fotoautotrofní řetězec znamená ztrátu (po mineralizaci do něj opět vstoupí živiny, nikoliv však energie obsažená v odumřelé organické hmotě). O to více zarážející je, jak málo se tomuto saprotrofnímu potravnímu řetězci a půdnímu subsystému terestrických ekosystémů obecně věnuje pozornost jak z hlediska výzkumu tak z hlediska ekologických učebnic. Zdá se, že člověk jako „vrcholový predátor“ fotoautotrofního potravního řetězce (a zde se pak skutečně hodí český termín „pasterně-kořistnický“) i zde uplatňuje výrazně antropocentrický přístup.

Tab. 1: Vypočtené hodnoty příjmu potravy, produkce, respirace a vyměšování heterotrofních organismů ($\text{kcal} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$) vztažené na 100 kcal/m^2 roční čisté primární produkce travinného ekosystému (podle Heal a MacLean, 1975, ze Swift et al., 1979, upraveno).

		příjem	produkce	respirace	vyměšování
fotoautotrofní subsystém					
- fytofágové	obratlovci	25,000	0,250	12,250	12,500
	bezobratlí	4,000	0,640	0,960	2,400
- zoofágové	obratlovci	0,160	0,003	0,123	0,031
	bezobratlí	0,170	0,040	0,095	0,034
saprotrofní subsystém					
- saprofágové	bezobratlí	15,153	1,212	1,818	12,122
	mikroorganismy	136,377	54,551	81,826	–
- mikrobivoři	bezobratlí	10,910	1,309	1,964	7,637
- zoofágové	obratlovci	0,041	0,001	0,032	0,008
	bezobratlí	0,648	0,155	0,363	0,130
celkem		192	58	99	35
% procházejících					
- fotoautotrofním subsystémem		15,2	1,6	13,5	42,9
- saprotrofním subsystémem		84,8	98,4	86,5	57,1

Většina mrtvé organické hmoty tvořící základ saprotrofního potravního řetězce je rostlinného původu a její rozklad se odehrává v půdě. Travinné ekosystémy (stepi, savany) se přitom vyznačují obzvlášť vysokými počty velkých býložravců, takže zde je význam býložravých obratlovců patrně ze všech ekosystémů relativně největší. Proto zde také bude ve srovnání s jinými terestrickými ekosystémy největší podíl saprotrofního potravního řetězce příslušet společenstvu mrchožroutů (včetně mikroorganismů a bezobratlých živících se mršinami obratlovců nebo lovcích v tomto prostředí). Bude zde také obzvlášť významný podíl společenstev druhů vázaných na trus býložravců, tj. koprotrofních mikroorganismů, koprofágů a jejich predátorů (viz kap. 8).



Obr. 6: Jednoduchý trofický model srovnávající fotoautotrofní (fytofágní) a saprotrofní potravní řetězce či subsystémy travinného ekosystému (podle Heal a McLean, 1975, ve Swift et al. 1979; upraveno). O = obratlovci, B = bezobratlí živočichové, (s) = saprofágové, (d) = destruenti, (m) = mikrofágové (mikrobivoři), R = ztráta respirací; jako porostní opad je zde chápána jakákoliv mrtvá organická hmota, která ve společenstvu („porostu“) vzniká (vč. exkrementů, exkretů a mrtvých těl živočichů). Hodnoty u šipek udávají podíl předávaný z nižší úrovně na vyšší, tj. jednotlivé ekotrofické koeficienty ($= C_{n+1}/P_n$).

V lesích jsou v rámci saprotrofního potravního řetězce naopak významně zastoupena společenstva vázaná na rozklad dřeva, tj. saproxylická (viz kap. 7). Tento rozklad probíhá hlavně ve své poslední fázi, kdy dřevo již leží na zemi, a kdy dochází k jeho přeměně na organickou půdu, rovněž v půdě či v bezprostředním kontaktu s ní. Zcela v půdě probíhá rozklad většiny odumřelých kořenů. Značná část rozkladu dřeva se však odehrává po většinu času mimo vlastní půdní prostředí, často ve vyšších patrech porostu (zakleslé vyvrácené kmene, stojící pahýly, stromové dutiny bez kontaktu s půdou, suché větve a větvičky v korunách apod.). Na toto nadzemní prostředí vázaná společenstva tzv. saproxylických druhů jsou také saprotrofní, velmi se však liší od společenstev půdních. Určitá část rozkladu se odehrává také v hnízdech ptáků (i jiných živočichů) ve stromech a jiné vyšší vegetaci – i zde najdeme články saprotrofního potravního řetězce. Především v tropických deštných lesích s výraznou patrovitostí porostu pak značná část rozkladu probíhá v akumulacích odumřelých částí rostlin a živočichů zachycených na rozsochách větví, v trsech epifytických rostlin apod. – hovoříme o zavěšených půdách (angl. suspended soils). Mnohé skupiny živočichů typické pro půdu, resp. její organickou vrstvu, jako jsou roztoči, chvostokoci či štírci, jsou silně zastoupeny také v hnízdech a zavěšených půdách (specifické prostředí představují také podzemní hnízda blanokřídlého hmyzu a termitů nad i pod zemí, stejně tak i nory a chodby savců).

V půdě ale nacházíme i mnoho zástupců fotoautotrofního potravního řetězce. Zdaleka nejvýznamnějším zdrojem potravy pro býložravce zde představují kořeny rostlin (případně jejich zásobní orgány jako hlízy či cibule). Proto v půdě nacházíme z býložravců především gildu (cech) rhizofágů. Mezi hlísticemi je mnoho takových, které jsou dokonce označovány za fytopatogeny. Na rozdíl od hlístic se různé rhizofágní larvy hmyzu v půdě zdržují pouze dočasně, přičemž ale doba jejich vývoje výrazně přesahuje dobu života dospělců mimo půdní prostředí. Hospodářského významu dosahují především larvy některých kovaříků („drátovci“) a vrubounovitých brouků („ponravy“), dále larvy některých nosatců, v Evropě především rodů *Otiorrhynchus* a *Sitona*. Z tesaříků jsou rhizofágní larvy i dospělci kozlíčků rodu *Dorcadion*. Významnými rhizofágy jsou larvy nočních motýlů čeledi hrotnokřídlecovití (Hepialidae). Především v travinných biotopech na kořincích sají mšice, které jsou v trofobiotickém vztahu s některými mravenci (ve střední Evropě např. s mravencem drnovým – *Lasius flavus*). V teplejších krajích mohou být významnými rhizofágy také larvy kříسů, především cikád. V nejsvrchnější vrstvě půdy se také nacházejí fotoautotrofní řasy, především rozsivky, a sinice. Především na surových půdách lze od půdního prostředí také těžko oddělit porosty lišejníků a mechů, které se výrazně podílí na vytváření mělké vrstvy půdy. Na skalách, sutích a kůře stromů se lišejníky a řasami živí např. chvostnatky. Řasy jsou „spásány“ (často napichovány a vysávány) také řadou roztočů a chvostoskoků. Ve střední a západní Evropě se mechem a řasami v opadové vrstvě (ale takové opadem jako takovým) živí larvy chrostíka *Eniocyla pusilla*, které na rozdíl od ostatních chrostíků nežijí ve vodě ale v půdě. Obdobně se živí i některé larvy motýlů, např. vakonošů.

3.4 Označení pro organismy podílející se na rozkladu organické hmoty

V pojmenování ekologických skupin organismů podílejících se na rozkladu organické hmoty panuje značná nejednotnost a nedůslednost. Pojďme si osvětlit některá označení, se kterými se můžeme setkat ve více či méně odborné literatuře.

Jako **rozklad** nebo **dekompozice** (z lat. základu, ang. decomposition) označujeme rozpad a rozklad mrtvé organické hmoty chemicko-fyzikálními procesy (hydrolýza, oxidace, vyluhování), mikroorganismy a živočichy. Rozlišujeme rozklad za přítomnosti vzduchu (**aerobní**), který nazýváme **tlením** (angl. decay), a bez přítomnosti vzduchu (**anaerobní**), označovaný za **hnilobu** (angl. putrefaction).

Jako **rozkladači** či **dekompozitoři** (angl. decomposers, něm. Zersetzer; pojem dekompozice má latinský základ) jsou označovány organismy, které se živí mrtvou rostlinou či živočišnou hmotou. Jedná se o saprofágní (detritivorní) živočichy a saprotrofní mikroorganismy (vč. hub). Organismy, které odbourávají organickou hmotu a přeměňují ji v minerální látky (provádějí mineralizaci), jsou označovány jako **reducenti** či **destruenti** (angl. reducers). V užším slova smyslu jsou míněny bakterie a houby, které provádějí skutečnou mineralizaci. V širším slova smyslu je toto označení ale používáno synonymně k rozkladačům. Označení za reducenty přitom není příliš šťastné, protože (bio)chemické procesy, kterými k mineralizaci dochází jsou většinou oxidační, nikoliv redukční.

4. Půdní organismy – edafon

4.1 Úvod do půdních společenstev

Společenstvo všech organismů v půdě označujeme také jako **edafon** (řec. a dle toho i angl. edaphon). Tento souhrnný pojem se stále těší značné oblibě v aplikované sféře (zemědělství, lesnictví), která na jedné straně přiznává jeho velký význam pro úrodnost půdy, na druhé straně se souborem půdních organismů ale zachází jako s jakousi černou skříňkou, do které není vidět (a snad to ani není nutné). V dnešní odborné literatuře, psané především anglicky, se pojem edafon příliš nepoužívá, nahrazují jej spíš označení jako půdní organismy (angl. soil organisms) či půdní živěna (angl. soil biota). Důvodem je patrně obecnější srozumitelnost posledně jmenovaných označení; oproti tomu má ovšem jednoslovné označení jistě svůj půvab. Edafon představuje 1-10 % (suché hmotnosti) organické hmoty v půdě. Tradičně edafon dělíme na fytoedafon a zooedafon. Mezi **fytoedafon** řadíme řasy, sinice (cyanobakterie), další bakterie včetně aktinomycet a houby. Obdobně se také užívá pojem **mikroflóra**. Z hlediska taxonomického zařazení, resp. dnešního stavu poznání fylogenetických vztahů mezi jmenovanými skupinami, se jak předpona „fyto“ tak označení za „flóru“ jeví jako překonané, nicméně se tato označení nadále používají. Fytoedafon či půdní mikroflóra představuje asi tři čtvrtiny celkové suché hmotnosti edafonu. Rostliny mezi půdní organismy čili edafon tradičně neřadíme, a proto ani jejich kořeny, ač pro život a procesy v půdě nadmíru důležité, nepočítáme mezi fytoedafon. Důvodem je jistě převaha nadzemních částí většiny rostlin, především pak jejich asimilačních orgánů (velikost kořenového systému se ovšem často podceňuje), s kterými je spojena závislost na slunečním záření jako předpokladu fotosyntézy. V případě vzácných saprotrofních rostlin by zahrnutí do fytoedafonu naopak bylo jistě oprávněné, obdobně jako do něj zahrnujeme saprotrofní houby vč. jejich nezřídka velkých nadzemních plodnic. Jako **zooedafon** označujeme **půdní faunu** (angl. soil fauna, soil animals) včetně heterotrofních provoků („Protozoa“). Představuje asi jednu čtvrtinu celkové suché hmotnosti edafonu.

Půdní organismy (edafon) lze klasifikovat (třídít) na základě taxonomie, trofické pozice, výskytu z hlediska preferované půdní vrstvy (která vypovídá o míře přizpůsobení půdnímu prostředí) a životního cyklu, velikosti těla a ekologické funkce. Poslední dvě hlediska jsou přitom do určité míry provázaná.

Třídění podle taxonomie čili pozice v systému nevyžaduje další vysvětlení – bude (společně se zařazením do velikostních tříd) základem představení jednotlivých skupin (vyšších taxonů) půdních živočichů v dalších podkapitolách.

U trofických skupin je bohužel třeba uvádět jak označení odvozené z latiny tak označení odvozené od starověké řečtiny. Tak např. označení detritivor (angl. detritivore) je složeno z lat. „detritus“ (drť, rozmělněný materiál – pouze v daném kontextu organický; šířeji pojato v ekologii znamená jakoukoliv mrtvou organickou hmotu) a lat. „vorare“ – hlíst. Saprofág (angl. saprophage se vidí vzácně, saprophagous jako adjektivum již častěji) je označení z řec. „sapro“ – hnilý, shnilý a „phagein“ – jíst. Názvy trofických skupin složené z řeckých slov jsou tradičně preferované v evropské kontinentální literatuře. Jeden z důvodů je, že zažitá latinská označení jsou často chápána úžeji, např. herbivor by měl označovat požírače bylin (lat. herba = bylina; rostliny jsou jak známo plantae), nikoliv např. požírače plodů (fructivor) či semen (granivor), pod carnivorem (masožravcem) si představíme šelmu, ale stěží ptáka nebo pavouka živícího se hmyzem (insectivor) atd. Nicméně, označení odvozené z latiny jsou preferována v anglosaské literatuře, a tím pádem také dominují ve světové odborné literatuře psané anglicky. Jeden z důvodů je patrně (jak uvedeno výše u pojmu edafon), že názvy odvozené ze staré řečtiny jsou chápány jako příliš nesrozumitelné nezavěšenému čtenáři –

především americký autor tak dá zpravidla přednost označení jako je „root feeder“ a „root feeding“ oproti „rhizophage“ a „rhizophagous“).

Základní trofické skupiny zastoupené v půdě jsou:

- **primární producenti** (angl. primary producers) – řasy, fotoautotrofní prvoci, sinice,
- reducenti (angl. reducers; rozkladné procesy jsou však většinou oxidativní, nikoliv redukční) neboli **destruenti** (angl. destruenters však je neobvyklé) – saprotrofní bakterie a houby,
- **saprofágové** čili **detritivoři** (angl. saprophages neobvyklé, detritivores): zahrnují mikrobiofágy čili mikrobivory (ti se dále dělí na myko/mycetofágy či fungivory a bakterivory či bakteriofágy – druhý tvar je však preokupován pro viry, které napadají bakterie) a nekrofágy neboli mrchožrouty (angl. carrion feeders, scavengers),
- **fytofágové** čili **herbivoři** (především rhizofágové a konzumenti jednobuněčných fotoautotrofních organismů při půdním povrchu), a
- **zoofágové** neboli **carnivoři** (angl. zoophages neobvyklé, carnivores běžné) – masožravci, často také označováni jako dravci či predátoři (angl. predators) – pojmy nejsou zcela synonymní: zoofágové zahrnují i parazitoidy a parazity živočichů.

Členění půdní fauny podle životního cyklu navrhl např. Kevan (1962):

- permanentní: všechny životní stádia se nachází v půdě (praví půdní živočichové)
- periodická: půda je častěji opouštěna a opět vyhledávána (např. drobní zemní savci)
- částečná: dočasní půdní živočichové, kteří půdu periodicky vyhledávají i během nadzemní fáze svého života (např. chrobáci)
- střídavá: jedna nebo několik generací žijících v půdě se střídá s jednou nebo více generacemi žijícími nad zemí (např. žlabatkovití, mšička révokaz)
- přechodná: v půdě se nachází jen inaktivní stádia jako vajíčka a kukly.

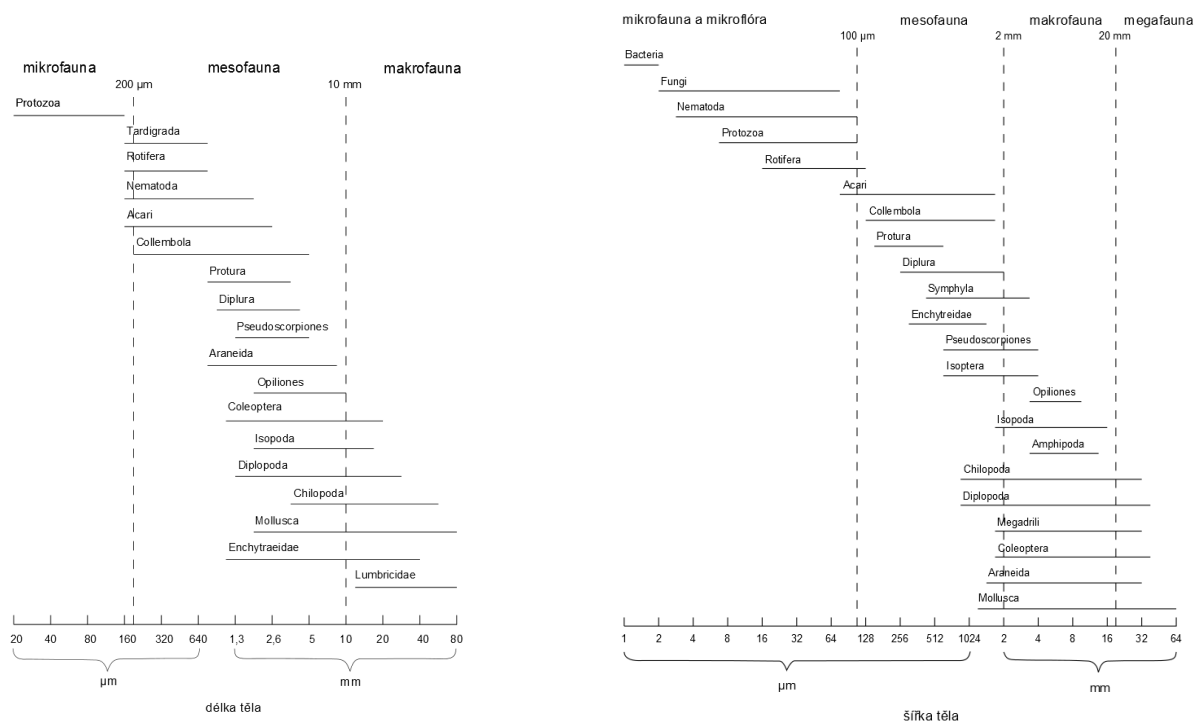
Členění edafonu na základě preferované půdní vrstvy má smysl především u taxonomických skupin, které dýchají vzduch a mají své zástupce jak nad zemí tak ve větší hloubce půdního profilu. V rámci tohoto vertikálního gradientu tak na ně působí soubor ekologických faktorů, které se mění do značné míry souběžně: jak přechází do půdy a v ní do větší hloubky, zvyšuje se vlhkost a snižují teplota, objem půdních pórů, míra světla (slunečního záření) a obsah kyslíku v půdním vzduchu. Tomu odpovídají životní formy charakteristické pro prostředí v určité části vertikálního profilu, které byly snad nejlépe popsány u chvostoskoků, ale lze je dobře pozorovat také u roztočů a larev dvoukřídlých: směrem od nadzemní vegetace do půdy se zmenšuje velikost, dochází k redukci pigmentace a očí, jsou zkracovány končetiny, ubývá odolnost proti vysychání a naopak přibývá odolnost proti vyšší koncentraci oxidu uhličitého (Dunger, 1983). Zařazení do životních forem tak odráží funkční vlastnosti druhů (v současnosti tak moderní „species traits“) a značí, jak moc se život v půdě „podepsal“ na vzhledu, fyziologii a chování druhů. To, co platí pro drobné členovce obývající vzduchem naplněné půdní póry, však neplatí pro semiakvatickou faunu obývající půdní vodu ani pro velké půdní živočichy, kteří si razí vlastní cestu půdou (žížaly a větší členovce). Obecné členění edafonu na základě výskytu v určité hloubce půdního profilu se tak jeví spíše jako samoučelné, a to především i proto, že je dost nejednotné, i pokud jde o definice kategorií stejných jmen. Zde uvádím pro srovnání (v případě rozporu překryv mezi uváděnými kategoriemi není úplný) krátké definice dle dvou ekologických slovníků – českého (Jakrlová a Pelikán, 1999; níže označeno JaP) a německého (Schaefer, 1992; níže označeno Sch) – a klasické odborné knihy o půdní fauně německého autora W. Dungera (1983; níže označeno D):

- **euedafon:**
 - stále žijící v půdě, geobionti (JaP)
 - žijící ve větší hloubce (Sch)
 - fauna spodních vrstev půdy: celá akvatická půdní fauna a část mesofauny (D)
- **hemiedafon:**
 - vyskytuje se občas v půdě (JaP)
 - v nejsvrchnější vrstvě mineralní půdy a v opadové vrstvě (Sch)
 - fauna svrchní vrstvy půdy a opadu: velká část mesofauny, celá makrofauna a megafauna, v rámci poslední skupiny hlavně hrabavé formy; také obyvatelé podobných biotopů mimo vlastní půdu (D)
- **epedafon:**
 - fauna půdního povrchu s vazbou na půdu a alespoň občasným pronikáním do její opadové a svrchní minerální vrstvy (Sch)
 - stejná definice, řadí sem především druhy makrofauny (D)
- **protoedafon:**
 - v půdě žijí jen určitá vývojová stádia, geofilové (JaP)
- **pseudoedafon:**
 - občasný výskyt v půdě: úkryt, hibernace, získávání potravy (JaP)
- **tychoedafon:**
 - náhodný výskyt v půdě (JaP); v angl. literatuře často jako „tourists“, zde je třeba podotknout, že se tedy o žádnou součást edafonu nejedná
- **epigeon** (epigaion, epigeic animals):
 - žije na půdním povrchu (přímo, oproti hypergeonu, který žije na vegetaci), dle JaP včetně svrchí části půdy, podle Sch někdy synonymně k atmobios, přičemž atmobios zahrnuje všechny organismy žijící nad půdním povrchem v kontaktu s volnou atmosférou

Členění půdní fauny podle velikosti navrhla, resp. upravila, celá řada autorů, což bohužel opět vede k jisté nejednotnosti v užívání jednotlivých kategorií. Zásadní rozdíl vzniká tím, zda je jako míra velikosti brána délka těla nebo tloušťka (šířka, průměr) těla. Starší členění bylo založeno na délce (Wallwork, 1970; Bachelier, 1978), později se ale spíše prosadilo členění založené na průměru těla (Swift et al., 1979). Klasifikaci lze aplikovat na celý edafon, tedy i na mikroflóru. Užitečná hodnota dělení podle velikosti sestává mimo jiné v tom, že při studiu půdní fauny potřebují různě velké vzorky půdy, abych z nich získal údaje o jednotlivých skupinách organismů dostatečně vysoké vypovídací hodnoty (velcí živočichové jsou přítomni v menších hustotách než malí, proto potřebují větší vzorky, z kterých by vyhodnocení drobné půdní fauny či mikroorganismů naopak bylo nad lidské síly). Stejnou metodou odběru vzorků tedy postihnu půdní organismy určité velikostní kategorie. Také metodika pozorování či určování získaných exemplářů záleží na jejich velikosti – už jenom podle toho zda a jaký typ mikroskopu k tomu je potřeba. Je jistě užitečné, když pro tyto velikostní kategorie máme k dispozici nějaké obecně srozumitelné pojmenování. Členění podle průměru těla má ale ještě jednu velkou výhodu: daleko lépe než délka těla vyjadřuje dostupnost půdních pórů různých velikostí pro daný organismus, tedy i prostředí, ve kterém se v půdě vyskytuje, případně způsob, kterým se v půdě pohybuje. Nejdrobnější zástupci jsou zpravidla vázáni na úzké póry naplněné vodou, středně velcí se pohybují v pórech naplněných vzduchem a velcí půdní živočichové si razí půdou své vlastní chodby nebo se zdržují pouze na jejím povrchu v listovém opadu, pod kameny a padlými kusy dřeva. Především u půdních živočichů výrazně protaženého, červovitého tvaru těla (hlístice, kroužkovci, některé larvy hmyzu) je mezi délkou

a tloušťkou těla obrovský rozdíl, takže se dostávají i do poměrně malých pórů. Při tradičních členěních podle délky nadto většina taxonomických skupin půdní fauny končí v jediné kategorii (mesofauně, viz níže), a takové členění pak není příliš praktické. Klasifikace na základě průměru těla tak má smysl jak po stránce metodické tak z hlediska autekologie druhu a jeho funkce v půdě. Při obou přístupech (podle délky či tloušťky) jsou užívány následné tři kategorie: mikrofauna/flóra, mesofauna a makrofauna. Největší zástupci půdních bezobratlých, např. velké žížaly, a půdní obratlovci jsou někdy ještě oddělováni do zvláštní kategorie – megafauny. Srovnání obou přístupů k členění podle velikosti včetně rozpětí jednotlivých velikostních kategorií ukazuje obr. 7. Jak je i na těchto schématech patrné, máme sice ve zvyku jednotlivé taxonomické skupiny řadit vždy celé do jedné ze zvolených velikostních kategorií, ve skutečnosti ale často přesahují z jedné do druhé. Je tomu tak kvůli velikostním rozdílům jak mezi druhy tak mezi juvenilními stádii různého stáří (např. instary hmyzích larev) a dospělci.

Určitou kombinací zařazení podle taxonomie a velikosti je často užívané označení pojmu **mikroarthropoda** (angl. microarthropods) pro skupinu drobných půdních členovců. Zpravidla se pod tento pojem zahrnují roztoči a chvostoskoci (patří sem ale podle velikosti a taxonomie přinejmenším ještě hmyzenky, vidličnatky a drobnušky).



Obr. 7: Členění půdní fauny, resp. celého edafonu, do velikostních kategorií na základě délky těla (vlevo, podle Wallwork, 1970) a šířky těla (vpravo, podle Swift et al., 1979); ze Swift et al., 1979, upraveno).

4.2 Adaptace na život v půdě

Život v půdě vede k řadě adaptací. Některé již byly zmíněny výše v souvislosti s členěním půdní fauny podle preferovaného výskytu v půdním profilu. Další budou uvedeny u konkrétních skupin. Zde si ale narýsujeme základní trendy. V případě mikroorganismů v této souvislosti snad má pouze smysl zmínit se o větším zastoupení obligátně či fakultativně

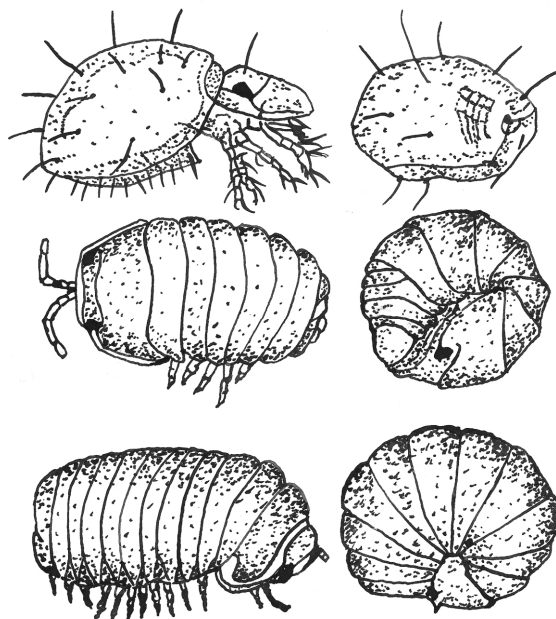
anaerobních druhů ve větších hloubkách, resp. tam, kde dochází k trvalému nasycení půdy stagnující vodou chudou na kyslík. U fotoautotrofních mikroorganismů je pak jasné, že pokud mají přežívat v aktivním stavu v půdě jinde, než na jejím povrchu, musí být schopny pohybu za světlem nebo přechodu na heterotrofní způsob obživy. U živočichů lze pozorovat celou řadu adaptací, nejlépe tehdy, když lze srovnávat příbuzné druhy, které se specializovaly na různé půdní horizonty. Pokud jde o morfologické adaptace, lze u druhů s přibývajícím hloubkou výskytu v půdě pozorovat tyto trendy: částečná až úplná redukce očí a pigmentace, zkracování končetin a štětín, protažení těla, snížená míra sklerotizace exoskeletu. Fyziologické adaptace těmto druhům zase umožňují přežívat za nižších koncentrací kyslíku a vyšších koncentrací CO₂ v půdním vzduchu či vodě. Naopak u druhů, které preferují život v nadložním humusu, opadové vrstvě, či dokonce pronikají do nadzemních pater ekosystému, lze pozorovat výraznou pigmentaci, dobrý zrak, často dlouhé štětiny i končetiny (např. bývá u těchto chvostoskoků dobře vyvinuta skákací vidlička, která byla u euedafických zástupců redukována) a silnou sklerotizaci. Sklerotizace je důležitá i z hlediska fyziologické adaptace proti vysychání. Vysychání brání i stočení do spirály či lépe kuličky (volvace), poslední nacházíme u skupiny suchozemských stejnonožců, tzv. svinek (u nás rod *Armadillidium*) stejně tak jako u svinulí, tj. mnohonožek válcovitého, výrazně zkráceného těla. Podobně se do kuličky mohou uzavřít i mnozí roztoči ze skupiny pancířníků (obr. 8). Především primárně vodní (semiakvatické) skupiny půdní fauny mají různé typy anabiózy či anhydrobiózy k přečkání i dlouhodobého sucha (podobné platí i pro vodní faunu vysychavých vod). Často (např. u vířníků a želvušek) se jedná o skupiny, které jsou aktivní právě v povrchové vrstvě půdy a napojeného mechového patra, tedy v prostředí, které je riziku vysychání obzvláště vystaveno. Díky schopnosti zde přežít nepříznivé podmínky a po nastání příznivých rychle opět přejít do aktivního stavu získávají oproti jiné půdní fauně významnou konkurenční výhodu. V souvislosti s délkou končetin a štětín jakož i s pigmentací je vhodné upozornit na rozdíl mezi pravou půdní faunou a faunou větších podzemních prostor – jeskyní (troglobiontní fauna, angl. často subterranean fauna). „Větší“ zde platí z pohledu těchto živočichů – ukázalo se, že mnohé druhy dlouho považované za vzácnou faunu jeskyní lze mnohdy i ve větších počtech zastihnout v prostorách kamenných sutí, které jsou pro člověka prakticky nedostupné (i metody sběru jsou zde složité). Troglobionti totiž ukazují některé znaky shodné s euedafickými druhy, jinými se naopak výrazně liší: shodný je trend k redukci pigmentace a zraku, u troglobiontů ale dochází naopak k protažení končetin a hmatových štětín – ve tmavém leč poměrně prostorném prostředí slouží k nahmatávání kořisti či jiné potravy i sexuálního partnera. V úzkých půdních pórech naopak jakékoliv přívěšky při pohybu překáží.

Větší půdní živočichové si nevystačí s pohybem existujícími půdními póry, mají-li proniknout do minerálních horizontů, musí si prorazit cestu. K tomu slouží především válcovité tělo, které může být vystuženo hydrostatickou klostrou jako v případě žízal či larev tiplic (Diptera: Nematocera: Tipulidae). Válcovité a vyztužené tělo najdeme také např. u larev kovaříkovitých brouků („drátovců“), mnohých mnohonožek, a mezi obratlovci u bytostně půdních obojživelníků (červoři – Gymnophiona) a plazů (Amphisbenidae, Trogonophidae, Typhlopidae).

Živočichové spíše epigeičtí, kteří se před světlem a predátory i suchem ukrývají spíše na půdním povrchu pod kameny či ležícím dřevem, se vyznačují spíše dorsoventrálně zploštělým tělem (např. většina stonožek). Jedná se o dobrou preadaptaci také na život pod trouchnivější kůrou odumřelých stromů (u larev i dospělců mnohých podkorních brouků nacházíme obdobný tvar těla).

V lehčích, především písčinych půdách a píscích se naopak osvědčují hrabavé končetiny – většinou nacházíme rozšířený první pár jako např. u krtků, afrických zlatokrtů či australských vakokrtů mezi savci, nebo také u hmyzu jako u krtonožek (ne nadarmo podle toho

pojmenovaných) a mnohých chrobáků (zde slouží pohybu v trusu, ale také jeho zahrabávání), kříšů apod.



Obr. 8: Volvace u pancířníků (nahore), suchozemských stejnonožců – svinek (uprostřed) a mnohonožek – svinulí (dole). Podle Brauns (1968) v Topp (1981).

4.3 Vertikální rozmístění půdních organismů

Jak již bylo naznačeno výše, liší se mnohé půdní organismy z hlediska půdní hloubky, ve které se přednostně nacházejí, přičemž podmínky v jednotlivých půdních horizontech dávají vznik odlišným životním formám. **Vertikální rozmístění** (angl. vertical distribution) v půdě se liší dle vlastností dané půdy. Jedno omezení výskytu do hloubky je dáno celkovou mocností půdního profilu až po nezávětralou matečnou horninu, případně vrstvu nasycenou podzemní vodou (jejíž fauna se spíše považuje za vodní než půdní). Druhé omezení představuje dostupnost potravy. Jako prvotní zdroje potravy přitom slouží mrtvá organická hmota (saprotrofnímu potravnímu řetězci) a kořenový systém rostlin (autotrofní potravní řetězec). Tam, kde jsou přítomni konzumenti 1. řádu (primární saprofágové, resp. destruenti na straně jedné, rhizofágové na straně druhé), mohou existovat i jejich predátoři a paraziti.

Že dostupnost potravy představuje omezení daleko podstatnější než samotná hloubka půdy, lze demonstrovat na příkladu hluboko zvětralých tropických půd. Zde nestojí růstu kořenů rostlin a pronikání půdních mikroorganismů a živočichů do velké hloubky v cestě žádná fyzická překážka (odhlédneme-li od zpevněné lateritové vrstvy v některých z těchto půd). Přesto vede nedostatek mrtvé organické hmoty (humusu) v půdě a tedy i nedostatek živin k tomu, že jsou jak kořenové systémy tak půdní organismy omezeny na velmi mělkou horní vrstvu.

V případě jednobuněčných fotoautotrofních organismů (řas, fotoautotrofních bičíkoveců, sinic) je zásadním omezením také nedostatek světla v půdě. Proto jsou aktivní pouze v nejsvrchlejší vrstvě nebo jako rozsivky při nedostatku slunečního záření přechází na heterotrofní způsob obživy. Mrtvá organická hmota se dostává do půdy především s rostlinným opadem a je tudíž koncentrována při půdním povrchu. Významný je sice také přísun organické hmoty z exsudátů živých kořenů, jejich odumírajících povrchových buněk a samotných odumřelých kořínků a kořenů (vzniká tzv. **rhizosféra**, ve které se koncentrují půdní organismy), kořenový

system se ale vytváří především tam, kde rostlina nachází v půdě dostatek živin. Obecně proto platí, že největší populační hustoty půdních organismů a největší druhovou diverzitu nacházíme ve svrchní vrstvě půdy, což zpravidla znamená v nadložních organických horizontech (jsou-li přítomny) a ve svrchních centimetrech humózní minerální půdy (horizontu Ah). Samotná půdní fauna přitom velkou měrou ovlivňuje hloubku, do které je půda humózní a tudíž osídlená, a to tím, že půdu obrací, resp. zatahuje organické zbytky do hloubky (hovoříme o **bioturbaci**, její další pozitivní vliv představuje rozvolňování a provdušňování půdy). Z tohoto hlediska celosvětově nejdůležitější skupina půdních živočichů jsou velcí kroužkovci – žížaly. Druhy žížal, které zakládají více méně vertikální chodby (tzv. anektické žížaly, viz níže) přitom zatahují listový opad a další potravu do velké hloubky (zde jsou chráněny před predátory pohybujícími se na půdním povrchu). V jejich chodbách, resp. podél nich, tak dochází ke koncentraci organické hmoty a tudíž i půdních organismů – vzniká tzv. **drilosféra**. V subtropích a tropech se na bioturbaci podíleli také mnohé druhy termitů. V některých půdách se mohou obdobně projevovat i velké larvy brouků a mravenci, případně zemní savci – hlodavci (především ve stepních černozemích).

Tam, kde chybí bioturbace makrofaunou (v Evropě tedy především na kyselých lesních půdách s chybějícími či nevýznamnými populacemi žížal), vzniká surový humus a většina rozkladných procesů i života půdních organismů se odehrává právě v něm.

Také lidská zemědělská činnost prohlubuje osídlený půdní profil. Zatímco na loukách a pastvinách se většina drobnější půdní fauny soustředí v několika horních centimetrech půdy, na poli bývá přítomna v pozoruhodných počtech i v hloubce několika desítek centimetrů. Obracením půdy orbou se dostává odumřelá organická hmota do větší hloubky a je zajištěn i přístup vzduchu. Na druhé straně dochází touto činností k narušení půdních společenstev, přenesení organismů do hloubky, jejímž podmínkám není přizpůsobena, a riziku zvýšeného vysychání horní vrstvy. Celkové hustoty půdních organismů tak mohou být navzdor větší hloubce osídlení nízké.

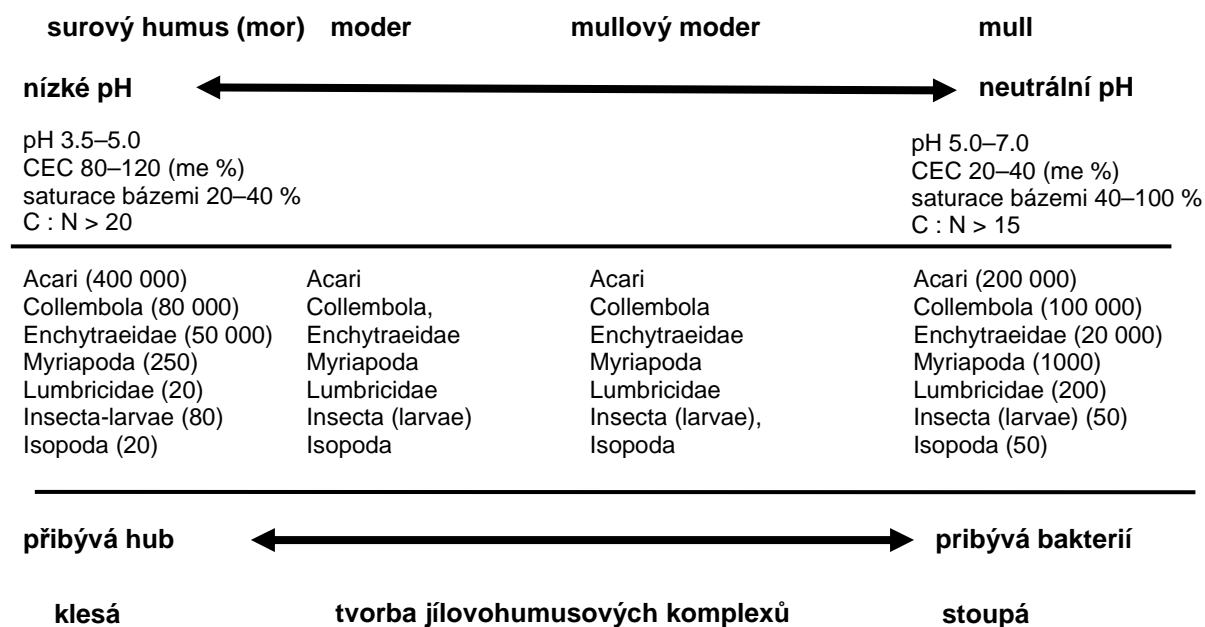
4.4 Prostorové rozmístění půdních organismů

Půda je z hlediska svých vlastností prostorově velmi heterogenní prostředí a to neplatí zdaleka jen pro vertikální gradient podél půdního profilu. Půdní podmínky se mění také v ploše. I na více méně sourodé ploše se stejnou vegetací mohou podmínky v půdě vytvářet pestrou mozaiku odlišných mikrostanovišť. Půdní organismy jsou malé, a tak se jim prostředí jeví daleko heterogennější než organismům větším. Například může být v okolí jednotlivých kamenů z horniny obsahující uhličitán vápenatý zvýšené půdní pH, naopak na lesní ploše může být půda v okolí kořenových náběhů více okyselená než ve větší vzdálenosti mezi stromy. Za sucha může být půda v dosahu kořenových systémů stromů zase sušší než mimo něj (vyšší evapotranspirace). Tlející dřevo na půdním povrchu nebo v půdě (padlý kmen, pařez, větev, ale třeba jen tenká větévka) vytváří jiné podmínky, než nacházíme v okolní půdě, půda pod většími kusy dřeva například bývá vlhčí. Listový opad na půdním povrchu je pro půdní organismy různě atraktivní podle toho, z jaké rostliny pochází a v jakém stupni rozkladu se nachází. Ostrůvky zvýšené koncentrace živin představují místa, kde ležel na půdním povrchu trus nebo kde se rozložilo mrtvé zvíře, a toto platí také pro trus a mrtvolky drobných půdních živočichů v půdě (na menším prostorovém měřítku), přítomnost živých či mrtvých kořenů (konkrétních druhů rostlin) či opuštěných či užívaných chodeb půdní makro a megafauny. Mraveniště či termitiště mohou představovat významné koncentrace živin oproti okolní půdě (ale také zónu smrti pro případnou kořist tohoto sociálního hmyzu). Půda může být místně zhutněna častějším pohybem větších zvířat (např. dobytka na pastvě nebo stezkami zvěře v lese), v menších terénních depresích zamokřena apod. Z toho všeho pramení, že nabídka vhodné potravy i fyzikálně vhodných podmínek pro život se v rámci půdní plochy

mozaikovitě mění. Tyto výrazné rozdíly na malém prostoru představují zásadní rozdíl oproti vodnímu prostředí, kde dochází k daleko větší homogenizaci podmínek.

Z výše řečeného vyplývá výrazně shlukovitě rozmístění půdních organismů na ploše – hovoříme o **rozmístění horizontálním** (angl. horizontal distribution). Shluky půdních živočichů přitom mohou být jednodruhové nebo vícedruhové. Jednodruhové vznikají např. v důsledku aglomerace dospělců při rozmnožování, přítomnosti velkého počtu juvenilů či larev vylíhlých z jedné snůšky vajíček, nebo preference pro určitý typ potravy, nebo shlukování za účelem aestivace (přečkání letního sucha) či hibernace (přečkání zimních mrazů). Příznivé podmínky z hlediska potravní nabídky nebo přečkání nepříznivých podmínek mohou ale také vést k shlukům jedinců několika druhů (logicky např. přítomnost kořisti přitahuje lovce). Shluky různých půdních živočichů tak mohou být společné, ale také na sobě zcela nezávislé. Mikroorganismy se v půdě samozřejmě nachází také ve shlucích a představují významný zdroj potravy pro mnohé půdní živočichy. Jejich studium je stíženo tím, že mnozí jedinci se nachází v klidových stádiích i tam, kde v dané chvíli nepanují pro ně příznivé podmínky, a při práci s půdním vzorkem, resp. kultivace mikroorganismů z něho, může dojít k jejich aktivaci. Výrazně shlukovitě horizontální rozmístění představuje závažný problém pro spolehlivou kvantifikaci edafonu na jakékoliv studijní ploše (pochopitelně o to větší o co je samotná plocha z hlediska vegetace a půdy heterogennější).

Na větším prostorovém měřítku se půda mění ještě výrazněji, vznikají nejrůznější gradienty faktorů, jako jsou půdní reakce (pH), vlhkost, textura, charakter listového opadu (např. při přechodu z listnatého k jehličnatému lesu) nebo teplota (např. ve vertikálním gradientu v horách). Jako v ekologii obecně se studium takových gradientů prostředí těší i v pedobiologii značné oblibě, protože z něho lze odvodit řadu informací o ekologii jednotlivých druhů i celých společenstev. Základní rozdíly mezi půdní faunou podél gradientu od kyselých půd se surovým humusem až po neutrální půdy s mullovou humusovou formou ukazuje obr. 9. Tento rozdíl úzce souvisí také s proměnou společenstva destruentů ze společenstva dominovaného houbami ke společenstvu dominovanému bakteriemi.



Obr. 9: Zastoupení půdní fauny v půdách podél gradientu půdní reakce (střední Evropa); v závorkách jsou pro obě krajní polohy uvedeny průměrné roční hustoty jedinců na m²; CEC = kationtová výměnná kapacita (cation exchange capacity).

4.5 Výskyt a aktivita půdních organismů v čase

Také výskyt půdních organismů v průběhu času není stabilní. Především v klimatech vyznačujících se vyhraněnou sezonalitou (roční období, období sucha a dešťů) lze očekávat výraznou odezvu z hlediska přítomnosti, resp. aktivity, půdních organismů a jejich početnosti. V dobách vyschnutí půdy či jejího promrznutí přecházejí půdní organismy do klidových stádií. Je-li půdní prostředí v tomto směru příliš extrémní, vyskytují se zde pouze půdní organismy s velkou schopností nepříznivá období přetrvávat. Mezi ně patří kromě mikroorganismů a tzv. provoků především vířníci (anhydrobiosy) a hlístice, značnou odolnost vykazují také někteří roztoči. Sezónní závislost půdních organismů je ovšem výrazně menší než u organismů žijících v nadzemní části daného ekosystému, protože půda velice tlumí výkyvy teploty. Ještě lepší izolací je sněhová pokrývka, takže pokud dojde k dlouhodobému pokrytí půdy silnější sněhovou pokrývkou dříve, než došlo k promrznutí půdy (holomrazy), může činnost půdních organismů pod sněhem nerušeně pokračovat.

Organismy v klidových stádiích nebývají většinou metod k vzorkování půdní fauny zachyceny, získáváme tedy často informace především o míře aktivity studovaných skupin (zejména, pokud je získáváme některou z metod založených na únikové reakci či pozitivní fototaxi živočichů – viz kap. 6). Jsou naopak metody, které nám zachytí hlavně klidová stadia nebo schránky odumřelých jedinců, jako např. vymývání půdy (resp. flotace) k získání kukel hmyzu nebo ulit plžů. Příčinou kolísání početnosti není ale pouze přechod na inaktivní stadia, resp. do klidového stavu, a poté návrat do stavu aktivního (početnost jako taková vlastně nekolísá, pouze kolísá aktivita). Další příčinou je zvýšená mortalita v důsledku zhoršených životních podmínek, resp. naopak při zlepšení poměrů zvýšená natalita (líhnutí z vajíček, nepohlavní množení některých kroužkoců pomocí fragmentace apod.). Zvýšená mortalita může být také důsledek antropogenních zásahů: narušením půdního prostředí mechanickými změnami jako orbou nebo zhutněním, odvodněním pozemku, aplikací hnojiv, vápna, nebo pesticidů, kontaminací toxickými látkami apod. Jiné lidské zákroky, jako např. aplikace organického hnojiva, mohou naopak vést k výraznému navýšení početnosti půdních organismů. K poklesu studované populace (a naopak nástupu populace jiné) může také vést konkurence nebo predace, obzvláště patrné to může být v případě invaze nepůvodních druhů (k invazním druhům půdní fauny viz níže). Vlivy takovýchto faktorů jsou právě častým předmětem pedobiologického výzkumu. Právě proto je ale třeba je odlišit od přirozených fluktuací půdních organismů.

Obzvláště výrazné jsou přirozené fluktuace půdních populací u druhů, které v půdě tráví pouze část svého životního cyklu. Odhlédneme-li od mnohých druhů bezobratlých, kteří se v samotné půdě či podobném prostředí (např. trouchnivějících pařezech a kmenech) skrývají jenom za účelem přezimování či vyhledávání denního (či naopak nočního) úkrytu, týká se to především hmyzu s půdními larvami, ale životem dospělců značně odpoutaným od půdního prostředí. V době kuklení dospělců tak v půdě náhle poklesá aktivita daného druhu a ve chvíli jejich líhnutí pak během krátké doby dochází k poklesu populace v půdě, a to v extrému až na nulu. Příkladem mohou být druhy s dlouhými vývojovými cykly, kdy jednou za čas dojde k masovému výletu dospělců, jako u severoamerická cikády *Tibicen septendecim*, jejíž vývojový cyklus trvá 17 let. Masové výskyty střídané s lety velmi slabého výskytu nakonec známe i u našich chroustů. Většinou ale máme před sebou populace s víceletým vývojem larev, takže se náhlý úbytek týká pouze nejstarší generace, která byla přítomna.

4.6 Půdní mikroorganismy

4.6.1 Půdní autotrofní organismy

U fotoautotrofních mikroorganismů se jedná se o řasy (preferují vlhká, stinná stanoviště), sinice (preferují osluněná stanoviště), lišejníky (preferují světlá stanoviště s nižšími srážkami) a fotoautotrofní bičíkovce. Mnohé z nich patří k pionýrům při osídlování surových půd (skal, písčinych dun, sopečného substrátu) a **podílejí se na zvětrávání mateřské horniny a tvorbě půdy**. V křemičitých horninách se řasy (např. rodu *Pleurococcus*) a lišejníky (např. *Rhizocarpon geographicum*) usídlují v jemných puklinách, nashromážděná voda se podílí na **fyzikálním zvětrávání** mrazem. Zvýšením koncentrace CO₂ či vylučováním organických kyselin řasami dochází k **chemickému zvětrávání** horniny (např. lišejníkové řasy rodu *Gloeocapsa* – na vápenci vytváří „krátery“). V nejsvrchnější vrstvě půdy žijí i **rozsivky (Diatomaceae)**, které jsou schopny lokomoce a při nedostatku slunečního záření mohou přejít na heterotrofní obživu.

Některé sinice vážou atmosferický dusík. Volně žijící druhy fixují v rýžových polích ročně 30-50 kg N / ha. Dusík fixuje také např. rod *Nostoc*, který žije symbioticky u některých jätrovek.

Slouží v živém stavu za potravu fytofágům, v odumřelém stavu saprofágům.

V půdě se také vyskytují některé **chemoautotrofní mikroorganismy**. Oxidují např. sloučeniny železa a síry. Při spotřebě organické části železohumátů se mohou podílet na vzniku ortsteinu.

4.6.2 Půdní heterotrofní mikroorganismy

Heterotrofní mikroorganismy v půdě patří mezi houby (basidiomycety, kvasinky, plísně) a bakterie – do druhé skupiny dnes řadíme také paprscité aktinomycety.

Houby tvoří často antibiotika; v půdě žije mnoho zástupců rodu *Penicillium* (*P. chrysogenum* tvoří penicilin). Plísně jsou zastoupeny např. rodem *Mucor*. Basidiomycety svými hyfami prorůstají především organické vrstvy půdy. Houby jsou hlavními rozkladači dřeva (tento rozklad však do značné míry probíhá nad zemí, tedy ne v půdě jako takové). Rozklad celulózy provádí např. *Fomes marginatus* a *Stereum* spp., zůstává hnědý lignin, typický je rozpad do kvádrů či polyedrů. Hovoříme o tzv. hnědé hnilobě. Rozklad ligninu vede k tzv. bílé hnilobě: zůstává bílá celulóza, typická je vláknitá struktura. Provádí jej např. *Fomes fomentarius* nebo *Trametes versicolor*. U tzv. červené hniloby se vlastně jedná o hnilobu bílou (rozklad ligninu), k zabarvení dochází vlivem látek vylučovaných houbou, která tuto hnilobu způsobuje (např. václavky – *Armillaria* spp.).

Aktinomycety jsou zvláštní skupinou bakterií, která vytváří pseudohyfy (proto připomínají houby, viz jejich jméno). Tvoří antibiotika které slouží potlačení konkurenčních mikroorganismů – např. rod *Streptomyces* (antibiotika: Acinomycin, Streptomycin, Erythromycin, Neomycin, Novobiocin,...). Rod *Frankia* žije symbioticky v kořenových hlízách rostlin, prospívá jim svou schopností vázat atmosferický dusík (např. u *Alnus*, *Hyppophae*, *Casuarina equisetifolia*, *Ceanothus*, *Myrica*, *Dryas*, *Elaeagnus*, *Shepherdia*).

U ostatních **bakterií** stojí za zmínku také jejich podíl na koloběhu dusíku včetně schopnosti některých z nich vázat atmosferický molekulární dusík. **Fixaci atmosferického dusíku** provádí jak volně žijící tak symbiotické bakterie, a to jak aerobní tak anaerobní. Ze symbiotických bakterií je třeba jmenovat rod *Rhizobium* (striktně aerobní) u bobovitých rostlin. Roční fixace v porostech bobovitých rostlin činí 100–300 kg N na hektar. Fixovaný

dusík se prvotně dostává z 95 % jako NH_4^+ do cytoplasmy hostitelské (rostlinné) buňky. Volně žijící bakterie zpravidla fixují 1–3 kg N na hektar za rok. Za optimálních podmínek se ale pro rody *Azotobacter* a *Beijerinckia* uvádí roční hodnota do 30 kg N na hektar. Obzvlášť efektivní je striktně aerobní rod *Azotobacter*, např. druh *A. chroococcum*. *A. paspali* roste na povrchu kořinek trávy *Paspalum notatum*, *A. lipoferum* v rhizosféře druhu *Digitaria decumbens*. Mezi volně žijící bakterie podílející se na fixaci dusíku patří dále rod *Clostridium*, fakultativně anaerobní druhy *Klebsiella pneumoniae* a *Bacillus polymyxa*, i chemoautotrofní druhy *Xanthobacter autotrophicus* a *Alcanigenes latus*.

Ostatní druhy bakterií přijímají vázaný dusík. Některé rody se podílí na nitrifikaci, tj. převod z amoniového na nitrátový iont (*Nitrosomonas*, *Nitrobacter*), jiné naopak na denitrifikaci – uvolňování molekulárního dusíku (*Pseudomonas*, *Agrobacterium*, *Bacillus*) – viz kap. 2.7.1). V půdě žijí jak bakterie bez spor, a to tyčinky i koky, tak bakterie se spory, a to anaerobní i aerobní (např. *Bacillus*, *Clostridium*).

4.7 Mikrofauna

4.7.1 Prvoci („Protozoa“)

V půdě žije velké množství jednobuněčných heterotrofních eukaryot, kterým zde pro jednoduchost budeme nadále říkat prvoci, ač se jedná o seskupení fylogeneticky vzdálených organismů. Probádanost této skupiny v půdě je malá a do značné míry omezená na několik zemí Evropy. Alespoň při morfologickém studiu (tedy bez nasazení molekulárně-biologických metod) se zdá, že většina druhů s výskytem v půdě se zároveň vyskytuje i ve sladkých vodách (kde byly prvoci daleko důkladněji studováni). I v půdě jsou prvoci zásadně vázáni na vodní prostředí, ač jim vzhledem k malé velikosti těla (buňky) stačí tenká blanka či vodou naplněná půdní kapilára. Menší dostupnost vody, ale také velikost jejich těla, limituje: totožné druhy jsou v půdě o hodně menší než ve vodních tělesech (např. nálevník *Colpoda steini* dosahuje ve vodě 30–60 μm , v půdě průměrně jen 18 μm ; Dunger, 1983). V půdě nacházíme jak prvoky lezoucí po podkladu tak volně plovoucí. Stejně jako ve vodních tělesech se živí detritem, bakteriemi, řasami, jinými prvoky a vířníky. Schopnost encystace jim umožňuje přetrvat vyschnutí a jiné nepříznivé podmínky, a to někdy i několik desetiletí. Cysty mohou být větrem přenášeny na velké vzdálenosti. Schopnost rychlého přechodu z cysty do aktivního stavu (hlavně pokud encystace netrvala dlouho), totiž u rozlišování plných a prázdných schránek v případě krytenek, extrémní kolísání početnosti v půdě (krátký životní cyklus) a shlukovité rozmístění sěžují jakékoliv odhady početnosti a významu prvoků v půdě. V mírném klimatu jsou maxima početnosti dosahovány zpravidla na jaře a na podzim, tedy za vyšších teplot a zároveň zvýšené vlhkosti půdy. Hnojení půdy jejich hustoty zvyšuje, větší hustoty nacházíme především v rhizosféře, tedy tam, kde se nachází více živin a bakterií. Význam v půdě mají především zástupci bičíkovců, kořenonožců a nálevníků. Bičíkovci (Flagellata) nejsou dle dnešních poznatků monofyletickou skupinou. Nečastěji jsou v půdě přítomni zástupci čeledi Bodonidae (Protomonadina). Ačkoliv jsou striktně vázáni na vodní prostředí, zůstávají aktivní i v relativně suchých půdách. Kromě bakterií přijímají i jemný detrit a rozpuštěné organické látky. Stejně druhy nacházíme i v silně znečištěných sladkých vodách.

Z kořenonožců nacházíme v půdě takové zástupce, kteří nedostatek buněčné membrány mohou nahradit zpevněním ektoplasmy nebo vytvářením schránky. Měňavky (Amoebina) se živí bakteriemi a řasami, některé také hyfami hub. Větší druhy, např. *Thecamoeba terricola* běžná ve vlhkém listovém opadu a mechových polštářích, loví jiné měňavky, vířníky a želvušky. Jmenovaný druh se brání vyschnutí vytvářením silné vrstvy zpevněné ektoplasmy

na svém povrchu a může tak zůstat určitý čas aktivní i mimo vodu. Lépe chráněné jsou krytenky (Testacea) se svými schránkami z tělísek cizorodých či vylučovaných samotnou buňkou. Proti vysychání se chrání rychlým stažením do schránky a uzavřením jejího otvoru (pseudostomatu) blankou (hovoříme o anabiose), mohou ale také vytvářet pravé cysty, které přetrvávají déle. Jedná se o polyfágy, kteří se mohou živit i částicemi mrtvé organické hmoty. Vysoké hustoty a velká diversita bývají dosahovány v nadložním humusu, někteří zástupci osídlují i horizont Ah. Ve střední Evropě byly zjištěny hustoty 100 000 jedinců/m² v orné půdě, 1 000 000 jedinců/m² v listnatých lesích s humusovou formou mull a 10 000 000 jedinců/m² v lesích s humusovou formou mor (Dunger, 1983). Počty druhů v lesních půdách se přitom pohybují mezi 50 a 60.

Nálevníci (Ciliata) vyžadují více vody jak pro svůj pohyb plaváním tak pro získávání potravy – obojí za pomoci víření řasinkami. Půdní nálevníci jsou výrazně větší než výše uvedení prvoci, ačkoliv opět menší než jejich sladkovodní formy. Vyskytují se nejčastěji ve vlhkém listovém opadu a mechových polštářích. Jedná se převážně o holotrichní, volně plovoucí a peritrichní přisedlé zástupce. Obě skupiny získávají potravu – bakterie a detrit – pomocí víření řasinek, které ji nahánějí k buněčným ústům. Dále zde nalezneme i hypotrichní nálevníky, kteří pomocí silnějších brv pobíhají po podkladu a „spásají“ mikroorganismy, a protáhlé zástupce skupiny Prostomata (*Spathidium* spp.), kteří loví jiné prvoky, hlavně krytenky.

4.7.2 Vířníci (Rotifera)

Mezi vířníky najdeme nejmenší mnohobuněčné živočichy vůbec, někteří jsou menší než velcí nálevníci (především trpasličí samečci). Velikost jejich těla leží většinou mezi 200 a 500 μm (extrémy: 30–1000 μm). Bez zahrnutí daleko větších, parazitických vrtejšů – *Acanthocephala* (vystupují nejen jako běžní paraziti ryb, ale také např. divokého prasete, přičemž mezihostitelem je broučí larva – ponrava – žijící v půdě) – se patrně jedná o parafylum.

Tělo se člení na tři oddíly (hlavu, trup, nohu). Lepové žlázy na noze slouží k přichycení k podkladu. Na hlavě se nachází vířivý orgán z brv, který slouží pohybu ve vodě (plavání) a získávání potravy z vodního sloupce. Za potravu slouží jemný detrit, bakterie, řasy, prvoci, u větších druhů také menší vířníci. U některých druhů specializovaných na lov došlo k redukci vířivého orgánu a potravu je získávána jiným způsobem, např. uchopena žvýkacím hltanem (mastax), který je přítomen u všech vířníků, ale zde může být vychlípen ústním otvorem. Převážně sladkovodní jsou točivky (Monogononta), které dobře plavou. Fauna vířníků je také ve vodním prostředí daleko lépe probádána. V půdě se uplatňují hlavně pijavenky (*Bdelloidea*), které jsou také hojné na lišejnících a meších. Uvádí se, že 90 % půdních vířníků patří k *Bdelloidea* a jen 10 % k *Monogononta* (Dunger, 1983), avšak půdní vířníci zůstávají málo prozkoumáni. Tělo je cylindrické, teleskopicky stažitelné. Pohyb po substrátu je „pijavkovitý“. Zatímco u točivek se střídají partogenetické a pohlavně se rozmnožující generace (s trpasličími samečky), jsou u pijavenek známy pouze partogenetické samice. U točivek přečkávají nepříznivé podmínky, především vyschnutí, jejich trvalá, diploidní vajíčka. Pijavenky se vyznačují výraznou schopností anabiózy či anhydrobiózy (zakulacení těla za vypuzení vody až po vytvoření trvanlivých cyst, které mohou přetrvat několik let sucha nebo také několik hodin extrémně nízkých či vysokých teplot). V tomto stavu se mohou šířit pomocí větru na velkou vzdálenost. Díky těmto vlastnostem jsou vířníci jedna z mála skupin, kterou nacházíme i ve velmi extrémních podmínkách. Půdní pijavenky mívají menší vířivý orgán, také se pokrývají cizorodým materiálem, patrně jako ochranou proti vysychání. Některé mají zploštělé tělo, a tak si vystačí s tenkou vodní blankou. Stále se ale jedná o faunu vázanou i v půdě na vodní prostředí. Potravu přijímají buď vířením zatímco plavou, nebo vířením

přichycení k podkladu, případně při lezení přímo ze substrátu. Jako průměrná hustota vířníků v půdě se uvádí 25 000 jedinců/m², jako maximální přes 600 000 jedinců/m² (Dunger, 1983).

4.7.3 Drobné ploštěnky („mikroturbellaria“)

Volně žijící ploštěnci bývali řazeni mezi tzv. ploštěnky („Turbellaria“), nejedná se však o monofyletický taxon. Obdobně jako u výše uvedené mikrofauny se jedná o primárně vodní živočichy, v daném případě hojně jak v mořích tak ve sladkých vodách. Půda však má svébytnou faunu drobných druhů, délky těla v rozmezí 0,2-1,5 mm. Preferují půdy vlhké, avšak nikoliv trvale zamokřené. Při vysychání půdy, ale také při jejím výrazném zamokření, dochází k encystaci, která však nepředstavuje spolehlivou ochranu před dlouhodobým suchem. V Evropě se nejčastěji nachází v hlubších vrstvách listového opadu vlhkých půd listnatých lesů (údaje z jiných oblastí světa jsou vzácné). Jedná se o predátory prvoků, hlístic, vířníků a drobných kroužkoců, některé druhy žerou také řasy vč. rozsivek. Údajů o této skupině a jejím významu v půdě je málo. Reisinger (1954) našel v rakouském Štýrsku 26 druhů. Populační hustoty se zdají malé, avšak to může být ovlivněno malým počtem studií a možná nedostatečně kvantitativní metodou extrakce z půdy.

4.7.4 Hlístice (Nematoda)

Patří spolu s prvoky ke zdaleka nejpočetnějším skupinám půdní fauny. Především ve vlhkých půdách nacházíme velký překryv taxocenózy hlístic mezi půdou a sladkovodním prostředím (až 50 % druhů). Velikost volně žijících (neparazitických) hlístic se pohybuje mezi 0,5 a 2 mm, v půdě převažují druhy blíže spodní hranice tohoto rozpětí. Většina druhů má hladkou kutikulu, některé naopak s výrazně strukturovaným povrchem, např. rod *Bunonema*, který nacházíme hlavně v mechových polštářích. Tenké, protáhlé tělo kruhovitěho průřezu s pouze podélnou svalovinou umožňuje pohyb pomocí charakteristického vlnění i v tenké vodní blance a vodou nasycených malých pórech (kapilárách). Zdržují se v půdním roztoku a nemají schopnost si půdou razit vlastní chodby. Délka aktivního života kolísá podle druhu mezi několika dny a měsíci. Při vysychání se svinou do spirály, vyloučí vodu a přechází do anabiózy. Míra odolnosti se druh od druhu liší. Dospělci v anabióze se zdají odolnější než vajíčka a juvenilové, avšak některé rody (*Rhabditis*, *Caenorhabditis*) mají tzv. trvalé larvy s vyšší rezistencí proti suchu než mají dospělci. Jedinec druhu *Tylenchus polyhypnus* byl oživen po 39 letech v anabióze (Dunger, 1983). U fytoparazitických druhů rodu *Heterodera* (např. *H. schachtii* – háďátko řepné) jsou vajíčka a juvenilové chráněny jiným typem cysty – kutikulou mrtvé samice. Šíření se děje vodou, v anabióze větrem. Důležité je i šíření forezií (jako cysty přichycené k tělu členovců, především létavého hmyzu), které má velký význam pro druhy vyhledávající roztroušeně rozmístěné zdroje potravy jako trus, mršiny nebo tlející dřevo.

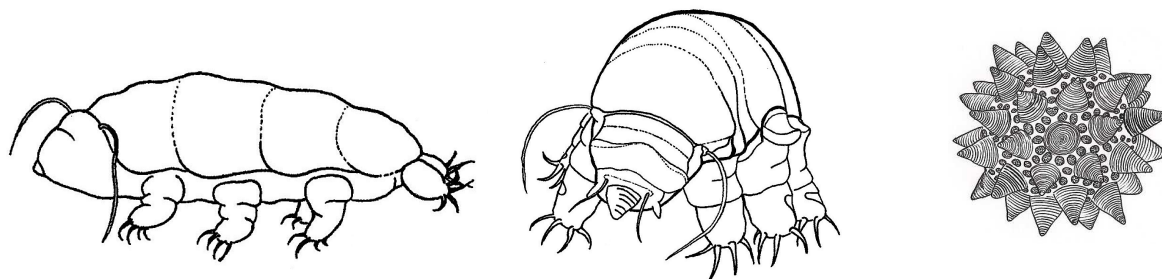
Na potravní specializaci jednotlivých druhů a celých vyšších taxonů usuzujeme především na základě přítomnosti různých typů ústního ústrojí, v některých případech jsou k dispozici i poznatky z přímého pozorování potravního chování. Druhy s vychlípitelným bodcem (styletem) nasávají tekutou potravu – často sají na kořincích, hyfách či jednotlivých buňkách hub (kvasinek) a řasách; některé však napichují jiné půdní živočichy a za využití proteolytického předtrávení jejich těla je vysávají. Patří sem rody *Tylenchus*, *Aphelenchoides*, *Dorylaimus* a *Heterodera*. Samice druhů čeledí Heteroderidae, Tylenchulidae a Naccobinae přitom žijí trvale přisedle na kořenech hostitelské rostliny a jsou označovány za fytoparazity. Druhy, které pohlcují celé mikroorganismy, se vyznačují zoubky v ústní dutině a případně i v jícnu nebo s bulbózním hltanem s pevnými destičkami, tedy v každém případě s tvrdými

strukturami, které slouží rozmělnění potravy. Patří sem v půdě početně zastoupené rody *Plectus*, *Rhabditis*, *Teratocephalus*, *Acrobeles*, *Cephalobus*, *Panagrolaimus* a další (Dunger, 1983). Druhy lovící prvoky, vířníky nebo jiné hlístice mají v ústní dutině často zoubky nebo drsné destičky, zoubky se nacházejí také v hltanu (bulbus chybí). Patří sem např. rody *Tripyla*, *Mononchus* a *Choanolaimus*. V půdě žije také mnoho hlístic parazitujících v jiných půdních živočiších (včetně samotných hlístic). Existují i předstupně k pravému parazitismu, např. juvenilové („larvy“) hlístice *Rhabditis pellio* pronikají do žížal a encystují v jejich disepimentech. Nijak dále neškodí, ale po uhynutí žížaly se aktivují, pokračují ve vývoji a živí se mrtvým tělem žížaly (Dunger, 1983).

Nejvyšší abundance volně žijících hlístic byly nalezeny v nezamokřených půdách s vysokými hustotami bakterií. Průměrně zde žije 5–50 milionů jedinců/m², jsou ale dosahovány hodnoty cca 400 milionů jedinců/m². V kyselejších půdách s humusovou formou moder a mor bývají hustoty výrazně nižší, do cca 10 milionů jedinců/m². Převážná většina hlístic se zdržuje v horních 5 cm půdy, v suchých písčítých půdách v hloubce 5–10 cm.

4.7.5 Želvušky (Tardigrada)

Želvušky se vyskytují v sladkovodním, mořském i suchozemském prostředí – zde hlavně v půdě a mechových a lišejníkových polštářích. Tělo je válcovité, se čtyřmi páry laločnatých končetin (obr. 10), délky nejčastěji od 200 do 500 μm (krajní hodnoty cca 100–1000 μm). V přední části trávící trubice se nachází stylet, hltan je savý. Některé půdní želvušky jsou dravci lovící hlístice, vířníky nebo jiné želvušky (např. *Milnesium tardigradum*, *Macrobiotus hufelandi* a *Macrobiotus harmsworthi* jsou významní konzumenti hlístic). Další jsou mikrofágové (bakterivoři), např. rody *Isohypsibius*, *Diphascon* a *Mikrobiotus*, jiné (např. rod *Echiniscus*) fytofágové živí se rostlinnými pletivy, řasami a sinicemi (v posledním případě bychom je jistě mohli řadit opět mezi bakterivory, podstatná je ale pozice sinic jako primárních producentů). Rod *Hypsibius* žere kromě živých a mrtvých řas také detrit. Odvozenější taxony bývají hermafroditi, rozšířené jsou střídání pohlavního a nepohlavního rozmnožování i partogeneze. Jedinci mohou přestát nepříznivé podmínky v cystě tvaru soudku ve stavu tzv. anabiózy (anhydrobiózy, kryptobiózy) v němž ustávají veškeré metabolické pochody. V tomto stavu jsou šířeni větrem. V anabióze jsou schopni odolat zcela extrémním podmínkám nízkých i vysokých teplot, gama nebo ionizujícího záření, podtlaku (vakua) nebo naopak vysokému tlaku (přežijí i v meziplanetárním prostoru). U druhů mechových polštářů bylo zjištěno, že se dožívají 4 až 12 let, při délce aktivního života tří až 30 měsíců. V listovém opadu a horních centimetrech minerální půdy vhodných půd dosahují hustot 1000–10 000 jedinců/m², které sezónálně výrazně kolísají. Hallas a Yeates (in Dunger, 1983) zjistili v dánském bukovém lese 10 druhů a průměrnou roční abundanci cca. 4000 jedinců/m², při měsíčních hodnotách v rozpětí 1000–12 100 jedinců/m². Dastych (1980) uvádí pro nárosty na vápencových skalách v Tatrách až 120 000 jedinců/m².



Obr.10: Zástupce želvušek (Tardigrada), vpravo příklad vajíčka taxonu Eutardigrada (zde bývají vajíčka výrazně skulpturována).

4.8 Mesofauna

4.8.1 Roupice (Enchytraeidae)

Roupice jsou drobní kroužkovci – opaskovci (dříve byly řazeny do máloštětinatců – Oligochaeta, jedná s však o parafyletický taxon). Vyskytují se v suchozemských (půdě vč. organických půd a opadové vrstvy), sladkovodních (sedimenty tekoucích i stojatých vod) i mořských (především sedimenty litorálu) biotopech. Celosvětově je známo cca 700 druhů (Schmelz a Collado, 2012). V Evropě je validních cca 200 druhů vyjma mořské fauny (Schmelz a Collado, 2010), ve střední Evropě cca 150. Dospělci dorůstají délky 1–60 mm (několik druhů i více – Arktida, SZ sev. Ameriky; rekord: *Mesenchytraeus grandis* – délka 170 mm).

Jedná se o saprofágy a mikrofágy (houby, bakterie), kteří mají důležitou funkci jako rozmělnovači odumřelé biomasy. Vysoké populační hustoty dosahují především v kyselých půdách (jehličnaté lesy se surovým humusem, vřesoviště a rašeliniště), kde jsou zároveň slabě zastoupeny některé další skupiny meso a makrofauny (vč. žížal), takže se zde roupice stávají jednou z dominantních skupin rozkladačů a půdní fauny vůbec. Populační hustoty (bráno pro celou taxocenózu) zde mohou dosahovat roční průměrné hodnoty mezi 50 000 a 100 000 jedinců/m², k jednotlivým termínům mohou být výrazně vyšší. Zároveň se v kyselých půdách jedná o druhově chudá společenstva, kde v Evropě zpravidla dominuje druh *Cognettia sphagnetorum*, který se rozmnožuje především nepohlavně fragmentací (rozpadem na několik kusů, které pak regenerují v celé jedince). Další typické druhy kyselých půd v Evropě jsou *Marionina clavata*, *Achaeta camerani* a *A. brevivasa* (rod *Achaeta* se vyznačují absencí svazků štětin). V neutrálních půdách s humusovou formou mull jsou naopak hustoty roupic nízké (do 20 000 jedinců/m²), avšak druhově bohatší (přes 30 druhů). Zde přinejmenším v Evropě dominuje rod *Fridericia*, který je druhově nejbohatší a jehož zástupci se vyznačují relativně značnou velikostí. Biomasa roupic v těchto půdách tak nemusí být nižší než v půdách kyselých, protože průměrný jedinec bývá v slabě kyselých až neutrálních půdách výrazně větší. Na moderových půdách jsou poměry někde mezi oběma extrémy. V tropických půdách jsou hustoty zpravidla nízké, nízká je ovšem také jejich probádanost. Většina roupic se soustředí v horních 10 cm půdy (záleží ovšem na jejím charakteru; v orné půdě pronikají hlouběji). Jednotlivé druhy se vyznačují preferencí pro určitou hloubku, resp. typ substrátu. Vlivem sucha či mrazu dochází k vertikální migraci do větších hloubek, ale také k zvýšené mortalitě. Kromě několika fragmentujících druhů se rozmnožují pohlavně, existují i případy sebeoplodnění (jedná se o hermafrodity) a partenogeneze. Vajíčka jsou kladena do kokonů, které jsou někdy pokrývány organickým detritem.

4.8.2 Ostatní drobní kroužkovci (Annelida pars)

V půdě se také vyskytují jiní drobní kroužkovci velikosti maximálně několika milimetrů. Jedná se přitom částečně o zástupce se záhadným fylogenetickým postavením. Jedná se spíše o zoologickou kuriozitu, než že by měly nějaký větší půdně-biologický význam. Z nitěnkovců, v drtivé většině vodních, je to v Evropě především *Rhyacodrilus falciformis*. Dle všeho se živí obdobně jako roupice. Půdní naidky byly popsány z tropických půd Jižní Ameriky (bývalé Tubificidae dnes řadíme také mezi naidky – Naididae). Zatímco u předcházejících zástupců se jedná o opaskovce, další mezi ně nepatří a řadíme je tedy provizorně do parafyletických mnohoštětinatců – Polychaeta. Ve vlhkých, spíše neutrálních půdách můžeme také narazit na olejnušky (*Aphenoneura*: Aeolosomatidae), které jako jediní evropští zástupci mikroskopických půdních kroužkovců mají vlasové štětiny a dále se

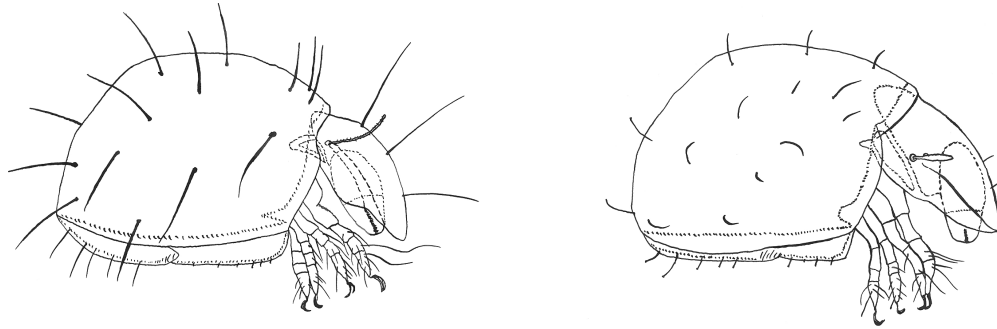
vyznačují nápadnými, často barevnými olejovými kapénkami v pokožce. Běžná je *Aeolosoma hemprichi* s oranžovými kapénkami. Rozmnožování probíhá také nepohlavně pomocí paratomie. Stejně druhy známe i ze sladkovodního prostředí, živí se mikrofágně spásáním bakteriálních povlaků. *Parergodrilus heideri* (Parergodrilidae) a *Hrabeiella periglandulata* (Hrabeillidae) jsou „mnohoštětinatci“, jejichž postavení v systému je stále sporné (především u druhého jmenovaného druhu, kde se uvažuje o možném postavení na bázi opaskovců či v postavení sesterském – jedná se tedy o druh velmi důležitý pro systematiku). Oba druhy jsou známy z Evropy, nedávno byly také nalezeny na Dálném Východě a v Severní Americe.

4.8.3 Roztoči (Acari)

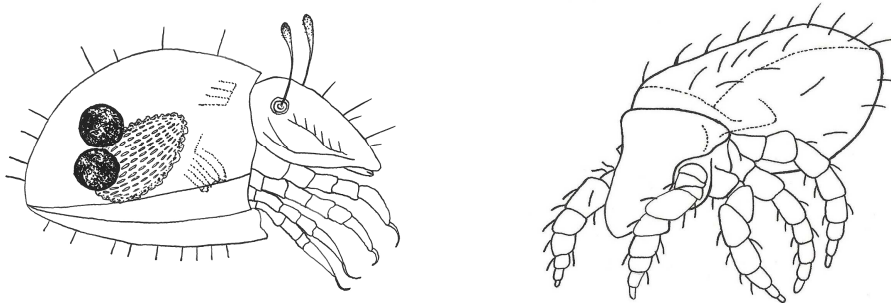
Tato namíru druhově bohatá skupina drobných členovů – pavoukoců je v půdě zastoupena obrovským počtem druhů i jedinců. Nejvyšší abundance byly zaznamenány v lesních půdách s rozvinutým surovým humusem (100 000–400 000 jedinců/m²), na loukách a pastvinách bývají nižší (50 000–150 000 jedinců/m²), ještě výrazně nižší pak v orné půdě (Dunger, 1983). K šíření používají roztoči běžně forézii, dobře známé je to např. u druhů vyskytujících se v trusu větších býložravců, kam se dostávají přichyceni na těla chrobáků, hnojníků apod. Rozlišujeme dva hlavní taxony: Anactinotrichida čili Parasitiformes a Actinotrichida čili Acariformes.

Mezi Parasitiformes patří (kromě např. obecně známých klíšťat) čmelíkovci (Gamasida čili Mesostigmata), kteří v půdě představují především důležitou skupinu predátorů (Gamasina, sem také patří řada ektoparazitů), někteří žijí také saprofágně či vysávají hyfy hub a jednobuněčné řasy (Uropodina). Celosvětově bylo popsáno přes 11 tis. druhů čmelíkovců. Velikost těla dospělců je 0,3 až 6 mm. Druhy jsou často specializovány na určitou kořist, často se jedná o roztoče a chvostokoky.

Mezi Acariformes patří např. sametkovci (Actinedida čili Prostigmata). Celosvětově bylo popsáno přes 24 tis. druhů. Dorůstají 0,1 až 4 mm. Mezi nimi najdeme mnoho fyto- i zooparazitů, ale mezi sametkami (Trombidiinae) také řadu půdních predátorů a mikrofytofágů. Také mezi zákožkovci (Acaridida čili Astigmata; celkem přes 6 tis. druhů), kteří jsou drobní (0,1-1,2 mm) a málo sklerotizovaní, najdeme mnoho půdních mykofágů, mikrofytofágů (sem akarologové počítají i houby a bakterie) a řidčeji i saprofágů (patří sem jinak i známí ektoparaziti savců a ptáků a skladištní škůdci). Avšak v půdě snad nejvíce studovaná skupina roztočů jsou pancířníci (Oribatida čili Cryptostigmata). Jedná se o výsostně půdní skupinu (vč. obdobných mikrostanovišť nad zemí), která celosvětově čítá přes 10 tis. popsaných druhů. Jenom ve střední Evropě lze počítat s cca. 1 tis. druhů. Většina z nich jsou saprofágové (najdeme zde ale i fytofágy škodící na kulturních rostlinách a vektory houbových onemocnění). V humózních půdách představují pancířníci cca 70 (až 90) % všech roztočů. Zpravidla představují ostatní skupiny roztočů 5–20 % všech roztočů v půdě, avšak např. v chudých vřesovištních půdách v Anglii bylo zjištěno nižší zastoupení pancířníků než sametek (Dunger, 1983). Většina roztočů se zdržuje v nadložním humusu, případně horních 5 cm minerální půdy. To platí právě také pro pancířníky, kteří zde nacházejí nejvíce potravy. Díky výrazně sklerotizaci jsou i v aktivním stavu odolnější proti suchu než většina ostatních půdních živočichů. Přesto provádějí vertikální migraci v závislosti na vlhkosti půdy. Nacházíme zde ale i specialisty na konkrétní půdní horizonty včetně euedafických forem vyskytujících částečně ve velké hloubce (obr.11, 12).



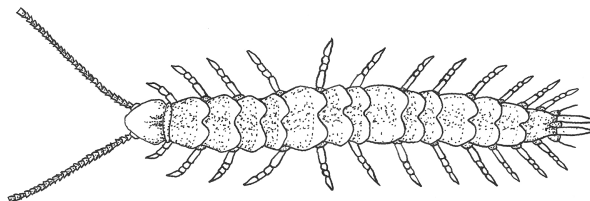
Obr. 11: *Pseudotritia duplicata* (vlevo; reálná velikost 0,7 mm), *P. minima* (vpravo; reálná velikost 0,3 mm) – dva pancířníci (Oribatida: Phthiracaridae) vyskytující se ve větší hloubce. Zatímco první nevykazuje výrazné adaptace, je druhý nejen menší, ale také zkrácené štětiny jsou výrazem euedafického způsobu života.



Obr. 12: Vlevo samice pancířníka *Oribotritia loricata*: v zadní části těla prosvítají velké skulpturované vajíčko a dvě tmavé kuličky trusu; vpravo pancířník *Nothrus truncatus*.

4.7.4 Stonoženky (Symphyla)

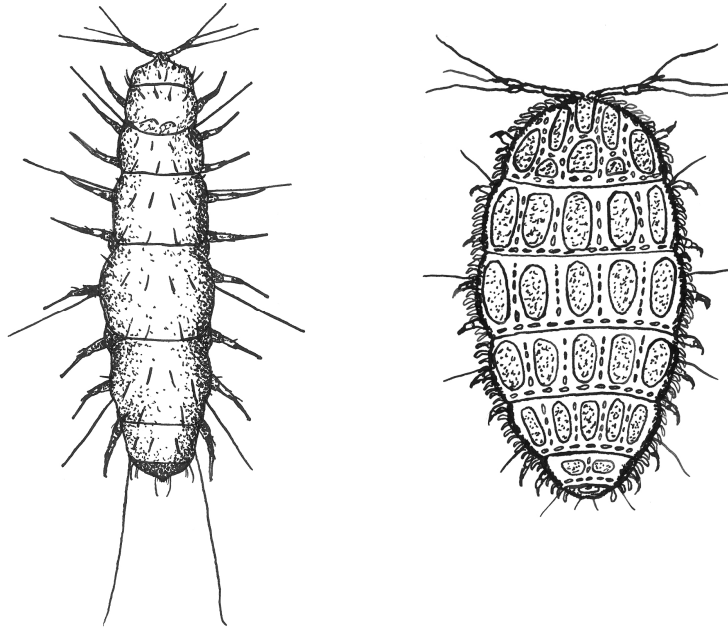
Drobní stonožkovci příbuzní mnohonožkám (Myriapoda: Progoneata). Délka těla do 9 mm. Nepigmentované, celé bílé, bez očí. Pár vzdušnic se stigmaty na hlavě, 11-12 párů nohou, na konci těla přivěsky se snovacími žlázami (obr. 13). Žerou řasy, bakterie, houby, odumřelou organickou hmotu včetně mrtvých živočichů, také živá rostlinná pletiva (kořeny). Ve vlhčím atlantickém klimatu západní Evropy páchá *Scutigерella immaculata* škody na mladých kořincích různých kulturních rostlin. žijí v minerální půdě (minimálně do 50 cm hloubky), opadu, mechových polštářích, pod kameny a kůrou. Vyhýbají se zamokřeným půdám i půdám s malým podílem humusu. Bylo zjištěno až 20 000 jedinců/m² (Dunger, 1983).



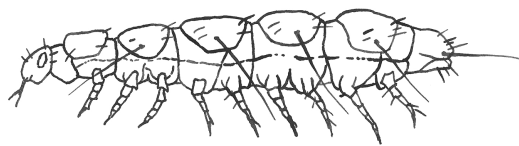
Obr. 13: *Scutigерella immaculata* z dorsálního pohledu (reálná délka 5 mm)

4.7.5 Drobnušky (Pauropoda)

Drobní stonožkovci příbuzní mnohonožkám (Myriapoda: Progoneata). Délka těla 0,5 – 0,7 (max. 1,9) mm, většinou nepigmentované, bílé, někdy hnědavé (obr. 14, 15). Oči a vzdušnice chybí, orientaci slouží tykadla, pseudoculus a trichobothrie. Mycetofágové, nekrofágové a zoofágové (loví Collembola apod.). Zpravidla v nejsvrchnější vrstvě půdy, pod kameny a dřevem, někdy však až do hloubky 50 cm. V humózních, vlhkých, ale nikoliv zamokřených půdách, především lesních. Populační hustoty na vhodných stanovištích patrně do 1000 jedinců/m².



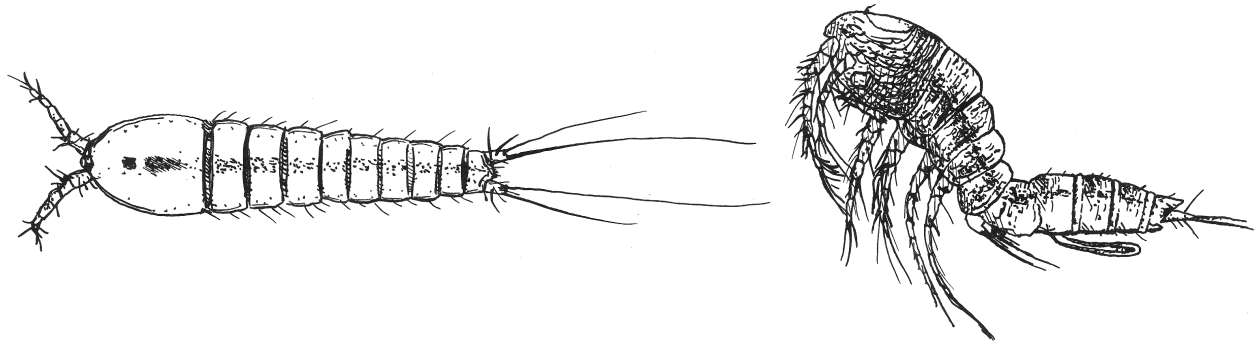
Obr. 14: *Pauropus huxleyi* (vlevo) a *Eurypauropus ornatus* (vpravo) z dorsálního pohledu; reálná velikost 0,8 mm, zavalitá, pigmentovaná forma drobnušky; vpravo



Obr. 15: *Pauropus sylvaticus* z laterálního pohledu.

4.7.6 Plazivky (Copepoda: Harpacticoida)

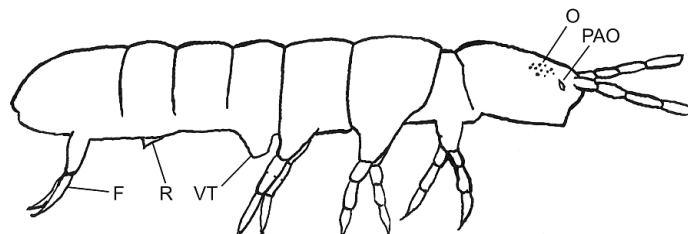
Půdní druhy se vyskytují ve vlhkém opadu listnatých lesů, další druhy v podzemní vodě. Tělo je dlouhé cca. 1 mm, většina druhů známých z půdy patří do rodu *Canthocamptus* (Dunger, 1983). Na rozdíl od jiných klanonožců (buchanek, vznášivek) není nápadný předěl (zúžení) na přechodu mezi hlavohrudí a zadečkem (obr. 16). Jak napovídá české jméno, neplavou, ale plazí se po podkladu (pomocí poměrně krátkých končetin i vlnění těla). Jsou patrně schopny přežít i sucho v nějaké formě anabiózy. Živí se patrně dravě drobnými živočichy. Pozornosti půdních biologů zpravidla unikají a o jejich biologii je toho známo málo.



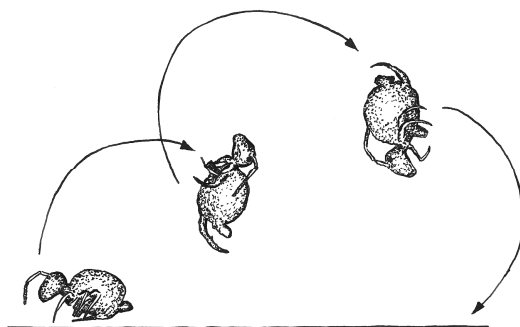
Obr. 16: Dorsální (vlevo, *Canthocamptus* sp.) a laterální pohled na plazivenku.

4.7.7 Chvostokoci (Collembola)

Jedná se o nejpočetnější skupinu kryočelistných (Entognatha – o monofylii jsou pochyby), tedy příslušníky šestinohých (Hexapoda) neboli hmyzu v širším slova smyslu (Insecta sensu lato). Jako primárně bezkřídý hmyz bývali dříve řazeni do Apterygota, toto zařazení v mnohých popularizačních dílech, částečně ale i v odborné půdně biologické a ekologické literatuře přetrvává. Jedná se o taxon převážně půdních živočichů, avšak řada druhů obývá také nadzemní patra terestrických ekosystémů. Malé tělo (0,3–9 mm) se člení na hlavu, hrud' a zadeček (obr. 17). Kusadla jsou zanořena do hlavové kapsule, jednotlivé články tykadel (zpravidla čtyři) mají vlastní svalovinu. Na bocích hlavy je umístěn jeden pár shluků jednotlivých očí (po 8 v každém z nich). Mezi bází tykadel a shluky očí je párovitě umístěn postantennální orgán (chemoreceptor). Každý ze tří hrudních článků nese pár nohou. Zadeček z šesti článků nese ventrálně několik orgánů vzniklých přestavbou bývalých končetin. Na prvním článku se jedná o ventrální tubus (collophor), který může být vychlípán a může vylučovat lep (fec. kolla = lep). Slouží k přichycení k podkladu, ale také k výměně plynů (dýchání), osmoregulaci, příjmu vody i čištění těla. Na třetím článku se nachází retinaculum, které v klidu drží skákací vidličku – furcu (= furcula), která je vkloubena na čtvrtém zadečkovém článku a v klidu je sklápěna dopředu pod tělo. Je-li furca dobře vyvinutá, mohou chvostokoci s její pomocí provádět velké skoky (na vzdálenost až 35 cm), a to jak dopředu (např. zástupci čeledi Hypogastruridae) tak přemetem dozadu (např. zástupci čeledí Entomobryidae a Sminthuridae) – viz obr. 18. Tyto skoky slouží úniku před predátory. U euedafických druhů však může být furca redukována, stejně tak dochází k redukci očí, pigmentů a štětin, tělo je více protažené. Druhy žijící na půdním povrchu či vegetaci naopak mají zpravidla výkonnou furcu, výrazné zbarvení a dlouhé končetiny i štětiny (obr. 19, 20).



Obr. 17: Vnější stavba chvostokoka na příkladu hemiedafického druhu čeledi Isotomidae: O – shluky jednotlivých očí (ommatidií), PAO – postantennální orgán, VT – ventrální tubus, R – retinaculum, F – furca.

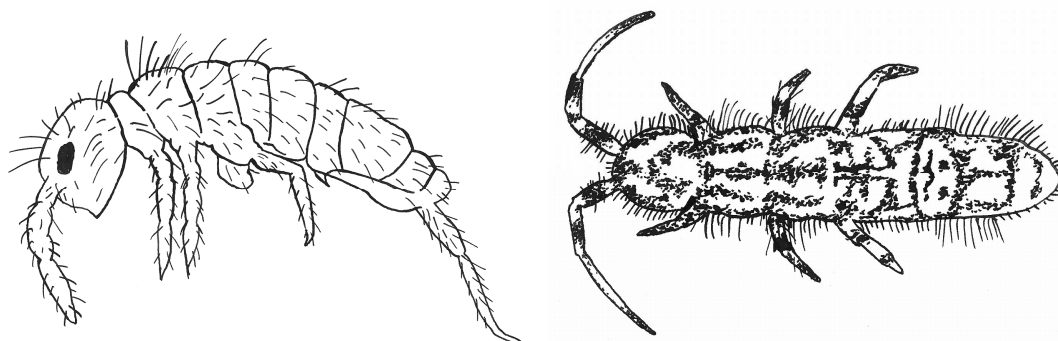


Obr. 18: Skok dozadu (s přemetem) u chvostoskoka rodu *Sminthurus* (Symphypleona: Sminthuridae) – podle Dunger, 1983.

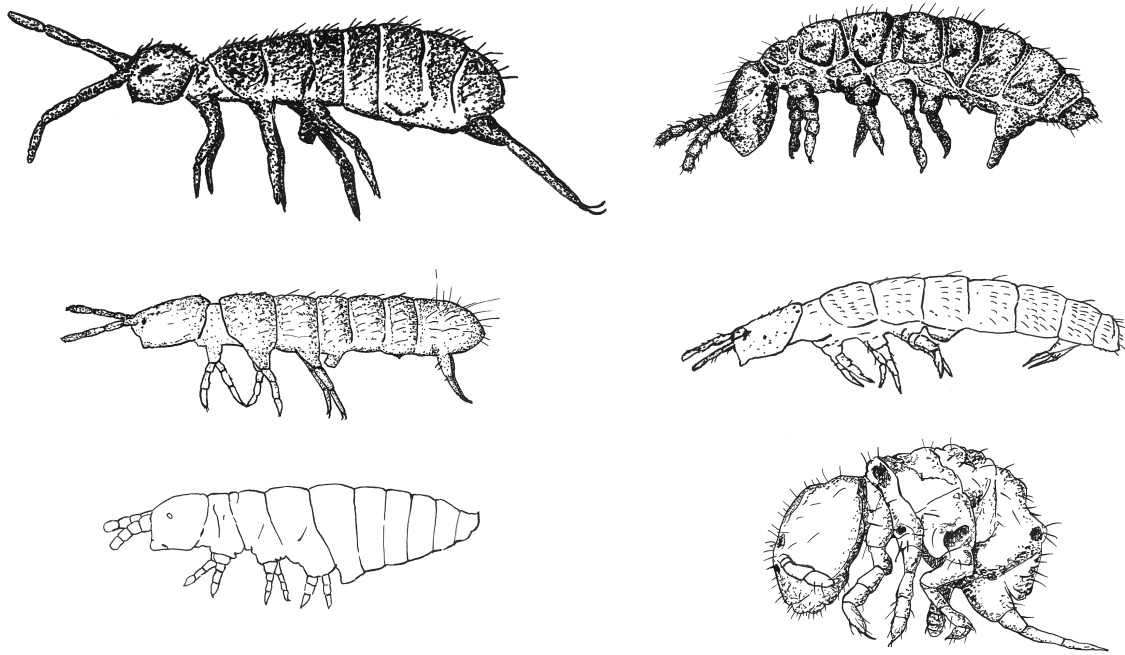
Příslušníci taxonu Symphypleona mají pár vzdušnic (pár stigmat ústí mezi hlavou a hrudí), ostatní dýchají celým povrchem těla (v půdních pórech také pomocí plastronu). Symphypleona mají kulovité, zpravidla větší a pigmentované tělo, až na výjimky se jedná o nadzemní druhy (obr. 20).

Celosvětově bylo popsáno cca 5000 recentních druhů, ze střední Evropy jich je známo cca 1500 (Dunger, 1983). Taxocenózy na druhově bohatých stanovištích mají ve střední Evropě až cca 200 druhů, dominuje ale zpravidla jenom malý počet druhů. Nejvyšší abundance byly zjištěny v půdách severských lesů se surovým humusem – např. 700 000 jedinců/m² v severním Švédsku (Forsslund, 1941, in Dunger, 1983). Běžné hustoty ve střední Evropě se pohybují v rozmezí 50 000–100 000 jedinců/m² v lesích, 20 000–50 000 jedinců/m² v travinných biotopech (pastviny, louky, trávníky) a zpravidla v ještě nižších hodnotách v orné půdě. Nejvíce chvostoskoků žije v organických vrstvách F a H. Při suchu migrují do větší hloubky (hlavně v případě orné půdy), zatímco nízké teploty přechávají na místě.

U chvostoskoků jsou známy čtyři typy ústního ústrojí. Většina má silná kusadla se silnými zoubky na konci a drsnou destičkou s příčnými hranami uprostřed. Tyto druhy svou potravu rozmělnují – žvýkají. Především se živí hyfami a sporama hub, ale také řasami (někdy i zelenými rostlinami, např. klíčky), a odumřelou organickou hmotou – listovým opadem a dřevem. Žerou také exkrementy větších půdních živočichů a někteří snad i loví, např. hlístice. Další druhy mají na kusadlech silné zoubky, kterými mohou potravu roztrhnout či naříznout, poté jí patrně vysávají. Především se jedná o zoo- a nekrofágy, kteří žerou např. vířníky, želvušky, hmyzenky a vajíčka chvostoskoků. U jiných došlo k přeměně ústních končetin v bodce a zároveň mají silný svalnatý hltan, který funguje jako sací pumpa k vysávání potravy. Poslední skupina pak má silně rozřepené maxilly, jakési „koště“, kterým snad shrnují sliz s rostlinnými buňkami nebo bakteriemi.



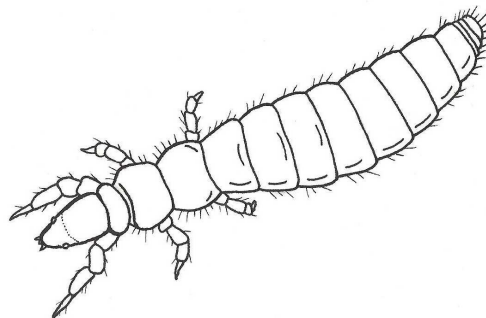
Obr. 19: *Orchesella villosa* v laterálním (vlevo, jedinec krátce po vylíhnutí) a dorsálním pohledu (vpravo) – příklad epigeického (epedafického) druhu.



Obr. 20: Zástupci chvostoskoků (Collembola) žijících v půdě (znázornění není v měřítku, reálné velikost uvedeny): hemiedafické druhy *Isotoma viridis* (vlevo nahoře, 4 mm) a *Hypogastrura viatica* (vpravo nahoře, 1,6 mm), euedafické druhy *Folsomia quadrioculata* (vlevo uprostřed, 1,9 mm), *Isotomodes productus* (vpravo uprostřed, 0,7 mm), *Willemia anophthalma* (vlevo dole, 0,6 mm) a *Neelus minimus* (vpravo dole, 0,35 mm)

4.7.8 Hmyzenky (Protura)

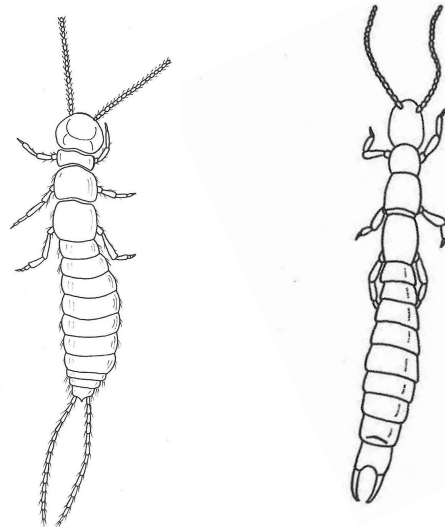
Jsou řazeny mezi entognathní Hexapoda, někdy jako sesterská skupina chvostoskoků (společný taxon Ellipura je však sporný). Protáhlé (12 zadečkových článků), nepigmentované a málo sklerotizované tělo má délku 0,5–2,5 mm (obr. 21). Oči a tykadla zcela chybí. Pár pseudooculů slouží patrně chemo, hygro a termorecepci. První pár nohou je protáhlý a bývá držen napřažený vpřed – slouží jako makadla, v podstatě náhrada chybějících tykadel. Euedafické formy se vyznačují kratšími končetinami než hemiedafické. Žijí v půdě do 10 cm hloubky, pod kameny, kůrou v mechových polštářích. Živí se vysáváním hyf hub. Ústní ústrojí zanořené do hlavové kapsle mají k tomuto účelu přeměněné na sadu štětinovitých bodců. Často se vyskytují shlukovitě v rhizosféře rostlin s určitou mykorhizou. Mohou dosahovat abundance až 10 000 jedinců/m², běžné hustoty se ale pohybují kolem několika set jedinců/m². Vyhýbají se suchým půdám. Celkem bylo popsáno přes 700 druhů, z toho je asi 200 známo ze střední Evropy.



Obr. 21: Zástupce hmyzenek (Protura) z dorsálního pohledu

4.7.9 Vidličnatky (Diplura)

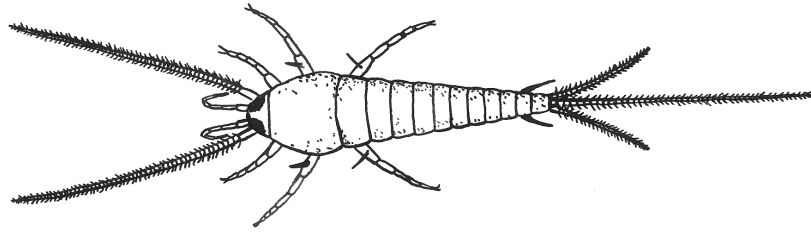
Jedná se o entognathní Hexapoda; monofylie vidličnatek je občas zpochybňována, dělí se na dvě jasně odlišné taxony – štětinatky (Campodeina) s dlouhými terminálním cerky a škvorovky (Japygina) u kterých jsou cerky přeměněny na klíštky (připomínají klíštky škvorů). Jedná se o typické půdní živočichy. Tělo je protáhlé (zadečkových článků je 12), nepigmentované a málo sklerotizované (s výjimkou silně sklerotizovaných, tmavých klíštek u Japygina), hlava s dlouhými tykadly a bez očí (obr. 22). Vychlípitelné kyčelní váčky na člancích zadečku (rudimenty končetin) slouží příjmu vody z podkladu. Délka těla je zpravidla 2,5–5 mm, u některých druhů rodu *Japyx* (Japygina) ale až přes 5 cm (australský druh *Heterojapyx gallardi* 5,8 cm). Zdržují se ve vlhkém prostředí pod kameny, ležícími kusy dřeva a v nadložním husumu, pronikají také so svrchí vrstvy minerální půdy. Škvorovky jsou dravé, klíštky na konci zadečku slouží k uchopení kořisti – chvostokoků, roupic, malých žížal, jiných vidličnatek apod. Štětinatky jsou alespoň částečně také dravé (larvy dvoukřídlých, roupice, chvostokoci apod.), přinejmenším některé ale patrně žerou i hyfy hub, odumřelou organickou látku (detritus) a snad i pletiva živých rostlin. Celosvětově je známo cca 500 druhů, ze střední Evropy cca 50. Japygina se ve střední Evropě vyskytují pouze v teplých oblastech, na jih přibývají.



Obr. 22: Zástupci dvou skupin vidličnatek (Diplura): štětinatka – Campodeina (vlevo) a škvorovka – Japygina (vpravo) z dorsálního pohledu

4.7.10 Chvostnatky (Archeognatha)

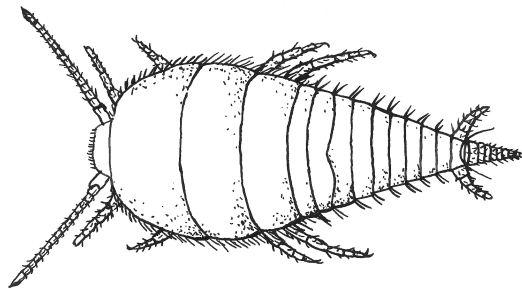
Tělo bývá většinou 10–15 mm dlouhé (max. 23 mm), pokryté pigmentovanými šupinkami. Pouze volná vazba na půdní prostředí: většinou v kamenných sutích, v teplejších oblastech i v lesích na kůře stromů. Ve střední Evropě hojně pouze v teplých oblastech, ve vysokých horách a na mořském pobřeží. Aktivní hlavně v noci. Protážený zadeček s cerky a terminálním štětem slouží k odražení od podkladu (skoky jako úniková reakce). Fyto- (řasy, lišejníky) a saprofágní (odumřelá fytomasa), vzácně zoofágové. Mohou mít význam při rozkladu a tvorbě humusu na surových, kamenitých půdách.



Obr. 23: Zástupce chvostnatek (Archeognatha) z dorsálního pohledu.

4.7.11 Rybenky (Zygentoma)

Rybenky se na první pohled podobají chvostnatkám (terminální přívěsky mají ale daleko kratší), patří však již do Dicondylia společně s křídlatým hmyzem (dvojité vkloubení mandibul do hlavové kapsuly a odpovídající uspořádání svaloviny). V Mediteránu žijí některé druhy ve volné přírodě, a to podobně jako chvostnatky. Ve střední a severní Evropě žije kromě známých synantropních druhů jediný druh, s kterým se můžeme setkat ve volné přírodě, a to v mravenčích hnízdech pod kameny apod., tedy v prostředí, které je svým způsobem také půdní (obr. 24).

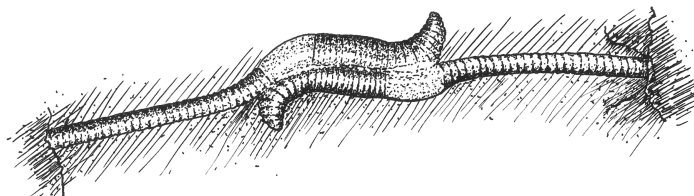


Obr. 24: Rybenka mravenčí (*Atelura formicaria*) z dorsálního pohledu. Jediná nesynantropní rybenka střední a severní Evropy, obligátně myrmekofilní druh.

4.8 Makrofauna

4.8.1 Žížaly (Megadrili)

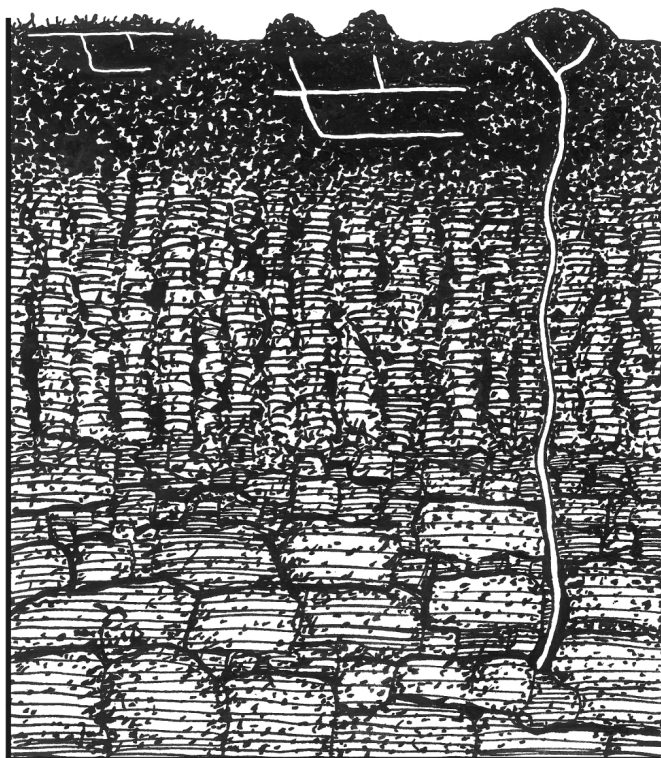
Jako žížaly označujeme velké kroužkovce (Annelida) – opaskovce (Clitellata). Tradičně je řadíme mezi Oligochaeta (v tradičním pojetí, tedy bez pijavic, se však jedná o parafylum) a dále do Ophistopora. Fylogeneticky založené moderní systémy řadí všechny „žížaly“ do Megadrili a většinu dále do Crassiclitellata (opasek u nich sestává z několika vrstev žláznatých buněk, u ostatních opaskovců pouze z jedné). Pro naše účely je tedy dobré si uvědomit, že se jedná o několik různých více či méně vzdálených čeledí (asi 20) velkých opaskovců s převážně suchozemským, konkrétně půdním způsobem života (vyjma několika sladkovodních druhů). Bylo popsáno cca. 6000 druhů. Mezi žížalami je zastoupeno velké rozpětí velikostí od délky 1 cm až po 1,5 m, případně i více. *Dendrobaena minuscula* má živou váhu 10 mg, *Glossoscolex giganteus* 600 kg. Především v tropických a subtropických čeledích se nachází několik obřích žížal, např. v čeledi Megascolecidae australský druh *Megascolides australis* (Giant Gippsland Earthworm), který dosahuje délky do 1 m, natažený až do 3 m, živou váhu do 200 g, a hloubí chodby do hloubky 1,5 m. Dnes se jedná o velmi ohrožený druh omezený na údolí řeky Bass v JV Austrálii (Victoria), kde se vyskytuje ve vlhké jílové půdě podél vody (dříve blahovičnickové lesy, dnes pastviny). Další australský druh ze stejné čeledi, *Terriswalkeris terraereginae* (Giant Blue Earthworm) dorůstá délky 1 m a je sitě modře zbarvený. Obývá vulkanické půdy tropických deštných lesů v sev. Queenslandu. I v Evropě se vyskytuje druh dosahující délky 1 m – *Scherotheca occidentalis*. Náš endemit *Allolobophora hrabei* dorůstá 0,5 m. Evropské žížaly patří z velké většiny do čeledi Lumbricidae (celkem cca. 230 druhů). Tato čeleď byla také zavlečena, resp. úmyslně vysazena, jinde ve světě (např. Sev. Amerika, Austrálie, Nový Zéland). V Severní Americe, kde původní žížaly přežily pouze jižně od oblasti opakovaného zalednění severní části kontinentu, se především evropské druhy čeledi Lumbricidae projevují jako vysoce invazní (viz níže).



Obr. 25: Dvě pářící se žížaly druhu *Lumbricus terrestris* (zadní části těla zůstávají v chodbách)

Žížaly jsou hermafroditi (obr. 25); vajíčka kladou do kokonů – ztvrdlého slizu vyloučeného opaskem a přetaženého přes přední část těla. Kožněsvalový vak a tekutina v coelomových váčcích slouží jako hydrostatický skelet. Postupné zúžování a rozšiřování těla jim umožňuje hloubení chodeb i v poměrně hutné půdě. Jak již bylo uvedeno v kapitolách výše, jsou ve většině půd hlavním činitelem bioturbace: přispívají k provzdušnění půdy, odvodu vody do hlubších vrstev (zvyšují retenční schopnost), přemísťují organické látky do minerální půdy a působí tak za příznivých podmínek jako klíčový faktor při utváření mullové formy humusu. Zpravidla snižují půdní erozi, jsou ale známy i opačné případy. Při průchodu směsi organické hmoty a minerální půdy zaživacím ústrojím vznikají stabilní humusojílové komplexy, které zvyšují úrodnost půdy. Většinou žerou a tráví rozkládající se organickou hmotu (do značné

míry přitom ve skutečnosti působí jako mikrořágové trávicí přisedlé mikroorganismy, jejichž růst tím ale v konečném důsledku podporují). Mohou ale také selektivně sbírat a požírat semena apod. Různé druhy se však liší tím, v jaké formě tuto hmotu přijímají a jak moc přitom pozřou i minerální půdy. Obecně rozlišujeme tři ekologické skupiny, které se chovají různě a mají také různý dopad na půdu a celý ekosystém (obr. 26). Epigeické žížaly (např. rody *Dendrobaena* a *Dendrodrilus*) jsou malé, tmavě pigmentované žížaly, které žijí v nadložním humusu (mnohé také pronikají do tlejícího dřeva, pod trouchnivějící kůru odumřelých stromů apod.). Jejich chodbičky jsou proto nezřetelné a krátkodobého charakteru. Vyskytují se i ve svrchní vrstvě kyselých půd a jejich vliv na půdu a humusovou formu je spíše nevýrazný. Endogeické žížaly (např. mnozí zástupci rodů *Apporectodea*, rod *Octolasion*) jsou slaběji pigmentované, žijí ve více méně humózní minerální půdě, kde vytváří spíše horizontální chodby a žerou humus (vč. mikroorganismů) promísený s minerální půdou. Anektické žížaly (např. *Lumbricus terrestris*) vytváří více méně svislé chodby do velké hloubky. Hlavně v noci jsou aktivní na povrchu a zatahují do svých chodeb listový opad, který často konzumují až po dalším zetlení. Mají tmavší přední část těla, kterou nejčastěji vystrkují z půdy. Zakotvení zadní části v chodbě umožňuje především dospělcům rychlou únikovou reakci. Terminologická poznámka: lat. annectare = spojovat, proto anektičtí, avšak přes původního francouzského autora (M. Bouché) tohoto členění vzniklo z franc. anecique angl. anecic, něm. anözisch. V střeoevropských zemích je mezi 40-60 druhů (v Česku 52), s výjimkou Polska (29 druhů) – na sever druhů ubývá, na jih přibývá (Balkán je centrum endemismu, cca. 200 druhů). Hustoty kolísají mezi jednotlivými kusy a několika sty jedinci na m², vysoké abundance přitom mohou mít jak lesní tak zemědělské půdy.



Obr. 26: Půdní profil až na zvětralou matečnou horninu s chodbičkami tří ekologických skupin žížal (zleva do prava): epigeických, endogeických a anektických.

4.8.2 Terestrické pijavice

Pijavice jsou jen vzácně suchozemské, zpravidla se jedná o krevsající ektoparazity v tropických deštných lesích. V jihovýchodních Alpách a Dinárském pohoří se ale vyskytují tři druhy rodu *Xerobdella*, které žijí patrně na půdním povrchu bukových lesů (listový opad, pod kameny a dřevem) a loví žížaly.

4.8.3 Velcí volně žijící ploštěnci

Ploštěny, tj. volně žijící ploštěnci, větší velikosti těla vystupují jako predátoři ve vlhkých tropických oblastech, vysoká diversita je ale také v chladnějším klimatu na Novém Zélandu. Zdržují se v vlhkém prostředí pod kameny, kusy dřeva pod. Druh *Artioposthia triangulata* (= *Arthurdendyus triangulatus*) z Nového Zélandu byl zavlečen na Britské ostrovy, kde jako predátor významně redukuje populace žížal. *Bipalium kewense* (patrně z jihovýchodní Asie) je dnes kosmopolitně rozšířen po sklenících botanických zahrad apod. Druh *Bipalium aventitium* byl zavlečen do volné přírody severní Ameriky.

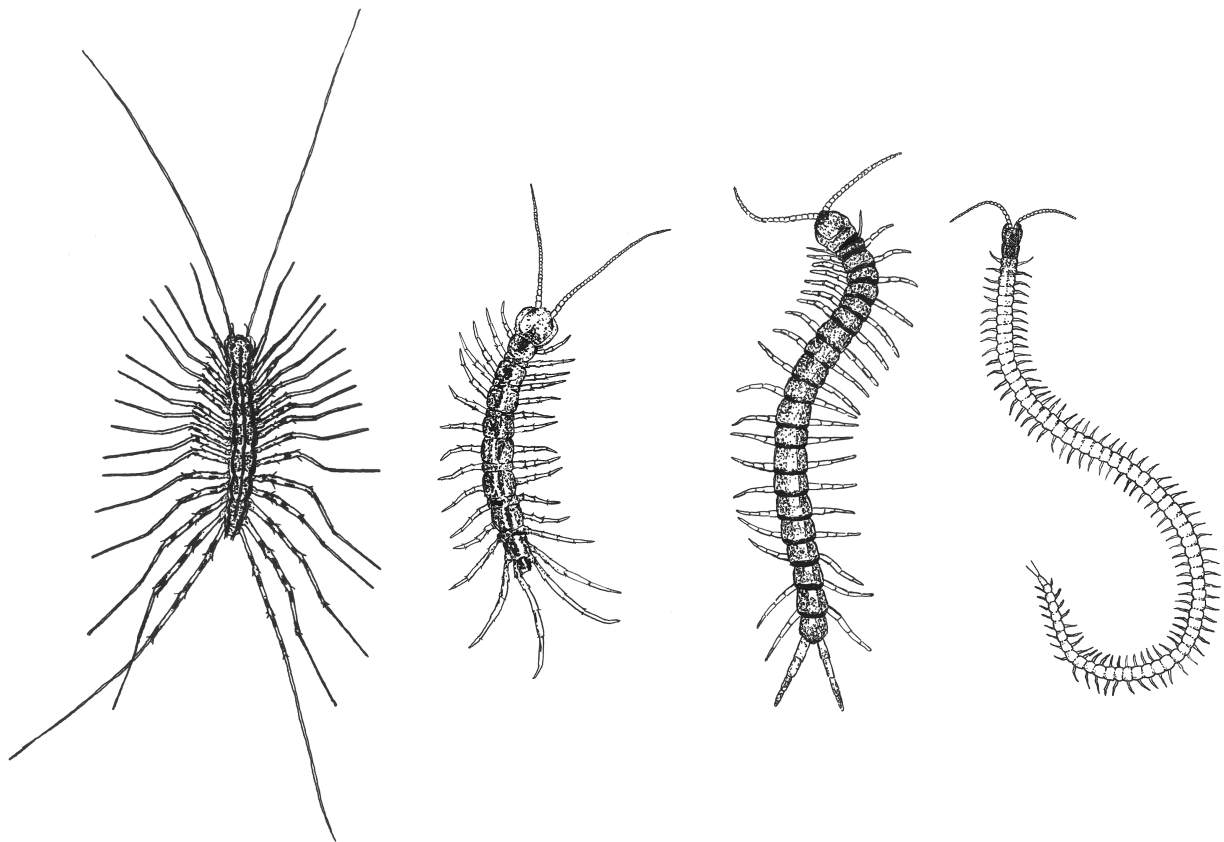
4.8.4 Stonožky (Chilopoda)

Jedni z nejvýznamnějších epigeických a půdních predátorů – první pár nohou přeměněn na čelistní nožky (maxillipedy) s jedovou žlázou. Kořistí jsou různí členovci s nepřilíš sklerotizovaným exoskeletem (chvostoskoci, mšice, různí pavoukovci, larvy a dospělci dvoukřídlých, také jiné stonožky). Některé druhy přijímají doplňkově, ale pravidelně, také rostlinnou potravu (platí i pro známou stonožku škvorovou – *Lithobious forficatus*).

Na rozdíl od ostatních stonožkvců (Myriapoda) mají pohlavní otvor vzadu.

Rozlišujeme několik řádů, které jsou z části také různě silně přizpůsobeny životu v samotné půdě (obr. 27). Sesterský taxon k ostatním jsou strašníci (Scutigermorpha, nebo také Notostigmophora – vzdušnice ústí mediálně na zádech, u ostatních párovitě bočně na pleurech), kteří se vyznačují pro stonožky jinak atypickým znakem – končetiny, včetně nohou, jsou velmi dlouhé. Pomocí těchto nohou chytají i hmyz v letu. Celkem bylo popsáno 80 druhů, které žijí především v teplých oblastech. Jediný středoevropský druh, strašník dalmatský (*Scutigera coleoptrata*), se vyskytuje na sutích, vinohradech, synantropně ve sklepích apod. Strašníci tedy nepatří k půdní fauně v užším slova smyslu. Další dvě skupiny – stonožky či různočlenky (Lithobiomorpha) a stonohy či stejnočlenky (Scolopendromorpha) mají dorsoventrálně zploštělé tělo, které bývá relativně silně sklerotizované a dost výrazně zbarvené – často rezavě až tmavě hnědé, v případě stejnočlenek často i s varovným zbarvením (vzhledem ke značné velikosti těla a účinnosti jedu). Lithobiomorpha čítají celosvětově cca. 1500 druhů (v Česku 37), Scolopendromorpha cca 550 (v Česku 3) – jedná se o výrazně teplomilnější skupinu, která je ale již v Mediteránu hojná. Nejvýraznější adaptace na život v půdě – pohyb v úzkých půdních pórech - vykazuje čtvrtý taxon – zemivky či mnohočlenky (Geophilomorpha). Jejich tělo má až 191 tergítů a párů nohou (oproti max. 23 u stejnočlenek a 15 u různočlenek), nohy jsou krátké, tělo tenké, málo sklerotizované a pigmentované (až na hlavu), zpravidla žlutavé barvy, došlo k redukci očí. Do větší kořisti (mnohonožek, žížal) v půdě přímo pronikají celým tělem, menší jedinci loví přednostně roupice a larvy dvoukřídlých. Celkem je známo 1100 druhů (v Česku 29). Poslední řád, Craterostigmomorpha, je znám pouze z Tasmánie a Nového Zélandu (celkem dva druhy).

Různočlenky dosahují ve střední Evropě v lesních půdách s nadložním humusem zpravidla hustoty 50 až 200 jedinců/m², mnohočlenky dosahují obdobné hustoty i na otevřených stanovištích.

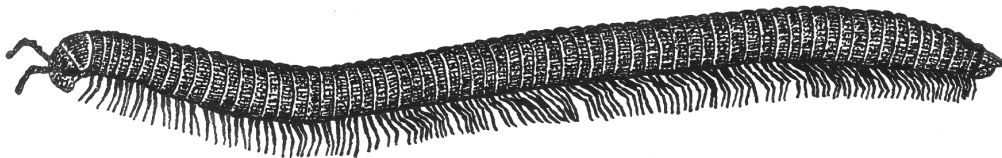


Obr. 27: Vyšší taxony stonožek (Chilopoda) odrážejí i jejich různě silnou vazbu na půdní prostředí: zleva doprava dorsální pohled na strašníka (Scutigeroidea), různočlenku (Lithobioidea), stejnočlenku (Scolopendroidea) a mnohočlenku či zemivku (Geophilomorpha).

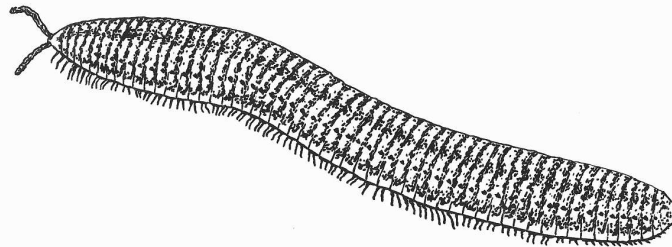
4.8.5 Mnohonožky (Diplopoda)

Patří mezi progoneátní stonožkovce (Myriapoda: Progoneata) – pohlavní otvor se nachází v přední části těla (za 2. párem nohou). Většina tělních článků nese dva páry kráčivých končetin (nejedná se však o pravé články, ale o splynutí tergítů vždy dvou po sobě následujících článků). Na hlavě se nachází relativně dlouhá tykadla a jednoduchá očka umístěná jednotlivě nebo uspořádaná do očního pole. Tělo délky několika milimetrů až po desítky centimetrů (v tropech) může být dlouhé válcovité (obr. 28, 29), krátké válcovité (obr. 30) nebo zploštělé (v průměru klínovité). Dlouhé válcovité formy se mohou stočit do spirály, krátké zavalité druhy do kuličky (volvace). Tělo může být rozmanitě zbarvené i strukturované, exoskelet je silně sklerotizovaný, inkrustovaný uhličitanem vápenatým. Chlupule (Polyxenida) jsou specializovány na život pod kůrou odumřelých stromů (obr. 30). Jedná se o drobné mnohonožky (cca 2-3,2 mm), jejichž tělo je málo sklerotizované (chybí uhličitan vápenatý) a silně ochlupené – ve střední Evropě *Polyxenus lagurus* a *P. germanicus*.

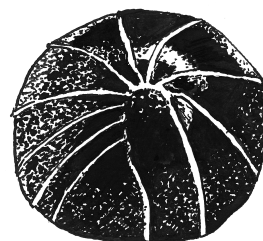
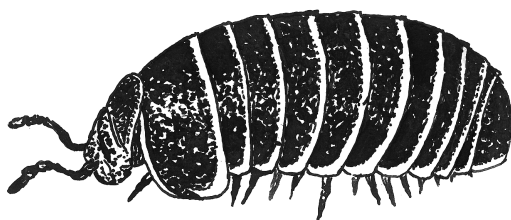
V laboratorních chovech se některé mnohonožky dožívají až 10 let. Celosvětově je známo cca 20 tisíc druhů (v Česku 78). Jedná se o saprofágy významné rozměňováním organických zbytků, především listového opadu (primární makrodestruenti), které se také podílejí na zapracování organické hmoty do půdy. Jejich exkrementy tvoří významný podíl tzv. arthropodového humusu. Tráví také nárosty bakterií a řas. Některé druhy mohou žrát i živá rostlinná pletiva, např. klíčky. Ve sklenicích nebo i venku mohou proto některé druhy vystupovat i jako zemědělství škůdci, např. *Blaniulus guttulatus* (Dunger, 1983). Obývají půdní povrch, opad, resp. nadložní humus, tlející dřevo i hlubší minerální půdní vrstvy (zpravidla ne hlouběji než do 20 cm) jak lesních tak otevřených lučních i polních půd. V závislosti na vlhkosti provádějí vertikální migrace (často vylézají na povrch v noci). Dosahují hustot od několika jedinců po stovky jedinců/m² (v závislosti na stanovištních podmínkách i druhovém zastoupení). Ve vlhkých listnatých lesích Evropy může taxocenóza mnohonožek čítat i přes 15 druhů (Dunger, 1983). Lesy na kyselém podloží (nedostatek vápníku) a louky (nedostatek úkrytů na povrchu, nebezpečí zamokření) jsou slabě osídleny.



Obr. 28: *Julus curvicornis* (Julida) - typická válcovitá a protažená mnohonožka (řád Julida – mnohonožky v užším slova smyslu)



Obr. 29: *Polyzonium germanicum* (Polyzoniida) - mnohonožka ze skupiny chobotulí



Obr. 30: *Glomeris marginata* (Glomerida) – západoevropský zástupce svinulí