

Univerzita Palackého v Olomouci

Přírodovědecká fakulta

Katedra ekologie a životního prostředí



Změny palatability listového opadu pro makrodekompozitory

Bc. Tereza Smolková

Diplomová práce

předložená

na Katedře ekologie a životního prostředí

Přírodovědecké fakulty Univerzity Palackého v Olomouci

jako součást požadavků

na získání titulu Mgr.

ve studijním programu Ekologie a ochrana životního prostředí

Vedoucí práce doc. RNDr. Mgr. Ivan Hadrián Tuf, Ph.D.

Olomouc 2026

Prohlášení

Prohlašuji, že jsem diplomovou práci vypracovala samostatně pod vedením Ivana Hadriána Tufa a jen s použitím citovaných literárních pramenů.

V Olomouci dne 1. ledna 2026

Tereza Smolková v. r.

Smolková T. 2026. Změny palatability listového opadu pro makrodekompozitory [diplomová práce]. Olomouc: Katedra ekologie a ŽP PřF UP v Olomouci. 78 s., česky.

Abstrakt

Rozklad opadu představuje klíčový proces v půdních ekosystémech, při kterém dochází k uvolňování živin a přeměně organické hmoty. Zásadní roli hrají nejen mikroorganismy, ale také makrodekompozitoři, jejichž potravní preference mohou ovlivnit rychlost rozkladu prostřednictvím mechanického narušování a ovlivňování mikrobiální aktivity. Cílem této diplomové práce bylo zjistit, jak se mění palatabilita listového opadu pro makrodekompozitory v průběhu jeho rozkladu. Konkrétně jsem zkoumala, jaký typ listového opadu a ve které fázi dekompozice preferují dva druhy suchozemských stejnonožců – stínka obecná (*Porcellio scaber*) a svinka obecná (*Armadillidium vulgare*). Zároveň jsem sledovala vztah mezi chemickým složením opadu a jeho chutností.

V laboratorním experimentu trvajícím 92 dní jsem zástupce stejnonožců krmila čtyřmi druhy listového opadu: lípou srdčitou (*Tilia cordata*), olší lepkavou (*Alnus glutinosa*), lískou obecnou (*Corylus avellana*) a javorem klenem (*Acer pseudoplatanus*) v různých stádiích dekompozice. Během experimentu jsem pravidelně sledovala míru konzumace jednotlivých druhů opadu, produkci exkrementů, míru přežívání, a nakonec i změny tělesné hmotnosti stejnonožců. Současně jsem pomocí CHNS elementární analýzy vzorků zaznamenávala změnu chemického složení opadu.

Výsledky ukázaly, že celková konzumace byla vyšší u stínky než u svinky. Oba druhy preferovaly opad s vyšším obsahem dusíku a nižším poměrem C/N, přičemž nejchutnější byl opad olše lepkavé. Preference se však mezi jednotlivými druhy opadu i mezi stejnonožci lišily, a s postupující dekompozicí nebyl ve všech případech zaznamenán očekávaný nárůst konzumace. Zároveň se ukázalo, že fyziologický stav stejnonožců a stres z laboratorních podmínek mohly ovlivnit jejich potravní aktivitu. Chemické složení opadu tedy nemusí vždy spolehlivě odrážet jeho palatabilitu.

Klíčová slova: *Armadillidium vulgare*, CHNS analýza, listový opad, makrodekompozitoři, palatabilita, poměr C/N, *Porcellio scaber*, rozklad, stejnonožci.

Smolková T. 2026. Changes in the palatability of leaf litter for macrodecomposers [master's thesis]. Olomouc: Department of Ecology and Environmental Sciences, Faculty of Science, Palacký University Olomouc. 78 pp. Czech.

Abstract

Leaf litter decomposition represents a key process in soil ecosystems, during which nutrients are released and organic matter is transformed. Not only microorganisms but also macro-decomposers play a crucial role in this process, as their feeding preferences can influence the rate of decomposition by fragmenting the litter and affecting microbial activity. The aim of this thesis was to determine how the palatability of leaf litter changes for macro-decomposers during its decomposition. Specifically, I examined which type of leaf litter and which stage of decomposition are preferred by two species of terrestrial isopods – the common rough woodlouse (*Porcellio scaber*) and the common pill woodlouse (*Armadillidium vulgare*). I also investigated the relationship between the chemical composition of litter and its palatability.

In a 92days laboratory experiment I fed isopods four types of leaf litter: small-leaved linden (*Tilia cordata*), black alder (*Alnus glutinosa*), common hazel (*Corylus avellana*), and sycamore maple (*Acer pseudoplatanus*), at different stages of decomposition. Throughout the experiment, I regularly monitored the consumption of individual litter types, faeces production, survival rate, and changes in body weight. I also used CHNS elemental analysis to track changes in the chemical composition of the leaf litter.

The results showed that overall consumption was higher in *Porcellio scaber* than in *Armadillidium vulgare*. Both species preferred litter with a higher nitrogen content and a lower C/N ratio, with black alder being the most palatable. However, preferences differed between litter types and isopod species, and the expected increase in palatability over time was not observed in all cases. The physiological condition of the isopods and stress from laboratory conditions likely influenced their feeding activity. Therefore, chemical composition alone may not always reliably reflect the actual palatability of leaf litter.

Keywords: *Armadillidium vulgare*, C/N ratio, CHNS analysis, decomposition, isopods, leaf litter, macro-decomposers, palatability, *Porcellio scaber*.

Obsah

Seznam tabulek	viii
Seznam obrázků.....	ix
1. Úvod	1
1.1. Proces rozkladu listového opadu	1
1.1.1. Půdní mikroorganismy	2
1.1.2. Houby.....	2
1.1.3. Bakterie	3
1.2. Průběh rozkladu listového opadu.....	4
1.2.1. Rozklad látek rozpustných ve vodě	4
1.2.2. Rozklad látek rozpustných v organických rozpouštědlech a méně odolných látek	4
1.2.3. Rozklad vysoce odolných látek.....	5
1.2.4. Změny v koncentraci živin během rozkladu	5
1.3. Abiotické faktory ovlivňující rozklad listového opadu	6
1.4. Vliv půdní fauny na dekompozici organické hmoty	8
1.5. Význam koprofagie pro stejnonožce a její vliv na rozklad organické hmoty	11
1.6. Vliv chutnosti opadu na makrodekompozitory	12
2. Cíle	15
3. Materiál a metody	16
3.1. Sběr bezobratlých.....	16
3.2. Výběr vhodného listového opadu	17
3.3. Sáčky na listový opad.....	18
3.4. Sběr listů	19
3.5. Založení chovů.....	19
3.6. Průběh experimentu.....	20
3.7. Chemická analýza listového opadu.....	22
3.8. Zpracování výsledků	22
3.9. Chemická analýza listového opadu.....	24
4. Výsledky.....	26
4.1. Úmrtnost jedinců v průběhu experimentu	26
4.2. Celková míra konzumace v průběhu experimentu.....	26
4.3. Množství exkrementů v průběhu experimentu.....	27
4.4. Změna hmotnosti stejnonožců v průběhu experimentu.....	29
4.5. Palatabilita listového opadu dle délky dekompozice	30
4.5.1. Konzumace stínkami s omezenou nabídkou opadu.....	30

4.5.2. Konzumace stínkami s plnou nabídkou opadu	32
4.5.3. Srovnání dat konzumace stínkami s omezenou a plnou nabídkou opadu.....	33
4.5.4. Konzumace svinkami s omezenou nabídkou opadu	34
4.5.5. Konzumace svinkami s plnou nabídkou opadu.....	36
4.5.6. Srovnání dat konzumace stínkami s omezenou a plnou nabídkou opadu.....	37
4.5.7 Srovnání vztahu mezi palatabilitou opadu a délkou jeho dekompozice u stínky a svinky.....	38
4.6. Preference druhů listového opadu stejnonožci	39
4.7. Chemická analýza listového opadu.....	40
4.7.1. Procentuální zastoupení jednotlivých prvků u různých druhů listového opadu.	41
4.7.2. Změna koncentrace prvků v průběhu dekompozice u jednotlivých druhů opadu	41
4.7.3. Porovnání druhů stromů podle trendů chemického složení během dekompozice	45
4.7.4. Vztah mezi mírou konzumace stínky a chemickým složením jednotlivých druhů listového opadu.....	46
4.7.5. Vztah mezi mírou konzumace svinky a chemickým složením jednotlivých druhů listového opadu.....	47
4.7.6. Srovnání trendů mezi stínkou a svinkou	49
4.8. Vztah mezi změnou palatability opadu a jeho chemickým složením u stínky	50
4.9. Vztah mezi změnou palatability opadu a jeho chemickým složením u svinky.....	52
5. Diskuze	54
5.1. Celková míra konzumace listového opadu, nárůst hmotnosti a míra přežívání	54
5.2. Celková míra konzumace a množství exkrementů v průběhu dekompozice.....	57
5.3. Preference jednotlivých druhů listového opadu	59
5.4. Změna palatability jednotlivých druhů opadu během dekompozice	62
6. Závěr.....	67
7. Zdroje.....	69

Seznam tabulek

Tab. 1: Obsah dusíku v čerstvě spadlých listech různých druhů dřevin a procento zbylého dusíku po 148 dnech rozkladu na mullových a moderových půdách (Dickinson <i>et Pugh</i> , 1974 převzato z Bocock, 1964)	7
Tab. 2: Přibližná spotřeba opadu makrodekompozitory (g.m^{-2} ; Dickinson <i>et Pugh</i> , 1974)	10
Tab. 3: Výstup z kvadratické regrese u jednotlivých druhů listového opadu. Dataset označuje omezenou nabídku (jsou zahrnuty hodnoty ze všech kontrol) a plnou nabídku (omezeny o kontroly se 100% konzumací a kontroly s mláďaty). Tučně zvýrazněné p-hodnoty a koeficienty značí statistickou významnost ($p < 0,05$) ..	34
Tab. 4: Výstup z kvadratické regrese u jednotlivých druhů listového opadu svinky obecné. Dataset označuje data s omezenou nabídkou (jsou zahrnuty hodnoty ze všech kontrol) a data s plnou nabídkou (omezeny o kontroly se 100% konzumací). Tučně zvýrazněné koeficienty a p-hodnoty značí statistickou významnost ($p < 0,05$)	38
Tab. 5: Průměrné procentuální zastoupení prvků C, H, N a poměru C/N u jednotlivých druhů stromů	41
Tab. 6: Porovnání výsledků kvadratických regresních analýz u jednotlivých druhů listových opadů a jejich prvků. Tučně zvýrazněné hodnoty u lineárního a kvadratického koeficientu a p-hodnoty jsou statisticky významné	45
Tab. 7: Porovnání výsledků kvadratických regresních analýz vztahu mezi mírou konzumace jednotlivých druhů listového opadu a jejich poměrem C/N. Tučně jsou zvýrazněny statisticky významné koeficienty a p-hodnoty ($p < 0,05$)	49

Seznam obrázků

Obr. 1: Shrnující znázornění faktorů, které ovlivňují degradaci opadu (Krishna et Mohan, 2017)	8
Obr. 2: Sáčky z monofilu s listovým opadem exponované přirozeným klimatickým podmínkám v sadu v Holici	19
Obr. 3: Experimentální mikrokosmy se svinkami	20
Obr. 4: A Experimentální mikrokosmos; plocha jeho dna je rozdělena do čtyř částí, do kterých se ukládají odděleně jednotlivé druhy listového opadu. Kousek geotextilie a stejnonožci na fotografii nejsou. B na konci kontroly je mikrokosmos vyčištěn od exkrementů, je do něj vložen nový nastříhaný listový opad, úkryt a stejnonožci	21
Obr. 5: Kvadratický vztah mezi mírou konzumace (celkový počet zkonzumovaných koleček na jedince za hodinu, kterou strávil s potravou mezi jednotlivými kontrolami) všech druhů opadu a délkou dekompozice (dny) u stínky obecné	27
Obr. 6: Kvadratický vztah mezi mírou konzumace (celkový počet zkonzumovaných koleček na jedince za hodinu, kterou strávil s potravou mezi jednotlivými kontrolami) všech druhů opadu a délkou dekompozice (dny) u svinky obecné ...	27
Obr. 7: Kvadratický vztah mezi množstvím exkrementů a délkou dekompozice u stínky obecné. Množství exkrementů bylo přepočítáno na jedince za hodinu, kterou strávil s potravou mezi jednotlivými kontrolami	28
Obr. 8: Kvadratický vztah mezi množstvím exkrementů a délkou dekompozice u svinky obecné. Průměrné množství exkrementů bylo přepočítáno na jedince za hodinu, kterou strávil s potravou mezi jednotlivými kontrolami	29
Obr. 9: Porovnání průměrných hmotností stejnonožců před a po experimentu. Stínka před a Svinka před označují průměrnou hmotnost na jedince v krabici před začátkem experimentu, zatímco Stínka po a Svinka po označují průměrnou hmotnost po jeho ukončení	30
Obr. 10: Kvadratický vztah mezi mírou konzumace (počet zkonzumovaných koleček na jedince za hodinu, kterou strávil s potravou mezi jednotlivými kontrolami) jednotlivých druhů listového opadu a délkou dekompozice (dny) u stínky obecné. Data byla použita ze souboru dat s omezenou nabídkou listového opadu	31
Obr. 11: Kvadratický vztah mezi mírou konzumace (počet zkonzumovaných koleček na jedince za hodinu, kterou strávil s potravou mezi jednotlivými kontrolami) jednotlivých druhů opadu a délkou dekompozice (dny) u stínky obecné. Data byla použita ze souboru dat s plnou nabídkou opadu, který byl ochuzen o kontroly se 100% konzumací druhu listového opadu	33
Obr. 12: Počet vyřazených kelímku v datech s plnou nabídkou v závislosti na délce dekompozice listového opadu. Vyřazeny byly kelímky s úplnou konzumací jednoho z druhů listového opadu a kelímky s mláďaty	34

Obr. 13: Kvadratický vztah mezi mírou konzumace (počet zkonsumovaných koleček na jedince za hodinu, kterou strávil s potravou mezi jednotlivými kontrolami) jednotlivých druhů opadu a délkou dekompozice (dny) u svinky obecné. Data byla použita ze souboru dat s omezenou nabídkou listového opadu	35
Obr. 14: Kvadratický vztah mezi mírou konzumace (počet zkonsumovaných koleček na jedince za hodinu, kterou strávil s potravou mezi jednotlivými kontrolami) jednotlivých druhů opadu a délkou dekompozice (dny) u svinky obecné. Data byla použita z dat s plnou nabídkou opadu, které byly ochuzeny o kontroly se 100% konzumací druhu listového opadu	37
Obr. 15: Počet vyřazených kelímku v datech s plnou nabídkou v závislosti na délce dekompozice listového opadu. Vyřazeny byly kelímky s úplnou konzumací jednoho z druhů listového opadu a kelímky s mláďaty	37
Obr. 16: Konzumace jednotlivých druhů opadů u stínky obecné, vyjádřená jako průměrné množství sněžených koleček na jedince v kelímku za kontrolu. Písmena nad boxploty označují statisticky významné rozdíly v konzumaci mezi jednotlivými dřevinami (Wilcoxonovy párové testy, $p < 0,05$). Lípa a líska se statisticky nelišily (stejně písmeno "a"), zatímco olše i javor byly konzumovány od všech statisticky odlišně.....	39
Obr. 17: Konzumace jednotlivých druhů listového opadu svinkou obecnou, vyjádřená jako průměrné množství zkonsumovaných koleček na jedince za kontrolu. Písmena nad boxploty označují statisticky významné rozdíly v konzumaci mezi jednotlivými dřevinami (Wilcoxonovy párové testy, $p < 0,05$). U všech čtyř druhů opadu byla míra konzumace svinkou statisticky odlišná.....	40
Obr. 18: Kvadratický vztah mezi koncentrací prvků C, H, N (v %), poměru C/N a délkou dekompozice u lípy srdčité. Data koncentrací prvků byla standardizována pomocí „min-max normalizace.“	42
Obr. 19: Kvadratický vztah mezi koncentrací prvků C, H, N (v %), poměru C/N a délkou dekompozice u olše lepkavé. Data koncentrací prvků byla standardizována pomocí „min-max normalizace.“	43
Obr. 20: Kvadratický vztah mezi koncentrací prvků C, H, N (v %), poměru C/N a délkou dekompozice u lísky obecné. Data koncentrací prvků byla standardizována pomocí „min-max normalizace.“	43
Obr. 21: Kvadratický vztah mezi koncentrací prvků C, H, N (v %), poměru C/N a délkou dekompozice u javoru. Data koncentrací prvků byla standardizována pomocí „min-max normalizace.“	44
Obr. 22: Vztah mezi poměrem C/N a mírou konzumace (vyjádřenou jako počet zkonsumovaných koleček na jedince za hodinu, kterou strávil s potravou mezi jednotlivými kontrolami) jednotlivých druhů listového opadu stínkou obecnou. Barevně jsou odlišeny jednotlivé druhy opadu: javor (červeně), lípa (zeleně), líska (modře) a olše (fialově). Křivky znázorňují průběh kvadratického modelu pro každý druh opadu	47

- Obr. 23: Vztah mezi poměrem C/N a mírou konzumace (vyjádřenou jako počet zkonsumovaných koleček na jedince za hodinu, kterou strávil s potravou mezi jednotlivými kontrolami) jednotlivých druhů listového opadu svinkou obecnou. Barevně jsou odlišeny jednotlivé druhy opadu: javor (červeně), lípa (zeleně), líska (modře) a olše (fialově). Křivky znázorňují průběh kvadratického modelu pro každý druh opadu 48
- Obr. 24: Kvadratická regrese míry konzumace listového opadu stínkou (počet zkonsumovaných koleček přepočítaných na jedince za hodinu, modře, levá osa Y) a poměru C/N (červeně, pravá osa Y) v průběhu dekompozice. Grafy ukazují vývoj těchto veličin pro čtyři různé druhy stromů: lípu, olši, lísku a javor 51
- Obr. 25: Kvadratická regrese míry konzumace listového opadu svinkou (počet zkonsumovaných koleček přepočítaných na jedince za hodinu, modře, levá osa Y) a poměru C/N (červeně, pravá osa Y) v průběhu dekompozice. Grafy ukazují vývoj těchto veličin pro čtyři různé druhy stromů: lípu, olši, lísku a javor 53

Poděkování

Mé největší poděkování patří vedoucímu mé diplomové práce, Ivanu Hadriánu Tufovi, za cenné rady, odborné vedení a ochotu pomoci v průběhu celého řešení této práce. Děkuji mu za veškerý čas, který mi věnoval a pomohl mi tak úspěšně dokončit magisterské studium. Dále děkuji panu doc. Herchelovi a paní Pavle Richterové za možnost provedení CHNS analýzy listového opadu.

1. Úvod

V půdních ekosystémech je rozklad listového opadu významnou součástí koloběhu živin a toku energie. Rozklad organické hmoty přispívá k doplňování zásob půdních živin dostupných pro rostliny, k navrácení značného množství oxidu uhličitého do atmosféry a k dlouhodobému ukládání uhlíku ve formě půdní organické hmoty (Berg *et* McClaugherty, 2014). Na rozkladu se podílí mikroorganismy i zvířecí rozkladači, jako jsou žížaly, stejnonožci či mnohonožky (Swift *et al.*, 1979; Swift *et* Anderson, 1989). Průběh dekompozice listového opadu je ovlivňován klimatickými podmínkami a jeho chemickým složením a rychlost rozkladu roste s rostoucí biologickou aktivitou bezobratlých organismů žijících v opadu (Attignnon *et al.*, 2004). Půdní fauna tak hraje velmi důležitou roli v rozkladných procesech, a to především v jeho raných fázích, kdy se podílí na fragmentaci a na zpracování rozkládajícího se materiálu ve střevech (David, 2014).

Znát potravní ekologii živočichů je důležité k pochopení struktury a fungování ekosystému a také k objasnění ovlivnění populační dynamiky zdroji. Potravní ekologie tak pomáhá objasnit roli každého organismu v ekosystému na základě způsobu využívání jeho zdrojů. Výběr potravy u dekompozitorů může být ovlivněn mnoha různými faktory. V průběhu dekompozice se tyto faktory mohou výrazně měnit (McClaugherty *et al.*, 1985), z čehož vyplývá, že v průběhu rozkladu listového opadu se bude lišit také jeho palatabilita.

1.1. Proces rozkladu listového opadu

Půda a opad jsou největšími zásobárnami organického uhlíku v terestrické biosféře. Heterotrofní organismy transformují organické sloučeniny a podílí se tak na regulaci globálních cyklů uhlíku a živin, čímž ovlivňují klima a rozvoj rostlinné produkce (Gessner *et al.*, 2004; Magnani *et al.*, 2007). Organické sloučeniny, které se dostávají do půdy, pocházejí především z rostlinné biomasy, jako je listový opad, odumřelé kořeny a další části rostlin. Tyto organické látky se skládají z různých sloučenin jako jsou rozpustné sacharidy, organické aminokyseliny, škrob, celulóza, hemicelulóza a lignin (Laskowski *et* Berg, 2006).

Rozklad organické hmoty v ekosystémech je nepřetržitý proces, který zahrnuje biotické a abiotické procesy (Graça, 2001). Během rozkladu dochází k trvalé změně

složení substrátu (Berg, 2000). Rozklad listového opadu začíná působením mikroorganismů, které jej kolonizují a postupně degradují (Romani *et al.*, 2006). Nejprve během chemického rozkladu listového opadu dochází ke ztrátě méně odolných složek jako jsou oligosacharidy, hemicelulóza a celulóza, zatímco odolnější látky jako jsou lignin a suberin, se rozkládají později (Anderson, 1988).

1.1.1. Půdní mikroorganismy

Rozklad složité organické hmoty závisí na půdních mikroorganismech a jejich extracelulárních enzymech (Baldrian, 2014). Druhy, které jako první kolonizují opad a podílejí se na jeho rozkladu, se označují jako primární saprotofové. Většinu z těchto druhů lze rozdělit do dvou hlavních systematických skupin, a to na houby a bakterie. Obě skupiny mají podobné fyziologické mechanismy sloužící k degradaci polymerů, avšak houby jsou považovány za významnější skupinu při rozkladu opadu (Laskowski *et Berg*, 2006).

Mikroorganismy jsou hlavním zdrojem extracelulárních enzymů v půdách (Tabatabai, 1994), které se podílejí na rozkladu organické hmoty. Z toho důvodu složení mikrobiálních společenstev významně ovlivňuje následný průběh dekompozice. Například studie Clinea a Zaka (2015) ukázala, že počáteční kolonista listového opadu může určovat další průběh jeho rozkladu. Trávení u primárních saprotofů probíhá extracelulárně, přičemž složité molekuly a polymery se rozkládají na menší molekuly, které následně mohou být absorbovány přes buněčné membrány (Adl, 2003).

Druhová diverzita i biomasa mikroorganismů bývá obrovská. Na jednom metru čtverečním přirozené a neznečištěné půdy se odhadem nachází přibližně 100 druhů hub a 5000 druhů bakterií. Některé odhady poukazují na fakt, že na jednom gramu organické půdy může být až 10^9 bakteriálních buněk. Vysoká hustota mikroorganismů v půdě je zásadní pro kolonizaci čerstvě spadlého listového opadu (Laskowski *et Berg*, 2006).

1.1.2. Houby

Houby jsou považovány za klíčové rozkladače listového opadu, a to díky své schopnosti vylučovat enzymy, které katalyzují přeměnu složitých makromolekul, jako je celulóza, hemicelulóza a lignin (Aneja *et al.*, 2006; Kuramae *et al.*, 2013). Mezi primárními saprotrofy jsou houby předními rozkladači, jelikož mají o více než 75 % větší potenciál redukovat organickou hmotu než jiné mikroorganismy (Kjøller *et Struwe*, 1992).

V souvislosti s houbami není degradace listů omezena pouze na listový opad. Proces postupné degradace některých složek listu začíná již v okamžiku, kdy se list vytvoří (Stone, 1987). Bylo potvrzeno, že houby usazené na povrchu nebo uvnitř listů získávají přístup k živinám již v živých listech a později i listech odumřelých, které se stávají součástí listového opadu. Z toho vyplývá, že některé houby přítomné v živých listech, se pravděpodobně podílí i na následném rozkladu listového opadu (Koide *et al.*, 2005). Co se týče diverzity houbového společenstva v průběhu rozkladu opadu, tak po opadu listů bylo evidováno rychlé zvýšení diverzity hub, což bylo způsobeno novými kolonizátory. Ve studii od Voříškové a Baldriana (2013) se diverzita hub zvyšovala do čtvrtého měsíce rozkladu, poté se již neměnila.

1.1.3. Bakterie

Druhou velmi významnou skupinou mikroorganismů jsou bakterie, které tvoří 25–30 % půdní mikrobiální biomasy. Početnost bakterií se liší v průběhu dekompozice. V počátečních fázích rozkladu počet bakterií obvykle razantně narůstá. Největšího vrcholu dosahují bakterie po několika týdnech rozkladu a poté jejich početnost postupně klesá (Dickinson *et Pugh*, 1974).

Jako jeden z hlavních faktorů, které na počátku dekompozice určují početnost bakterií, je druh stromu. Listí s nižším poměrem C/N – tedy listí, které je snadněji rozložitelné, obsahuje vyšší množství bakterií než odolnější druhy. S postupem dekompozice se vliv druhu stromu snižuje a na početnost bakterií mají větší vliv environmentální podmínky (Dickinson *et Pugh*, 1974).

Bakterie hrají roli nejen v přímém rozkladu organické hmoty, ale také v dalším odbourávání produktů, které při něm vznikají. Důležitou funkcí bakterií je také rozklad houbových buněk. Bakterie jsou také schopné rozkládat další druhy bakterií nebo podléhají autolýze (Dickinson *et Pugh*, 1974).

Nejvýznamnějším rozdílem mezi saprotrófními houbami a bakteriemi je, že houby jako eukaryotické organismy jsou schopny syntetizovat větší proteiny a vylučovat je ve větším množství. Z tohoto důvodu mají houby výrazně větší vliv na své okolní mikroprostředí. Navíc se mnoho bakterií specializuje pouze na jeden typ substrátu, zatímco houbové buňky jsou schopny současně vylučovat enzymy na více

substrátů. To je z konkurenčního hlediska pro houby velmi výhodné, protože organické substráty obsahují různé sloučeniny (Adl, 2003).

1.2. Průběh rozkladu listového opadu

Biochemický rozklad listového opadu je proces, během kterého nejprve dochází ke ztrátě méně odolných složek (jako jsou například oligosacharidy, organické kyseliny, hemicelulóza a celulóza) a následně dochází k degradaci zbývajících vysoce odolných sloučenin (lignin nebo suberin). Rozklad listového opadu se tak skládá ze dvou souběžných procesů: 1) mineralizace a humifikace ligninu, celulózy a dalších sloučenin pomocí mikroorganismů a 2) vyplavováním rozpustných sloučenin do půdy, kde se uhlík a dusík postupně mineralizují (Anderson, 1988).

1.2.1. Rozklad látek rozpustných ve vodě

Po dopadu na půdní povrch je listový materiál kolonizován mikroorganismy, které iniciují jeho rozklad. Dekompozici nejprve zahajují druhy hub a bakterií, které jsou schopny využívat rozpustné složky opadu, jako jsou například jednoduché cukry, aminokyseliny a peptidy. Tyto látky jsou odbourávány velmi rychle, neboť malé ve vodě rozpustné molekuly, jsou přímo transportovány do buněk mikroorganismů. V buňkách jsou metabolizovány a nejsou tak zapotřebí další enzymy k degradaci. Rozpustné látky opadu se na začátku dekompozice rozkládají velmi rychle, avšak objevují se také v pozdějších fázích rozkladu. Je to důsledek rozkladu složitější polymerních látek (jako je celulóza a lignin), během něhož nové rozpustné látky vznikají jako vedlejší produkty (Laskowski *et Berg*, 2006).

Ke snížení množství ve vodě rozpustných látek nacházejících se v listovém opadu dochází také během tak zvaného vyluhování. Vyluhování je proces, při němž se vodou rozpustné látky vyplavují do svého okolí. Míra vyluhování rozpustných látek je druhově specifická (Laskowski *et Berg*, 2006).

1.2.2. Rozklad látek rozpustných v organických rozpouštědlech a méně odolných látek

Látky v listovém opadu, které jsou rozpustné v organických rozpouštědlech (například fenolické sloučeniny a vyšší mastné kyseliny), se rozkládají pomaleji než látky rozpustné ve vodě. Koncentrace těchto látek bývá během rozkladu relativně stabilní, protože během degradace ligninu a dalších složek dochází k jejich průběžné tvorbě. Některé látky rozpustné v ethanolu mohou omezovat růst mikroorganismů (Laskowski *et Berg*, 2006).

Následně dochází k rozkladu méně odolných látek, jako jsou celulóza, hemicelulóza, oligosacharidy a organickými kyseliny. Rozklad celulózy, která tvoří značnou část rostlinných vláken, je pomalý, protože je chráněna ligninem. Lignin na celulóze tvoří bariéru, která zabraňuje enzymatickému rozkladu. Z toho plyne, že čím je nižší obsah ligninu v opadu, tím rychlejší je rozklad celulózy (Laskowski *et Berg*, 2006). Část celulózy může být rozložena během průchodu rostlinného materiálu střevy saprofágní fauny, protože u některých jejích zástupců střeva obsahují celulolytické bakterie (Koch, 1967). Hemicelulóza se zpočátku rozkládá rychleji než celulóza, ale v pozdějších fázích rozkladu se jejich koncentrace stabilizuje a poměr hemicelulózy k celulóze je tak konstantní (Anderson, 1988; Laskowski *et Berg*, 2006).

1.2.3. Rozklad vysoce odolných látek

Po degradaci méně odolných složek následuje rozklad zbývajících vysoce odolných sloučenin, jako je lignin a suberin. Tyto složité polymery jsou velmi odolné vůči mikrobiálnímu rozkladu a jejich degradace probíhá pomalu. V průběhu dekompozice, kdy se rozkládají snadněji rozpustné látky, zůstává lignin téměř neporušený a jeho relativní koncentrace tedy postupně roste (Laskowski *et Berg*, 2006). Na rozkladu ligninu se podílejí zejména některé druhy hub, které jsou schopné produkovat ligninolytické enzymy, ale existují i některé druhy bakterií schopné lignin degradovat. Avšak jejich role je méně prozkoumaná a v přirozených podmínkách je často omezena kvůli konkurenci s houbami (Adl, 2003).

1.2.4. Změny v koncentraci živin během rozkladu

Během procesu rozkladu listového opadu dochází ke změnám v koncentraci živin. Tyto změny závisí na prostředí, ve kterém se opad nachází. Například bohatost půdy na živiny ovlivňuje mikrobiální vstřebávání živin z opadu a pH má vliv na dostupnost a pohyblivost některých živin. Některé živiny jsou během dekompozice náchylnější na jejich vyluhování (Lehmann *et Schroth*, 2002; Laskowski *et Berg*, 2006).

Koncentrace dusíku v průběhu dekompozice narůstá, což je především důsledek úbytku celkové hmotnosti opadu. Na konci dekompozice může být jeho koncentrace oproti počáteční hodnotě až trojnásobná. Podobný trend vykazuje fosfor, jehož obsah však může být na počátku nižší kvůli vyluhování. Obdobně je to s koncentrací síry. Naproti tomu draslík, jakožto nejmobilnější prvek, se v raných fázích rozkladu rychle vyplavuje. Avšak v pozdějších fázích dekompozice jeho koncentrace stoupá.

Koncentrace vápníku zpočátku roste, poté dosáhne vrcholu, a následně klesá. Hořčík je rovněž mobilní prvek a jeho obsah v prvních fázích dekompozice klesá vlivem vyluhování, avšak v určité fázi se pokles zastaví a dochází k jeho pomalému růstu (Laskowski *et* Berg, 2006).

1.3. Abiotické faktory ovlivňující rozklad listového opadu

Dekompozice není ovlivněna pouze živou složkou, jako jsou mikroorganismy a fauna, ale také environmentálními faktory (obr. 1). Jeden z hlavních faktorů, který ovlivňuje průběh rozkladu, je teplota, kdy s jejím růstem roste i rychlost rozkladu listového opadu. Tento vliv byl prokázán ve studii Witkampa a Van der Drifta (1961), kteří zjistili, že v teplejších měsících (jaro a léto) probíhal rozklad dvakrát až třikrát rychleji než v zimě. Podobné výsledky přinesl laboratorní experiment Floatea a Torrance (1970), během něhož při 30 °C došlo ke ztrátě 40 % uhlíku obsaženém v opadu, zatímco při 5 °C činila ztráta uhlíku z opadu pouze 12 %.

Dalším významným faktorem je vlhkost opadu. Experimenty ukazují, že v období sucha se rychlost rozkladu zpomaluje a zároveň může dojít ke snížení počtu saprofágních organismů (Dickinson *et* Pugh, 1974). Další environmentální faktor ovlivňující dekompozici je pH půdy a opadu (obr. 1). Půdní pH ovlivňuje průběh chemických a biologických procesů dekompozice. Například v kyselých půdách může docházet k rychlejší degradaci ligninu, což ovlivňuje stravitelnost a chutnost listového opadu. Kyselost a alkalita půdy může také změnit aktivitu mikroorganismů. Optimální pH pro většinu organismů je neutrální až slabě kyselé a dekompoziční procesy při něm probíhají nejrychleji. Při výrazně kyselém či zásaditém pH se proces dekompozice zpomaluje (Dickinson *et* Pugh, 1974).

Rychlost dekompozice také ovlivňuje obsah dusíku v rostlinném materiálu. Zatímco uhlík slouží jako zdroj energie, dusík je asimilován do proteinů a dalších sloučenin. Vysoký obsah dusíku v opadu podporuje rozklad, přičemž jeho vliv je nejvíce pozorovatelný v raných fázích dekompozice (Dickinson *et* Pugh, 1974). Naopak v pozdní fázi rozkladu může zvýšená koncentrace dusíku brzdit rozklad ligninu tím, že potlačuje produkci enzymů odpovědných za jeho degradaci (Hatakka 2001; Sinsabaugh 2010). Množství dusíku obsaženém v opadu závisí na druhu stromu, ale obecně platí, že listů opadavých listnatých stromů má více dusíku než jehličí (Dickinson *et* Pugh, 1974).

Rychlost rozkladu souvisí také s typem půdy. V tabulce jedna lze pozorovat, rozdíly v degradaci dusíku ve dvou typech humusu – mull a moder. Humus typu mull je bohatý na živiny a probíhá v něm aktivní mikrobiální činnost, zatímco humus typu moder je na živiny chudší a má pomalejší mikrobiální aktivitu (Dickinson *et* Pugh 1974). Tabulka ukazuje, že rozklad je rychlejší na humusu mull než na humusu moder, kde dusík zůstává zachován delší dobu. Také dřeviny s vyšším obsahem dusíku, jako například olše lepkavá (*Alnus glutinosa* (L.) Gaertn) a javor klen (*Acer pseudoplatanus* L.) ztrácejí dusík rychleji. Oproti tomu druhy s nižším počátečním obsahem dusíku (např. *Quercus robur* L.) si dusík uchovávají déle (Bocock, 1964; Dickinson *et* Pugh 1974).

Tab. 1: Obsah dusíku v čerstvě spadlých listech různých druhů dřevin a procento zbylého dusíku po 148 dnech rozkladu na mullových a moderových půdách (Dickinson *et* Pugh, 1974; převzato z Bocock, 1964).

Species	Percentage of initial nitrogen left after 148 days ^a	
	Nitrogen (% dry wt)	
	on Mull	on Moder
<i>Alnus glutinosa</i>	3.06	10
<i>Acer pseudoplatanus</i>	2.52	50
<i>Fraxinus excelsior</i>	1.55	45
<i>Tilia cordata</i>	1.45	80
<i>Corylus avellana</i>	1.39	76
<i>Salix</i> sp.	1.38	60
<i>Ulmus glabra</i>	1.32	15
<i>Fagus sylvatica</i>	1.17	65 ^b
<i>Betula pubescens</i> Ehrh.	1.13	75
<i>Betula pendula</i>	1.07	70
<i>Aesculus hippocastanum</i>	0.89	70
<i>Quercus robur</i>	0.79	40 ^b
<i>Quercus petraea</i>	0.77	50 ^b
<i>Castanea sativa</i> Mill.	0.69	75

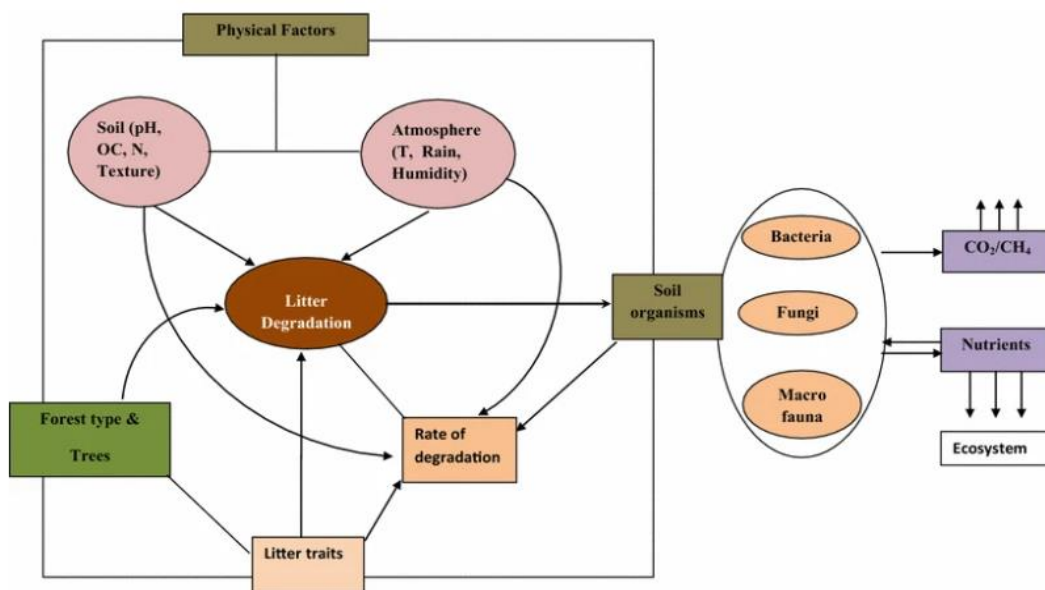
a – přibližné hodnoty získané z grafických údajů

b – hodnoty měřeny až po 267 dnech rozkladu

Z předchozího odstavce vyplývá, že i funkční vlastnosti listů ovlivňují průběh rozkladu opadu a uvolňování živin (obr. 1, tab. 1). Dle obecného konceptu druhy rostlin s vysokým obsahem sušiny, nízkými koncentracemi živin a nízkou specifickou listovou plochou, se rozkládají pomaleji (Zuikswert *et* Prescott, 2017).

Jako ukazatel koncentrace dusíku v listovém opadu se používá poměr C/N. Tento poměr je považován za spolehlivější než samotná koncentrace dusíku, protože zohledňuje i obsah popela. Poměr C/N je dobrým indikátorem rychlosti rané fáze rozkladu – čím je nižší, tím rychleji probíhá počáteční dekompozice. Dalším významným

ukazatelem je poměr lignin/N, kde vyšší obsah dusíku urychluje rozklad, zatímco lignin jej naopak zpomaluje (Laskowski *et Berg*, 2006).



Obr. 1: Shrnující znázornění faktorů, které ovlivňují degradaci opadu (Krishna *et Mohan*, 2017).

1.4. Vliv půdní fauny na dekompozici organické hmoty

Rozklad rostlinných pletiv je složitý proces, který zahrnuje jak mikroorganismy, tak i půdní faunu, přičemž se obě tyto skupiny navzájem doplňují. Zatímco mikroorganismy se podílejí především na biochemickém a enzymatickém rozkladu, půdní fauna hraje v degradaci opadu odlišnou, ale přesto zásadní roli. Mechanickým narušováním opadu odhaluje nové povrchy, čímž usnadňuje jeho kolonizaci mikroorganismy (Laskowski *et Berg*, 2006).

Půdní fauna se podle velikosti dělí do tří základních skupin: mikrofauna (do 0,2 mm), mezofauna (do 10 mm) a největší skupinou je makrofauna (Lavelle *et Spain*, 2001). Zástupci mikrofauny se vyskytují převážně v malých půdních pórech naplněných vodou a obvykle se řadí mezi hydrobionty. Vliv mikrofauny na strukturu půdy je minimální. Mezofauna se vyskytuje již ve větších pórech, které nejsou naplněny vodou, ale vodní párou. Proto se zástupci mezofauny řadí mezi hygrobionty. Mezofauna ukládá výkaly a omezeně hloubí v půdě, čímž do určité míry ovlivňuje její strukturu (Laskowski *et Berg*, 2006). Zástupci makrofauny jsou volně pohybliví a jsou dostatečně velcí na to, aby mohli hloubit v půdě a promíchávat tak její vrstvy. Proto je také její vliv na strukturu půdy nejvýznamnější. Makrofauna zahrnuje zástupce různých

taxonomických skupin a ekologických nik a organickou hmotu přímo rozkládá jen omezeně, případně vůbec (Laskowski *et Berg*, 2006).

Dle své funkce lze makrofaunu rozdělit do dvou hlavních skupin, a to na transformátory opadu („litter transformers“) a ekosystémové inženýry („ecosystem engineers“). Transformátoři opadu konzumují rozkládající se organickou hmotu, kterou vylučují ve formě trusu. Tento trus má vyšší poměr povrchu k objemu a poskytuje příznivé prostředí pro růst mikroorganismů. Tím podporuje proces rozkladu a zvyšuje dostupnost živin (Webb 1977; Hassall *et al.*, 1987; Zimmer *et Topp*, 2002). Ekosystémoví inženýři naopak vytvářejí různé struktury v půdě, které slouží jako prostředí pro mikroorganismy a další půdní organismy. Rovněž se podílejí na přemísťování materiálu v půdě (Lavelle *et al.*, 1995).

Jednou z klíčových funkcí půdní makrofauny je mechanické narušování a drcení opadu při jeho konzumaci. Pouze malá část zkonsumované potravy je však skutečně strávena a asimilována (Kühnelt, 1961). Asimilace je ve většině případů omezena pouze na snadno rozkládající se sacharidy a dusíkaté látky. Mechanickým narušováním opadu saprofágní fauna zvyšuje jeho povrch, čímž mikroorganismům usnadňuje přístup do vnitřních tkání listů. Zároveň dochází ke zlepšení aerace a zvýšení schopnosti opadu zadržovat vodu, což podporuje mikrobiální aktivitu (Witkamp *et Van der Drift*, 1961).

Během průchodu opadu trávicím traktem půdní fauny dochází ke zvyšování jeho pH a promíchání fragmentů s minerálními částicemi, což vede k urychlení mikrobiální aktivity (Dickinson *et Pugh*, 1974). Některé mikroorganismy, které se nachází ve střevě půdní fauny, jsou po průchodu trávicím traktem vyloučeny spolu s fekálním materiálem a dále se podílejí na rozkladu opadu (Frouz *et al.*, 2002).

Makrofauna se také podílí na redistribuci listového opadu. Exkrementy z opadu jsou totiž půdní faunou vylučovány na jiném místě, než kde byl opad pozřen (Adl, 2003). Další důležitou funkcí půdní makrofauny je transformace rostlinných zbytků na humusové látky a míchání rozložené organické hmoty do svrchní vrstvy půdy (Dickinson *et Pugh*, 1974).

Makrodekompozitoři také svou potravní aktivitou přispívají ke zvýšení mineralizace dusíku. Avšak tento proces není přímým důsledkem jejich činnosti, ale jedná se o výsledek interakce s mikroorganismy. Přestože přesný mechanismus

tohoto procesu není dosud zcela objasněn, tak s největší pravděpodobností mikroorganismy reagují na potravní aktivitu půdní makrofauny. Jejich trus totiž obsahuje vyšší množství bakterií, které stimulují růst bakteriovorní mikrofauny, což následně podporuje mineralizaci dusíku (David, 2014).

Významnou roli v procesu rozkladu mají také koprofágové. Například některé koprofágní druhy brouků přemísťují trus savců a mrtvá těla organismů do půdy, čímž podporují rozklad a dostupnost živin (Nichols *et al.* 2008). Makrofauna také může ovlivňovat průběh rozkladu opadu svou potravní aktivitou. Mnozí zástupci půdní fauny konzumují mikroorganismy, čímž ovlivňují jejich růst, aktivitu a složení jejich společenstev. Tím nepřímo regulují rychlost rozkladu a půdní respiraci (Bardgett *et Wardle* 2010).

Hlavní skupiny makrofauny podílející se na rozkladu listového opadu (tab. 2) jsou: stejnonožci (Isopoda), stonožky (Symphyla), mnohonožky (Diplopoda), termiti (Isoptera), larvy dvoukřídlých (Diptera) a dospělci i larvy brouků (Coleoptera; Dickinson *et Pugh*, 1974).

Tab. 2: Přibližná spotřeba opadu makrodekompozitory (g.m^{-2} ; Dickinson *et Pugh*, 1974).

Average deciduous litter fall	3000
Isopoda	73
Symphyla	60
Diplopoda	146
Isoptera	570 ^a
Diptera and Coleoptera	180

^a Maldague (1964).

Jak vyplývá z předchozího odstavce, mezi významné makrodekompozitory se řadí i terestrické druhy stejnonožců, kteří patří do funkční skupiny „litter transformers“. Velikost stejnonožců se pohybuje od několika milimetrů po jeden až dva centimetry, jejich hmotnost bývá v řádu několika miligramů a mohou se dožít až čtyř let (Lavelle *et Spain*, 2001). Stejnonožci jsou saprofágové, kteří upřednostňují organický materiál s nízkým obsahem fenolů (Lavelle *et Spain*, 2001). Zároveň se řadí mezi koprofágy, protože se živí i svými vlastními výkaly nebo výkaly jiných živočichů. Většina druhů stejnonožců je vysoce citlivá na ztrátu vody, a proto se vyskytují zejména ve vlhkých a chráněných stanovištích, jako je opadané listí, rozkládající se dřevo či v prostorech pod kameny (Abd El-Wakeil, 2009).

Stejnonožci mají druhově specifický vliv na rozklad listového opadu, jelikož se v půdním potravním řetězci nachází na různých trofických úrovních a živí se různými potravními zdroji (Abd El-Wakeil, 2009). Na rozkladných procesech se podílí především mechanickou fragmentací listového opadu a také stimulací či konzumací hub a bakterií (Loureiro *et al.*, 2006). Denní příjem potravy se u jednotlivých druhů liší a pohybuje se v rozmezí od 0,5 do 20 % tělesné hmotnosti v závislosti na dostupnosti a typu stravy (Bizé *et Célérier*, 1986). Roční spotřeba listového opadu mnohonožkami a stejnonožci je v mírném klimatu odhadována na 10–14 g suché hmotnosti na jeden gram živé hmotnosti za rok (David, 2014). Podíl stejnonožců na rozkladu závisí na stupni degradace listového opadu a může být ovlivněn jejich potravními preferencemi (Van Wensem *et al.*, 1993).

1.5. Význam koprofagie pro stejnonožce a její vliv na rozklad organické hmoty

Jak již bylo zmíněno v předchozí kapitole, část potravy suchozemských stejnonožců tvoří i jejich vlastní výkaly nebo výkaly jiných organismů. Toto požírání výkalů neboli koprofagie, může mít pro stejnonožce pozitivní vliv z hlediska výživy. Konzumací výkalů mohou získat důležité živiny, například měď, kterou nejsou schopni získat z listového opadu. Přítomnost mikroorganismů ve výkalech jim navíc může pomoci lépe trávit složité látky a získávat z nich důležité živiny (Wieser, 1968; Hassall *et* Rushton, 1982).

V experimentu od Zimmera a Toppa z roku 2002 bylo zjištěno, že stínka zední (*Oniscus asellus*; Linnaeus, 1758) a stínka obecná (*Porcellio scaber* Latreille, 1804) dávají přednost konzumaci výkalů fytofágních housenek před bukovým opadem. Tato preference může být způsobena větší chutností a snadnější stravitelností výkalů. Listový opad je totiž po průchodu trávicím traktem hmyzu ochuzen o některé méně chutné složky, které bývají pro stejnonožce obtížně stravitelné. Význam koprofagie zkoumali také Hassall a Rushton (1982). Ve své studii zjistili, že zamezení požírání vlastních výkalů u stejnonožců způsobuje snížení jejich růstové rychlosti. Autoři tohoto článku také zaznamenali, že výkaly stejnonožců tvořily větší podíl jejich stravy (až třikrát větší), pokud byli krmeni čerstvě spadlým listím než při krmení rozloženým opadem.

Avšak Kautz *et al.* (2002) ve své studii na stínce obecné nezjistili výrazný prospěch z koprofagie. Pozitivní efekt koprofagie se projevil pouze při konzumaci výkalů

osídlených mikroorganismy, které zvyšují jejich nutriční hodnotu. Avšak mikroorganismy zvýšily stravitelnost pouze u opadu s nižší nutriční hodnotou (nižší stravitelností). Ve výsledku měla stínka obecná přínos z koprofagie pouze v případě, kdy byla dostupná potrava s nízkou nutriční hodnotou. Dle Hopkinsa a Martina (1984) není koprofagie u suchozemských stejnonožců příliš častá, jelikož je pro ně náročné najít výkaly pod vrstvou listového opadu. Přesto existují domněnky, že pachové signály vylučované mikroorganismy nahromaděnými na výkalech mohou stejnonožce k výkalům navádět (Zimmer *et al.*, 1996). Hasall a Rushton (1982) odhadli, že koprofagie představuje v přirozených podmínkách méně než osm procent celkového příjmu potravy. Ve výsledku by se dalo říct, že ačkoli je koprofagie známá a studována u mnoha druhů půdní fauny, její rozsah v přírodě a přínos pro půdní faunu není doposud zcela objasněný (Frouz, 2018).

Koprofagie má významnou roli i pro půdní ekosystémy. Bylo zjištěno, že rozklad výkalů fytofágního hmyzu pomocí vyluhování, mikrobiální degradace a trávení stejnonožci, vede k významnému uvolňování živin do půdy. Tím se urychluje koloběh živin a zvyšuje mikrobiální aktivita v půdě (Zimmer *et Topp*, 2002). Podobným výsledkům došli Frouz a kol. (1999). Ve své studii zkoumali mikrobiální aktivitu v trusu makrofauny a zjistili, že konzumace výkalů faunou zvyšuje mineralizaci podestýlky. Tento proces probíhá díky zvýšené asimilaci uhlíku a dočasnému nárůstu mikrobiální aktivity. Vliv koprofagie na průběh dekompozice také zkoumali Zimmer a Topp (2002). Ve své studii prokázali, že díky koprofagie u suchozemských stejnonožců dochází ke snížení poměru C/N v půdě, což vede ke zrychlení rozkladu organické hmoty.

1.6. Vliv chutnosti opadu na makrodekompozitory

Saprofágní makročlenovci se živí širokou škálou listového opadu, avšak mnohé studie ukázaly, že některé druhy potravy preferují před jinými. Tyto preference mohou být vysvětleny různými faktory ovlivňujícími kvalitu opadu, přičemž největší roli pravděpodobně hraje jeho nutriční hodnota, tvrdost, a obsah méně chutných látek (Zimmer *et al.*, 2002; David *et Hanada*, 2010).

Chutnost listového opadu výrazně ovlivňuje společenstva rozkladačů (Swift *et al.*, 1979), protože má zásadní dopad na jejich krmné aktivity. Množství a kvalita přijímané potravy pak určují jejich růst, rozmnožování a šance na přežití (Sousa *et al.*, 1998 ; Kautz

et al., 2002). Čerstvě spadlý opad je pro saprofágní faunu považován za nechutný. To i přesto, že má vysokou nutriční hodnotu, protože obsahuje jednoduché cukry, škrob, nižší mastné kyseliny a aminokyseliny (Laskowski *et Berg*, 2006). Tento opad je nepoživatelný kvůli vysokým koncentracím sekundárních metabolitů a své tvrdosti. Během rozkladu však dochází k biochemickým změnám, které jeho chutnost zvyšují (Ghilarov, 1963; Heath *et King*, 1964). Jelikož nechutné látky se postupně během rozkladu odbourávají nebo vyluhují (King *et Heath*, 1967). Proto makrodekompozitoři preferují starší listový opad, který již tímto procesem prošel (David, 2014).

Makrodekompozitoři také upřednostňují listy s vysokou mikrobiální aktivitou. Tato preference může souviset s vysokou koncentrací živin v samostatných mikroorganismech a jejich schopností odstraňovat sekundární metabolity (David, 2014). Dokonce bylo zjištěno, že některé druhy makrodekompozitorů preferují určité druhy hub (Maraun *et al.*, 2003; A' Bear *et al.*, 2013). Pokud jsou tyto houby zapuštěny do listových tkání, vybírají si listy, nebo jejich části podle toho, které houby v nich dominují (David, 2014).

Palatabilita listové opadu je také ovlivněna množstvím fyzických a chemických protiherbivorních látek (Taylor *et al.*, 1989). Mezi nejvýznamnější látky snižující chutnost opadu se řadí lignin. Jak již bylo zmíněno výše, lignin je strukturně složitá a nerozpustná látka. Z toho důvodu je pro mikroorganismy i pro makrodekompozitory špatně rozložitelný, a ve výsledku i méně chutný. Dalšími látkami ovlivňujícími chutnost bývají označovány polyfenoly, které jsou obsaženy především v tvrdých listech. Takové listy saprofágní organismy zpočátku téměř nekonzumují a jejich příjem se zvyšuje až po vyplavení polyfenolů (Gerlach *et al.*, 2014).

Poměr C/N je považován jako jeden z nejdůležitějších faktorů ovlivňujících výživové poměry opadu a aktivitu mikroorganismů podílejících se na dekompozici. Při procesu rozkladu mikroorganismy využívají během metabolismu přibližně 30 dílů uhlíku na jeden díl dusíku. Proto jsou optimální hodnoty poměru C/N přibližně 25–30. Velká část uhlíku během metabolismu je oxidována na oxid uhličitý a zbývající uhlík je přeměněn na buněčné stěny, membrány, protoplazmu či zásobní látky. Dusík je spotřebováván na syntézu protoplazmy, což vysvětluje, proč mikroorganismy potřebují mnohem více uhlíku než dusíku (Golueke, 1977; Diaz *et Savage*, 2007).

Pokud je poměr C/N příliš vysoký (tedy je přebytek uhlíku a nedostatek dusíku), biologická aktivita klesá, protože mikroorganismy nemají dostatek dusíku pro svůj růst. Vysoký poměr C/N je typický pro odolný materiál obsahující těžce rozložitelné látky, jako je lignin či aromatické sloučeniny. Naopak pokud poměr C/N klesne pod hodnotu 20, mikroorganismy nejsou schopny efektivně využít všechny dusík, což vede k jeho ztrátě ve formě amoniaku (Golueke, 1977; Diaz *et* Savage, 2007). Během dekompozice se poměr C/N postupně snižuje v důsledku biologické mineralizace uhlíkatých látek a jejich uvolňování ve formě oxidu uhličitého (Diaz *et* Savage, 2007). Listová podestýlka s vysokým poměrem C/N (tedy s vysokým obsahem uhlíku a nízkým obsahem dusíku) bývá méně konzumována než podestýlka s nízkým poměrem C/N (Dunger, 1958).

2. Cíle

Cílem této diplomové práce je prozkoumat, jak se mění palatabilita listového opadu pro makrodekompozitory v průběhu jeho dekompozice. Hlavní pozornost je věnována zjištění, které druhy listového opadu a ve kterých fázích rozkladu preferují dva druhy suchozemských stejnonožců – stínka obecná a svinka obecná. Součástí cíle je také sledovat, jak se v průběhu rozkladu mění chemické složení listového opadu, a to především obsah uhlíku, dusíku a poměr C/N, a jak tyto změny souvisí s potravními preferencemi stejnonožců.

3. Materiál a metody

3.1. Sběr bezobratlých

Pro experimenty v rámci této diplomové práce byly vybrány dva druhy suchozemských stejnonožců, stínka obecná (*Porcellio scaber*) a svinka obecná (*Armadillidium vulgare* Latreille, 1804). Tyto druhy byly zvoleny především kvůli jejich dobré dostupnosti a snadné manipulaci. Většina jedinců stejnonožců byla nasbírána pod opadem a na skalce v Dolním Benešově. Po odchytu byli stejnonožci přibližně dva týdny uchovávaní v plastovém boxu, kde měli zajištěnou potravu a možnosti úkrytu.

Suchozemští stejnonožci jsou korýši, kteří patří do podřádu (Oniscidea), řádu stejnonožci (Isopoda) a třídy rakovci (Malacostraca). Stínka obecná je z čeledi Porcellionidae, je zploštělá a má obvykle šedé až hnědé zbarvení, často nepravidelně skvrnitě. Dosahuje průměrné délky 15 mm a hmotnosti 100–150 mg, což ji řadí mezi makrofaunu. Její délka života může přesahovat až tři roky (Collinge, 1946; Hornung *et al.*, 1998; Isopoda, 2003). Pochází ze západní Evropy, ale byla zavlečena do celého světa. Často se vyskytuje v synantropním prostředí. Tento druh stejnonožce má širokou ekologickou toleranci a preferuje mikrohabitaty s vysokou vlhkostí. Stínka obecná je převážně detritivorní, ale zároveň i mykofágní a koprofágní. Preferuje rozkládající se organickou hmotu kvůli její kolonizaci mikroorganismy. Stínka obecná ve svém hepatopankreatu hostí endosymbiotické bakterie (*Rhabdochlamydia porcellionis*), které jí umožňují trávit celulózu (Halter *et al.*, 2022). Mezi její hlavní predátory patří stonožky, střevlíci, žáby, hmyzožraví ptáci a savci (Hornung *et al.*; 1998; Kostanjšek *et al.*, 2004). Stínky obecné jsou iteroparní a samice během roku mají několik vrhů. Reprodukce je ovlivněna především světlem a teplotou. V běžných laboratorních podmínkách mohou samice mít 4–6 po sobě jdoucích vrhů, přičemž hmotnost mláďat se pohybuje mezi 0,3–0,4 mg (Hornung *et al.*, 1998).

Svinka obecná je z čeledi Armadillidiidae, obvykle bývá tmavě šedě zbarvená, ale její zbarvení se může pohybovat od hnědé až po červenou, s výraznou řadou skvrn. Tělo je oválné, přibližně dvakrát delší než široké a dosahuje délky až 18 mm. Svinka obecná je známá svou schopností stočit se do kuličky, což jí umožňuje její vypouklá hřbetní část, a tím se chrání před predátory a ztrátou vody (Isopoda, 2003). Tento druh původně pochází z oblastí kolem Středozemního moře, nyní je však v mírném podnebí

rozšířen po celém světě. Preferuje oblasti s vysokou vlhkostí vzduchu, a proto se často nachází pod listovým opadem, kameny či kmeny stromů. Svinky obecné se živí především odumřelou a rozkládající se organickou hmotou, ale mohou být i býložravé a požírat klíčící rostliny. Byla u nich také pozorována koprofagie a konzumace semen, přičemž semena byla požírána pouze při nedostatku jiných žádanějších zdrojů potravy (Isopoda, 2003; Saska, 2008; Farmer *et* Dubugnon, 2009; Pezzi *et al.*, 2019). Zajímavostí je, že svinky jsou schopné přežít poměrně dlouhou potravní deprivaci. Le Clec'h *et al.* (2013) doložili, že přežijí tříměsíční hladovění. Reprodukce je stejně jako u stínky ovlivněna především teplotou a světlem. Samice mívají jeden až tři vrhy ročně. Všichni suchozemští stejnonožci nosí vajíčka v hrudním vaku (Isopoda, 2003), svinky jich mohou mít přes sto (avšak obvykle se vylíhne podstatně méně). Vak opouští poslední larvální stádía.

3.2. Výběr vhodného listového opadu

Na základě poznatků z publikovaných studií byly vybrány druhy dřevin, jejichž listový opad byl předkládán stínkám a svinkám v této diplomové práci. Konkrétně se jednalo o javor klen (*Acer pseudoplatanus*), lísku obecnou (*Corylus Avellana* L.), lípu srdčitou (*Tilia cordata* Mill.) a olši lepkavou (*Alnus glutinosa*).

Javor klen je listnatá, v Evropě rozsáhle rozšířená dřevina, která je typická především pro lesy střední Evropy. Listy jsou pětialočné s pilovitým okrajem a mohou být dlouhé až 20 cm (Hieke, 1978). Javory jsou světlomilné a preferují zejména vlhčí, úrodnou a těžší půdu, ale snášejí i sušší stanoviště (Hieke, 1978). Javor klen se nejčastěji vyskytuje v lesích s jinými druhy listnatých stromů jako je buk, jasan a dub (Ammer, 1996).

Líska obecná je opadavý keř, vzácně dorůstající do podoby menšího stromu, který může dosáhnout výšky až šesti metrů. Listy lísky obecné jsou zaoblené, šest až dvanáct centimetrů dlouhé, po obou stranách jemně chlupaté, s dvojité pilovitým okrajem (Vaughan *et* Geissler, 2009). Líska obecná pochází z Evropy a Malé Asie. Vyskytuje se v poměrně širokém spektru klimatických podmínek: od středomořského pobřeží severní Afriky, na sever až po Britské ostrovy a na východě až po Ural. Roste na půdách s neutrálním až zásaditým pH a bývá součástí smíšených listnatých lesů (Kasapligil, 1972; Persson *et al.*, 2004).

Lípa srdčitá je poměrně velký opadavý strom, který v lesích dorůstá až do 30 metrů. Listy se na větvičkách střídají ve dvou protilehlých řadách, jsou okrouhle srdčité a pilovité (Hieke, 1978). Lípa srdčitá je jednou z nejrozšířenějších dřevin středoevropských listnatých lesů. Je rozšířena z východní Evropy až do jižní Skandinávie, Anglie a jihovýchodního Španělska. Avšak lesy tvoří jen ve střední a východní Evropě (Krüssmann, 1968). Lípy preferují výsluní, ale jsou schopny snášet i polostín. Lípa srdčitá preferuje přiměřeně vlhké půdy, ale je schopna se přizpůsobit i velmi suchému stanovišti. Dokonce je schopna růst i na exponovaných suchých a skalnatých stanovištích, kde se již jiné stromy neudrží (Hieke, 1978).

Olše lepkavá je středně velký opadavý strom, který v přírodě dosahuje výšky 3–12 metrů. Její listy mají tmavě zelenou barvu, jsou obvejčité, hrubě nebo jemně pilovité, s chomáčky chlupů okolo hlavních žilek (McVean, 1953). Olše je rozšířená po většině Evropy, kromě arktických oblastí, středomořských oblastí (vyjma Sicílie) a suchých ruských stepí. Také se nachází v Malé Asii a severní Persii. Olše upřednostňuje vlhké půdy, vyskytuje se na okrajích potoků a jezer, na půdách s omezeným odvodněním a na hlubokých slatinných i kyselých rašeliništích (McVean, 1953). Olše jsou pionýrské dřeviny. Díky symbióze s bakteriemi jsou schopné fixovat vzdušný dusík, což jim umožňuje růst na méně výživných půdách. Opad olší je proto bohatý na dusík, což přispívá k obohacení půd o živiny (McVean, 1953; Waring et Running, 2010).

3.3. Sáčky na listový opad

Rozměry velikosti sáčků a velikosti ok byly převzaty ze studie Robertsona (1999). Sáčky na listový opad byly vyrobeny z řídké průsvitné tkaniny zvané monofil, která byla zvolena kvůli své prodyšnosti a otvorům menším než jeden milimetr (obr. 2). Tyto vlastnosti tak umožnily bakteriální rozklad listového opadu, avšak bez přítomnosti půdní fauny. Modré zbarvení sáčků nemá žádný specifický důvod, bílé nebo průhledné varianty monofilu nebyly v době experimentu dostupné. Rozměry sáčků 20 × 20 cm byly zvoleny tak, aby pojmuly i velké listy javoru. Pro každý druh listového opadu bylo použito pět sáčků.

Sáčky s opadem byly po celou dobu výzkumu uloženy v experimentálním sadu v areálu Biologického centra PřF UP v Holici (N 49,5743557, E 17,2816185). V tomto sadu jsou uzamykatelné expoziční nádrže pro plazy a obojživelníky, vystavené přirozeným

podmínkám. V takovém výběhu, jehož obvod byl vytvořen ze dřeva a na horní straně byl krytý pletivem, byly sáčky po celou dobu experimentu v kontaktu s půdou.



Obr. 2: Sáčky z monofilu s listovým opadem exponované přirozeným klimatickým podmínkám v sadu v Holici.

3.4. Sběr listí

Listy byly nasbírány poblíž obce Dolní Benešov. Nejprve byl pod stromy shrabán veškerý opad a poté byl z větví setřepán a pro experiment sesbírán čerstvý listový opad. Pro experiment byly vybírány menší stromy nebo stromy s nízko uloženými větvemi, aby bylo snazší se k nim dostat.

3.5. Založení chovů

Dne 7.11.2023 byly založeny chovy stejnonožců. Chovy byly založeny v plastových lékárnických kelímcích s víčkem, jejichž průměr dna měl šest centimetrů a výška činila pět centimetrů. Do obvodu kelímků byly vytvořeny drobné ventilační dírký. Na dno kelímku byla nalita sádra, která napomáhala k udržení vlhkosti v kelímku. Do kelímku byl následně umístěn kousek anorganické polyesterové netkané geotextilie (GEOTEKT 300), která sloužila stejnonožcům jako úkryt. Pro každý druh bylo připraveno 30 kelímků a víčka kelímků byla opatřena kódem (obr. 3). Do každého kelímku byly umístěny čtyři stínky (PC), nebo tři svinky (AV). Bylo také zaznamenáno jejich pohlaví a společná hmotnost. Stejnonožci byli po deset dní před začátkem pokusu ponecháni i s potravou v kelímcích kvůli aklimatizaci. Kelímky, v práci zvané též mikrokosmy, byly umístěny do termostatu v Pedobiologické laboratoři Katedry ekologie a životního prostředí PŘF UP. Stínky a svinky byly tudíž v průběhu experimentu vystaveny konstantní tmě, stoprocentní vzdušné vlhkosti a teplotě 14,5 °C. Tyto podmínky se měnily pouze

při pravidelných kontrolách, jež probíhaly v laboratorních prostorách (umělé světlo, teplota 21 °C).



Obr. 3: Experimentální mikrokosmy se svinkami.

3.6. Průběh experimentu

Dne 16. 11. byly sáčky s listovým opadem uloženy do výběhu, kde mohly až do ukončení experimentu probíhat rozkladné mikrobiální procesy. Dne 20.11. byly započaty experimenty zaměřené na palatabilitu listového opadu. Mikrokosmy byly předem vyčištěny od veškerých exkrementů a do sádky na dně krabiček byly vyryty čáry, které prostor rozdělily do čtyř kvadrantů. Každá taková část byla vyhrazena pro jeden druh listového opadu (obr. 4).

Listový opad byl pomocí děrovačky nastříhán na kolečka o průměru šesti milimetrů a následovně vložen do mikrokosmu. Každá stínka měla na začátku experimentu k dispozici dvě kolečka jednoho druhu listového opadu, tedy celkem na kelímek připadalo 32 koleček. Od páté do osmé kontroly však bylo množství potravy navýšeno na tři kolečka na jedince (s plným počtem jedinců v kelímku to bylo 48 koleček/kelímek) kvůli předchozí vysoké míře konzumace. Avšak po navýšení množství potravy byl stav v kelímku nepřehledný a dlouhodobě neudržitelný. Proto se po osmé kontrole počet koleček na jedince opět snížil na původní hodnotu – dvě kolečka jednoho druhu opadu na jedince. U sviněk byla do páté kontroly podávána stejná dávka potravy

– dvě kolečka jednoho druhu listového opadu na jedince. Kvůli vysoké míře konzumace však bylo od páté kontroly množství navýšeno na tři kolečka na jedince (při plném počtu jedinců v kelímku bylo k dispozici 36 koleček). Na rozdíl od stínky obecné toto navýšení zůstalo zachováno až do konce experimentu.

Kontroly mikrokosmů probíhaly dvakrát týdně, vždy v pondělí a ve čtvrtek. Při každé kontrole bylo zaznamenáno množství zkonzumovaných koleček jednotlivých druhů stromů. Zkonzumované množství bylo zaokrouhlováno na půl nebo celé kolečko, protože přesnější měření nebylo v daných podmínkách realizovatelné. U každého kelímků bylo také evidováno množství exkrementů. V případě stínek byly navíc zaznamenávány gravidní samice a případný počet narozených mláďat, která byla po narození z kelímků odstraněna. Všechny údaje byly zapisovány do programu Excel. Po každé kontrole byly kelímky vyčištěny a doplněny novými kolečky listového opadu, které byly vždy vystřiženy v čase kontroly.



Obr. 4: A Experimentální mikrokosmos; plocha jeho dna je rozdělena do čtyř částí, do kterých se ukládají odděleně jednotlivé druhy listového opadu. Kousek geotextilie a stejnonožci na fotografii nejsou. B na konci kontroly je mikrokosmos vyčištěn od exkrementů, je do něj vložen nový nastříhaný listový opad, úkryt a stejnonožci.

Každý týden při čtvrtěční kontrole byly odebrány vzorky listového opadu, kterým byli stejnonožci daný den krmení. Odebrané vzorky byly uloženy do mrazáku pro následnou chemickou analýzu. Experiment byl ukončen po 13 týdnech dne 19.2.2024. Ve výsledku tedy experiment trval 92 dní a celkem proběhlo 27 kontrol mikrokosmů.

3.7. Chemická analýza listového opadu

Aby bylo možné určit faktory ovlivňující chutnost listového opadu, byla provedena jeho chemická analýza. Na jednu chemickou analýzu byl použit listový opad, který byl odebrán během dvou týdnů dekompozice, jednalo tedy o směsný vzorek opadu předkládaného stejnonožcům během čtyř kontrol. Celkově bylo provedeno sedm chemických analýz pro každý prvek a druh listového opadu. Před samotnou chemickou analýzou musel být listový opad homogenizován a vysušen. Pro co nejlepší homogenizaci byly před sušením z listového opadu odstraněny největší žilky. Poté byl opad sušen v laboratorní sušárně BMT při 90 °C po dobu 48 hodin. Po vysušení byl listový opad pomocí tloučku a třecí misky homogenizován.

Homogenizovaný listový opad byl poté odeslán na chemickou analýzu CHNS (elementární analýza vzorků), provedenou na Katedře analytické chemie PřF UP. Tato analýza byla provedena na přístroji FLASH 2000 při teplotě 950 °C, s dobou měření 700 sekund. Každý vzorek byl analyzován ve třech opakováních. Ve výsledku tak vznikla tři měření každého ze sedmi vzorků u všech tří prvků a druhů listového opadu. Chemické analýzy prováděla paní Pavla Richterová.

3.8. Zpracování výsledků

Na začátku i na konci experimentu bylo určeno pohlaví stejnonožců. Experiment začínal s celkově 120 jedinci stínky obecné, z toho bylo 83 samic a 37 samců. Svinek bylo na počátku experimentu 90, z čehož samic bylo 49 a samců 41. Poměr pohlaví byl v krabičkách náhodný a nebyl předmětem výzkumu. Na základě těchto údajů bylo možné zjistit, kolik jedinců přežilo experiment a jaké bylo jejich pohlaví. Počet živých jedinců v kelímku byl zaznamenán při každé kontrole. Díky tomu mohl být sledován vztah mezi množstvím všech jedinců v krabičkách a délkou dekompozice (respektive délkou experimentu), který byl vypočítán pomocí kvadratické regrese v programu RStudio.

Dalším hodnoceným aspektem byla celková konzumace listového opadu vypočítaná jako průměrný počet sněžených koleček všech druhů listového opadu na jedince za kontrolu. Tento parametr byl použit pro srovnání celkové konzumace stínek a svinek a k jeho statistickému ověření byl použit t-test. Celková konzumace opadu, přepočítaná na jednoho jedince za hodinu, kterou daný jedinec strávil v kelímku

mezi kontrolami, byla vztažena k délce dekompozice. Vztah mezi celkovou konzumací a délkou dekompozice byl analyzován pomocí kvadratické regrese v programu RStudio.

Zaznamenávané množství exkrementů mezi kontrolami bylo analyzováno ve vztahu ke konzumaci. Jednak byl vyjádřen vztah mezi počtem exkrementů a mírou celkové konzumace opadu, ale také byl samostatně zkoumán vztah mezi množstvím exkrementů v mikrokosmu a délkou dekompozice listového opadu. Množství exkrementů bylo přepočítáno na jednoho jedince v kelímku za hodinu, kterou v něm strávil mezi jednotlivými kontrolami. Vztahy mezi množstvím exkrementů a konzumací či délkou dekompozice byly analyzovány pomocí kvadratické regrese v programu RStudio. U svinky byly během pokusu zaznamenány také bílé exkrementy, které signalizovaly požití vlhké, mikroorganismy osídlené sádky, která tvořila dno kelímku. Počet bílých exkrementů byl přepočítán na jedince za hodinu. Poté byla v programu RStudio provedena kvadratická regrese, která sledovala vztah mezi množstvím bílých exkrementů a délkou dekompozice, respektive délkou trvání experimentu.

Na začátku i na konci experimentu byla zaznamenána hmotnost stejnonožců, což umožnilo sledovat případné změny v jejich tělesné kondici v průběhu experimentu. Tento údaj byl klíčový pro vyhodnocení celkového vlivu kvality potravy a délky dekompozice listového opadu na fyziologický stav stínky a svinky.

Závislost míry konzumace listového opadu na délce dekompozice byla zjišťována pomocí kvadratické regrese v programu RStudio. Chutnost listového opadu byla vyjádřena jako množství sněžených koleček přepočtených na jedince za hodinu, kterou daný jedinec strávil v kelímku mezi kontrolami. Tato hodnota se poté vztahovala k délce dekompozice daného listového opadu.

Palatabilita listového opadu dle délky dekompozice byla vypočtena ze dvou souborů dat. První soubor obsahoval veškeré naměřené hodnoty konzumace listového opadu a je ve výsledcích označen jako „Data s omezenou nabídkou listového opadu“. Druhý soubor je odvozen z celkových dat (ve výsledcích označen jako „Data s plnou nabídkou listového opadu“) a jsou z něj vyloučeny údaje z kontrol, při kterých byl zcela zkonzumován alespoň jeden druh listového opadu. V takové situaci totiž byla v experimentu omezena nabídka čtyř druhů listového opadu a mohlo dojít

k nadhodnocení konzumace nepreferovaného druhu. U stínky byly také vyřazeny kontroly s mláďaty (u svinky mláďata zaznamenána nebyla). Celkem tak u stínky došlo k odstranění 436 kontrol a u svinky bylo odstraněno 145 kontrol. Porovnáním těchto dvou typů souborů dat lze posoudit, zda úplná konzumace ovlivňuje jejich výsledky a interpretaci. Vyloučení dat o 100% konzumaci umožnilo přesnější hodnocení preference listového opadu v různých stádiích dekompozice. Vyloučením případů, kdy byl jeden druh listového opadu zcela zkonzumován, bylo možné lépe určit preference stejnonožců. S daty s plnou nabídkou listového opadu bylo počítáno pouze v kapitole Palatabilita listového opadu dle délky dekompozice. Ve zbylých výsledcích je počítáno se všemi nasbíranými daty.

Preference jednotlivých druhů listového opadu u obou druhů stejnonožců byla vypočítána jako průměr sněžených koleček daného druhu listového opadu na jedince za kontrolu. Jelikož množství předložené potravy každého druhu opadu bylo stejné, absolutní hodnoty konzumace dobře odpovídají i relativním preferencím. Porovnání konzumace mezi jednotlivými druhy bylo graficky znázorněno grafy vytvořenými v programu RStudio. V tomto programu byla také provedena statistická analýza (Kruskal-Wallisův test), která sledovala statistický význam mezi rozdíly v konzumaci u jednotlivých druhů listového opadu.

3.9. Chemická analýza listového opadu

Celkem bylo pro každý prvek u každého druhu stromu provedeno sedm chemických analýz, přičemž každá analýza byla provedena ve třech opakováních. Z těchto opakování byl následně vypočítán průměr hodnot. Výsledná data tedy obsahovala průměrné hodnoty ze sedmi měření, přičemž každé měření zahrnovalo listový opad ze dvou týdnů (tedy čtyř kontrol).

Nejprve bylo porovnáno průměrné zastoupení prvků C, H a N mezi jednotlivými druhy opadu. K porovnání koncentrací prvků mezi jednotlivými druhy opadu byly tyto průměry hodnot z opakovaných měření zprůměrovány s hodnotami během sedmi měření. Tím byly získány průměrné koncentrace (v %) jednotlivých prvků pro každý druh opadu, což umožnilo určit, který druh měl nejvyšší průměrné zastoupení jednotlivých prvků. Poté byla sledována změna koncentrace jednotlivých prvků během dekompozice a ke zjištění jejich vztahu byla provedena kvadratická regresní analýza v programu

RStudio. Avšak ke grafickému zobrazení vztahu byly hodnoty koncentrací prvků příliš rozdílné. Proto se data musela standardizovat. Jako metoda ke standardizaci dat byla zvolena standardizace rozpětím neboli „min-max normalizace“, jež se stanovuje jako míra odchylky hodnoty od nejnižší zaznamenaná k celkovému zaznamenanému rozpětí hodnot.

Také byl analyzován vztah mezi mírou konzumace a poměrem uhlíku a dusíku (C/N) u jednotlivých druhů listového opadu. Míra konzumace byla přepočítána na jedince za hodinu, kterou strávil s opadem mezi jednotlivými kontrolami. Ke každé naměřené hodnotě konzumace byla přiřazena odpovídající hodnota poměru C/N, která odpovídala délce dekompozice daného listového opadu. Vztah mezi mírou konzumace a poměrem C/N byl analyzován pomocí kvadratické regrese v programu RStudio.

4. Výsledky

4.1. Úmrtnost jedinců v průběhu experimentu

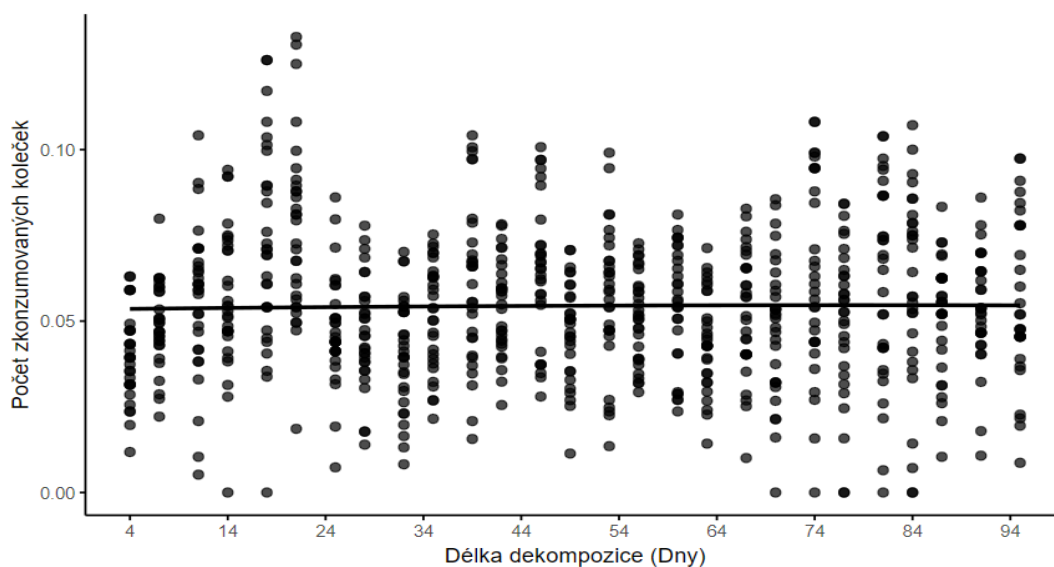
Míra přežívání byla vyšší u sviněk než u stínek, kdy do konce experimentu přežilo 82 % jedinců svinky oproti 65 % jedincům stínky. Zatímco u stínek přežívaly lépe samice (69 %) než samci (43 %), u sviněk naopak přežívali více samci (80 %) než samice (67 %). Míra přežívání obou druhů byla statisticky významně ovlivněna délkou trvání experimentu ($p < 0,001$). Početnost stínek v čase klesala téměř lineárně ($R^2 = 0,24$), zatímco u sviněk zůstávala zpočátku relativně stabilní a její pokles nastal až v pozdější fázi experimentu ($R^2 = 0,067$).

4.2. Celková míra konzumace v průběhu experimentu

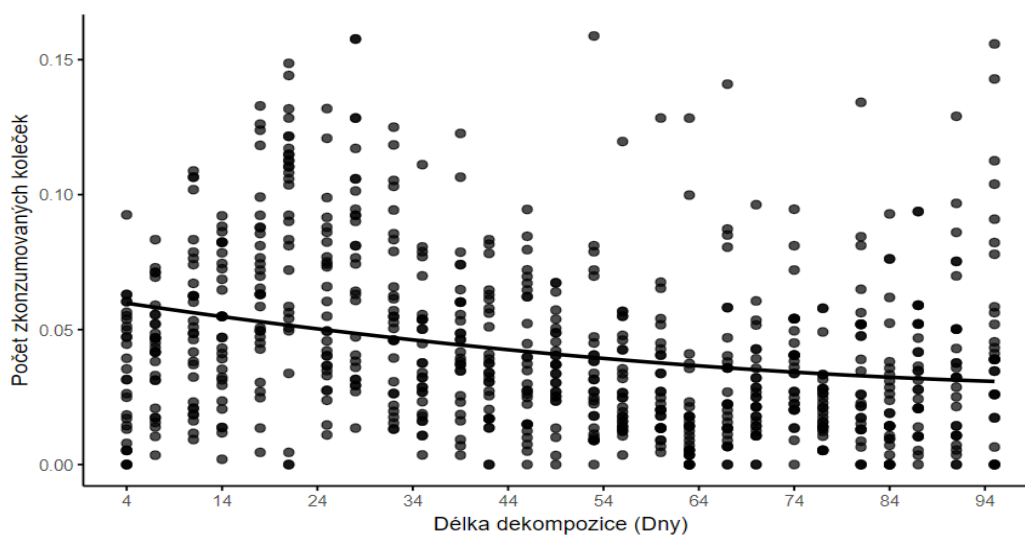
Při porovnání celkové konzumace listového opadu jej více zkonsumovala stínka, což činilo průměrně 4,48 kolečka/jedince za kontrolu, zatímco u svinky to bylo 3,44 kolečka. Rozdíl mezi celkovou mírou konzumace u stínky a svinky byl také potvrzen pomocí statistické analýzy (t-test; $t = 9,48$; $df = 1386$; $p < 0,001$).

Kvadratický model vztahu mezi celkovou konzumací všech druhů listového opadu (přepočítanou na jedince za hodinu, kterou strávil s potravou mezi jednotlivými kontrolami) u stínky a délkou dekompozice není statisticky významný ($p = 0,91$) a nevysvětluje téměř žádnou variabilitu v datech ($R^2 = 0,002$). Ani lineární, ani kvadratický koeficient nevyšel jako statisticky signifikantní, což naznačuje, že celková míra konzumace stínky v průběhu dekompozice se významně neměnila (obr. 5).

Stejný model jako u stínky byl použit i pro svinku. Celkový kvadratický model vztahu mezi celkovou mírou konzumace a délkou dekompozice je statisticky významný ($p < 0,001$) a vysvětluje přibližně 7,7 % variability v datech ($R^2 = 0,077$). Negativní a statisticky významný ($p = 0,001$) lineární člen signalizuje pokles trendu v čase (obr. 6).



Obr. 5: Kvadratický vztah mezi mírou konzumace (celkový počet zkonsumovaných koleček na jedince za hodinu, kterou strávil s potravou mezi jednotlivými kontrolami) všech druhů opadu a délkou dekompozice (dny) u stínky obecné.



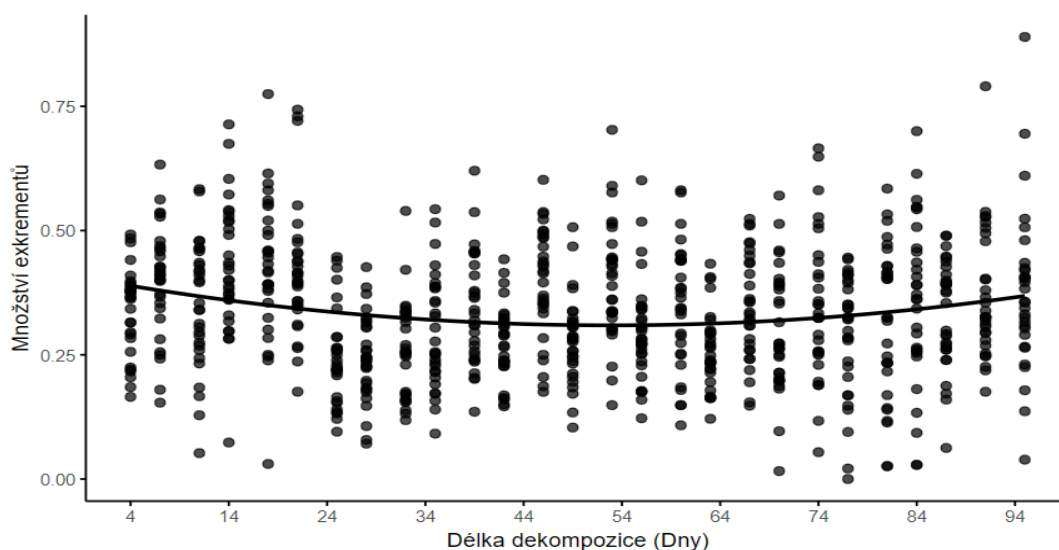
Obr. 6: Kvadratický vztah mezi mírou konzumace (celkový počet zkonsumovaných koleček na jedince za hodinu, kterou strávil s potravou mezi jednotlivými kontrolami) všech druhů opadu a délkou dekompozice (dny) u svinky obecné.

4.3. Množství exkrementů v průběhu experimentu

Jelikož bylo při každé kontrole spočítáno množství exkrementů, mohlo se sledovat, zda se jejich početnost mění v průběhu experimentu a také zda existuje vztah mezi množstvím exkrementů a celkovou mírou konzumace.

U stínky byl statisticky prokázán vztah mezi množstvím exkrementů a délkou dekompozice listového opadu použitého ke krmení ($p < 0,001$), avšak tento vztah vysvětluje pouze 3 % variability dat. Na množství exkrementů tak pravděpodobně působí i další faktory, které tento model nezachycuje. Oba koeficienty modelu jsou statisticky

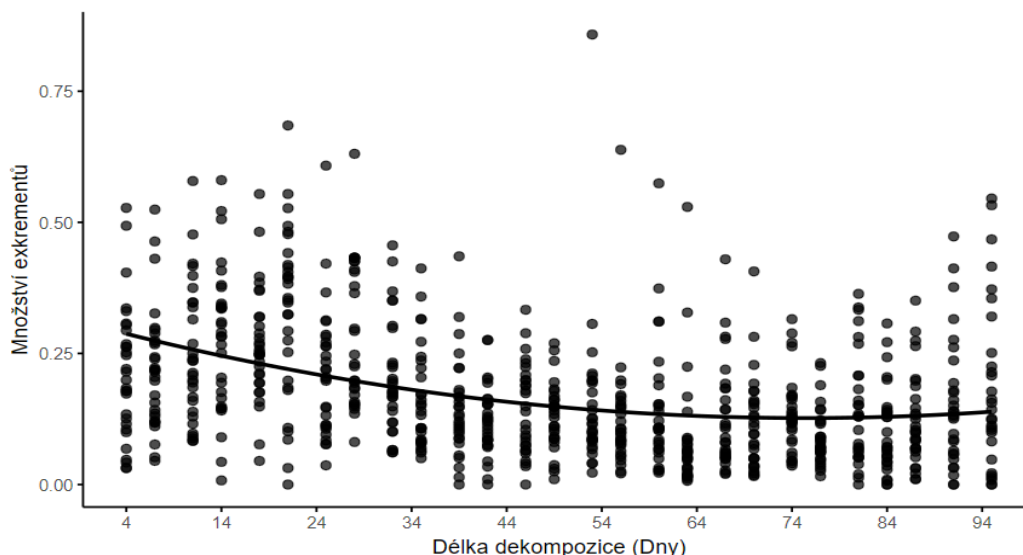
významné a naznačují, že množství trusu na počátku dekompozice klesá, ale pokles se po určité době zpomaluje (obr. 7). Vztah mezi množstvím exkrementů a celkovou mírou konzumace je statisticky významný ($p < 0,001$) a vysvětluje přibližně 53 % variability v datech.



Obr. 7: Kvadratický vztah mezi množstvím exkrementů a délkou dekompozice u stínky obecné. Množství exkrementů bylo přepočítáno na jedince za hodinu, kterou strávil s potravou mezi jednotlivými kontrolami.

Stejně jako u celkové míry konzumace v průběhu dekompozice lze u svinky pozorovat negativní vztah mezi množstvím exkrementů v krabici a délkou dekompozice. Negativní lineární člen ($p < 0,001$) signalizuje, že množství trusu na začátku dekompozice klesá. Avšak pozitivní kvadratický člen naznačuje, že po určitém bodě dojde ke zpomalení poklesu ($p < 0,001$; obr. 8). Celkový model je statisticky významný ($p < 0,001$, $R^2 = 0,1542$). U svinky byly také v některých kontrolách zaznamenány bílé exkrementy, které signalizovaly konzumaci sádry pokrývající dno kelímku. Měnící se počet bílých exkrementů v průběhu dekompozice byl sledován pomocí regresní kvadratické analýzy. Její výsledky ukázaly, že délka dekompozice nemá statisticky významný vliv na početnost bílých exkrementů ($p = 0,1$). Také nízká hodnota R^2 (0,006) naznačuje, že změny v množství bílých exkrementů nejsou dostatečně vysvětleny délkou rozkladu jim podávaného listového opadu. Konzumace sádry tak nebyla ovlivněna měnící se kvalitou listového opadu v průběhu dekompozice ani délkou experimentu. Jelikož bílé exkrementy signalizovaly konzumaci sádry, nebyly započítány do exkrementů, které se daly do souvislosti s délkou dekompozice a celkovou mírou

konzumace. Vztah mezi množstvím exkrementů a celkovou mírou konzumace je u svinky statisticky signifikantní ($p < 0,001$) a vysvětluje přibližně 74 % variability v datech.

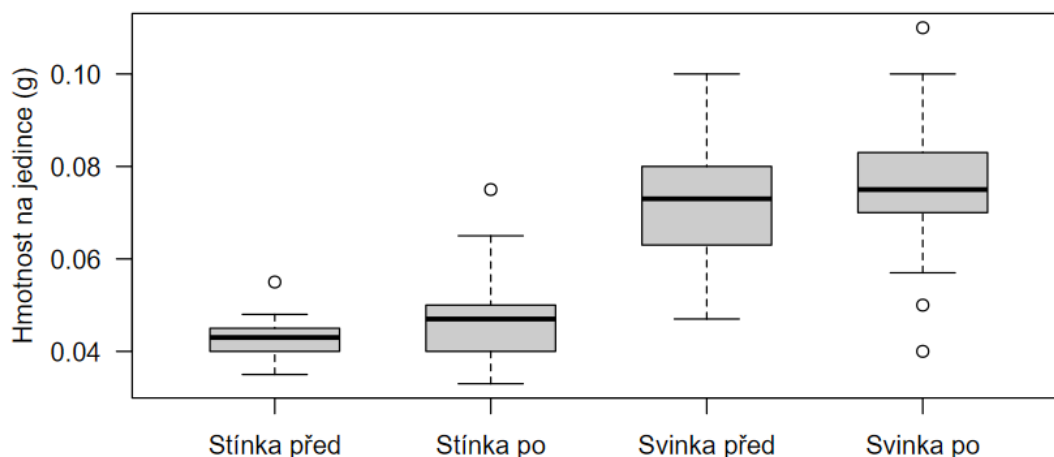


Obr. 8: Kvadratický vztah mezi množstvím exkrementů a délkou dekompozice u svinky obecné. Průměrné množství exkrementů bylo přepočítáno na jedince za hodinu, kterou strávil s potravou mezi jednotlivými kontrolami.

4.4. Změna hmotnosti stejnonožců v průběhu experimentu

Na začátku a na konci experimentu byli jedinci stejnonožců zváženi, aby bylo možné zjistit případný nárůst či úbytek jejich hmotnosti v průběhu celého experimentu. Průměrná hmotnost jednoho jedince stínky na začátku experimentu byla 0,042 gramu. Po jeho ukončení se tato hodnota zvýšila přibližně o 12 % na 0,047 gramu. V průběhu experimentu také došlo ke zvýšení variability v hmotnosti stínek, neboť po jeho ukončení byl zaznamenán širší rozptyl hodnot i větší rozdíly mezi jednotlivci (obr. 9).

U svinky obecné nebyl nárůst hmotnosti tak výrazný jako u stínky. Průměrná počáteční hmotnost jednoho jedince činila 0,073 gramu a na konci experimentu se zvýšila jen mírně na 0,076 gramu, což odpovídá nárůstu přibližně o 4 %. Ačkoli se medián a horní kvartil v průměrné hmotnosti svinky po ukončení experimentu výrazně nezměnily, dolní kvartil se zřetelně posunul směrem vzhůru (obr. 9).



Obr. 9: Porovnání průměrných hmotností stejnonožců před a po experimentu. Stínka před a Svinka před označují průměrnou hmotnost na jedince v krabici před začátkem experimentu, zatímco Stínka po a Svinka po označují průměrnou hmotnost po jeho ukončení.

4.5. Palatabilita listového opadu dle délky dekompozice

Pro každou dřevinu byla provedena kvadratická regresní analýza vztahu mezi mírou konzumace listového opadu (jeho palatabilitou) a délkou dekompozice. Chutnost listového opadu byla vypočítána jako množství sněžených koleček na jedince za hodinu. Výsledky jsou prezentovány včetně odhadů parametrů, p-hodnot a celkového vysvětleného rozptylu (R^2) u obou druhů stejnonožců.

V této kapitole byla míra konzumace vypočítána ze dvou souborů dat, a to ze všech nasbíraných dat (Data s omezenou nabídkou listového opadu) a z dat, která byla ochuzena o kontroly, při nichž byl zcela zkonsumován alespoň jeden druh listového opadu, a o kontroly, kde se nacházela mláďata (Data s plnou nabídkou listového opadu). Výsledky dat s plnou nabídkou opadu, tak pomohly porovnat, zda u dat s omezenou nabídkou nedošlo k nadhodnocení míry konzumace méně preferovaných druhů opadu, jelikož stejnonožci byli nuceni tento zbylý opad v kelímku konzumovat.

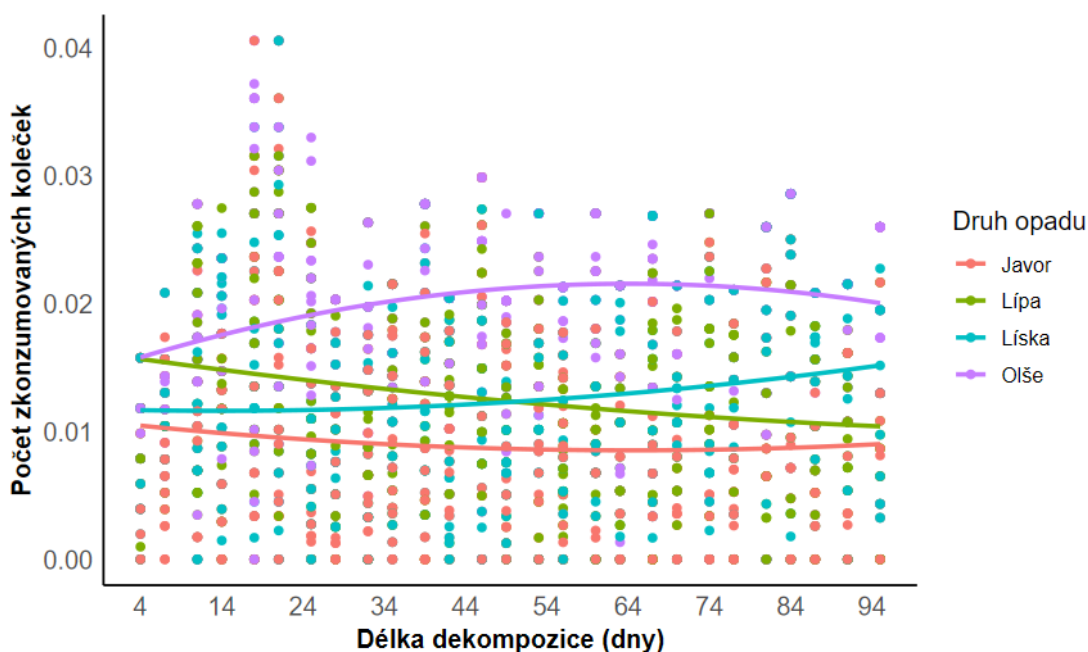
4.5.1. Konzumace stínkami s omezenou nabídkou opadu

Konzumace lípy v průběhu dekompozice klesá. U olše během dekompozice palatabilita opadu roste, avšak v pozdější fázi dekompozice se tempo růstu zpomaluje. U lísky v průběhu rozkladu dochází k postupnému nárůstu její konzumace, avšak tento nárůst není statisticky signifikantní. Javorový opad si v průběhu dekompozice zachoval relativně stabilní nízkou palatabilitu (obr. 10).

U konzumace lípy lze pozorovat negativní vztah mezi množstvím sněžených koleček a délkou dekompozice listového opadu ($p < 0,001$; obr. 10). Model kvadratické regrese vysvětluje přibližně 4 % variability v její konzumaci ($R^2 = 0,037$). Lineární člen je negativní a statisticky signifikantní ($p = 0,04$), kvadratický člen není statisticky významný (tab. 3).

U olše je prokázán statisticky významný vztah mezi množstvím zkonsumovaných koleček a délkou dekompozice jejího opadu ($p < 0,001$) a model kvadratické regrese vysvětluje přibližně 6 % variability v datech ($R^2 = 0,059$). Oba koeficienty modelu jsou statisticky signifikantní ($p < 0,001$) a signalizují nárůst palatability opadu olše během dekompozice, ale tempo nárůstu se v jejím průběhu zpomaluje (obr. 10).

U lísky je také celkový kvadratický model statisticky významný ($p < 0,001$) a vysvětluje přibližně 2 % variability v konzumaci jejího opadu. Ani jeden z koeficientů není statisticky významný (tab. 3), ale jejich hodnoty naznačují mírně rostoucí trend konzumace jejího opadu v čase (obr. 10).



Obr. 10: Kvadratický vztah mezi mírou konzumace (počet zkonsumovaných koleček na jedince za hodinu, kterou strávil s potravou mezi jednotlivými kontrolami) jednotlivých druhů listového opadu a délkou dekompozice (dny) u stínky obecné. Data byla použita ze souboru dat s omezenou nabídkou listového opadu.

Celkový model kvadratické regrese u javoru nevykazuje statisticky signifikantní vztah mezi množstvím zkonsumovaných koleček a délkou dekompozice ($p = 0,13$) a vysvětluje pouze 0,5 % variability v jeho konzumaci ($R^2 = 0,005$). Lineární

ani kvadratický člen nejsou statisticky významné, což znamená, že se jeho palatabilita v čase nijak výrazně nemění.

4.5.2. Konzumace stínkami s plnou nabídkou opadu

Modely byly vytvořeny i pro datový soubor omezený pouze na hodnoty z kontroly, kdy nedošlo k úplné konzumaci některého z opadů a nebyli v kelímcích přítomni juvenilové. To znamená, že stínky měly v kontrolách neustále dostupnou veškerou potravu.

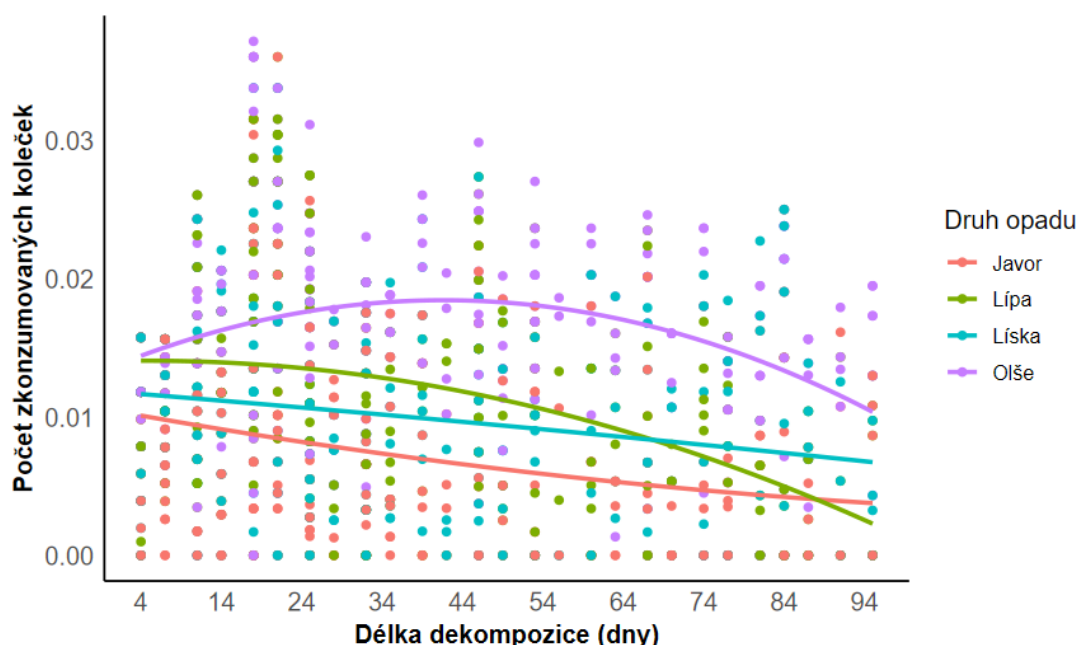
Konzumace lípy v závislosti na délce dekompozice mírně roste, avšak v pozdější fázi dekompozice začne klesat. Listy lípy se tak pro stínku v pozdějších fázích rozkladu stávají méně atraktivními. Konzumace olše zpočátku dekompozice roste, avšak přibližně v polovině délky dekompozice dochází k jejímu poklesu. U lísky se konzumace v průběhu dekompozice výrazně nemění a konzumace javoru mírně klesá (obr. 11).

Celkový model kvadratické regrese u lípy je statisticky významný ($p < 0,001$) a statistické významnosti dosahuje i kvadratický člen ($p = 0,02$), zatímco lineární člen není statisticky významný (tab. 3). Hodnoty koeficientů naznačují, že konzumace nejprve mírně roste, ale po určitém bodě začne klesat (obr. 11). Kvadratická regrese vysvětluje 16 % variability v konzumaci lípy ($R^2 = 0,156$).

Celkový kvadratický model konzumace opadu olše s délkou dekompozice je statisticky významný ($p < 0,001$). Oba koeficienty jsou statisticky signifikantní a jejich hodnoty naznačují, že konzumace dosáhne maxima přibližně ve středním stádiu dekompozice a poté klesá. Model kvadratické regrese vysvětluje přibližně 7 % variability v konzumaci olše ($R^2 = 0,066$).

U lísky obecné je celkový kvadratický model statisticky významný ($p < 0,001$), avšak lineární a kvadratické koeficienty statisticky významné nejsou a model vysvětluje přibližně 4 % variability v její konzumaci. Žádný jasný vzorec tak u lísky nenaznačuje, že by se její trend v průběhu dekompozice měnil, avšak při grafickém zobrazení dat lze pozorovat mírný pokles konzumace lísky s délkou dekompozice.

U javorového opadu je celkový kvadratický model statisticky významný ($p < 0,001$) a vysvětluje přibližně 8 % variability v jeho konzumaci ($R^2 = 0,075$). Lineární koeficient je negativní ($p = 0,04$), což naznačuje klesající trend konzumace javoru stínkou s rostoucí délkou dekompozice. Kvadratický koeficient není statisticky významný.



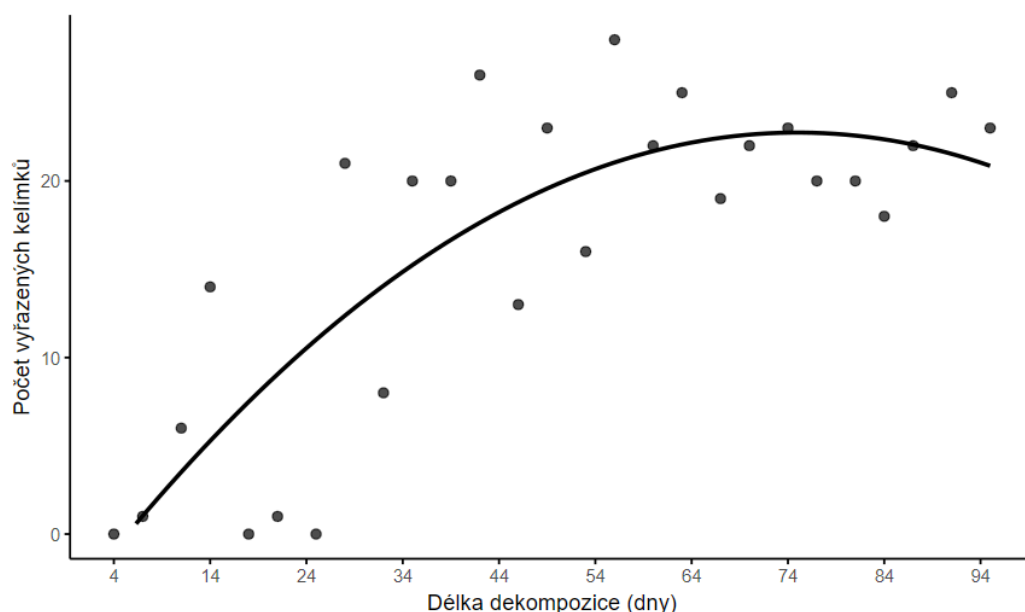
Obr. 11: Kvadratický vztah mezi mírou konzumace (počet zkonzumovaných koleček na jedince za hodinu, kterou strávil s potravou mezi jednotlivými kontrolami) jednotlivých druhů opadu a délkou dekompozice (dny) u stínky obecné. Data byla použita ze souboru dat s plnou nabídkou opadu, který byl ochuzen o kontroly se 100% konzumací druhu listového opadu.

4.5.3. Srovnání dat konzumace stínkami s omezenou a plnou nabídkou opadu

Vztah mezi počtem vyřazených kelímků a délkou dekompozice (experimentu) je statisticky signifikantní ($p < 0,01$; $R^2 = 0,66$) a s rostoucí délkou dekompozice počet vyřazených kelímků stoupá (obr. 12). To znamená, že v pozdějších fázích experimentu docházelo častěji k úplné konzumaci jednoho z druhů listového opadu a rovněž se častěji objevovala mláďata stínek.

Při srovnání hodnot interceptu je patrné, že v datech s plnou nabídkou jsou tyto hodnoty mírně nižší než v datech s omezenou nabídkou (tab. 3). Po odstranění extrémních hodnot tak mírně klesla i základní úroveň konzumace.

U lípy srdčité došlo ke změně vztahu mezi mírou konzumace a délkou dekompozice: zatímco v datech s omezenou nabídkou je tento vztah pozitivní, v datech s plnou nabídkou se stal negativním. Tento výsledek naznačuje, že po očištění dat je zřetelnější zpomalující se tendence konzumace lípy v pozdější fázi dekompozice. Podobný jev lze také pozorovat i u lísky, jejíž konzumace v odvozených datech s délkou dekompozice klesá. Tyto výsledky tak dokazují, že data s plnou nabídkou opadu (tj. po odstranění kontrol, kde došlo k úplné konzumaci některého druhu opadu) podhodnocovala míru konzumace preferovaného listového opadu.



Obr. 12: Počet vyřazených kelímku v datech s plnou nabídkou v závislosti na délce dekompozice listového opadu. Vyřazeny byly kelímky s úplnou konzumací jednoho z druhů listového opadu a kelímky s mláďaty.

Při porovnání koeficientů determinace (R^2) lze v datech s plnou nabídkou pozorovat vyšší hodnoty, což naznačuje, že tato data lépe vystihují vztah mezi mírou konzumace a délkou dekompozice. Také u lípy a javoru došlo v datech s plnou nabídkou k poklesu p-hodnoty, což zvyšuje statistickou významnost výsledků.

Tab. 3: Výstup z kvadratické regrese u jednotlivých druhů listového opadu. Dataset označuje omezenou nabídku (jsou zahrnuty hodnoty ze všech kontrol) a plnou nabídku (omezeny o kontroly se 100% konzumací a kontroly s mláďaty). Tučně zvýrazněné p-hodnoty a koeficienty značí statistickou významnost ($p < 0,05$).

Druh	Dataset	Intercept	Lineární koef.	Kvadratický koef.	R^2	P-hodnota
Lípa	Omezená n.	0.01602	-9.03e-05	3.27e-07	0.037	2.00e-07
Olše	Omezená n.	0.01499	2.04e-04	-1.59e-06	0.059	1.86e-11
Líška	Omezená n.	0.01171	-1.48e-05	5.38e-07	0.017	0.0008
Javor	Omezená n.	0.01071	-6.81e-05	5.28e-07	0.005	0.1316
Lípa	Plná n.	0.01403	1.41e-05	-1.45e-06	0.156	6.18e-14
Olše	Plná n.	0.01352	2.36e-04	-2.84e-06	0.066	5.34e-06
Líška	Plná n.	0.01185	-4.66e-05	-7.58e-08	0.039	0.0008
Javor	Plná n.	0.01051	-1.05e-04	3.60e-07	0.075	9.43e-07

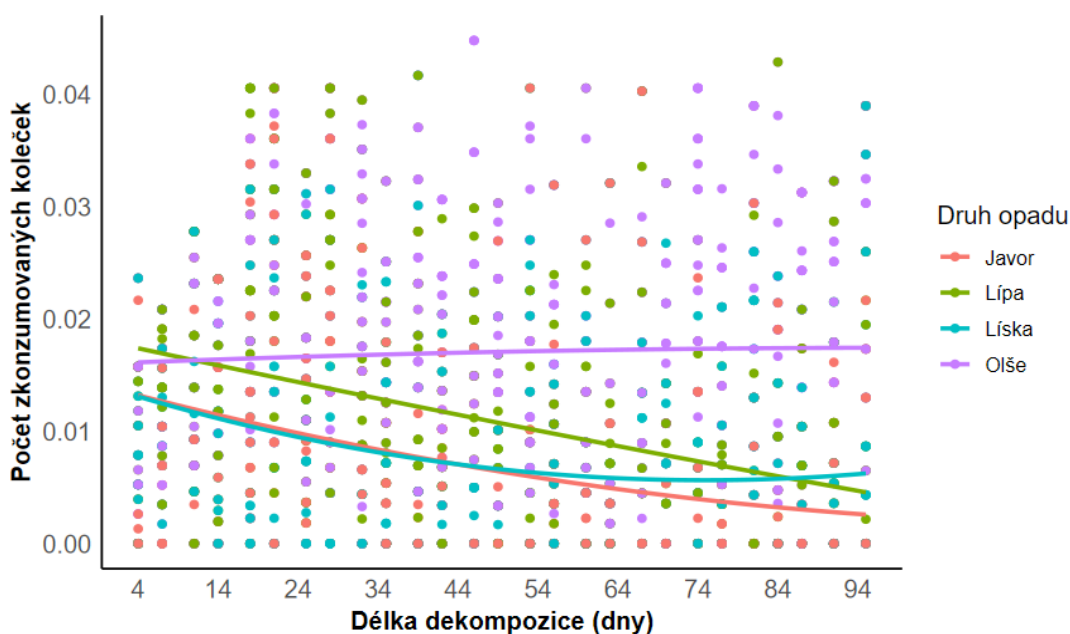
4.5.4. Konzumace svinkami s omezenou nabídkou opadu

U svinky při konzumaci opadu s omezenou nabídkou vykazuje nejjasnější trend líška, kdy její konzumace nejprve klesá, poté zpomaluje a následně opět narůstá. U olše není vykazována žádná významná změna konzumace v čase. Lípa a javor vykazují pokles míry konzumace (palatability) s délkou dekompozice (obr. 13).

Celkový model kvadratické regrese mezi mírou konzumace lípy svinkou a délkou dekompozice je statisticky významný ($p < 0,001$) a vysvětluje přibližně 12,1 % variability v datech. Záporný statisticky významný lineární člen ($p = 0,001$) signalizuje klesající trend konzumace v čase. Kvadratický člen není statisticky významný ($p = 0,8$).

Celkový model kvadratické regrese u olše je statisticky nesignifikantní ($p = 0,63$), stejně tak oba koeficienty nedosahují statisticky významných hodnot a model vysvětluje jen minimální množství variability v její konzumaci ($R^2 = 0,001$). Ve výsledku se konzumace olše svinkou během dekompozice výrazně nemění (obr. 13) a délka dekompozice tak nemá významný vliv na míru její konzumace.

U lísky je celkový kvadratický model statisticky významný ($p < 0,001$) a vysvětluje 6,2 % variability v její konzumaci. Oba koeficienty jsou statisticky významné a jejich hodnoty naznačují, že konzumace lísky nejprve klesá, poté se zpomaluje, a nakonec opět narůstá (obr. 13).



Obr. 13: Kvadratický vztah mezi mírou konzumace (počet zkonsumovaných koleček na jedince za hodinu, kterou strávil s potravou mezi jednotlivými kontrolami) jednotlivých druhů opadu a délkou dekompozice (dny) u svinky obecné. Data byla použita ze souboru dat s omezenou nabídkou listového opadu.

Kvadratický model u javoru je statisticky významný ($p < 0,001$) a vysvětluje 11,3 % variability v datech. Lineární člen je záporný ($p < 0,001$), což naznačuje klesající trend konzumace v čase, kladný kvadratický člen signalizuje zpomalení poklesu v pozdější fázi dekompozice, avšak je statisticky nevýznamný ($p = 0,1$).

4.5.5. Konzumace svinkami s plnou nabídkou opadu

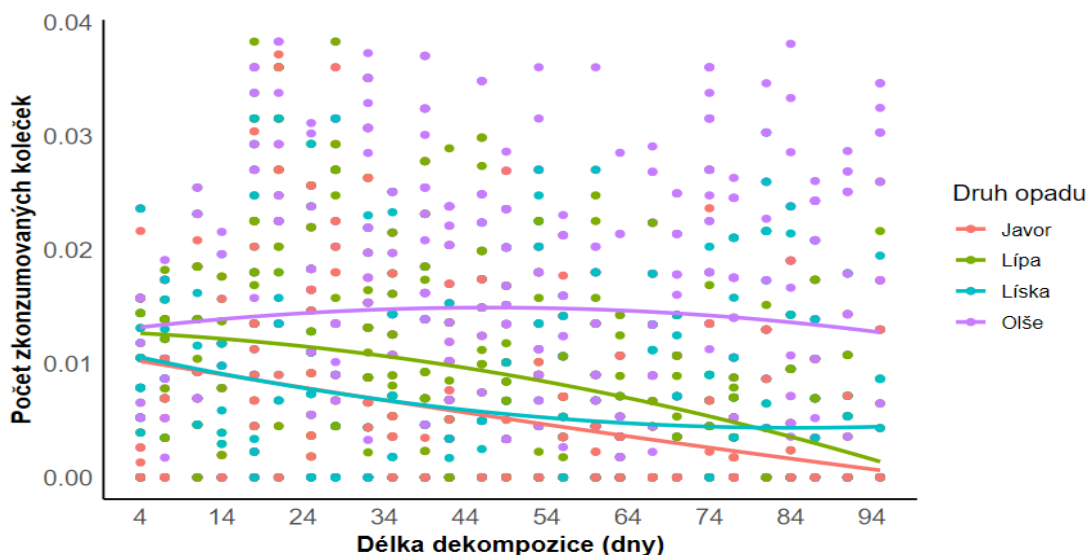
V datech s plnou nabídkou opadu, kde byly odstraněny kontroly se 100% konzumací, vykazuje míra konzumace lípy v průběhu dekompozice klesající a slabě nelineární trend. Konzumace olše se v čase příliš nemění a celkový model je statisticky nesignifikantní. Konzumace lísky v první části dekompozice klesá, ale v pozdější fázi dochází k jejímu mírnému nárůstu. Konzumace javoru v průběhu dekompozice klesá téměř lineárně (obr. 14).

Celkový kvadratický model vztahu mezi mírou konzumace lípy a délkou dekompozice je statisticky významný ($p < 0,001$) a vysvětluje přibližně 14 % variability v její konzumaci ($R^2 = 0,14$; tab. 4). Lineární člen není statisticky významný a záporný kvadratický člen, který je těsně pod hranicí významnosti ($p = 0,056$), signalizuje slabý nelineární pokles její palatability v průběhu dekompozice.

Celkový kvadratický model olše lepkavé není statisticky významný ($p = 0,296$) a vysvětluje minimální variabilitu v její konzumaci ($R^2 = 0,004$). Lineární ani kvadratický člen nejsou statisticky významné. Ve výsledku se konzumace olše v čase výrazně nemění, avšak při grafickém zobrazení dat lze na začátku dekompozice pozorovat nárůst konzumace olše, který se postupně zpomaluje.

U lísky obecné je vztah mezi mírou konzumace a délkou dekompozice statisticky signifikantní ($p < 0,001$) a vysvětluje přibližně 6 % variability v datech ($R^2 = 0,063$). Oba koeficienty jsou statisticky významné a jejich hodnoty naznačují pokles konzumace v čase, který se v pozdější fázi dekompozice zpomalí, a následně míra konzumace začne pomalu narůstat (obr. 14).

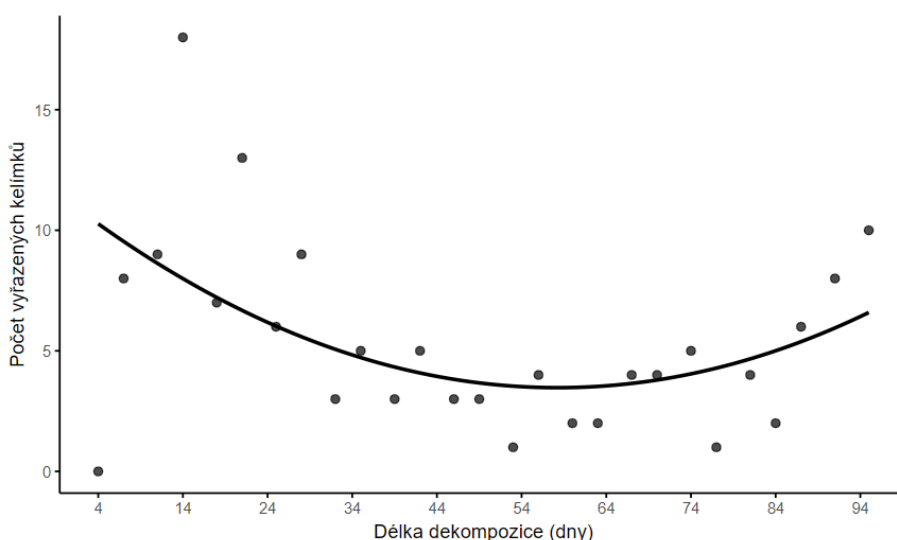
Stejně tak i kvadratický model javoru klen je statisticky významný ($p < 0,001$) a vysvětluje přibližně 14 % variability v konzumaci ($R^2 = 0,136$). Záporný lineární člen je statisticky signifikantní ($p = 0,005$) a naznačuje klesající trend konzumace javoru svinkou. Kvadratický člen není statisticky významný ($p = 0,7$).



Obr. 14: Kvadratický vztah mezi mírou konzumace (počet zkonzumovaných koleček na jedince za hodinu, kterou strávil s potravou mezi jednotlivými kontrolami) jednotlivých druhů opadu a délkou dekompozice (dny) u svinky obecné. Data byla použita z dat s plnou nabídkou opadu, které byly ochuzeny o kontroly se 100% konzumací druhu listového opadu.

4.5.6. Srovnání dat konzumace stínkami s omezenou a plnou nabídkou opadu

Vztah mezi délkou dekompozice a počtem vyřazených kelímků je u svinky statisticky významný ($p = 0,04$; $R^2 = 24$). V první fázi experimentu nejprve počet vyřazených kelímků klesá, avšak po určitém bodě začne opět narůstat (obr. 15). Svinky tak nejčastěji dosahovaly 100% míry konzumace jednoho z druhů opadu na začátku a na konci experimentu.



Obr. 15: Počet vyřazených kelímků v datech s plnou nabídkou v závislosti na délce dekompozice listového opadu. Vyřazeny byly kelímky s úplnou konzumací jednoho z druhů listového opadu a kelímky s mláďaty.

Při porovnání výsledků kvadratické regrese mezi daty s omezenou a plnou nabídkou listového opadu, lze pozorovat, že hodnoty interceptu jsou v datech s plnou nabídkou

nižší než v datech s omezenou nabídkou (tab. 4). Tento výsledek naznačuje, že po odstranění extrémních hodnot (tedy 100% konzumace) došlo ke snížení celkové míry konzumace listového opadu.

Nejvýznamnější změnu v kvadratickém koeficientu lze pozorovat u lípy. Tento druh opadu má v datech s omezenou nabídkou kladný kvadratický koeficient, zatímco v datech s plnou nabídkou je záporný. To znamená, že data s omezenou nabídkou naznačovala zvyšující se konzumaci v pozdějších fázích dekompozice, zatímco data s plnou nabídkou ukazují spíše zpomalující se trend.

S výjimkou olše vykazují data s plnou nabídkou vyšší hodnoty koeficientu determinace (R^2), což znamená, že lépe vysvětlují vztah mezi mírou konzumace a délkou dekompozice. U lípy a javoru zůstávají p-hodnoty v obou datasetech stejné. U lísky se mírně liší, kdy menší p-hodnota je v datech s omezenou nabídkou. U olše však zůstává p-hodnota v obou případech vysoká, což u ní naznačuje slabý a nevýznamný vztah mezi mírou konzumace a délkou dekompozice.

Tab. 4: Výstup z kvadratické regrese u jednotlivých druhů listového opadu svinky obecné. Dataset označuje data s omezenou nabídkou (jsou zahrnuty hodnoty ze všech kontrol) a data s plnou nabídkou (omezeny o kontroly se 100% konzumací). Tučně zvýrazněné koeficienty a p-hodnoty značí statistickou významnost ($p < 0,05$).

Druh	Dataset	Intercept	Lineární koef.	Kvadratický koef.	R^2	P-hodnota
Lípa	Omezená n.	0.0180	-1.54e-04	1.36e-07	0.121	< 2.2e-16
Olše	Omezená n.	0.0160	2.82e-05	-1.41e-07	0.001	0.6291
Líska	Omezená n.	0.0140	-2.22e-04	1.48e-06	0.062	1.10e-11
Javor	Omezená n.	0.0139	-1.89e-04	7.27e-07	0.113	< 2.2e-16
Lípa	Plná n.	0.0128	-3.10e-05	-9.39e-07	0.140	< 2.2e-16
Olše	Plná n.	0.0129	8.81e-05	-9.39e-07	0.004	0.2959
Líska	Plná n.	0.0112	-1.61e-04	9.54e-07	0.063	7.93e-10
Javor	Plná n.	0.0107	-1.21e-04	1.52e-07	0.136	< 2.2e-16

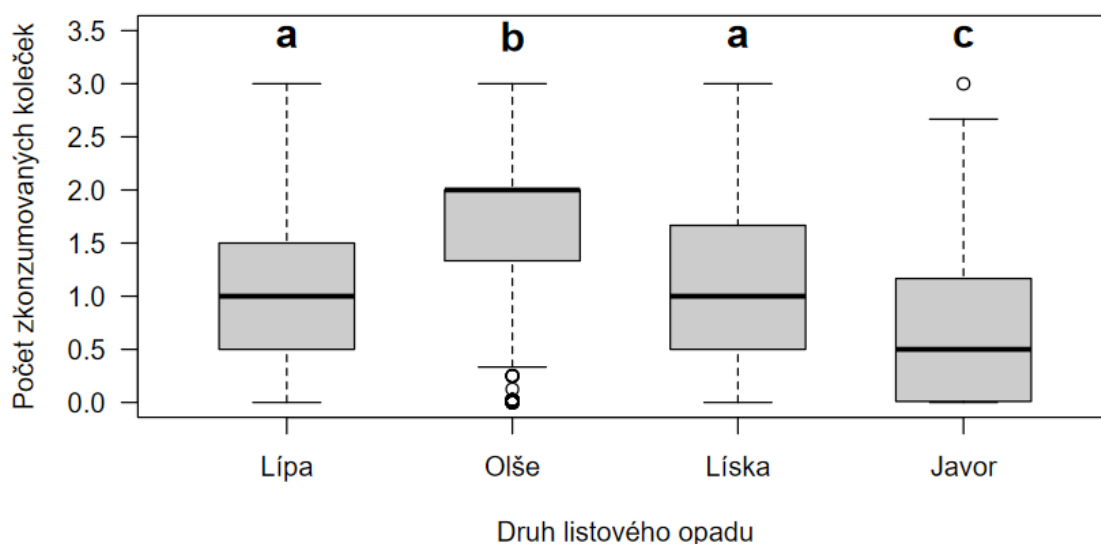
4.5.7 Srovnání vztahu mezi palatabilitou opadu a délkou jeho dekompozice u stínky a svinky

Při porovnání výsledků kvadratické regrese (data byla vybrána z dat s plnou nabídkou) mezi stínkou a svinkou lze u jednotlivých druhů listového opadu pozorovat několik rozdílů v trendech konzumace. Svinka konzumuje lípu méně než stínka a její konzumace s délkou dekompozice klesá, zatímco u stínky lze nejprve pozorovat nárůst, následovaný poklesem konzumace. U olše oba druhy stejnonožců vykazují podobný trend. Na začátku dekompozice nejprve dochází k nárůstu míry konzumace, který se postupně zpomaluje.

U svinky však tento trend není statisticky signifikantní. U stínky lze v průběhu dekompozice pozorovat velmi mírný pokles konzumace lísky. Avšak ani jeden z koeficientů nemá statisticky významné hodnoty. Svinka má podobný lineární negativní koeficient jako stínka, ale její kladný kvadratický koeficient naznačuje, že ke konci dekompozice dochází ke výraznému zpomalení poklesu konzumace lísky. Oba druhy stejnonožců konzumují javor v průběhu dekompozice stále méně. Zatímco u stínky se tempo poklesu s časem snižuje, u svinky je pokles téměř lineární.

4.6. Preference druhů listového opadu stejnonožci

Oba druhy stejnonožců nejvíce preferovaly olši lepkavou. Stínka průměrně konzumovala 1,65 koleček olše na jedince za kontrolu, zatímco svinka 1,38 koleček. Stínka po olši nejvíce konzumovala lísku (1,05) a lípu (1,04). Tyto preference se však měnily v průběhu dekompozice. Zatímco zpočátku stínka více preferovala lípu, v pozdější fázi upřednostňovala lísku, přičemž zájem o lípu dále klesal. Stínka projevila nejnižší zájem o opad javoru (obr. 16).



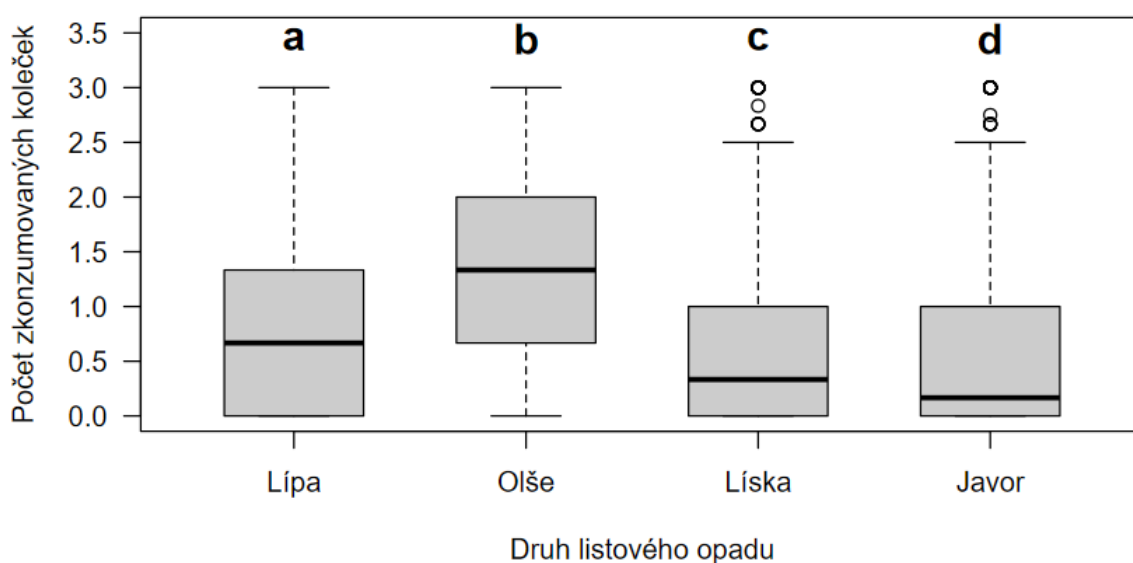
Obr. 16: Konzumace jednotlivých druhů opadů u stínky obecné, vyjádřená jako průměrné množství sněžených koleček na jedince v kelímku za kontrolu. Písmena nad boxploty označují statisticky významné rozdíly v konzumaci mezi jednotlivými dřevinami (Wilxonovy párové testy, $p < 0,05$). Lípa a líska se statisticky nelišily (stejně písmeno "a"), zatímco olše i javor byly konzumovány od všech statisticky odlišně.

Významné rozdíly v konzumaci jednotlivých druhů listového opadu potvrdila i statistická analýza (Kruskal-Wallis; $\chi^2 = 669$; $df = 3$; $p < 0,001$). Olše byla konzumována výrazně více než všechny ostatní druhy, zatímco javor byl konzumován nejméně. Mezi

lípou a lískou nebyl zjištěn statisticky významný rozdíl v konzumaci (obr. 16), což naznačuje, že je stínka přijímala v podobné míře.

Svinka po olši nejvíce konzumovala lípu (0,87 kolečka/jedince za kontrolu), následovala líska (0,62) a nejméně preferovaný byl javor (0,56; obr. 17). Avšak preference svinky se měnily v průběhu dekompozice, kdy ve starším opadu upřednostňovala lísku před lípou.

Statistická analýza (Kruskal-Wallisův test) potvrdila významné rozdíly v konzumaci všech druhů listového opadu svinkou ($\chi^2 = 412$; $df = 3$; $p < 0,001$). Výsledky ukázaly, že olše byla jednoznačně nejpreferovanějším druhem, zatímco javor byl konzumován nejméně. Dále bylo zjištěno, že líska byla konzumována signifikantně méně než lípa (obr. 17).



Obr. 17: Konzumace jednotlivých druhů listového opadu svinkou obecnou, vyjádřená jako průměrné množství zkonzumovaných koleček na jedince za kontrolu. Písmena nad boxploty označují statisticky významné rozdíly v konzumaci mezi jednotlivými dřevinami (Wilcoxonovy párové testy, $p < 0,05$). U všech čtyř druhů opadu byla míra konzumace svinkou statisticky odlišná.

4.7. Chemická analýza listového opadu

K posouzení změn chemického složení listového opadu během dekompozice byla provedena elementární CHNS analýza, přičemž obsah síry v listech byl pod detekčním limitem přístroje. Z toho důvodu byly analyzovány pouze tři prvky: uhlík, dusík a vodík.

4.7.1. Procentuální zastoupení jednotlivých prvků u různých druhů listového opadu.

Při porovnání průměrného procentuálního zastoupení jednotlivých prvků v sušině listového opadu, se ukázalo, že olše má nejvyšší hodnoty koncentrace u všech tří měřených prvků, po ní následovala líska, lípa, a nakonec nejnižší hodnoty měl javor (tab. 5). Průměrné procentuální zastoupení uhlíku a dusíku je u opadu olše razantně větší než u ostatních druhů stromů. Stejně tak i poměr C/N je u olše výrazně nižší. Rozdíl v obsahu vodíku mezi olší a lískou nebyl tak výrazný jako u uhlíku a dusíku.

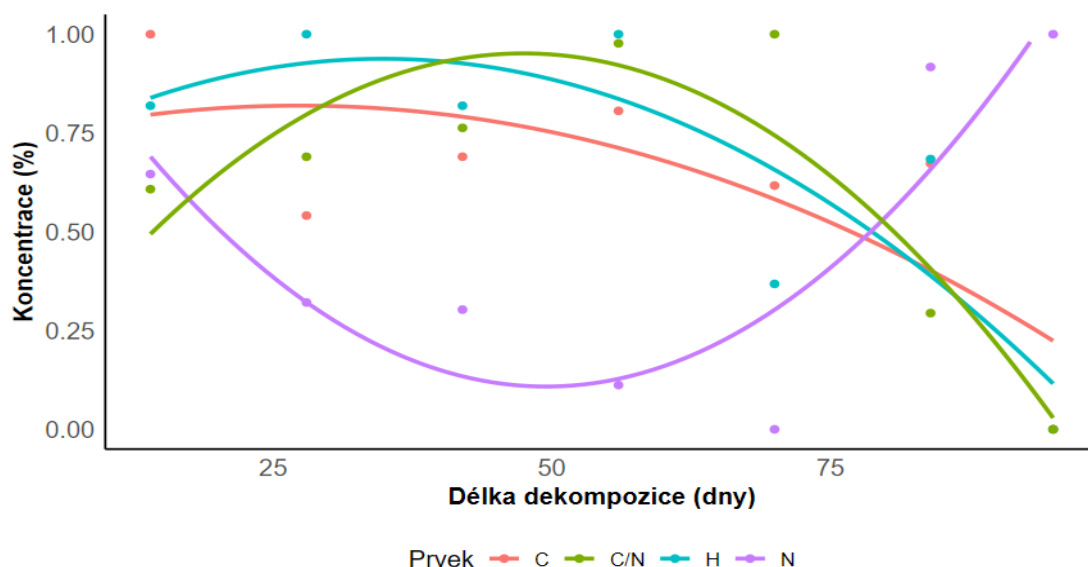
Tab. 5: Průměrné procentuální zastoupení prvků C, H, N a poměru C/N u jednotlivých druhů stromů.

Druh stromu	C (%)	H (%)	N (%)	C/N
Olše lepkavá	47,29	6,09	3,12	15,42
Líška obecná	43,33	5,73	1,66	26,17
Lípa srdčitá	43,07	5,62	1,65	26,27
Javor klen	40,67	5,32	1,35	30,26

4.7.2. Změna koncentrace prvků v průběhu dekompozice u jednotlivých druhů opadu

V této kapitole je pomocí kvadratické regrese sledován vztah mezi koncentrací jednotlivých prvků a délkou dekompozice. U všech druhů stromů a jejich prvků vyšel celkový kvadratický model statisticky signifikantně ($p < 0,001$, tab. 6).

U lípy se koncentrace uhlíku a vodíku v průběhu dekompozice snižují, zatímco koncentrace dusíku se nejprve snižuje a poté opět roste (obr. 18). Tento vývoj také naznačuje tvar křivky poměru C/N, kdy poměr nejprve roste a poté výrazně klesá. Hodnoty koeficientů naznačují, že pokles koncentrace uhlíku je u lípy zpočátku pomalejší, ale postupem času se zrychluje. I když kvadratický koeficient není u uhlíku statisticky významný ($p = 0,1$), model vysvětluje přibližně 48 % variability v datech. Pokles vodíku je pomalejší, ale oba koeficienty jsou statisticky významné a model vysvětluje přibližně 66 % variability. Koncentrace dusíku vykazuje v průběhu dekompozice tvar U, což potvrzuje statisticky významný kladný kvadratický koeficient. Tento model vysvětluje přibližně 70 % variability v datech. U poměru C/N je zaznamenán nejvyšší podíl vysvětlené variability (75 %) a jeho křivka má konkávní tvar. U modelů dusíku a poměru C/N jsou oba regresní koeficienty statisticky významné ($p < 0,001$; tab. 6)

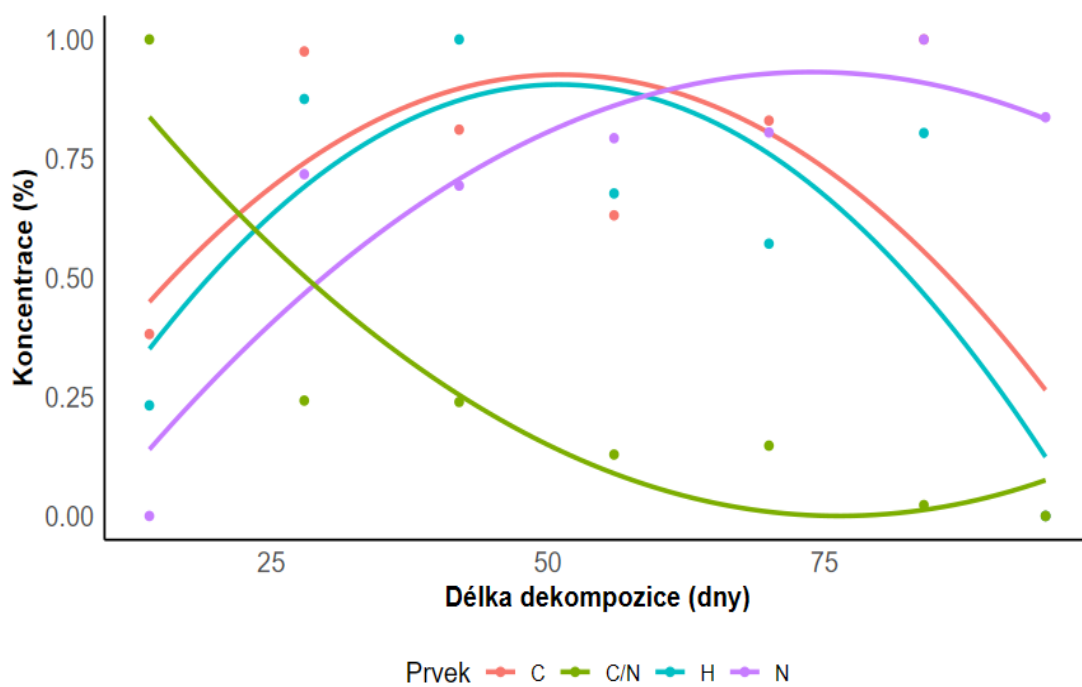


Obr. 18: Kvadratický vztah mezi koncentrací prvků C, H, N (v %), poměru C/N a délkou dekompozice u lípy srdčité. Data koncentrací prvků byla standardizována pomocí „min-max normalizace.“

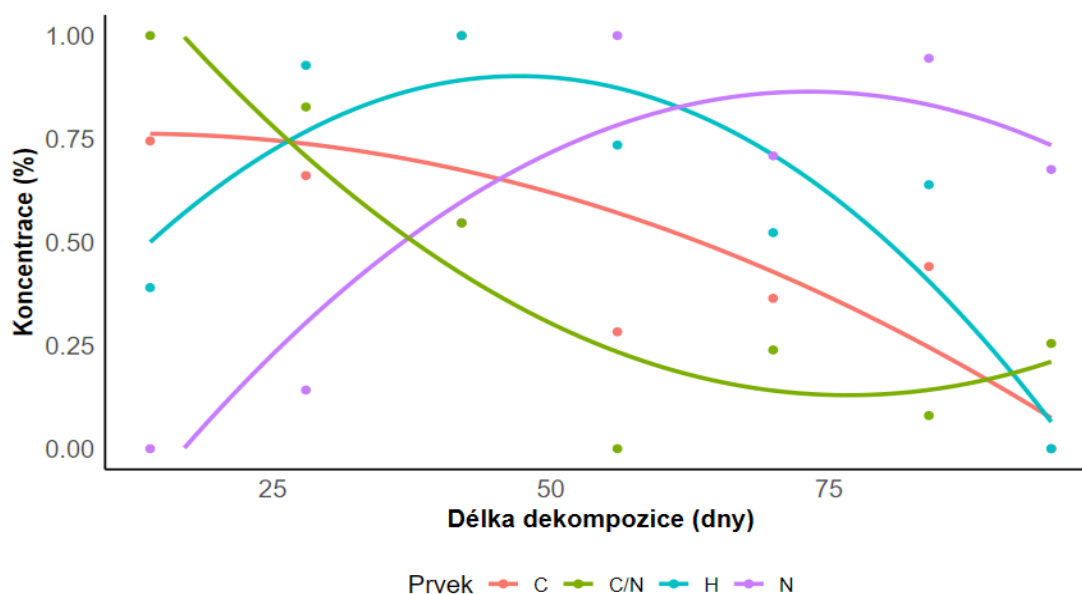
Koncentrace prvků C, H a poměru C/N se u olše v průběhu dekompozice snižují, zatímco koncentrace dusíku narůstá. Nárůst dusíku a současný pokles uhlíku se odráží také v klesajících hodnotách poměru C/N (obr. 19). U olše se koncentrace uhlíku zpočátku dekompozice mírně zvyšuje, ale později prudce klesá (obrácená U-křivka). Tento průběh potvrzuje i záporný kvadratický koeficient ($p < 0,001$), přičemž model vysvětluje přibližně 39 % variability. Podobný průběh má i vodík, jehož model vysvětlil větší část variability než uhlík ($R^2 = 0,56$). Lineární koeficienty u obou modelů nejsou statisticky signifikantní (tab. 6). Koncentrace dusíku v čase stabilně roste, přičemž v pozdější fázi se růst zpomaluje. Model vysvětluje 79 % variability v datech. Poměr C/N výrazně klesá, přičemž pokles se v konečné fázi zpomaluje, až přechází k mírnému nárůstu. Celkový model poměru C/N vysvětluje největší variabilitu v datech u olše ze všech prvků (79 %). U modelů dusíku a poměru C/N byly oba regresní koeficienty statisticky významné ($p < 0,001$; tab. 6)

U lísky obecné dochází v průběhu dekompozice k poklesu koncentrace uhlíku, vodíku a poměru C/N, zatímco koncentrace dusíku roste (obr. 20). U lísky koncentrace uhlíku v průběhu rozkladu klesá ($p < 0,001$) a v pozdější fázi se tento pokles zrychluje, i když kvadratický koeficient není statisticky významný ($p = 0,17$). Model vysvětluje přibližně 58 % variability v datech. U vodíku lze v první polovině dekompozice pozorovat nárůst jeho koncentrace, avšak poté je následuje její prudký pokles (obr. 20). Oba regresní koeficienty jsou statisticky významné ($p < 0,001$) a model vysvětluje přibližně

69 % variability. Koncentrace dusíku se postupně zvyšuje, v závěru dekompozice však růst zpomaluje a mírně klesá. Tento model vysvětluje 83 % variability v datech. Poměr C/N se s časem výrazně snižuje, přičemž se pokles zpomaluje ($p < 0,001$). Tento model má nejvyšší vysvětlenou variabilitu ze všech – 85 %.

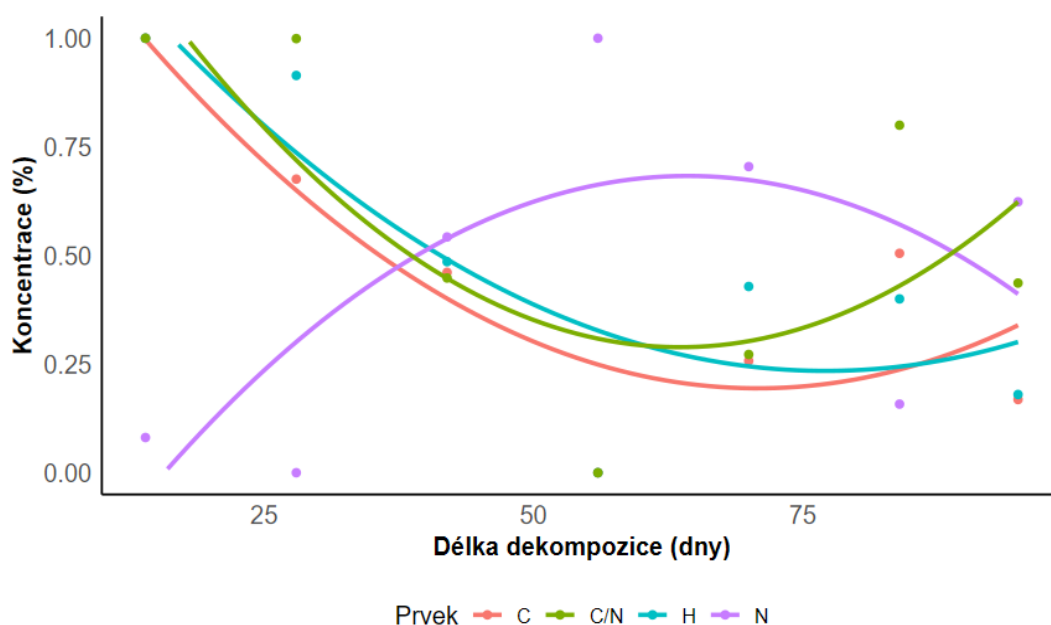


Obr. 19: Kvadratický vztah mezi koncentrací prvků C, H, N (v %), poměru C/N a délkou dekompozice u olše lepkavé. Data koncentrací prvků byla standardizována pomocí „min-max normalizace.“



Obr. 20: Kvadratický vztah mezi koncentrací prvků C, H, N (v %), poměru C/N a délkou dekompozice u lísky obecné. Data koncentrací prvků byla standardizována pomocí „min-max normalizace.“

Také u javoru se v průběhu dekompozice snižuje koncentrace prvků C, H a poměru C/N. Jejich pokles je v první fázi dekompozice razantní, avšak přibližně za polovinou její délky se rychlost poklesu zpomaluje a následně dochází k mírnému nárůstu jejich koncentrací. Koncentrace dusíku v průběhu dekompozice roste, ale přibližně za polovinou délky dekompozice se tento růst zastavuje a přechází v postupný pokles (obr. 21). U javoru dochází k poklesu koncentrace uhlíku v čase ($p < 0,001$), přičemž kladný kvadratický koeficient ($p < 0,001$) naznačuje zpomalení tohoto poklesu v pozdější fázi dekompozice. Model vysvětluje přibližně 71 % variability v datech. Velmi podobné trendy jako u uhlíku lze také pozorovat u vodíku a poměru C/N. Oba mají statisticky signifikantní záporné lineární koeficienty a statisticky signifikantní kladné kvadratické koeficienty, které naznačují výrazný pokles koncentrace s časem, avšak tento pokles se postupně zpomaluje. U vodíku model vysvětluje asi 70 % a u poměru C/N přibližně 55 % variability. Koncentrace dusíku naopak v průběhu dekompozice roste, což potvrzují kladný lineární a záporný kvadratický koeficient (oba $p < 0,001$). Tento model dokládá nárůst dusíku zejména v první polovině rozkladu, s následným zpomalením a poklesem v pozdější fázi (obr. 21).



Obr. 21: Kvadratický vztah mezi koncentrací prvků C, H, N (v %), poměru C/N a délkou dekompozice u javoru klen. Data koncentrací prvků byla standardizována pomocí „min-max normalizace.“

Tab. 6: Porovnání výsledků kvadratických regresních analýz u jednotlivých druhů listových opadů a jejich prvků. Tučně zvýrazněné hodnoty u lineárního a kvadratického koeficientu a p-hodnoty jsou statisticky významné.

Druh	Prvek	Intercept	Lineární koeficient	Kvadratický koeficient	R ²	P-hodnota
Lípa	C	43.156	-3.176	-1.230	0.481	3.83e-04
Lípa	H	5.635	-0.517	-0.294	0.657	2.66e-06
Lípa	N	1.641	0.162	0.393	0.704	4.48e-07
Lípa	CN	26.400	-4.061	-6.939	0.746	7.27e-08
Olše	C	47.363	-0.613	-3.161	0.387	2.82e-03
Olše	H	6.105	-0.164	-0.676	0.562	5.03e-05
Olše	N	3.112	1.520	-0.854	0.788	8.42e-09
Olše	CN	15.481	-9.134	4.739	0.793	6.11e-09
Líska	C	43.379	-2.946	-0.743	0.581	2.92e-05
Líska	H	5.738	-0.252	-0.414	0.686	9.18e-07
Líska	N	1.667	0.453	-0.256	0.825	8.45e-10
Líska	CN	26.208	-8.826	4.244	0.846	1.73e-10
Javor	C	40.693	-2.285	1.645	0.712	3.23e-07
Javor	H	5.324	-0.454	0.233	0.695	6.39e-07
Javor	N	1.354	0.190	-0.230	0.444	8.75e-04
Javor	CN	30.287	-5.455	6.905	0.547	7.53e-05

4.7.3. Porovnání druhů stromů podle trendů chemického složení během dekompozice

V této kapitole budou na základě výsledků z kvadratické regresní analýzy porovnány trendy ve změně chemického složení u jednotlivých druhů opadu v závislosti na délce dekompozice.

Nejrychlejší ztrátu uhlíku vykazuje lípa, která má nejvyšší záporný lineární koeficient (tab. 6). U olše koncentrace uhlíku nejprve roste, ale v pozdější fázi dekompozice výrazně klesá. Pokles uhlíku u lísky je výrazný a téměř lineární. U javoru naopak uhlík nejprve klesá a poté se jeho pokles zpomaluje.

Největší pokles vodíku je u lípy a lísky, kdy se sice zpočátku dekompozice jejich koncentrace zvyšuje, ale později dochází k jejímu razantnímu poklesu. U olše je trend podobný, vodík ale ubývá až v pozdější fázi dekompozice. Koncentrace vodíku u javoru se chová opačně: v počáteční fázi dekompozice se koncentrace nejprve rychle snižuje, ale poté se rychlost poklesu zpomaluje.

Olše má ze všech druhů opadu nejrychlejší nárůst dusíku, který se v pozdější fázi dekompozice zpomalí. U lípy má křivka U-tvar, což znamená, že koncentrace dusíku nejprve klesá a poté dochází k jejímu nárůstu. Líska a javor vykazují podobný trend, kdy se koncentrace dusíku postupně zvyšuje, ale s délkou dekompozice rychlost nárůstu klesá.

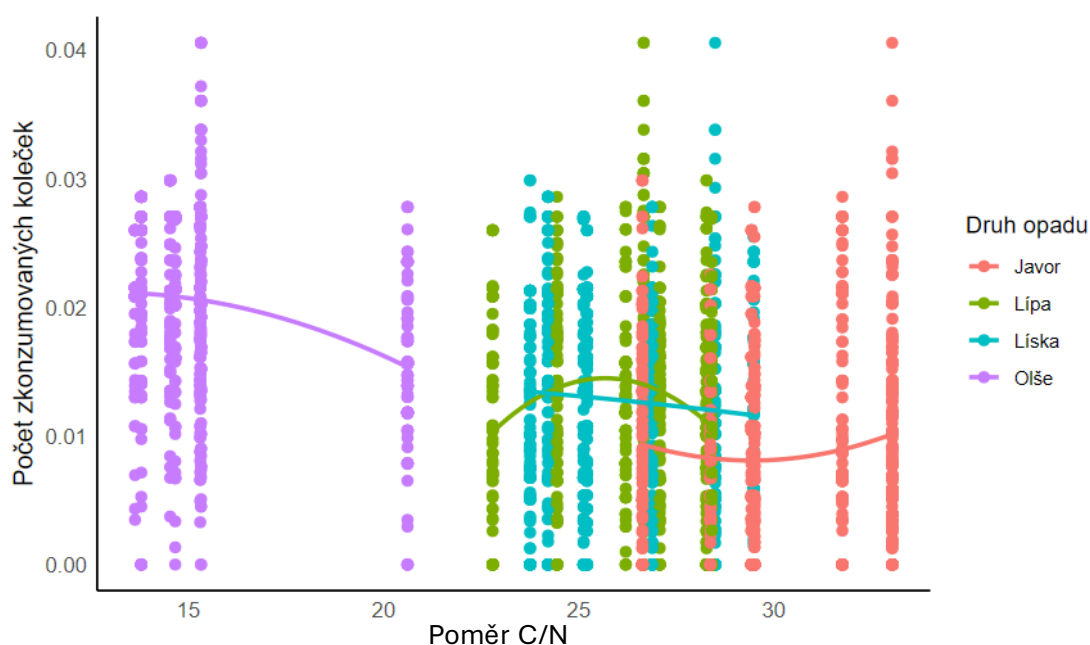
Nejvýznamnější pokles poměru C/N je u olše. Javor a líska vykazují podobný trend, kdy se jejich poměr C/N nejprve razantně snižuje, ale rychlost poklesu se následně zpomaluje. U javoru dokonce v pozdní fázi dekompozice dochází k opětovnému nárůstu hodnot C/N. Poměr C/N u lípy vykazuje tvar obrácené U-křivky, tedy nejprve dochází k jeho nárůstu, po němž následuje jeho výrazný pokles.

4.7.4. Vztah mezi mírou konzumace stínky a chemickým složením jednotlivých druhů listového opadu

U lípy a javoru je nalezena statisticky významná kvadratická závislost mezi mírou konzumace a poměrem C/N, kdy u lípy měla konzumace tvar obráceného U, zatímco u javoru naopak tvar U. U olše je sice celý model statisticky významný, avšak koeficienty nikoliv. Při grafickém zobrazení se rýsuje slabě klesající trend. U lísky není prokázán žádný statisticky významný vztah a konzumace s rostoucím C/N jen nepatrně klesá (obr. 18).

U lípy je model kvadratické regrese statisticky významný ($p < 0,001$), stejně jako oba koeficienty. Míra konzumace roste s poměrem C/N, ale při vyšších hodnotách C/N začíná klesat. Model vysvětluje asi 3,6 % variability. Tento výsledek podporuje i Spearmanova korelace, která ukázala slabý, ale statisticky významný negativní vztah mezi poměrem C/N a konzumací lípy ($p = -0,08$; $p = 0,025$). U olše je model rovněž statisticky významný ($p < 0,001$), ale ani lineární, ani kvadratický koeficient statisticky významný není. Nebyl tak prokázán jasný vztah mezi konzumací olše a poměrem C/N, přesto lze v grafickém zobrazení pozorovat slabý klesající trend v její konzumaci s rostoucím C/N (obr. 22). Tento trend koresponduje s výsledky Spearmanovy korelace, která ukázala nejvýraznější negativní vztah ze všech testovaných dřevin ($p = -0,24$; $p < 0,001$). Model vysvětluje 8,1 % variability, tedy nejvíce ze všech sledovaných druhů. U lísky není vztah mezi konzumací a C/N statisticky potvrzen ($p = 0,08$) a stejně tak ani jeden z koeficientů není statisticky významný. Při grafickém zobrazení je patrný jen velmi mírný pokles konzumace rostoucím poměrem C/N, což odpovídá výsledku Spearmanovy

korelace, která však nebyla statisticky významná ($p = -0,06$; $p = 0,089$). Vysvětlená variabilita činí pouze 0,6 %. U javoru je model kvadratické regrese statisticky významný ($p = 0,01$) a stejně tak jsou významné i oba koeficienty. Jak naznačují hodnoty koeficientů, míra konzumace javoru při vyšším poměru C/N nejprve klesá, ale poté se mírně zvyšuje (obr. 22). Přesto však Spearmanova korelace vyšla jako statisticky nevýznamná ($p = 0,068$; $p = 0,053$) a tento model vysvětluje pouze 1,1 % variability v datech.



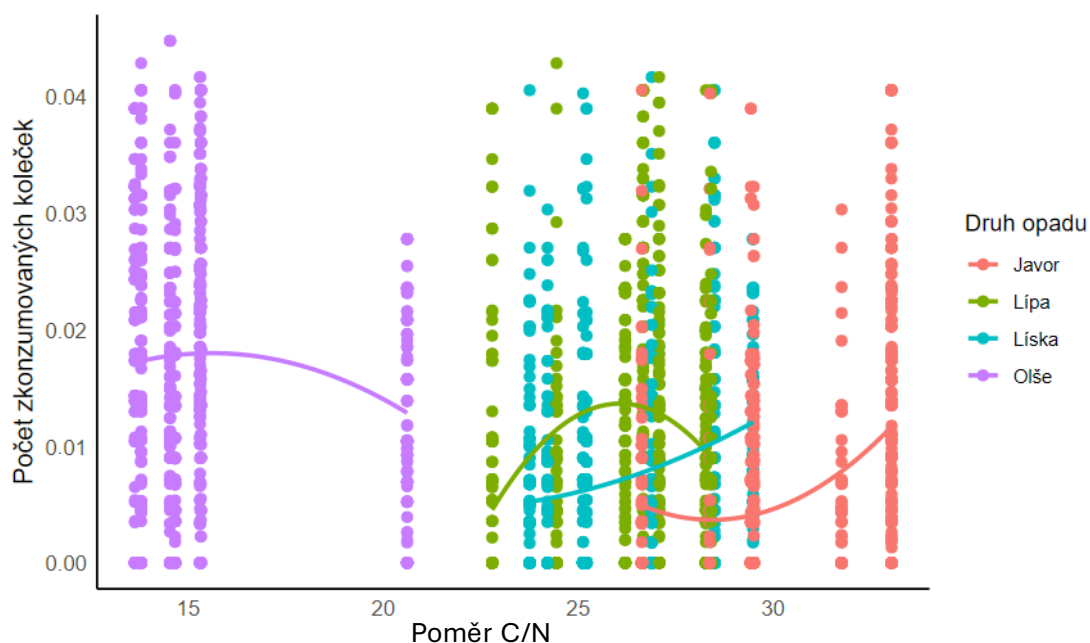
Obr. 22: Vztah mezi poměrem C/N a mírou konzumace (vyjádřenou jako počet zkonzumovaných koleček na jedince za hodinu, kterou strávil s potravou mezi jednotlivými kontrolami) jednotlivých druhů listového opadu stínkou obecnou. Barevně jsou odlišeny jednotlivé druhy opadu: javor (červeně), lípa (zeleně), líska (modře) a olše (fialově). Křivky znázorňují průběh kvadratického modelu pro každý druh opadu.

4.7.5. Vztah mezi mírou konzumace svinky a chemickým složením jednotlivých druhů listového opadu

Konzumace lípy svinkou nejprve stoupá s rostoucím poměrem C/N, ale po dosažení určité hodnoty začíná klesat. U olše konzumace mírně klesá se zvyšujícím se poměrem C/N, i když vztah není výrazný. U lísky je zaznamenán slabý nárůst konzumace při vyšších hodnotách C/N, ale bez jasného trendu. U javoru konzumace nejprve klesá, následně při vyšším poměru C/N opět roste.

U lípy je celkový model kvadratické regrese statisticky významný, stejně tak i oba koeficienty. Její konzumace svinkou nejprve roste s rostoucím poměrem C/N, ale při určité vyšší hodnotě tohoto poměru začne míra konzumace klesat (obr. 23).

Tento model vysvětluje 6,4 % variability v datech. Avšak výsledky Spearmanovy korelace neodhalily významný vztah mezi těmito proměnnými ($p = 0,037$; $p = 0,30$). U olše je model kvadratické regrese statisticky významný, ale koeficienty významné nejsou. Hodnoty koeficientů naznačují, že míra konzumace klesá se zvyšujícím se poměrem C/N a model vysvětluje pouze 2,2 % variability. Ani Spearmanova korelace zde nepotvrdila statisticky významný vztah ($p = -0,056$; $p = 0,12$) a naznačuje pouze velmi slabý negativní trend. Celkový model kvadratické regrese u lísky je statisticky významný ($p < 0,001$), avšak žádný z koeficientů nenabývá statisticky významných hodnot. Při grafickém zobrazení hodnot křivka vztahu naznačuje, že s rostoucí koncentrací C/N svinka konzumují lísku více (obr. 23). Model vysvětluje 7,2 % variability. Tento výsledek podporuje i Spearmanova korelace, která ukázala středně silný pozitivní vztah ($p = 0,283$; $p < 0,001$). U javoru jsou všechny parametry statisticky významné, přičemž míra jeho konzumace nejprve s rostoucím poměrem C/N klesá, avšak v pozdější fázi opět narůstá (obr. 23). Model vysvětluje přibližně 12 % variability v datech. Tento výsledek je v souladu i s významnou pozitivní korelací podle Spearmanova testu ($p = 0,323$; $p < 0,001$), která potvrzuje nárůst konzumace při vyšších hodnotách C/N.



Obr. 23: Vztah mezi poměrem C/N a mírou konzumace (vyjádřenou jako počet zkonsumovaných koleček na jedince za hodinu, kterou strávil s potravou mezi jednotlivými kontrolami) jednotlivých druhů listového opadu svinkou obecnou. Barevně jsou odlišeny jednotlivé druhy opadu: javor (červeně), lípa (zeleně), líska (modře) a olše (fialově). Křivky znázorňují průběh kvadratického modelu pro každý druh opadu.

4.7.6. Srovnání trendů mezi stínkou a svinkou

U stínky je patrné, že nejvyšší míra konzumace lípy nastává při středních hodnotách poměru C/N. Velmi podobný trend je sledován také u svinky, avšak je výraznější než u stínky (tab. 7). U stínky byla navíc zaznamenána slabá negativní korelace mezi konzumací lípy a C/N, zatímco u svinky se tato korelace neprokázala.

Z výsledků kvadratické regrese mezi konzumací olše a poměrem C/N vyplývá, že ani u jednoho druhu stejnonožce nejsou regresní koeficienty statisticky významné (tab. 7). Přesto lze u obou druhů sledovat tendenci preferovat listový opad olše s nižším poměrem C/N. Tento trend byl u stínky podpořen negativní korelací mezi konzumací a C/N, zatímco u svinky byl vztah nevýrazný.

Model kvadratické regrese u stínky neprokázal žádný vztah mezi mírou konzumace opadu lísky a poměrem C/N a stejně tak nebyla prokázána ani korelace mezi těmito proměnnými. U svinky je pozorován slabý efekt, kdy větší míra konzumace nastává při vyšších hodnotách poměru C/N. Tento vzorec je podpořen i pozitivní korelací mezi oběma proměnnými.

Konzumace javorového opadu u stínky mírně roste s rostoucím poměrem C/N. U svinky je tento trend výraznější, což potvrzuje i vyšší hodnota kladného kvadratického koeficientu (tab. 7) a naznačuje, že svinka konzumuje javor s vyšším C/N intenzivněji než stínka. Tento vztah je podpořen pozitivní korelací u svinky, zatímco u stínky zůstává souvislost nevýrazná.

Tab. 7: Porovnání výsledků kvadratických regresních analýz vztahu mezi mírou konzumace jednotlivých druhů listového opadu a jejich poměrem C/N. Tučně jsou zvýrazněny statisticky významné koeficienty a p-hodnoty ($p < 0,05$).

opad	Konzument	Intercept	Lineární koeficient	Kvadratický koeficient	R ²	P-hodnota
Lípa	Stínka	-0.317	0.0258	-0.00050	0.036	3.16e-07
Olše	Stínka	0.006	0.0024	-0.00009	0.082	1.16e-15
Líška	Stínka	0.013	0.0003	-0.00001	0.006	8.01e-02
Javor	Stínka	0.146	-0.0094	0.00016	0.011	1.10e-02
Lípa	Svinka	-0.563	0.0442	-0.00085	0.064	5.46e-12
Olše	Svinka	-0.032	0.0064	-0.00020	0.022	1.48e-04
Líška	Svinka	0.057	-0.0049	0.00011	0.072	2.15e-13
Javor	Svinka	0.309	-0.0215	0.00038	0.119	< 2.2e-16

4.8. Vztah mezi změnou palatability opadu a jeho chemickým složením u stínky

Tato kapitola shrnuje výsledky z předešlých kapitol a sleduje změny míry konzumace stínkou v závislosti na poměru C/N a délce dekompozice a změny poměru C/N v průběhu dekompozice u jednotlivých druhů listového opadu. Míra konzumace v závislosti na délce dekompozice byla převzata z datového souboru „Omezená nabídka“.

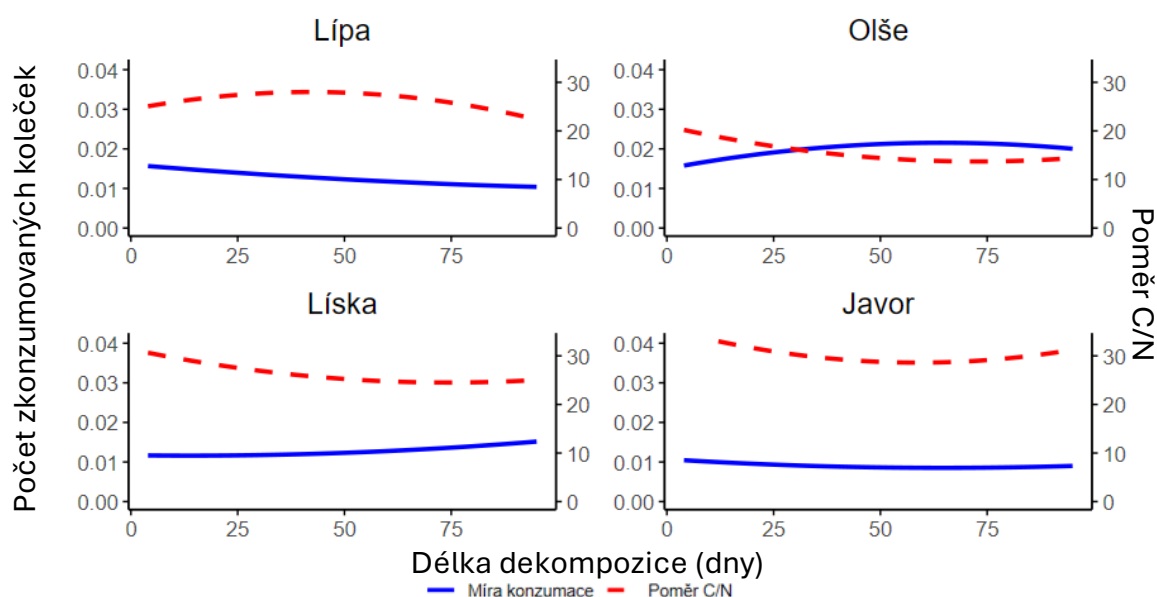
U lípy je potvrzen statisticky významný vztah mezi mírou konzumace a oběma faktory – délkou dekompozice i poměrem C/N. Byla u ní zaznamenána klesající palatabilita v průběhu dekompozice (obr. 24), což také potvrzuje regresní analýza. Poměr C/N u lípy během dekompozice nejprve mírně rostl, poté výrazně klesal (obr. 24). Míra konzumace lípy stínkou v závislosti na tomto poměru sleduje konkávní průběh – s rostoucím poměrem C/N nejprve stoupá, ale při vyšších hodnotách začíná klesat. Koeficienty determinace obou modelů byly téměř shodné ($R^2 \approx 0,037$), což naznačuje, že jak délka dekompozice, tak i poměr C/N měly na změnu palatability podobně nízký, ale statisticky průkazný vliv.

U olše byl potvrzen statisticky významný vztah mezi mírou konzumace a délkou dekompozice, i když vysvětlená variabilita byla poměrně nízká ($R^2 = 0,059$). Palatabilita olše v průběhu dekompozice narůstala, avšak tempo růstu se v pozdější fázi zpomalovalo, což ukazuje na konkávní charakter křivky (obr. 24). Poměr C/N tohoto opadu během dekompozice výrazně klesal (obr. 24), přičemž změna jeho hodnot byla velmi dobře vysvětlena kvadratickým modelem ($R^2 = 0,793$). Ačkoliv byl vztah mezi konzumací olše a poměrem C/N rovněž statisticky významný, žádný z jednotlivých regresních koeficientů nedosáhl významnosti. Grafické znázornění ale naznačuje, že s klesajícím poměrem C/N míra konzumace olše mírně klesá. Koeficient determinace pro model s C/N byl přitom vyšší ($R^2 = 0,082$) než pro model s délkou dekompozice, což znamená, že přímo poměr C/N ovlivňuje chutnost opadu olše pro stínky více než délka jeho dekompozice.

U lísky byl vztah mezi mírou konzumace a délkou dekompozice statisticky prokázán. Přestože ani jeden z regresních koeficientů nebyl významný, celkový model naznačuje mírně rostoucí trend v průběhu dekompozice, což podporuje i grafické znázornění dat (obr. 24). Poměr C/N u lísky v průběhu dekompozice výrazně klesal (obr.

24), přičemž model vysvětloval až 85 % variability v datech. U lísky nebyl prokázán statisticky významný vztah mezi mírou konzumace a poměrem C/N. Při grafickém znázornění se míra konzumace lísky s rostoucím poměrem C/N mírně snižovala, ale vzhledem k nízkému koeficientu determinace ($R^2 = 0,006$) a nevýznamným koeficientům nelze tento vztah považovat za průkazný. Výsledky tak naznačují, že stínka reagovala na změny kvality lískového opadu spíše v závislosti na délce dekompozice ($R^2 = 0,02$) než na samotné změně poměru C/N.

U javoru nebyl potvrzen statisticky významný vztah mezi mírou konzumace a délkou dekompozice a tento model vysvětloval pouze velmi malou část variability dat ($R^2 = 0,005$). To ukazuje, že palatabilita javorového opadu se v čase výrazně neměnila (obr. 24). Poměr C/N u javoru se v průběhu dekompozice snižoval, ale rychlost poklesu se postupně zpomalovala a ve fázi pokročilého rozkladu docházelo k mírnému nárůstu (obr. 24). Ve vztahu mezi mírou konzumace a poměrem C/N byl naopak zaznamenán statisticky významný kvadratický průběh a vyšší koeficient determinace ($R^2 = 0,011$). Míra konzumace byla vyšší při nízkých i vysokých hodnotách poměru C/N, zatímco při středních hodnotách mírně poklesla.



Obr. 24: Kvadratická regrese míry konzumace listového opadu stínkou (počet zkonzumovaných koleček přepočítaných na jedince za hodinu, modře, levá osa Y) a poměru C/N (červeně, pravá osa Y) v průběhu dekompozice. Grafy ukazují vývoj těchto veličin pro čtyři různé druhy stromů: lípu, olši, lísku a javor.

4.9. Vztah mezi změnou palatability opadu a jeho chemickým složením u svinky

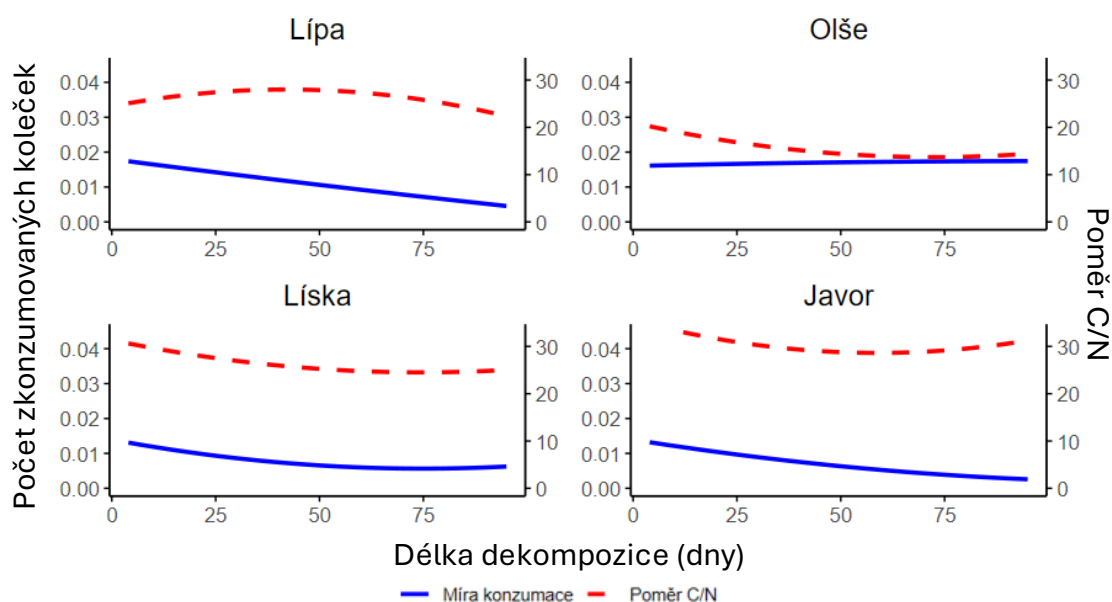
U lípy byl potvrzen statisticky významný vztah mezi mírou konzumace a délkou dekompozice. V průběhu dekompozice míra konzumace klesala téměř lineárně (obr. 25), což také potvrzuje negativní a signifikantní lineární koeficient. Kvadratický model vysvětlil přibližně 12,1 % variability v konzumaci lípy. V průběhu rozkladu se poměr C/N u lípy měnil nelineárně – nejprve mírně stoupal, poté výrazně klesal (obr. 25). Vztah mezi mírou konzumace lípy svinkou a poměrem C/N byl také statisticky významný. Konzumace lípy při rostoucím C/N nejprve stoupala, ale po dosažení určité hodnoty začala opět klesat. Model vysvětlil 6,4 % variability a oba regresní koeficienty byly statisticky významné. Na základě vyššího koeficientu determinace lze říct, že míra konzumace lípy byla více ovlivněná délkou dekompozice obecně než přímo poměrem C/N.

U olše nebyl prokázán statisticky významný vztah mezi mírou konzumace a délkou dekompozice. Konzumace olše se tak v průběhu dekompozice výrazně neměnila, což potvrzuje i nízká hodnota vysvětlené variability v datech ($R^2 = 0,001$). V průběhu rozkladu docházelo ke snižování poměru C/N, přičemž tento pokles se v závěru experimentu zpomaloval (obr. 25). Vztah mezi poměrem C/N a mírou konzumace olše byl sice podle modelu kvadratické regrese statisticky významný, model však nepotvrdil konkrétní směr závislosti. Avšak při grafickém znázornění je patrný mírně klesající trend konzumace s rostoucím poměrem C/N. Model vysvětlil přibližně 2,2 % variability, což je více než u délky dekompozice. Konzumace olše svinkou tak byla v průběhu experimentu více ovlivněna přímo poměrem C/N než samotným rozkladem, i když celkově byly oba vlivy velmi slabé.

U lísky byl potvrzen statisticky významný vztah mezi mírou konzumace a délkou dekompozice. Konzumace lísky v průběhu dekompozice nejprve klesala, avšak později došlo ke zpomalení poklesu a opětovnému mírnému nárůstu (obr. 25). Tento model vysvětlil přibližně 6,2 % variability v datech. V průběhu rozkladu se poměr C/N u lísky výrazně snižoval, ačkoliv v pozdější fázi se tento pokles zpomalil (obr. 25). Model kvadratické regrese vztahu mezi mírou konzumace a poměrem C/N byl také statisticky významný a vysvětlil 7,2 % variability v datech. Avšak ani jeden z koeficientů statisticky významný nebyl, ale při grafickém zobrazení je patrný mírný nárůst konzumace lísky

při vyšších hodnotách C/N. Konzumace lísky byla tak zřejmě o něco více ovlivněna přímo poměrem C/N než samotnou délkou dekompozice.

U javoru byl také potvrzen statisticky významný vztah mezi mírou konzumace a délkou dekompozice listového opadu, kdy v průběhu dekompozice konzumace javoru klesala (obr. 25). Celkový model vysvětlil přibližně 13,6 % variability v konzumaci. Poměr C/N u javoru se během dekompozice výrazně snižoval, ale v pozdější fázi rozkladu se pokles zpomalil a přešel do mírného nárůstu (obr. 25). Vztah mezi mírou konzumace a poměrem C/N byl rovněž statisticky významný a stejně tak oba regresní koeficienty byly významné. Konzumace javoru s rostoucím C/N nejprve mírně klesla, ale po určitém bodě začala narůstat. Model vysvětlil 11,9 % variability v datech. Konzumace javoru svinkou tak byla mírně více ovlivněna obecně délkou dekompozice než přímo poměrem C/N.



Obr. 25: Kvadratická regrese míry konzumace listového opadu svinkou (počet zkonsumovaných koleček přepočítaných na jedince za hodinu, modře, levá osa Y) a poměru C/N (červeně, pravá osa Y) v průběhu dekompozice. Grafy ukazují vývoj těchto veličin pro čtyři různé druhy stromů: lípu, olši, lísku a javor.

5. Diskuze

Tato studie se zabývala vlivem přirozené dekompozice listového opadu na jeho palatabilitu pro suchozemské stejnonožce a s tím souvisejícími aspekty. V rámci experimentu byly použity dva druhy stejnonožců: stínka obecná a svinka obecná, které byly po dobu 92 dnů krmeny čtyřmi druhy listového opadu: lípou srdčitou, olší lepkavou, lískou obecnou a javorem klenem. Kontroly probíhaly dvakrát týdně a při každé z nich byla zaznamenávána míra konzumace jednotlivých druhů listového opadu, množství vyloučených exkrementů, počet přeživších jedinců a na konci experimentu byly zaznamenány případné změny jejich tělesné hmotnosti. Kromě těchto aspektů byla sbírána data pro chemickou analýzu listového opadu, která umožnila sledovat změny v obsahu uhlíku, vodíku, dusíku a poměru C/N během dekompozice. Výsledky tak umožnily vyhodnotit, jak se mění chutnost listového opadu v čase, jakou roli v tom hraje jeho chemické složení a jak tyto faktory ovlivňují fyziologii obou druhů stejnonožců.

5.1. Celková míra konzumace listového opadu, nárůst hmotnosti a míra přežívání

Při srovnání celkového množství zkonzumovaného listového opadu vychází, že stínky ho zkonzumovaly o třetinu více než svinky (4,5 vs 3,4 kolečka jedním stejnonožcem za kontrolu). Stínky tak zkonzumovaly více listového opadu i přes svou menší tělesnou hmotnost ve srovnání se svinkou. S vyšší mírou konzumace zároveň souvisel i větší přírůstek tělesné hmotnosti. U stínek se průměrná hmotnost jednoho přeživšího jedince zvýšila o 12 %, zatímco u svinek došlo k nárůstu hmotnosti pouze o 4 %. U stínek byl zároveň zaznamenán širší rozptyl v jejich hmotnosti, kdy na konci experimentu zůstali i ti nejlehčí jedinci a zároveň jejich maximální hmotnost značně stoupla. Tento efekt mohl být částečně ovlivněn tím, že mezi váženými jedinci byly dvě samice s plnými marsupii, jejichž zvýšená hmotnost mohla lehce posunout průměr směrem nahoru. U svinek se naopak variabilita v hmotnosti po experimentu snížila. Nejlehčí jedinci na konci experimentu chyběli, zatímco maximální hmotnost a medián se téměř nezměnily. To může naznačovat, že pravděpodobně uhynuli především menší a slabší jedinci, zatímco přeživší svinky si uchovaly víceméně stabilní tělesnou hmotnost.

Podobného výsledku se dobral také Abd El-Wakeil (2015), který zjistil, že stínky vykazovaly výrazně vyšší míru konzumace opadu a produkce trusu než svinky. Je však

důležité zohlednit, že v tomto experimentu byl aplikován nucený výběr potravy, tedy stejnonožci měli k dispozici vždy jen čtyři druhy listového opadu a neměli tak možnost volby mezi více druhy či jiným typem potravy. Je tedy možné, že kombinace druhů listového opadu použitá v tomto experimentu více vyhovovala preferencím stínek a vedla tak k jejich vyšší konzumaci. Celkově vyšší spotřeba listového opadu stínkami může být výsledkem větší tolerance k různým typům opadu, zatímco svinky mohou mít selektivnější nároky na výběr své potravy.

Tuto hypotézu podporuje i studie od Dudgeona *et al.* (1990), kteří při porovnání čtyř druhů stejnonožců zjistili, že zástupci čeledi Armadillidiidae vykazovali užší spektrum přijímané potravy než zástupci čeledi Philosciidae. Zároveň zjistili, že stejnonožci konzumovali větší množství potravy v případě, pokud měli k dispozici směs různých druhů listového opadu, což poukazuje na výhodu pestré stravy. Selektivní výběr potravy u sviněk také zjistili Rushton *et Hassall* (1983) a Paris (1963), kteří uvádějí, že tento druh preferuje nutričně kvalitnější opad. Svinky se tak jeví jako vybíravější konzumenti než stínky a v podmínkách omezeného výběru konzumují pouze takové množství potravy, které jim umožňuje přežít. Tomu také odpovídá její minimální nárůst tělesné hmotnosti na konci experimentu. Toto zjištění koreluje i s delší životností sviněk, kdy svinka obecná se může dožít až 3,5 roku, zatímco zástupci rodu *Porcellio* (*P. laevis* Latreille, 1804 a *P. spinicornis* Say, 1818) se dožívají pouze 1- 1,5 roku (Warburg *et al.*, 1984).

V případě sviněk byla navíc pozorována konzumace sádry, která tvořila dno kelímku. Sádra byla nejspíše kolonizována některými druhy mikroorganismů, které mohly být pro svinky atraktivní. Případně toto chování mohlo sloužit k doplnění chybějících minerálů. Je možné, že svinky tímto způsobem reagovaly na nedostatek vhodné potravy a snažily se tak kompenzovat příjem některých důležitých živin. Tuto teorii potvrzuje Horváthová *et al.* (2016), která uvádí, že se suchozemští stejnonožci mohou vyrovnávat s nízkou kvalitou potravy konzumací biofilmu. Požírání sádry na dně kelímku mohlo vést ke snížení konzumace listového opadu, avšak početnost bílých exkrementů, která toto chování signalizovala, nebyla příliš vysoká a ani nesouvisela s délkou experimentu. Toto zjištění naznačuje, že konzumace sádry nebyla ovlivněna měnící se kvalitou listového opadu v průběhu jeho dekompozice. Případné doplňování

živin konzumací biofilmu proto probíhalo po celou dobu experimentu víceméně rovnoměrně.

Ačkoliv stínky vykazovaly vyšší míru konzumace listového opadu i výraznější nárůst tělesné hmotnosti než svinky, měly zároveň vyšší míru úmrtnosti. Během experimentu uhynulo 35 % jedinců stínek, zatímco u svinek došlo k úmrtí pouze 18 % jedinců. U stínek docházelo k úhynům pravidelněji již od začátku experimentu, zatímco u svinek početnost výrazněji klesala až v jeho pozdější fázi. U svinek navíc pravděpodobně uhynuli především menší a slabší jedinci.

Ve studii od Horvátha *et al.* (2025), kde byli jedinci svinky obecné po dobu šesti týdnů vystaveni potravě s příměsí mikroplastů, došlo k úmrtí 10 % jedinců. Míra úmrtnosti se přitom nelišila mezi kontrolní a experimentální skupinou. Vzhledem k více než dvojnásobné délce mého experimentu je pravděpodobné, že zvýšená mortalita svinek souvisela s delší expozicí laboratorním podmínkám a kumulací různých stresových faktorů v průběhu času.

Ve druhé polovině experimentu byla u některých samic stínek pozorována plná marsupia a následně se v kelímcích objevovala mláďata, zatímco u svinek nebyly zaznamenány ani samice s marsupii, ani mláďata. Reprodukce samic stínek může být na jedné straně známkou jejich dobré kondice a příznivých podmínek k rozmnožování, na druhé straně však může představovat zvýšenou energetickou zátěž, která by mohla přispívat k jejich větší úmrtnosti a také k vyšší míře konzumace listového opadu. Přesto však byla během experimentu u stínek pozorována vyšší míra úmrtnosti samců (57 %) než samic (31 %). To může být vysvětleno tím, že v přírodních podmínkách jsou během rozmnožovacího období samci suchozemských stejnonožců obecně aktivnější, méně využívají úkryty a tráví více času na povrchu, čímž se vystavují většímu riziku predace a vysychání (Dangerfield *et Hassall*, 1994). Ačkoliv byli stejnonožci po celou dobu experimentu uzavřeni v mikrokosmech bez možnosti volného pohybu, je možné, že si samci stínek zachovali vyšší míru aktivity, která by mohla vést k větší metabolické zátěži nebo stresu, a tím přispět k jejich vyšší mortalitě. Je také možné, že samci jsou predisponováni k nižší životnosti a není tak důvod, aby žili déle. Nicméně u svinek měly o něco větší míru úmrtnosti samice (20 %) než samci (15 %).

Stínky se tak v rámci tohoto experimentu jevily jako aktivnější a méně vybíravý druh, schopný využít širší spektrum potravy a investovat energii i do reprodukce. Naproti tomu svinky působily jako opatrnější konzument, který si i při nízké míře konzumace a nízkém přírůstku hmotnosti dokázal udržet vyšší míru přežívání, a to pravděpodobně díky selektivnějšímu výběru potravy a větší stresové odolnosti. Tuto interpretaci podporují i výsledky studie Horvátha *et al.* (2025), kde svinky zvládly konzumovat kontaminovanou potravu po dobu šesti týdnů bez zvýšené mortality, což naznačuje určitou odolnost vůči okolnímu stresu a schopnost přežít i v méně příznivých podmínkách.

5.2. Celková míra konzumace a množství exkrementů v průběhu dekompozice

Jedním z hlavních cílů této diplomové práce bylo zjistit, jak se mění míra konzumace listového opadu makrodekompozitory v závislosti na délce jeho dekompozice. Zatímco u svinek byl vztah mezi celkovou mírou konzumace listového opadu a délkou rozkladu statisticky signifikantní, u stínek se podobná souvislost statisticky neprokázala. Celková míra konzumace (tedy konzumace všech druhů listového opadu) se u stínek v průběhu dekompozice výrazně neměnila. Tento výsledek může naznačovat, že stínky jsou méně citlivé na proměnlivou kvalitu listového opadu v průběhu jeho rozkladu, zatímco svinky reagují na změny kvality své potravy výrazněji.

U svinek kvadratická regresní analýza ukázala pokles míry konzumace v průběhu dekompozice, což znamená, že svinky nejvíce konzumovaly čerstvý listový opad, zatímco tři měsíce starý opad byl přijímán nejméně. K opačným výsledkům došli Boelter *et al.* (2009), kteří zkoumali konzumaci opadu v různých stádiích dekompozice u tropického druhu stínky *Benthana cairensis* (Sokolowicz, Araujo *et al.* 2008). Zjistili, že míra konzumace rostla s rostoucím stářím listového opadu a nejvyšší byla u listů po třech měsících, zatímco čerstvě spadlé listy bylo konzumováno nejméně. Podobné výsledky přinesla i studie Wooda *et al.* (2012), na brazilském druhu stínky *Balloniscus sellowii* (Brandt, 1833), kde míra konzumace narůstala až do druhého měsíce rozkladu a poté ve třetím měsíci opět klesala. Tyto studie tak uvádí, že míra konzumace může být u stejnonožců silně ovlivněna chemickým složením opadu, které se mění v průběhu rozkladu. Je však důležité zdůraznit, že tyto studie probíhaly v tropických podmínkách, kde se listový opad i stejnonožci liší svými ekologickými i chemickými vlastnostmi od druhů

v mírném pásu. Také je nezbytné podotknout, že v obou brazilských studiích byly trhány zelené listy přímo ze stromu, tyto listy poté podléhaly dekompozici v přírodních podmínkách. Potrava byla před předložením stejnonožcům vysušena a znovu navlhčena, tudíž existující biofilm byl nějakým způsobem pozměněn. V mém experimentu jsem listy sice sbírala přímo ze stromů, ale nejednalo se o zelené listy – byly pouze setřesené, tedy ve fázi těsně před opadem. S přirozeným opadem listů jsem dále nijak nemanipulovala. Je známo, že zelené listy obsahují obranné látky proti herbivorům, které ztrácejí význam v listí shozeném. Lze tudíž předpokládat změny v chemickém složení listů těsně před jejich shozem (Paaso *et al.*, 2017), které mohou ústít v jeho relativně vysokou chutnost brzy po opadu.

Dalším vysvětlením může být chemické složení použitých druhů opadu. Je známo, že stejnonožci upřednostňují opad s relativně nízkým obsahem fyzických a chemických obranných látek (Taylor *et al.*, 1989) a dřeviny použité v této studii (lípa, olše, líska a javor) se podle dostupných údajů vyznačují nízkým až středním obsahem obranných sekundárních metabolitů. Opad olše lepkavé bývá považován za vysoce kvalitní zdroj potravy s vysokým obsahem dusíku a nízkým podílem fenolických látek (Waring *et al.*, 2010). Lípa srdčitá bývá také označována jako druh s nízkým obsahem obranných sloučenin a byla v pokusech konzumována častěji než opad bohatý na třísloviny (Makulec *et al.*, 2023). Stejně tak i listy lísky obecné a javoru klenu mají nízký až střední obsah obranných látek (Dickinson *et al.*, 1974; Wang *et al.*, 2018). Dickinson *et al.* (1974) také uvádí, že listy s nízkým obsahem obranných látek mohou být konzumovány již krátce po opadu, zatímco listy s vyšším obsahem polyfenolů bývají využívány až po jejich vyluhování či mikrobiální degradaci.

Tato skutečnost by mohla vysvětlit, proč byl listový opad konzumován již v raných fázích rozkladu, a také proč se u stínek neprojevil významný vliv délky dekompozice na míru konzumace – opad byl pravděpodobně pro stínky chutný již od počátku experimentu. Zároveň nízký obsah fenolů v listovém opadu by mohl vysvětlovat počáteční vysokou míru konzumace u svínek. Pokles v konzumaci v pozdější fázi rozkladu mohl být způsoben několika faktory. Jedním z nich mohou být zhoršující se podmínky v uzavřených mikrokosmech, které se s postupujícím časem mohly stát pro svínky stresujícími. Jak se uvádí v předchozí kapitole, svínky jsou citlivější na kvalitu potravy,

kteřá jim v průběhu dekompozice mohla vyhovovat čím dál méně. Dalším důvodem může být skutečnost, že výsledky představují celkovou konzumaci čtyř různých druhů opadu, u kterých se jejich chutnost mění různě během dekompozice. Tedy některé druhy jsou v pozdější fázi dekompozice chutnější, jiné naopak méně chutné. Tento aspekt bude dále rozveden v následující části diskuze, kde budou jednotlivé druhy listového opadu hodnoceny samostatně.

S celkovou mírou konzumace souvisí také množství exkrementů. Výsledky z kvadratické regresní analýzy ukázaly, že u stínek bylo množství exkrementů v průběhu dekompozice relativně stabilní s mírným poklesem v počáteční fázi experimentu. Jelikož míra konzumace byla stabilní, počáteční pokles v množství trusu u stínek by mohl naznačovat, že jedinci na začátku experimentu požírali exkrementy v kelímku. Tento jev byl u stínek pozorován zejména v prostředí s čerstvě spadlým listovým opadem, kdy míra koprofagie byla až třikrát větší (Hassall *et* Rushton, 1982). Avšak autoři tohoto článku také uvádí, že stejnonožci preferují tzv. „vzrálý“ trus starý dva až tři týdny, zatímco stáří trusu v kelímcích dosahovalo maximálně čtyř dnů. Model kvadratické regrese vztahu mezi mírou konzumace a počtem exkrementů vysvětloval jen malou část variability v datech, což ukazuje, že na množství exkrementů mohly mít vliv i další faktory. U svinek se množství exkrementů s délkou dekompozice snižovalo, což odpovídalo celkovému poklesu konzumace. Přesto ani zde model kvadratické regrese nevysvětlil veškerou variabilitu v datech. Pro hlubší porozumění vztahu mezi konzumací, délkou dekompozice a produkcí trusu by tak bylo zapotřebí provést více experimentů. Dosavadní poznatky a dostupná data zatím nejsou dostatečné k úplnému objasnění tohoto vztahu.

5.3. Preference jednotlivých druhů listového opadu

V této studii byly porovnány preference stínek a svinek vůči jednotlivým druhům použitého listového opadu. Nejvýrazněji byla oběma druhy preferována olše, a naopak nejméně atraktivní byl javor, jehož konzumace byla přibližně poloviční oproti olši. U stínek byla více preferovaná líska než lípa, ale rozdíl v jejich konzumaci byl mírný a jejich preference se navíc měnila v průběhu dekompozice. Svinky vykazovaly preferenci lípy před lískou, ale i u svinek později došlo ke změně v míře konzumace v prospěch lísky.

Z chemického hlediska měl olšový opad nejvyšší obsah všech sledovaných prvků (C, H, N) a současně i nejnižší poměr C/N, což svědčí o jeho vysoké výživné hodnotě. Vyšší obsah dusíku, nízký poměr C/N a nižší koncentrace obranných látek, jako jsou polyfenoly a lignin, činí z olše pro detritivory vysoce kvalitní zdroj potravy (Sousa *et al.*, 1998). Tyto vlastnosti olše potvrzují i další studie (Kautz *et al.*, 2002; Quadros *et al.*, 2014; Larrañaga *et al.*, 2020; Makulec *et al.*, 2023). Navíc v rozkladu listové směsi olše funguje jako tzv. facilitační druh. Svou vysokou chutností přitahuje široké spektrum detritivorů, čímž zvyšuje míru rozkladu celé směsi (tedy i méně kvalitních druhů) a zároveň podporuje uvolňování živin do prostředí (Alonso *et al.*, 2021; López-Royo *et al.*, 2018; Larrañaga *et al.*, 2020; Rubio-Ríos *et al.*, 2021).

Listy lísky se po olši vyznačovaly druhým nejvyšším obsahem dusíku a druhým nejnižším poměrem C/N. Přestože obsah polyfenolů (např. taninů) bývá u lísky vyšší než u olše (2,3 % vs 1,7 %; nepublikovaná data Boyero *et al.*, 2017), líska je stále považována za středně chutný opad a je přijatelnější než druhy s vysokým obsahem tříslovin, jako je buk či dub (Neilson *et al.*, 2003; Rief *et al.*, 2012). Tato zjištění také odpovídají výsledkům mého experimentu, kdy líska byla u stínky druhým nejvíce konzumovaným druhem, zatímco u svinky obsadila třetí místo. Vyšší atraktivitu lísky mohou zvyšovat také její fyzikální vlastnosti, kdy větší listová plocha a jemnější struktura umožňují rychlejší mikrobiální kolonizaci (Dobson, 1994; Alonso *et al.*, 2021).

Chemické složení lípy bylo velmi podobné složení lísky, což se odrazilo i ve výsledcích – u stínky byl rozdíl v konzumaci těchto dvou druhů opadu minimální. U svinky byla lípa konzumována výrazněji než líska, což může souviset s její větší selektivitou při výběru potravy. Lípa byla tedy středně preferovaným druhem. Toto pořadí odpovídá i jiným studiím, které uvádějí, že lípa je konzumována více než buk či dub, ale méně než opad s vysokou nutriční hodnotou, jako je jasan nebo olše (Heděnc *et al.*, 2023; Makulec *et al.*, 2023).

U obou druhů stejnonožců byl javor klen nejméně preferovaným druhem listového opadu. To také odpovídá výsledkům chemické analýzy, podle níž měl nejnižší obsah dusíku a nejvyšší poměr C/N. Podobné výsledky přinesla i studie Heděnce *et al.* (2023), která zaznamenala nižší konzumaci javoru oproti lípě a jasanu, avšak stále vyšší konzumaci než u dubu a buku. Javor klen tak zjevně nepatří mezi vysoce kvalitní opad,

ale stále je pro detritivory přijatelnější než opad s vysokým podílem obranných sloučenin. Zajímavé je, že mnohonožka *Glomeris marginata* (Villers, 1789) v uvedené studii preferovala javor více než stínka. Toto chování by mohlo souviset s vyšším obsahem vápníku, který je pro mnohonožky důležitější, zatímco stejnonožci obvykle upřednostňují potravu s vyšším obsahem dusíku (Heděnc et al., 2023).

Výsledky této diplomové práce ukazují, že stejnonožci si svou potravu vybírají selektivně, přičemž důležitou roli hraje chemické složení listového opadu, které se liší mezi jednotlivými druhy dřevin. Míra konzumace je pozitivně ovlivněna zejména vyšším obsahem dusíku a nižším poměrem C/N, což potvrzují četné studie (Cotrufo et al., 1998; Abelho et Molles, 2009; Boelter et al., 2009; Gerlach et al., 2014; Quadros et al., 2014). Opad s nižším poměrem C/N, tedy s vyšším relativním zastoupením dusíku vůči uhlíku, bývá pro detritivory atraktivnější, lépe pokrývá jejich nutriční potřeby a podporuje jejich růst i reprodukci (Quadros et al., 2014). K poklesu poměru C/N dochází mimo jiné působením mikroorganismů, které mineralizují uhlíkaté látky a uvolňují je ve formě oxidu uhličitého do atmosféry, zatímco dusík inkorporují do své biomasy (Diaz et Savage, 2007). Tato mikrobiální biomasa je konzumována spolu s opadem a zvyšuje tak jeho nutriční hodnotu pro detritivory. Naopak vyšší obsah obranných látek, jako jsou například polyfenoly a lignin, je často spojován s nižší chutností listů (Taylor et al., 1989; Heděnc et al., 2023; Makulec et Ilieva-Makulec, 2023). V této práci sice nebyly tyto látky přímo měřeny, ale na základě dostupných dat lze předpokládat, že stejnonožci preferovali listy s jejich nižší koncentrací – například olši, která obsahuje méně taninů než líska (nepublikovaná data v Boyero et al., 2017). Podobnou negativní souvislost mezi množstvím polyfenolů a preferencí opadu pozorovali také Hassall et Rushton (1984); Wood et al. (2012) či Gerlach et al. (2014).

Kromě chemického složení hrají v palatabilitě listového opadu významnou roli i fyzikální vlastnosti listů, jako je tvrdost, tloušťka a specifická listová plocha. Tvrdé a silné listy představují pro stejnonožce mechanickou bariéru, která jim ztěžuje jejich konzumaci (Sanson et al., 2001; Quadros et al., 2014). Tvrdost listů úzce souvisí s množstvím a uspořádáním strukturálních vláken, především ligninu a celulózy, v buněčných stěnách. Tyto listy zároveň často obsahují více polyfenolických látek, což dále snižuje jejich atraktivitu (Clissold, 2007). Důležitým ukazatelem je také

specifická listová plocha (SLA – specific leaf area), tedy poměr plochy listu k jeho suché hmotnosti. Listy s vyšší SLA jsou tenčí a obvykle se rozkládají rychleji a bývají více konzumovány (Schädler *et al.*, 2003). Měkčí listy, jako například u olše, nebo listy s vyšší SLA, typické např. pro lísku obecnou, jsou proto považovány za chutnější a bývají stejnonožci konzumovány častěji než tvrdší listy (Quadros *et al.*, 2014).

5.4. Změna palatability jednotlivých druhů opadu během dekompozice

Jak bylo ukázáno v předchozí kapitole, stejnonožci si vybírali jednotlivé druhy listového opadu selektivně na základě jejich chemického složení. Protože se však složení listového opadu během dekompozice mění, proměňuje se i jeho chuť (Boelter *et al.*, 2009). V této kapitole bude diskutována změna chutnosti čtyř druhů listového opadu (olše lepkavé, lísky obecné, lípy srdčité a javoru klenu) v průběhu dekompozice u obou druhů stejnonožců. Změna chutnosti bude rovněž zkoumána ve vztahu ke změně chemického složení v průběhu rozkladu.

Při hodnocení změn palatability byly využity dva přístupy, a to analýzy založené na datech s omezenou a plnou nabídkou listového opadu. Data s omezenou nabídkou zahrnovala veškeré naměřené hodnoty, zatímco data s plnou nabídkou byla ochuzena o kontroly, v nichž byl jeden z druhů listového opadu zcela zkonsumován, a v případě stínek také o kontroly s výskytem mláďat. Srovnání těchto přístupů ukázalo, že odstranění extrémních hodnot (tj. úplná konzumace jednoho druhu opadu) vedlo v modelech kvadratické regrese ke zvýšení hodnot koeficientů determinace (R^2) a snížení p-hodnot. Tyto výsledky jsou však pouze důsledkem snížené variability v datech, nikoliv důkazem vyšší přesnosti modelu. Navíc analýzy s plnou nabídkou podhodnotily skutečnou míru konzumace u preferovaných druhů opadu, což může vést k mylné interpretaci dat. Také vzhledem k tomu, že nelze určit, zda k úplné konzumaci došlo bezprostředně po nabídnutí potravy, nebo až těsně před kontrolou, je vhodnější využít model s omezenou nabídkou, který pravděpodobně lépe odráží reálné preference a průběh konzumace listového opadu.

Po celou dobu trvání experimentu byla olše u obou druhů stejnonožců nejvíce preferovaným druhem listového opadu. Z dat vyplývá, že stínky konzumovaly olši intenzivněji než svinky. Ani kvadratická regresní analýza u svínek neprokázala statisticky

významný vztah mezi mírou konzumace olše a délkou dekompozice. Svinky tak konzumovaly opad olše bez ohledu na jeho stáří. Naopak stínky začaly olši konzumovat ve větší míře až po počáteční fázi rozkladu. Podobný průběh byl pozorován také u brazilského stejnonožce *Balloniscus sellowii*, kde byla maximální konzumace zaznamenána u dvouměsíčního opadu, zatímco tříměsíční opad byl konzumován méně (Wood *et al.*, 2012). Boelter *et al.* (2009) naopak u tropické stínky *Benthana cairensis* zaznamenali nejvyšší míru konzumace po třech měsících rozkladu. V obou případech se však jednalo o pokusy s tropickým listím, navíc otrhaným ze stromů.

Přestože je olšový opad považován za velmi chutný, čerstvě spadlé olšové listy mohly obsahovat složité sekundární metabolity snižující jeho počáteční atraktivitu. V průběhu prvních týdnů dekompozice však dochází k poklesu jejich obsahu vlivem oxidace, vyluhování a mikrobiálního rozkladu, což vede ke zvýšení chutnosti opadu (King *et al.*, 1967; Wood *et al.*, 2012). V průběhu dekompozice se také mění mikrobiální kolonizace spadeného opadu. Mikroorganismy pomocí extracelulárních enzymů, které se podílejí na rozkladu některých obtížně stravitelných složek listů, zvyšují chutnost a pravděpodobně i stravitelnost listového opadu (Aneja *et al.*, 2006; Kuramae *et al.*, 2013). Díky vysokému obsahu dusíku je tak olše atraktivní i pro mikroorganismy (Dickinson *et al.*, 1974), což urychluje její kolonizaci a zvyšuje chutnost. Chemická analýza ukázala, že v průběhu dekompozice došlo ke změnám v nutričním složení opadu. Jelikož je dusík limitující živinou, jeho rostoucí koncentrace v průběhu dekompozice zvyšovala hodnotu opadu, a proto také jeho chutnost pro stínky v průběhu dekompozice rostla.

Konzumace lípy během rozkladu u obou druhů stejnonožců klesala a její pokles také vedl ke změně preference. Zatímco v rané fázi rozkladu byla lípa hojněji konzumována než líska, v pozdější fázi dekompozice její atraktivita pro oba druhy stejnonožců klesala. Dle výsledků chemické analýzy se opět v průběhu dekompozice snižoval obsah uhlíku, vodíku i poměru C/N, zatímco koncentrace dusíku rostla. Přestože došlo k poklesu C/N a nárůstu dusíku, palatabilita se nezvýšila, ale naopak klesala. Oběma druhům suchozemských stejnonožců nejvíce vyhovoval opad s C/N ve středních hodnotách.

Obecně se očekává, že dekompozice zvyšuje chutnost opadu, a to díky odbourávání obranných sloučenin a osídlování opadu mikroorganismy (Taylor *et al.*, 1989; Heděnc *et al.*, 2023; Makulec *et al.*, 2023). Avšak u listového opadu lísky (u svinky), lípy a javoru byl pozorován klesající trend konzumace s časem. Míra konzumace klesala navzdory příznivému vývoji změn v jejich chemickém složení – tedy poklesu C/N a nárůstu koncentrace dusíku, což bývá běžně spojováno se zvyšováním chutnosti opadu. Tyto parametry se v této studii zdály důležité při výběru druhu opadu (viz předchozí kapitola), avšak při sledování vztahu mezi mírou konzumace a délkou dekompozice nejspíše hrály větší roli jiné faktory. Kvadratická regresní analýza sice prokázala vztah mezi mírou konzumace a chemickým složením (poměr C/N) téměř u všech druhů listového opadu (kromě lísky u stínky), avšak nízké hodnoty determinace naznačují, že míru konzumace ovlivňují i jiné faktory. Jedním z nich může být postupná ztráta ve vodě rozpustných látek, jako jsou jednoduché cukry, aminokyseliny a peptidy, které jsou velmi rychle odbourávány a vyplavovány. V průběhu dekompozice také bývají vyluhovány některé mobilní prvky jako jsou draslík, vápník či hořčík. V pozdějších fázích dekompozice tak v opadu mohou zůstat obtížně rozložitelné látky jako je lignin a celulóza, které detritivorům poskytují minimální množství energie (Laskowski *et al.*, 2006). Dalším možným faktorem je přítomnost perzistentních a nově vzniklých polyfenolů. Třísloviny se sice z opadu vylučují poměrně brzy, ale některé jiné fenolické sloučeniny se mohou během rozkladu vázat na humusové látky a působit tak jako inhibitory konzumace (Guo *et al.*, 2019; Ziolkowska *et al.*, 2020). Wood *et al.* (2012) navíc pozorovali nárůst fenolických látek a flavonoidů mezi druhým a třetím měsícem rozkladu. Rovněž některé mikroorganismy mohou produkovat vlastní sekundární metabolity nebo fenolické zbytky, které mohou mít negativní dopad na palatabilitu (Plaza *et al.*, 2005; Guo *et al.*, 2019).

Vztah mezi mírou konzumace listového opadu a délkou dekompozice mohl být ovlivněn také mikrobiální aktivitou. Je dobře známo, že mikrobiální kolonizace výrazně zvyšuje chutnost listového opadu (Zimmer *et al.*, 1998), a také, že s rostoucím obsahem dusíku je opad pro mikroorganismy atraktivnější (Dickinson *et al.*, 1974). Nižší koncentrace dusíku v opadu lípy, lísky a javoru tak mohla vést k nižší mikrobiální aktivitě, což mohlo následně snížit atraktivitu těchto listů pro stejnonožce.

Zajímavý je však odlišný trend u lísky. U stínek byl pozorován mírně rostoucí trend v jejich konzumaci v čase a u svinek jejich míra konzumace v pozdější fázi dekompozice také rostla. Jedním z možných vysvětlení je, že líska díky svým fyzikálním vlastnostem (především větší specifické listové ploše a jemnější struktuře) umožňuje rychlejší a intenzivnější mikrobiální kolonizaci (Dobson, 1994; Alonso *et al.*, 2021). Během rozkladu tak mohla být líska více osídlena mikroorganismy, což mohlo zvýšit její atraktivitu pro stejnonožce. Možná proto také u stínek nevyšel statisticky signifikantní vztah mezi mírou konzumace lísky a poměrem C/N a u svinek se dokonce konzumace lísky s rostoucím C/N zvyšovala. Podporou této hypotézy je i pozorování, že svinky také konzumovaly sádku nacházející se na dně mikrokosmu, která byla pravděpodobně mikroorganismy osídlena. Konzumace lísky tak byla nejspíše více ovlivněna jejím mikrobiálním osídlením než jejím chemickým složením.

Také je třeba zohlednit možný vliv rychlé mikrobiální kolonizace po přenesení opadu ze zimních podmínek do teplejších mikrokosmů. V prostředí s vyšší teplotou se biofilm na povrchu listů může vyvíjet velmi rychle, jelikož zvýšená teplota urychluje mikrobiální aktivitu (Villanueva *et al.*, 2011). Mikrobiální osídlení opadu obvykle zvyšuje jeho palatabilitu, avšak konkrétní efekt závisí na složení biofilmu a zastoupení jednotlivých taxonů (Zimmer *et Topp*, 1998; Mészárosné *et al.*, 2022). Tato dynamika tak mohla přispět k pozorované variabilitě v konzumaci opadu. Navíc je nutné poznamenat, že listy určené pro CHNS elementární analýzu byly po podání stejnonožcům ihned uloženy do mrazáku, a tudíž nepodléhaly stejným podmínkám jako opad ponechaný po dobu několika dnů v mikrokosmech. To mohlo ovlivnit jejich chemické složení, a to například zvýšení obsahu N a snížení C/N v důsledku krátkodobé mikrobiální kolonizace (Diaz *et Savage*, 2007).

Snížená míra konzumace v průběhu dekompozice nemusela být ovlivněna pouze vlastnostmi samotného opadu, ale také fyziologickým stavem jeho konzumentů. Jak ukazují výsledky, s délkou dekompozice rostla i mortalita jedinců, a to zejména u stínek. U svinek byl zároveň zaznamenán jen minimální přírůstek tělesné hmotnosti. Oba tyto faktory naznačují, že podmínky v mikrokosmech byly pro stejnonožce stresující. Rostoucí stres v průběhu experimentu tak mohl být spojen i s poklesem míry konzumace u jednotlivých druhů opadu.

Palatabilita listového opadu se v průběhu dekompozice proměňuje a je ovlivněna jak chemickým složením opadu, tak dalšími biotickými i abiotickými faktory. Zatímco olše lepkavá si u obou druhů stejnonožců udržela vysokou míru konzumace a byla nejvíce preferována, u ostatních druhů (lísky u svinky, lípy a javoru) byl pozorován postupný pokles konzumace v průběhu dekompozice. Ačkoliv by chemické změny, jako je klesající poměr C/N a rostoucí koncentrace dusíku, teoreticky měly zvyšovat atraktivitu opadu, výsledky ukazují, že pouze tyto parametry nestačí k vysvětlení změn v palatabilitě. Významnou roli mohly hrát i další faktory, jako je úbytek lehce dostupných živin, přítomnost perzistentních a nově vzniklých fenolů nebo nízká mikrobiální aktivita. Zároveň míra konzumace mohla být ovlivněna samotným fyziologickým stavem konzumentů, kdy zvýšená mortalita v průběhu dekompozice a nízký přírůstek hmotnosti naznačují, že stres z experimentálních podmínek mohl ovlivnit celkové stravovací chování stejnonožců.

Experiment zkoumající změny palatability v průběhu dekompozice opadu by šel připravit i jiným způsobem. Například by vzorky opadu mohly být odebírány v průběhu celého podzimu a zimy a být zamrazeny pro pozdější použití. Pokud by se tímto způsobem podařilo dočasně zakonzervovat listy v různém stádiu dekompozice, mohl by potravní experiment se stejnonožci proběhnout během krátkého časového intervalu, kdy by se různým skupinám předkládaly různě staré listy. Z pokusu by se tímto způsobem podařilo odstranit nežádoucí změny fyziologického stresu stínek a sviněk, spojených s jejich dlouhým držením v malých mikrokosmech za konstantní teploty a tmy a bez půdy a možnosti se zahrabat.

6. Závěr

Tato diplomová práce se zaměřila na selektivní konzumaci listového opadu u dvou druhů stejnonožců, stínky obecné a svinky obecné, v závislosti na jeho chemickém složení a délce dekompozice. Výsledky ukázaly, že stínka i svinka upřednostňovaly opad s vyšším obsahem dusíku a nižším poměrem C/N, přičemž nejvyšší chutnost vykazoval opad olše lepkavé, a naopak nejméně chutný byl opad javoru klenu. Mezi jednotlivými druhy opadu se tak preference značně lišily, což vyzdvihuje význam chemického složení při výběru potravy.

Přestože se očekávalo, že chutnost listového opadu bude s postupující dekompozicí stoupat, u tří ze čtyř zkoumaných druhů (lísky u svinky, lípy a javoru) byl zaznamenán klesající trend konzumace v čase, a to navzdory poklesu C/N a nárůstu koncentrace dusíku. Tento trend může souviset s dalšími faktory ovlivňujícími chutnost opadu v pozdějších fázích dekompozice jako je úbytek rozpustných a snadno stravitelných látek, zvýšený podíl ligninu a celulózy, nebo přítomnost perzistentních polyfenolů. Významný vliv také může mít mikrobiální kolonizace opadu – pokud nebyla u méně kvalitního opadu dostatečně intenzivní, nemusela dostatečně zvýšit jeho chutnost, aby vyvážila negativní změny v průběhu dekompozice. Avšak díky fyzikálním vlastnostem lísky mohla mikrobiální kolonizace zvýšit její chutnost pro stínky, a v pozdějších fázích dekompozice i pro svinky.

Fyzický a fyziologický stav stejnonožců také mohl ovlivnit míru konzumace listového opadu. V průběhu experimentu docházelo k úhynům u obou druhů, přičemž u stínek byl pokles početnosti výraznější a patrný již od počátku experimentu, zatímco u svinek nastal až v pozdější fázi. Navíc byl u svinek zaznamenán minimální přírůstek tělesné hmotnosti. Tyto poznatky naznačují, že podmínky v mikrokosmech byly pro stejnonožce stresující, což mohlo vést ke snížení jejich aktivity a ochoty přijímat potravu, a to zejména v pozdějších fázích experimentu.

Na základě míry konzumace a míry přežívání lze také pozorovat rozdíly ve využívání potravy mezi oběma druhy stejnonožců. Stínky vykazovaly vyšší míru konzumace i přírůstek hmotnosti, ale zároveň nižší míru přežívání. Výsledky tak mohou naznačovat, že tento druh má aktivnější metabolismus a nižší toleranci vůči stresu.

Svinky se ukázaly jako vybíravější druh s nižší spotřebou potravy, ale vyšší mírou přežívání, která byla pravděpodobně zapříčiněna selektivitou v přijímané potravě.

Výsledky ukazují, že i když je chemické složení listového opadu důležitým faktorem pro jeho atraktivitu, chuťnost opadu ovlivňují i další biologické a okolní podmínky. Jednoduché ukazatele, jako je poměr C/N, tak samy o sobě nemusí stačit k přesnému určení chuťnosti. Do budoucna by proto bylo vhodné rozšířit výzkum o měření obsahu ligninu, polyfenolů nebo mikrobiální aktivity a zahrnout více druhů opadu. Zároveň by mohly být využity nové, citlivější analytické metody, které by umožnily srovnat chemické složení čerstvě předkládané potravy a zbytků odebraných při jednotlivých kontrolách. Takový přístup by mohl lépe zachytit krátkodobé změny probíhající během expozice v mikrokosmech a přispět k hlubšímu porozumění vztahu mezi chemickým složením a chuťností opadu.

7. Zdroje

- Abd El-Wakeil, K. (2009) Trophic structure of macro- and meso-invertebrates in Japanese coniferous forest: Carbon and nitrogen stable isotopes analyses. *BIOCHEMICAL SYSTEMATICS AND ECOLOGY*, 37(4), 317-324. <https://doi.org/10.1016/j.bse.2009.05.008>
- Abd El-Wakeil, K. (2015) Effects of terrestrial isopods (Crustacea: Oniscidea) on leaf litter decomposition processes. *THE JOURNAL OF BASIC & APPLIED ZOOLOGY*, 69, 10-16. <https://doi.org/10.1016/j.jobaz.2015.05.002>
- A'Bear, A., Murray, W., Webb, R., Boddy, L. & Jones, T. (2013) Contrasting effects of elevated temperature and invertebrate grazing regulate multispecies interactions between decomposer fungi. *PLOS ONE*, 8(10), e77610. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0077610>
- Abelho, M. & Molles, M. (2009) Effect of introduced exotic tree litter on consumption patterns of the introduced exotic isopod *Armadillidium vulgare*. *EUROPEAN JOURNAL OF SOIL BIOLOGY*, 45(4), 306-311. <https://doi.org/10.1016/j.ejsobi.2009.04.004>
- Adl, S. (2003) *The ecology of soil decomposition*. Wallingford: CABI Publishing, 335. <https://doi.org/10.1079/9780851996615.0000>
- Alonso, A., Pérez, J., Monroy, S., López-Rojo, N., Basaguren, A., Bosch, J. & Boyero, L. (2021) Loss of key riparian plant species impacts stream ecosystem functioning. *ECOSYSTEMS*, 24(6), 1436-1449. <https://doi.org/10.1007/s10021-020-00592-7>
- Ammer, C. (1996) Impact of ungulates on structure and dynamics of natural regeneration of mixed mountain forests in the Bavarian Alps. *FOREST ECOLOGY AND MANAGEMENT*, 88(1-2), 43-53. [https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(96\)03808-X](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(96)03808-X)
- Anderson, J. (1988) Spatiotemporal effects of invertebrates on soil processes. *BIOLOGY AND FERTILITY OF SOILS*, 6(3), 216-227. <https://doi.org/10.1007/BF00260818>
- Aneja, M., Sharma, S., Fleischmann, F., Stich, S., Heller, W., Bahnweg, G., Munch, J. & Schloter, M. (2006) Microbial colonization of beech and spruce litter – Influence of decomposition site and plant litter species on the diversity of microbial community. *MICROBIAL ECOLOGY*, 52(1), 127-135. <https://doi.org/10.1007/s00248-006-9006-3>
- Attignon, S., Weibel, D., Lachat, T., Sinsin, B., Nagel, P. & Peveling, R. (2004) Leaf litter breakdown in natural and plantation forests of the Lama forest reserve in Benin. *APPLIED SOIL ECOLOGY*, 27(2), 109-124. <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2004.05.003>
- Baldrian, P. (2014) Distribution of extracellular enzymes in soils: spatial heterogeneity and determining factors at various scales. *SOIL SCIENCE SOCIETY OF AMERICA JOURNAL*, 78(1), 11-18. <https://doi.org/10.2136/sssaj2013.04.0155dgs>

- Bardgett, R. & Wardle, D. (2010) Aboveground-belowground linkages: biotic Interactions, ecosystem processes, and global change. Oxford: Oxford University Press, 300.
- Berg, B. & McClaugherty, C. (2014) Does humus accumulate and where? What factors may Influence? PLANT LITTER: DECOMPOSITION, HUMUS FORMATION, CARBON SEQUESTRATION, 215-234. https://doi.org/10.1007/978-3-642-38821-7_11
- Berg, B. (2000) Litter decomposition and organic matter turnover in northern forest soils. FOREST ECOLOGY AND MANAGEMENT, 133(1-2), 13-22. [https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(99\)00294-7](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(99)00294-7)
- Bizé, V. & Célérier, M. (1986) Investigations in a mixed forest ecosystem. Energy budget of *Philoscia muscorum* (Scopoli, 1763, Crustacea, Isopoda). REVUE D ECOLOGIE ET DE BIOLOGIE DU SOL, 23(3), 259-269.
- Bocock, K. (1964) Changes in the amounts of dry matter, nitrogen, carbon and energy in decomposing woodland leaf litter in relation to the activities of the soil fauna. THE JOURNAL OF ECOLOGY, 52, 273-284. <https://doi.org/10.2307/2257595>
- Boelter, J., Quadros, A. & Araujo, P. (2009) The feeding rates and preferences of a neotropical terrestrial isopod (Oniscidea). NAUPLIUS, 17, 107-113.
- Boyero, L., Graça, M., Tonin, A., Pérez, J., Swafford, A., Ferreira, V., Landeira-Dabarca, A., Alexandrou, M., Gessner, M., McKie, B., Albariño, R., Barmuta, L., Callisto, M., Chará, J., Chauvet, E., Colón-Gaud, C., Dudgeon, D., Encalada, A., Figueroa, R., Flecker, A., Fleituch, T., Frainer, A., Gonçalves, J., Helson, J., Iwata, T., Mathooko, J., M'Erimba, C., Pringle, C., Ramírez, A., Swan, C., Yule, C. & Pearson, R. (2017) Riparian plant litter quality increases with latitude. SCIENTIFIC REPORTS, 7(1), 10562. <https://doi.org/10.1038/s41598-017-10640-3>
- Cline, L. & Zak, D. (2015) Initial colonization, community assembly and ecosystem function: fungal colonist traits and litter biochemistry mediate decay rate. MOLECULAR ECOLOGY, 24(19), 5045-5058. <https://doi.org/10.1111/mec.13361>
- Clissold, F. (2007) The biomechanics of chewing and plant fracture: mechanisms and implications. ELSEVIER, 317-372. [https://doi.org/10.1016/S0065-2806\(07\)34006-X](https://doi.org/10.1016/S0065-2806(07)34006-X)
- Collinge, W. (1946) The duration of life in terrestrial Isopods. ANNALS AND MAGAZINE OF NATURAL HISTORY, 13(106), 719-720. <https://doi.org/10.1080/00222934608654594>
- Cotrufo, M., Briones, M. & Ineson, P. (1998) Elevated CO₂ affects field decomposition rate and palatability of tree leaf litter: importance of changes in substrate quality. SOIL BIOLOGY & BIOCHEMISTRY, 30(12), 1565-1571. [https://doi.org/10.1016/S0038-0717\(98\)00032-7](https://doi.org/10.1016/S0038-0717(98)00032-7)
- Dangerfield, J. & Hassall, M. (1994) Shelter site use and secondary sex-ratios in the woodlice *Armadillidium vulgare* and *Porcellio scaber* (Crustacea, Isopoda).

- JOURNAL OF ZOOLOGY, 233, 1-7. <https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.1994.tb05257.x>
- David, J. & Handa, I. (2010) The ecology of saprophagous macroarthropods (millipedes, woodlice) in the context of global change. *BIOLOGICAL REVIEWS*, 85(4), 881-895. <https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.2010.00138.x>
- David, J. (2014) The role of litter-feeding macroarthropods in decomposition processes: a reappraisal of common views. *SOIL BIOLOGY & BIOCHEMISTRY*, 76, 109-118. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2014.05.009>
- Diaz, L. & Savage, G. (2007) Factors that affect the process. Volume 8. Pergamon-Elsevier Science Ltd, Oxford, England, 49-65. [https://doi.org/10.1016/S1478-7482\(07\)80007-8](https://doi.org/10.1016/S1478-7482(07)80007-8)
- Dickinson, C. & Pugh, G. (1974) Biology of plant litter decomposition. Volume 2. Academic Press, London, 175. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-215001-2.50012-X>
- Dobson, M. (1994) Microhabitat as a determinant of diversity – stream invertebrates colonizing leaf packs. *FRESHWATER BIOLOGY*, 32(3), 565-572. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.1994.tb01147.x>
- Dudgeon, D., Ma, H. & Lam, P. (1990) Differential palatability of leaf litter to 4 sympatric isopods in a hong-kong forest. *OECOLOGIA*, 84(3), 398-403. <https://doi.org/10.1007/BF00329766>
- Dunger, W. (1958) Über die Veränderung des Fallaubes im Darm von Bodentieren. *ZEITSCHRIFT FÜR PFLANZENERNÄHRUNG, DÜNGUNG, BODENKUNDE*, 82(2-3), 174-193. <https://doi.org/10.1002/jpln.19580820210>
- Farmer, E. & Dubugnon, L. (2009) Detritivorous crustaceans become herbivores on jasmonate-deficient plants. *PROCEEDINGS OF THE NATIONAL ACADEMY OF SCIENCES OF THE UNITED STATES OF AMERICA*, 106(3), 935-940. <https://doi.org/10.1073/pnas.0812182106>
- Floate, M. & Torrance, C. (1970) Decomposition of organic materials from hill soils and pastures. Incubation method for studying mineralisation of carbon, nitrogen and phosphorus. *JOURNAL OF THE SCIENCE OF FOOD AND AGRICULTURE*, 21(3), 116-120. <https://doi.org/10.1002/jsfa.2740210302>
- Frouz, J. (2018) Effects of soil macro – and mesofauna on litter decomposition and soil organic matter stabilization. *GEODERMA*, 332, 161-172. <https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2017.08.039>
- Frouz, J., Elhottová, D., Sustr, V., Kristufek, V. & Hubert, J. (2002) Preliminary data about compartmentalization of the gut of the saprophagous dipteran larvae *Penthetria holosericea* (Bibionidae). *EUROPEAN JOURNAL OF SOIL BIOLOGY*, 38(1), 47-51. [https://doi.org/10.1016/S1164-5563\(01\)01123-2](https://doi.org/10.1016/S1164-5563(01)01123-2)

- Frouz, J., Šantrůčková, H. & Elhottová, D. (1999) The effect of bibionid larvae feeding on the microbial community of litter and on reconsumed excrements. *PEDOBIOLOGIA*, 43(3), 221-230. [https://doi.org/10.1016/S0031-4056\(24\)00506-7](https://doi.org/10.1016/S0031-4056(24)00506-7)
- Gerlach, A., Russell, D., Jaeschke, B. & Römcke, J. (2014) Feeding preferences of native terrestrial isopod species (Oniscoidea, Isopoda) for native and introduced leaf litter. *APPLIED SOIL ECOLOGY*, 83, 95-100. <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2014.02.006>
- Gessner, M., Inchausti, P., Persson, L., Raffaelli, D. & Giller, P. (2004) Biodiversity effects on ecosystem functioning: insights from aquatic systems. *OLKOS*, 104(3), 419-422. <https://doi.org/10.1111/j.0030-1299.1999.13252.x>
- Ghilarov, M. (1963) In: Doeksen, J. & van der Drift, J. (eds.) *Soil organisms*. Amsterdam: North-Holland, 255-259.
- Golueke, C. (1977) *Biological reclamation of solid waste*. Rodale Press, Emmaus, Pennsylvania, USA.
- Graça, M. (2001) The role of invertebrates on leaf litter decomposition in streams: a review. *INTERNATIONAL REVIEW OF HYDROBIOLOGY*, 86(4-5), 383-393. [https://doi.org/10.1002/1522-2632\(200107\)86:4/5<383::AID-IROH383>3.0.CO;2-D](https://doi.org/10.1002/1522-2632(200107)86:4/5<383::AID-IROH383>3.0.CO;2-D)
- Guo, X., Liu, H. & Wu, S. (2019) Humic substances developed during organic waste composting: formation mechanisms, structural properties, and agronomic functions. *SCIENCE OF THE TOTAL ENVIRONMENT*, 662, 501-510. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2019.01.137>
- Halter, T., Köstlbacher, S., Collingro, A., Sixt, B., Toenshoff, E., Hendrickx, F., Kostanjšek, R. & Horn, M. (2022) Ecology and evolution of chlamydial symbionts of arthropods. *ISME COMMUNICATIONS*, 2(1). <https://doi.org/10.1038/s43705-022-00124-5>
- Hassall, M. & Rushton, S. (1982) The role of coprophagy in the feeding strategies of terrestrial isopods. *OECOLOGIA*, 53(3), 374-381. <https://doi.org/10.1007/BF00389017>
- Hassall, M., Turner, J. & Rands, M. (1987) Effects of terrestrial isopods on the decomposition of woodland leaf litter. *OECOLOGIA*, 72(4), 597-604. <https://doi.org/10.1007/BF00378988>
- Hatakka, A. (2001) Biodegradation of lignin. In Hofman, M., & Stein, A. (Eds.), *BIOPOLYMERS*, 129-180. <https://doi.org/10.1002/3527600035.bpol1005>
- Heath, G. & King, H. (1964) *Proceedings of the VIII International Congress of Soil Science*, Bucharest, 3, 979-987.
- Heděšec, P., Zheng, H., Siqueira, D., Peng, Y., Schmidt, I., Frøslev, T., Kjöllner, R., Li, H., Frouz, J. & Vesterdal, L. (2023) Litter chemistry of common European tree species drives the feeding preference and consumption rate of soil invertebrates, and

- shapes the diversity and structure of gut and faecal microbiomes. SOIL BIOLOGY & BIOCHEMISTRY, 177, 108918. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2022.108918>
- Hieke, K. (1978) Praktická dendrologie. Díl 1. Státní zemědělské nakladatelství, Praha, 533.
- Hopkin, S. & Martin, M. (1984) Heavy metals in woodlice. In: Sutton, S.L. & Holdich, D.M. (eds.) The biology of terrestrial isopods. Symposia of the zoological society of London, No. 53. Oxford: Clarendon Press, 143-166.
- Hornung, E., Fischer, E. & Farkas, S. (1998) Isopod reproduction as a tool for sublethal-toxicity tests. ISRAEL JOURNAL OF ZOOLOGY, 44(3-4), 445-450.
- Horváth, G., Herczeg, D., Kovács, B., Péntek, Á., Kaczur, B. & Herczeg, G. (2025) Microplastic uptake with food increases risk-taking of a wide-spread decomposer, the common pill bug *Armadillidium vulgare*. ENVIRONMENTAL POLLUTION, 374, 126220. <https://doi.org/10.1016/j.envpol.2025.126220>
- Horváthová, T., Babik, W. & Bauchinger, U. (2016) Biofilm feeding: microbial colonization of food promotes the growth of a detritivorous arthropod. ZOOKEYS, (577), 25-41. <https://doi.org/10.3897/zookeys.577.6149>
- Isopoda (2003) In: Hutchins, M., Craig, S. & Thorey, N. (eds.) Grzimek's animal life encyclopedia. 2nd ed., vol. 2. Farmington Hills, MI: Gale Group, 249–258.
- Kasapligil, B. (1972) A bibliography on Corylus (Betulaceae) with annotations. ANNUAL REPORT OF THE NORTHERN NUT GROWERS ASSOCIATION, 63, 107-162.
- Kautz, G., Zimmer, M. & Topp, W. (2002) Does *Porcellio scaber* (Isopoda: Oniscidea) gain from coprophagy? SOIL BIOLOGY & BIOCHEMISTRY, 34(9), 1253-1259. [https://doi.org/10.1016/S0038-0717\(02\)00065-2](https://doi.org/10.1016/S0038-0717(02)00065-2)
- King, H. & Heath, G. (1967) The chemical analysis of small samples of leaf material and the relationship between the disappearance and composition of leaves. PEDOBIOLOGIA, 7, 192-197. [https://doi.org/10.1016/S0031-4056\(23\)00275-5](https://doi.org/10.1016/S0031-4056(23)00275-5)
- Kjøller, A. & Struwe, S. (1992) Functional groups of microfungi and growth strategies during decomposition, responses of forest ecosystems to environmental changes. Dordrecht: Springer Netherlands, 755-756. https://doi.org/10.1007/978-94-011-2866-7_147
- Koch, A. (1967) Symbiosis. In: Henry, S. (Ed.) Symbiosis. ACADEMIC PRESS, London and New York, 1-106. <https://doi.org/10.1016/B978-1-4832-2758-0.50008-4>
- Koide, K., Osono, T. & Takeda, H. (2005) Colonization and lignin decomposition of *Camellia japonica* leaf litter by endophytic fungi. MYCOSCIENCE, 46(5), 280-286. <https://doi.org/10.1007/S10267-005-0247-7>
- Kostanjšek, R., Štrus, J., Drobne, D., & Avguštin, G. (2004) Candidatus *Rhabdochlamydia porcellionis*, an intracellular bacterium from the hepatopancreas of the terrestrial isopod *Porcellio scaber* (Crustacea: Isopoda). INTERNATIONAL

- JOURNAL OF SYSTEMATIC AND EVOLUTIONARY MICROBIOLOGY, 54, 543-549.
<https://doi.org/10.1099/ijs.0.02802-0>
- Krishna, M. & Mohan, M. (2017) Litter decomposition in forest ecosystems: a review. ENERGY ECOLOGY AND ENVIRONMENT, 2(4), 236-249.
<https://doi.org/10.1007/s40974-017-0064-9>
- Krüssmann, G. (1968) Evropské dřeviny. Státní zemědělské nakladatelství, Praha, 186.
- Kühnelt, W. (1961) Soil biology with special reference to the animal kingdom. London: Faber and Faber, 397.
- Kuramae, E., Hillekens, R., de Hollander, M., van der Heijden, M., van den Berg, M., van Straalen, N. & Kowalchuk, G. (2013) Structural and functional variation in soil fungal communities associated with litter bags containing maize leaf. FEMS MICROBIOLOGY ECOLOGY, 84(3), 519-531. <https://doi.org/10.1111/1574-6941.12080>
- Larrañaga, A., de Guzmán, I. & Solagaistua, L. (2020) A small supply of high quality detritus stimulates the consumption of low quality materials, but creates subtle effects on the performance of the consumer. SCIENCE OF THE TOTAL ENVIRONMENT, 726. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2020.138397>
- Laskowski, R. & Berg, B. (2006) Litter decomposition: A Guide to carbon and nutrient turnover. Oxford: Academic Press, 428.
- Lavelle, P. & Spain, A. V. (2001) Soil organisms. SOIL ECOLOGY, 201-356.
https://doi.org/10.1007/978-94-017-5279-4_3
- Lavelle, P., Lattaud, C., Trigo, D. & Barois, I. (1995) Mutualism and biodiversity in soils. PLANT AND SOIL, 170(1), 23-33. <https://doi.org/10.1007/BF02183052>
- Le Clec'h, W., Chevalier, F., Genty, L., Bertaux, J., Bouchon, D. & Sicard, M. (2013) Cannibalism and predation as paths for horizontal passage of wolbachia between terrestrial isopods. PLOS ONE, 8(4), e60232.
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0060232>
- Lehmann, J. & Schroth, G. (2002) Nutrient leaching. In trees, crops and soil fertility: concepts and research methods. CABI PUBLISHING, 151-166.
<https://doi.org/10.1079/9780851995939.0151>
- López- Rojo, N., Martínez, A., Pérez, J., Basaguren, A., Pozo, J. & Boyero, L. (2018) Leaf traits drive plant diversity effects on litter decomposition and FPOM production in streams. PLOS ONE, 13(5), e0198243.
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0198243>
- Loureiro, S., Sampaio, A., Brandao, A., Nogueira, A. & Soares, A. (2006) Feeding behaviour of the terrestrial isopod *Porcellionides pruinosus* Brandt, 1833 (Crustacea, Isopoda) in response to changes in food quality and contamination. SCIENCE OF THE TOTAL ENVIRONMENT, 369(1-3), 119-128.
<https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2006.05.023>

- Magnani, F., Mencuccini, M., Borghetti, M., Berbigier, P., Berninger, F., Delzon, S., Grelle, A., Hari, P., Jarvis, P., Kolari, P., Kowalski, A., Lankreijer, H., Law, B., Lindroth, A., Loustau, D., Manca, G., Moncrieff, J., Rayment, M., Tedeschi, V., Valentini, R. & Grace, J. (2007) The human footprint in the carbon cycle of temperate and boreal forests. *NATURE*, 447(7146), 848-850.
<https://doi.org/10.1038/nature05847>
- Makulec, G. & Ilieva-Makulec, K. (2023) Food preferences in two detritivore species: laboratory choice tests using leaf litters of different tree species. *STUDIA ECOLOGIAE ET BIOETHICAE*, 21(4), 41-51. <https://doi.org/10.21697/seb.2023.32>
- Maraun, M., Martens, H., Migge, S., Theenhaus, A. & Scheu, S. (2003) Adding to 'the enigma of soil animal diversity': fungal feeders and saprophagous soil invertebrates prefer similar food substrates. *EUROPEAN JOURNAL OF SOIL BIOLOGY*, 39(2), 85-95. [https://doi.org/10.1016/S1164-5563\(03\)00006-2](https://doi.org/10.1016/S1164-5563(03)00006-2)
- McClagherty, C., Pastor, J., Aber, J. & Melillo, J. (1985) Forest litter decomposition in relation to soil-nitrogen dynamics and litter quality. *ECOLOGY*, 66(1), 266-275.
<https://doi.org/10.2307/1941327>
- McVean, D. (1953) *Alnus glutinosa* (L.) Gaertn. (a rotundifolia Stokes). *JOURNAL OF ECOLOGY*, 41(2), 447-466. <https://doi.org/10.2307/2257070>
- Mészárosné Póss, A., Tóthné Bogdányi, F., & Tóth, F. (2022) Consumption of fungi-infected fallen pear leaves by the common woodlouse. *ACTA PHYTOPATHOLOGICA ET ENTOMOLOGICA HUNGARICA*, 57(1), 79-91.
- Neilson, R. & Boag, B. (2003) Feeding preferences of some earthworm species common to upland pastures in Scotland. *PEDOBIOLOGIA*, 47(1), 1-8.
[https://doi.org/10.1078/S0031-4056\(04\)70173-0](https://doi.org/10.1078/S0031-4056(04)70173-0)
- Nichols, E., Spector, S., Louzada, J., Larsen, T., Amequita, S., Favila, M. & Network, S. R. (2008) Ecological functions and ecosystem services provided by Scarabaeinae dung beetles. *BIOLOGICAL CONSERVATION*, 141(6), 1461-1474.
<https://doi.org/10.1016/j.biocon.2008.04.011>
- Paaso, U., Keski-Saari, S., Keinänen, M., Karvinen, H., Silfver, T., Rousi, M., & Mikola, J. (2017). Intrapopulation genotypic variation of foliar secondary chemistry during leaf senescence and litter decomposition in silver birch (*Betula pendula*). *FRONTIERS IN PLANT SCIENCE*, 8, 1074. <https://doi.org/10.3389/fpls.2017.01074>
- Paris, O. (1963) Ecology of *Armadillidium vulgare* (Isopoda – Oniscoidea) in California grassland - food, enemies, and weather. *ECOLOGICAL MONOGRAPHS*, 33(1), 1-22.
<https://doi.org/10.2307/1948475>
- Persson, H., Widén, B., Andersson, S. & Svensson, L. (2004) Allozyme diversity and genetic structure of marginal and central populations of *Corylus avellana* L. (Betulaceae) in Europe. *PLANT SYSTEMATICS AND EVOLUTION*, 244(3-4), 157-179.
<https://doi.org/10.1007/s00606-003-0073-3>

- Pezzi, P., Araujo, P. & Wood, C. (2019) Coprophagy in detritivores: methodological design for feeding studies in terrestrial isopods (Crustacea, Isopoda, Oniscidea). *NAUPLIUS*, 27, e2019010. <https://doi.org/10.1590/2358-2936e2019010>
- Plaza, C., Senesi, N., Polo, A. & Brunetti, G. (2005) Acid-base properties of humic and fulvic acids formed during composting. *ENVIRONMENTAL SCIENCE & TECHNOLOGY*, 39(18), 7141-7146. <https://doi.org/10.1021/es050613h>
- Quadros, A., Zimmer, M., Araujo, P. & Kray, J. (2014) Litter traits and palatability to detritivores: a case study across biogeographical boundaries. *NAUPLIUS*, 22, 103-111. <https://doi.org/10.1590/S0104-64972014000200004>
- Rief, A., Knapp, B. & Seeber, J. (2012) Palatability of selected alpine plant litters for the decomposer *Lumbricus rubellus* (Lumbricidae). *PLOS ONE*, 7(9), e45345. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0045345>
- Robertson, G. (ed.) (1999) Standard soil methods for long-term ecological research. Volume 2. Oxford University Press, New York, USA, 457. <https://doi.org/10.1093/oso/9780195120837.001.0001>
- Romani, A., Fischer, H., Mille-Lindblom, C. & Tranvik, L. (2006) Interactions of bacteria and fungi on decomposing litter: Differential extracellular enzyme activities. *ECOLOGY*, 87(10), 2559-2569. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2006\)87\[2559:IOBAFO\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2006)87[2559:IOBAFO]2.0.CO;2)
- Rubio-Ríos, J., Pérez, J., Salinas, M., Fenoy, E., López-Rajo, N., Boyero, L. & Casas, J. (2021) Key plant species and detritivores drive diversity effects on instream leaf litter decomposition more than functional diversity: a microcosm study. *SCIENCE OF THE TOTAL ENVIRONMENT*, 798. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2021.149266>
- Rushton, S. & Hassall, M. (1983) Food and feeding rates of the terrestrial isopod *Armadillidium vulgare* (Latreille). *OECOLOGIA*, 57(3), 415-419. <https://doi.org/10.1007/BF00377189>
- Sanson, G., Read, J., Aranwela, N., Clissold, F. & Peeters, P. (2001) Measurement of leaf biomechanical properties in studies of herbivory: opportunities, problems and procedures. *AUSTRAL ECOLOGY*, 26(5), 535-546. <https://doi.org/10.1046/j.1442-9993.2001.01154.x>
- Saska, P. (2008) Granivory in terrestrial isopods. *ECOLOGICAL ENTOMOLOGY*, 33(6), 742-747. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2311.2008.01026.x>
- Schädler, M., Jung, G., Auge, H. & Brandl, R. (2003) Palatability, decomposition and insect herbivory: patterns in a successional old field plant community. *OIKOS*, 103(1), 121-132. <https://doi.org/10.1034/j.1600-0706.2003.12659.x>
- Sinsabaugh, R. (2010) Phenol oxidase, peroxidase and organic matter dynamics of soil. *SOIL BIOLOGY & BIOCHEMISTRY*, 42(3), 391-404. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2009.10.014>

- Sousa, J., Vingada, J., Loureiro, S., da Gama, M. & Soares, A. (1998) Effects of introduced exotic tree species on growth, consumption and assimilation rates of the soil detritivore *Porcellio dilatatus* (Crustacea: Isopoda). *APPLIED SOIL ECOLOGY*, 9(1-3), 399-403. [https://doi.org/10.1016/S0929-1393\(98\)00096-1](https://doi.org/10.1016/S0929-1393(98)00096-1)
- Stone, J. (1987) Initiation and development of latent infections by *Rhabdocline parkeri* on Douglas fir. *CANADIAN JOURNAL OF BOTANY-REVUE CANADIENNE DE BOTANIQUE*, 65(12), 2614-2621. <https://doi.org/10.1139/b87-352>
- Swift, M. & Anderson, J. (1989). Decomposition. In: Lieth, H., Werger, M.J.A. (eds.), *Ecosystems of the world. Tropical rain forest ecosystems*. BIOGEOGRAPHICAL AND ECOLOGICAL STUDIES, ELSEVIER, Amsterdam, 547-569. <https://doi.org/10.1016/B978-0-444-42755-7.50037-7>
- Swift, M. J., Heal, O. W. & Anderson, J. M. (1979). Decomposition in terrestrial ecosystems, vol. 5. Univ of california press, 372. <https://doi.org/10.1525/9780520407114>
- Tabatabai, M. A. (1994). Soil enzymes. *Methods of soil analysis: Part 2 Microbiological and biochemical properties*, 5, 775-833. <https://doi.org/10.2136/sssabookser5.2.c37>
- Taylor, B., Parkinson, D. & Parsons, W. (1989) Nitrogen and lignin content as predictors of litter decay rates – a microcosm test. *ECOLOGY*, 70(1), 97-104. <https://doi.org/10.2307/1938416>
- Van Wensem, J., Verhoef, H. & Vanstraelen, N. (1993) Litter degradation stage as a prime factor for isopod interaction with mineralization processes. *SOIL BIOLOGY & BIOCHEMISTRY*, 25(9), 1175-1183. [https://doi.org/10.1016/0038-0717\(93\)90212-T](https://doi.org/10.1016/0038-0717(93)90212-T)
- Vaughan, J. & Geissler, C. (2009) *The new oxford book of food plants*. OUP Oxford, Oxford, UK, 288.
- Villanueva, V., Font, J., Schwartz, T., & Romani, A. (2011). Biofilm formation at warming temperature: acceleration of microbial colonization and microbial interactive effects. *BIOFOULING*, 27(1), 59-71. <https://doi.org/10.1080/08927014.2010.538841>
- Voříšková, J. & Baldrian, P. (2013) Fungal community on decomposing leaf litter undergoes rapid successional changes. *ISME JOURNAL*, 7(3), 477-486. <https://doi.org/10.1038/ismej.2012.116>
- Wang, S., Terranova, M., Kreuzer, M., Marquardt, S., Eggerschwiler, L. & Schwarm, A. (2018) Supplementation of pelleted hazel (*Corylus avellana*) leaves decreases methane and urinary nitrogen emissions by sheep at unchanged forage Intake. *SCIENTIFIC REPORTS*, 8 (1), 5427. <https://doi.org/10.1038/s41598-018-23572-3>
- Warburg, M., Linsenmair, K. & Bercovitz, K. (1984) The effect of climate on the distribution and abundance of isopods. In: Sutton, S. & Holdich, D. (eds.) *The*

- Biology of terrestrial Isopods. Symposia of the zoological society of London, vol. 53. Oxford: Clarendon Press, 339-367.
- Waring, R. & Running, S. (2010) Forest ecosystems: Analysis at multiple scales. ELSEVIER, Amsterdam, Netherlands, 420.
- Webb, D. P. (1977). Regulation of deciduous forest litter decomposition by soil arthropod feces. In The role of arthropods in forest ecosystems. Berlin, Heidelberg: SPRINGER Berlin Heidelberg, 57-69. https://doi.org/10.1007/978-3-642-88448-1_7
- Wieser, W. (1968) Aspects of nutrition and metabolism of copper in isopods. AMERICAN ZOOLOGIST, 8(3), 495-506. <https://doi.org/10.1093/icb/8.3.495>
- Witkamp, M. & van der Drift, J. (1961) Breakdown of forest litter in relation to environmental factors. PLANT AND SOIL, 15, 295-311. <https://doi.org/10.1007/BF01379465>
- Wood, C., Schlindwein, C., Soares, G. & Araujo, P. (2012) Feeding rates of *Balloniscus sellowii* (Crustacea, Isopoda, Oniscidea): the effect of leaf litter decomposition and its relation to the phenolic and flavonoid content. ZOOKEYS (176), 231-245. <https://doi.org/10.3897/zookeys.176.1940>
- Zimmer, M. & Topp, W. (1998) Microorganisms and cellulose digestion in the gut of the woodlouse *Porcellio scaber*. JOURNAL OF CHEMICAL ECOLOGY, 24(8), 1397-1408. <https://doi.org/10.1023/A:1021235001949>
- Zimmer, M. & Topp, W. (2002) The role of coprophagy in nutrient release from feces of phytophagous insects. SOIL BIOLOGY & BIOCHEMISTRY, 34(8), 1093-1099. [https://doi.org/10.1016/S0038-0717\(02\)00044-5](https://doi.org/10.1016/S0038-0717(02)00044-5)
- Zimmer, M., Kautz, G. & Topp, W. (1996) Olfaction in terrestrial isopods (Crustacea: Oniscidea): responses of *Porcellio scaber* to the odour of litter. EUROPEAN JOURNAL OF SOIL BIOLOGY, 32(3), 141-147.
- Zimmer, M., Pennings, S., Buck, T. & Carefoot, T. (2002) Species specific patterns of litter processing by terrestrial isopods (Isopoda: Oniscidea) in high intertidal salt marshes and coastal forests. FUNCTIONAL ECOLOGY, 16(5), 596-607. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2435.2002.00669.x>
- Ziolkowska, A., Debska, B. & Banach-Szott, M. (2020) Transformations of phenolic compounds in meadow soils. SCIENTIFIC REPORTS, 10(1), 19330. <https://doi.org/10.1038/s41598-020-76316-7>
- Zukswert, J. & Prescott, C. (2017) Relationships among leaf functional traits, litter traits, and mass loss during early phases of leaf litter decomposition in 12 woody plant species. OECOLOGIA, 185(2), 305-316. <https://doi.org/10.1007/s00442-017-3951-z>