

Univerzita Palackého v Olomouci
Přírodovědecká fakulta
Katedra ekologie a životního prostředí



Bioturbační potenciál půdní makrofauny

Marek Zajíček

Bakalářská práce

předložená

na Katedře ekologie a životního prostředí

Přírodovědecké fakulty Univerzity Palackého v Olomouci

jako součást požadavků

na získání titulu Bc. ve studijním programu

Biologie a environmentální výchova pro vzdělávání/Geografie pro vzdělávání

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

Olomouc 2023

Zajíček M. 2023. Bioturbační potenciál půdní makrofauny [bakalářská práce]. Olomouc: Katedra ekologie a životního prostředí PřF UP v Olomouci. 44 s. 1 příloha, česky.

Abstrakt

Jedním z procesů, které se podílejí na vzniku půd, je bioturbace. Bioturbace je proces při kterém dochází k promíchávání substrátu. Tento proces se odehrává ve vodních i terestrických ekosystémech. V terestrických ekosystémech je klíčovou bioturbující skupinou půdní makrofauna. Cílem této práce je zkoumat bioturbační potenciál pěti druhů půdní makrofauny, které se vyskytují v naší přírodě. Oblanky sídelní (*Cylindroiulus caeruleocinctus*), stínky obecné (*Porcellio scaber*), svinky obecné (*Armadillidium vulgare*), zlatohlávcí zlatí (*Cetonia aurata*) a žížaly hnojní (*Eisenia fetida*) byli devět týdnů chováni v mikrokosmech. Zaznamenávána, kvantifikována a srovnávána byla jejich razící činnost, která se projevovala tvorbou chodbiček, odkládání trusu v jednotlivých vrstvách a transport materiálu mezi vrstvami. Dalším cílem bylo ověřit vhodnost testovaných druhů a jejich chovu pro využití ve výuce na druhých stupních základních škol a na středních školách. Bylo prokázáno, že všechny testované druhy svou bioturbační aktivitou přispívají k pedogenezi, jejich funkce se však značně liší díky odlišným životním strategiím. Experiment se ukázal jako vhodný projekt do výuky ve školách, s potenciálem díky množství variací.

Klíčová slova: *Armadillidium vulgare*, bioturbace, *Cetonia aurata*, *Cylindroiulus caeruleocinctus*, *Eisenia fetida*, pedogeneze, *Porcellio scaber*, půdní makrofauna

Zajíček M. 2023: Bioturbation potential of soil macrofauna[bachelor's thesis]. Olomouc: Department of Ecology and Environmental Sciences, Faculty of Science, Palacký University Olomouc. 44 pp., 1 Appendice. Czech.

Abstract

One of the processes involved in the formation of soil is bioturbation. Bioturbation is a process of mixing substrate. This process occurs in both aquatic and terrestrial ecosystems. The soil macrofauna is the most important bioturbating group in terrestrial ecosystems. The aim of this bachelor thesis is to investigate the bioturbation potential of five soil macrofauna species occurring in our nature. The millipede *Cylindroiulus caeruleocinctus*, the Common Rough Woodlouse (*Porcellio scaber*), the Common Pill Bug (*Armadillidium vulgare*), the Rose Chafer (*Cetonia aurata*) and the earthworm *Eisenia fetida* were kept in microcosms for nine weeks. Their burrowing activity, faecal deposition and transport of material between layers were recorded, quantified, and compared. The next objective was to assess the suitability of the tested species for their husbandry and use in the classroom. It turned out that all test species contribute to soil formation, but their functions are different due to their life strategies. The experiment proved to be a suitable project for school lessons thanks to many possible variations.

Keywords: *Armadillidium vulgare*, bioturbation, *Cetonia aurata*, *Cylindroiulus caeruleocinctus*, *Eisenia fetida*, pedogenesis, *Porcellio scaber*, soil macrofauna

Prohlašuji, že jsem bakalářskou práci *Bioturbační potenciál půdní makrofauny* vypracoval samostatně pod dohledem vedoucího práce a uvedl všechny použité zdroje.

V Olomouci dne 8. května 2023

Obsah

1	Úvod.....	1
1.1	Pedogeneze.....	1
1.2	Bioturbace	2
1.3	Půdní makrofauna	4
1.4	Žížaly.....	5
2	Cíle výzkumu	8
3	Metodika	9
3.1	Pokusné organismy	9
3.2	Mikrokosmy	9
3.3	Průběh experimentu	9
3.4	Zpracování dat.....	10
4	Výsledky	12
4.1	Oblanky	12
4.2	Žížaly.....	13
4.3	Stínky	14
4.4	Svinky	15
4.5	Zlatohlávci.....	15
4.6	Mezidruhové srovnání.....	20
5	Diskuse.....	24
5.1	Chodbičky	24
5.2	Trus	26
5.3	Přenos.....	28
6	Závěr	30
	Literatura	31
	Příloha	

SEZNAM OBRÁZKŮ

Obr. 1.	Bioturbační chování oblanek v průběhu experimentu.....	12
Obr. 2.	Bioturbační chování žízal v průběhu experimentu	13
Obr. 3.	Bioturbační chování stínek v průběhu experimentu	14
Obr. 4.	Bioturbační chování svinek v průběhu experimentu	15
Obr. 5.	Bioturbační chování zlatohlávků v průběhu experimentu.....	16
Obr. 6.	Bioturbační chování ponrav zlatohlávků v průběhu experimentu.....	17
Obr. 7.	Bioturbační chování kukel zlatohlávků v průběhu experimentu	18
Obr. 8.	Bioturbační chování dospělců zlatohlávků v průběhu experimentu.....	19
Obr. 9.	Srovnání četnosti výskytu chodbiček v jednotlivých vrstvách v průběhu celého experimentu mezi modelovými druhy	21
Obr. 10.	Srovnání četnosti výskytu trusu v jednotlivých vrstvách v průběhu celého experimentu mezi modelovými druhy	22
Obr. 11.	Srovnání četnosti výskytu nové vrstvy v jednotlivých vrstvách v průběhu celého experimentu mezi modelovými druhy	22
Obr. 12.	Srovnání četnosti přenosu materiálu mezi vrstvami jednotlivými směry na obou rozhraních v průběhu celého experimentu mezi modelovými druhy.....	23

Poděkování

Tímto děkuji vedoucímu této bakalářské práce Ivanu Hadriánu Tufovi za vše, co pro tuto práci udělal, a zvláště za jeho trpělivost, kterou se mnou měl. Dále děkuji všem, kteří mi byli jakkoli nápomocni při tvorbě této práce.

1 Úvod

Základem terestrických ekosystémů v mírném pásu je půda, která je jedním z klíčových faktorů prostředí. i přes všechny technologické změny je také stále nezbytným zdrojem pro lidstvo. Půda se skládá z organických i anorganických součástí. Zdrojem organické hmoty v půdě je opad, který tvoří spadané listí, kousky dřeva a opadaná kůra, odumřelé kořeny, mrtvolky, zvířecí trus a kutikuly. Zahrnuje také sekrety a exkrekty živých organismů, jako jsou kořenové exsudáty (Adl 2003). Podíl opadu, který se přenáší do minerální půdy závisí na vlastnostech lokality, které určují početnost bioturbující půdní fauny (Prescott a Vesterdal 2021). Bioturbující organismy tedy ovlivňují, jaké bude zastoupení organické složky v půdě. a to jak tím, že se podílejí na rozkladu opadu, tak i zanášením organické složky do hlubších vrstev. Na základě výše uvedených informací tedy můžeme říct, že role půdní fauny je klíčová pro vznik půdy a fungování ekosystémů.

Důležitou součástí půdní fauny je makrofauna. Termín makrofauna se v rámci půdní biologie používá pro organismy o velikosti 2 mm až 2 cm, kteří se živí opadem (Swift a kol. 1979). V literatuře se objevuje názor, že v rozpětí 2 mm a 2 cm by měl být průměr těla a nikoli délka (Schlaghamerský a kol. 2020). Půdní makrofauna patří mezi takzvané ekosystémové inženýry (Bottinelli a kol. 2015, Brussaard 1997, David 2014), to znamená, že svými aktivitami, pohybem, krmením, hloubením a dalšími (Meysman a kol. 2008) významně mění své prostředí, konkrétně půdu. Jedná se o procesy dekompozice a bioturbace, které vedou k pedogenezi. Bioturbace mění základní vlastnosti půdy, včetně distribuce velikosti částic, pórovitosti, obsahu uhlíku a dalších živin a rychlosti toku (Wilkinson a kol. 2009). Dopady bioturbace mají tedy vliv na fyzikální i chemické vlastnosti půdy a zásadním způsobem tedy mění fungování celého ekosystému v němž jsou vlastnosti půdy jedněmi ze základních parametrů.

Tato práce se věnuje zkoumání vlivu různých druhů půdní makrofauny na procesy vzniku a fungování půdy. Důraz je kladen především na schopnost druhů zanášet organickou hmotu z povrchu do hlubších vrstev, na schopnost hloubit chodbičky a na mísení jednotlivých horizontů. Pro tento výzkum byla využita technika pozorování v mikrokosmech.

1.1 Pedogeneze

Pro studium pedogeneze jsou velmi zajímavé lokality po povrchové těžbě nerostných surovin, především po těžbě hnědého uhlí, kde chybí půdní kryt, proto zde můžeme pozorovat jeho vývoj. Půda má minerální a organickou složku, minerální substrát se ve vytěžených prostorech nachází, organická hmota však chybí. V našich podmínkách je základním zdrojem organické hmoty primární produkce rostlin, proto musí být plocha osídlena pionýrskými druhy rostlin, nebo se tam opad musí dostat jinak např. větrem. Opad je následně zpracováván faunou. Půdní fauna zahrnuje zástupce různých taxonomických skupin, od bakterií, přes bezobratlé a malé obratlovce. Různé druhy

mají různé funkce, vše však směřuje k začlenění opadu do půdy. Např. makrofauna způsobuje fragmentaci opadu, čímž usnadňuje jeho zpracování různými druhy půdních mikroorganismů, napomáhá tedy rozkladu. I malá fragmentační aktivita saprofágní makrofauny způsobuje urychlení dalších procesů (Frouz 2008). Trus makrofauny, tzv. fekální pelety, jsou navíc dále využity koprofágními organismy v potravním řetězci (David 2014, Prescott a Vesterdal 2021, Adl 2003). Makrofauna se tedy aktivně se podílí na rozkladu opadu.

Vlastnosti a skladba opadu jsou důležité, bylo prokázáno, že skladba rostlin v lokalitě silně ovlivňuje půdní faunu, makrofauna je v tomto směru zvláště citlivá (Wu a Wang 2019). Její závislost na druhové skladbě rostlin potvrzují výzkumy smrkových monokultur, ze kterých vyplývá, že výsadbou smrku je narušen potravní řetězec, ve kterém hrají hlavní roli mikrobi, detritivorní makrofauna a bioturbující žížaly. Smrk neodpovídá potravním potřebám těchto skupin, a proto nemůže vznikat mullový humus (Prescott a Vesterdal 2021). Mullový humus bývá v přirozeném ekosystému spoluvytvářen právě makrofaunou (Imler 2000). Pokud se v prostředí vyskytují například suchozemští stejnonožci a mnohonožky, jejich fekální pelety bývají činností žížal přeměněny v agregáty, které spojují organickou a minerální hmotu, vzniká tedy humus typu mull (David 2014). Pokud žížaly chybí, fekální pelety zůstávají na povrchu a vzniká humus typu moder. V případě absence žížal mohou v menší míře promíchávat minerální vrstvy a organickou hmotu z povrchu i organismy, které nerazí chodby (Prescott a Vesterdal 2021). Pokud tedy mají lesy mírného pásu přirozenou druhovou skladbu, jedná se o ideální prostředí pro půdní makrofaunu. V těchto lesích je dostatek opadu pro vývoj půdního společenstva. Na metru čtverečním může žít až tisíc druhů půdních organismů, mezi nimiž je zastoupena i makrofauna (Swift a kol. 1979). Diverzita půdního společenstva a komplementarita mezi jeho druhy napomáhá lepšímu zvládnutí sucha (Collinson a kol. 2013). Makrofauna však není klíčová pouze v lesních ekosystémech. V travních porostech mírného pásu tvoří žížaly 53 % a ostatní druhy makrofauny 26 % biomasy půdních živočichů (Gongalsky 2021). Obecně lze shrnout, že pro půdní bezobratlé jsou ideální biotopové podmínky charakterizované vyšší vlhkostí, spíše zásaditým pH a dostatkem rostlinného opadu (Imler 2000).

Kromě fragmentace a natrávení na rozklad pozitivně působí i zanášení opadu do hloubky a jeho míchání s jinými materiály. Makrofauna v lokalitách poškozených povrchovou těžbou zanáší organickou hmotu do nižších minerálních vrstev a dává tak vzniknout půdě (Arnold a Williams 2016, Frouz 2008). Organická hmota zanášená do hlubších vrstev se rychle rozkládá (Jozefovska a kol. 2017).

1.2 Bioturbace

Přesun materiálu v půdě, ale také v mořských sedimentech, způsobený organismy, které transportují částice v různých hloubkách na různou vzdálenost, se nazývá bioturbace (Müller-Lemans a Dorp 1996). Na bioturbaci v terestrickém prostředí se podílejí kořeny rostlin, mravenci, termiti, žížaly a další půdní makrofauna, a to tvorbou kanálů, pórů, agregátů a valů, které kromě mísení substrátu ovlivňují i transport plynů a vody v půdě.

Vytvářejí tím mikrobioty pro jiné půdní organismy a jsou nezbytné pro udržení struktury půdy v zemědělství a lesnictví (Brussaard 1997). Meysman a kol. (2006) chápou bioturbaci jako biologické přepracování sedimentů a půd všemi organismy, včetně mikrobů, zakořeňujících rostlin a hrabajících zvířat. V konkrétnější definici je vyjádřeno, že bioturbace je zvýšený rozptyl částic, který je způsoben hrabajícími zvířaty. Narážíme na jistou nejednoznačnost. Při obecnějším pohledu jsou mezi bioturbující organismy počítány prakticky všechny organismy, které nějak ovlivňují půdu, včetně rostlin. Při snaze o konkrétnější definici se však dostaneme k hrabajícím živočichům a k přesouvání částic v půdě. Podle Wilkinsona a kol. (2009) půdní organismy reagují s půdou a fyzikálně nezměněným podložím a přemísťují částice na vzdálenost odpovídající jejich velikosti. Podloží poskytuje anorganické živiny a transport do mělkých vrstev, tak může obnovovat zásoby živin, které jsou z mělkých horizontů vymývány vodou.

Bioturbace je tedy proces, při němž živé organismy mění svým působením vlastnosti půdy. V užším slova smyslu se jedná o promíchávání půdy hrabajícími organismy. Dochází k provzdušňování půdy, ke změnám vodního režimu a k zanášení organických látek do půdy. Změny vztahu mezi vodou a pevnou složkou půdy se označují jako bioirigace a jsou součástí bioturbace. Vsakování vody je usnadněno provzdušňováním substrátu. Chodbičky urychlují transport vody do větších hloubek (Arnold a Williams 2016). Celkovou architekturu půdy určuje množství prostoru obsazeného vzduchem a vodou a na množství organických a minerálních částic, což jsou faktory ovlivněné právě bioturbací (Adl 2003).

Prescott a Vesterdal (2021) poukazují na rozdílné situace, kdy se opad mění na humus, který zůstává především na povrchu půdy, a na situaci, kdy se částečně rozložený opad přenáší do vrstev minerální půdy bioturbací. Opad může být transportován při pohybu, tedy především ražením chodeb a s ním souvisejícím mícháním, nebo může být transportován v trávicím traktu zvířete. Podle Irmlera (2000) dokonce většinu opadu makrofauna transportuje trusem. Meysman a kol. (2008) navíc konstatují, že opad, který je transportován sežráním a následným vyloučením v podobě trusu, je transportován na delší vzdálenost než opad transportovaný při razící aktivitě, protože organická hmota, která byla sežrána, se pohybuje se zvířetem. Sežráním opadu tedy neusnadňuje pouze jeho rozklad, jak už bylo popsáno, ale také transport. Výsledky výzkumů dokazují, že právě kombinace transportu a rozkladu organické hmoty je příčinou tak silného vlivu půdní makrofauny na její prostředí. Z těchto informací tedy vyplývá význam bioturbujících organismů pro vznik půdy, díky jejich schopnosti promíchávat různé materiály z různých vrstev. Především se pak jedná o schopnost zanášet nadložní organický materiál do hlubších minerálních vrstev. Tato schopnost je nesmírně důležitá, protože půda pro své fungování potřebuje obě složky, anorganickou i organickou, jak bylo zmíněno v předchozí kapitole.

Vliv bioturbace se však neprojevuje pouze v hlubokých vrstvách, ale i na povrchu. Při bioturbaci vznikají na povrchu různé útvary, například mohyly vzniklé činností

mravenců, termitů a žížal ale také krtince (Wilkinson a kol. 2009). Tyto útvary vznikají při činnosti organismů, ať už jako vedlejší produkt jiné činnosti, například u žížal, které odkládají zeminu z hloubení a výměšky, nebo o cíleně budované útvary jako jsou hnízda mravenců. Další společnou vlastností je, že všechny tyto útvary vznikají přesunem materiálu, a to v horizontálním, ale především ve vertikálním směru. Díky tomu dochází k promíchávání jednotlivých vrstev půdy.

Bioturbace má i časoprostorový rozměr. Společenství bioturbujících organismů zanechává v prostředí svůj otisk, který se skládá ze vzdálenosti, o kterou se částice posune v rámci bioturbační události, tedy jednoho přesunu živočichem, ale také z času, který částice stráví na místě mezi dvěma bioturbační událostmi (Meysman a kol. 2008). Z toho vyplývá, že při studiu bioturbace se kromě změny polohy horizontů, nebo jednotlivých částic musíme zabývat i časem, který byl k daným změnám potřebný.

1.3 Půdní makrofauna

Definice půdní makrofauny na základě tělesných rozměrů je poměrně jednoznačná. Podle Gongalskeho (2021) půdní makrofauna zahrnuje živočichy pohybující se ve velikostech mezi 1–2 mm a 20–30 mm, při menších rozměrech mluvíme o mezofauně (až mikrofauně), pokud jsou zvířata větší, jedná se o megafaunu. V některých ekosystémech tvoří většinu celkové biomasy půdních živočichů a významně přispívá k fungování potravní sítě. Wu a Wang (2019) tvrdí, že makrofauna se vyznačuje velikostí těla větší než 2 mm. V případě takto nastaveného kritéria, ale mnohé žížaly spadají do megafauny. V literatuře se však objevuje názor, že důležitější, než délka organismu je jeho šířka. Makrofauna je v tomto případě definována šířkou vyšší než 2 mm a menší než 2 cm, na délce v tomto pojetí nezáleží, takže tuto definici splňují i žížaly. Šířka těla je považována za důležitější než délka, protože rozhoduje o průměru chodbiček (Schlaghamerský a kol. 2020).

Složitější situace nastává u taxonomického vymezení skupiny. Půdní makrofauna zahrnuje taxonomicky vzdálené skupiny jako jsou žížaly, plži, suchozemští stejnonožci, mnohonožky a stonožky, pavouci a velké množství čeledí hmyzu (Gongalsky 2021). Swift a kol. (1979) tvrdí, že mezi makrofaunu patří velcí členovci, kteří se živí opadem, jako jsou mnohonožky, suchozemští stejnonožci, hmyz, a také měkkýši a větší žížaly. Na většině skupin se tedy autoři shodují, jsou zde však jisté odlišnosti, ať už se jedná o absenci různých skupin, nebo o nejasné vymezení půdní makrofauny v případě hmyzu.

Všeobecná shoda panuje ohledně tří nejdůležitějších skupin půdní makrofauny. Za celosvětově nejdůležitější skupiny jsou považováni mravenci, termiti a žížaly, a to pro jejich schopnost tvorby makropórů, bioturbace a podílu na koloběhu živin. Z těchto důvodů bývají zmíněné skupiny označovány jako ekosystémový inženýři (Arnold a Williams 2016, Bottinelli a kol. 2015). Meysman a kol. (2006) definují ekosystémového inženýra jako organismus, respektive druh, který podstatně mění fyzickou strukturu svého stanoviště, a tím přímo, či nepřímo mění dostupnost zdrojů pro

jiné druhy. Někteří autoři však ke třem základním skupinám přidávají další. David (2014) zmiňuje jako ekosystémové inženýry také mnohonožky, suchozemské stejnoonožce a skupiny hmyzu, které některou fází životního cyklu tráví v půdě. Ke třem klasicky uváděným skupinám, tedy přibývají další a opět narážíme na obtížně vymežitelné pojetí hmyzu v rámci půdní makrofauny. Situaci komplikuje složitý ontogenetický vývoj hmyzu, kdy žije v půdě jen některé životní stádium, zatím co v jiných stádiích druh není vázán na půdní prostředí.

Další pohled na problematiku vymezení pojmu ekosystémový inženýr v rámci půdní makrofauny nabízí Brussaard (1997), podle kterého patří mezi ekosystémové inženýry jen žížaly, mravenci a termiti, přičemž ostatní organismy, které mění fyzické podmínky stanovišť, označuje jako mikroinženýry. Celkově se tedy dá říct, že za klíčové druhy půdní makrofauny, díky jejich velkému dopadu na ekosystém, v němž žijí, jsou považováni mravenci, termiti a žížaly. Podobný, i když menší dopad, mají i jiné druhy makrofauny, jak naznačuje snaha některých autorů o rozšíření pojmu ekosystémový inženýr na další druhy. Zohledňuje se zde samozřejmě i rozšíření uvedených skupin – např. žížaly se v boreálním pásu vyskytují dosti sporadicky, jejich význam zde proto přejímají mnohonožky. Podobně je význam termitů omezen hlavně na tropy a subtropy.

Vztahy v ekosystému jsou ale velmi složité a bioturbační potenciál jednotlivých skupin nemusí být hned jasně patrný. Funkce 40 až 50 druhů brouků v lesním ekosystému může být překryta funkcí dvou druhů žížal, takže mnohé skupiny mohou být přehlíženy (Gongalsky 2021). Mezidruhové vztahy v půdě jsou tedy stejně komplikované jako v jiných prostředích. Jednotlivé druhy se vzájemně ovlivňují a mohou, jak zintenzivňovat, tak i potlačovat, funkci jiných. Bylo prokázáno, že funkční rozmanitost půdního společenství ovlivňuje fungování ekosystému (Heemsbergen a kol. 2004). Různé druhy půdních organismů se totiž podílejí na fungování půdy různými způsoby. Některé přispívají k rozkladu organické hmoty, jiné ji transportují, predátoři zase ovlivňují početnost ostatních druhů. Všechny tyto schopnosti a vztahy pak spoluvytvářejí vlastnosti půdy, která je jedním ze základů ekosystému. Mezidruhová konkurence ve smíšeném společenstvu může snížit množství organismem rozložené hmoty, ale fungování celého ekosystému se zlepšuje díky doplňkovým funkčním rolím (De Oliveira a kol. 2010). Fungování ekosystému jako celku, ale i fungování jednotlivých druhů, proto заслужuje podrobný výzkum.

1.4 Žížaly

Jak bylo výše zmíněno, žížaly, mravenci a termiti se řadí mezi ekosystémové inženýry (Brussaard 1997, Bottinelli a kol. 2015, Gongalsky 2021). Žížaly jsou klíčové zejména v mírném pásu (David 2014., Gongalsky 2021), tedy i v našich ekosystémech. Müller-Lemans a Dorp (1996) uvádějí, že žížaly jsou klíčovými bioturbujícími organismy v zemědělských oblastech střední Evropy. Uvádějí také, že za 5 až 20 let žížaly jednou převrátí horní vrstvu půdy v travních porostech, způsobují tedy homogenní promíchání půdy. Rovněž upozorňují na schopnost transportu z hlubších vrstev půdy do ornice. Pozice žížal v rámci naší půdní makrofauny je tedy naprosto neoddiskutovatelná a jejich

významu odpovídá také množství informací ve srovnání s ostatními organismy. Žížaly mají velký vliv na rostlinná společenstva. Recyklací organické hmoty a podílem na oběhu živin tvoří struktury bohaté na živiny, které jsou pro rostliny vhodné, a tím působí na druhovou skladbu rostlinných společenstev (Jégou a kol. 2001, Mudrák a Frouz 2017). Žížaly se živí půdou, případně opadem, vybírají si ale konkrétní stádia rozkladu (Adl 2003). Žížaly mají tedy stejně jako všechny druhy makrofauny podíl na rozkladu organické hmoty. Jejich potravním chováním se zabývali i další autoři. Müller-Lemans a Dorp (1996) vysvětlují potravní chování žížal tak, že se živí organickou složkou půdy a zároveň tímto způsobem razí chodbičky, které jim poskytují ochranu a místo odpočinku. V literatuře se můžeme setkat s pojmem „deposit feeder“, který označuje zvířata, která polykají velké množství sedimentu a živí se jeho organickou složkou. Tento pojem se obvykle objevuje v hydrobiologii, sporadicky se s ním však můžeme setkat i v pedobiologické literatuře pro klasifikaci některých žížal (Meysman a kol. 2006). Při bioturbaci vytvářejí žížaly dvě struktury: chodbičky a žížalince. Chodbičky vznikají pozřením materiálu, nebo jeho odsunutím (Jégou a kol. 2000). Mechanismus ražby chodbiček popisují Lee a Foster (1991). Podle těchto autorů chodbičky vznikají vytěžením materiálu, tedy sežráním půdy a následným stlačováním stěn při pohybu chodbičkou. Další literatura ukazuje, že ražba chodbiček není pouze mechanickou záležitostí, ale že se na tomto procesu podílejí i tělní produkty. Pohyb v chodbičkách usnadňuje hlen tvořený epidermálními buňkami. Absorbuje vlhkost a tím udržuje hladký povrch těla, zároveň poskytuje oporu chodbičkám, na jejichž stěnách usychá. Sekrety pomáhají tvořit půdní agregáty (Adl 2003). Vliv sekretu tvořeného žížalami tedy přetrvává i po degradaci chodbiček, když se dále podílí na tvorbě půdní struktury.

Žížaly se však dělí, dle způsobu života, do tří ekologických skupin. Proto se na procesech v ekosystému podílejí vcelku různorodě. Epigeické žížaly se specializují na akumulované vrstvy opadu, ideálně již částečně rozloženého. Anektické druhy razí trvale obývané systémy chodbiček v hlubších vrstvách a v noci do nich zatahují jednotlivé listy, kterými se živí. Tyto druhy obvykle vylučují exkrementy na povrchu. Endogeické druhy naopak žijí převážně v minerálních vrstvách s malým množstvím organické hmoty, kde se živí kořeny rostlin a organickou hmotou promíchanou s minerálními částicemi. Nevytvářejí trvalé chodbičky, ale půdou se prokousávají (Adl 2003). Je však třeba pamatovat na to, že chování organismů mění i konkrétní podmínky. Swift a kol. (1979) přichází se zjištěním, že i žížaly vyskytující se běžně v mělkých vrstvách půdy mohou migrovat do značných hloubek. Konkrétně uvádí situaci letních měsíců, kdy se žížaly do hloubky přesouvají kvůli větší vlhkosti. Konkrétní podmínky stanoviště tedy mohou krátkodobě výrazně měnit chování zvířat, a to i v půdě, která je stabilnějším prostředím díky pomalejším změnám teploty a vlhkosti.

Význam žížal potvrzují výzkumy ploch postižených povrchovou těžbou. Při studiu těchto ploch se zjistilo, že v pozdních stádiích sukcese je humusová vrstva tvořena především žížalinci, (jde o formu humusu nazývanou mull, neboli měl) zatímco podíl

fermentační vrstvy a fekálních pelet makrofauny (forma humusu nazývaná moder), který dominoval na začátku, poklesl (Frouz a kol. 2007). Jak dokazuje další výzkum stejného autora, žížalince byly jedny z nejčastějších biogenních struktur vytvořených makrofaunou, které byly zjištěny mikromorfologickou analýzou (Frouz 2008). Rovněž se prokázalo, že žížaly byly zodpovědné za promíchávání půdy na plochách rekultivovaných po povrchové těžbě. Kolonizace žížalami tedy vede k promíchávání půdy a k vytvoření organicko minerální vrstvy, stejně jako v přirozených biotopech, kde je působení žížal v tomto procesu také klíčové.

2 Cíle výzkumu

Cílem výzkumu bylo kvantifikovat experimentálním způsobem bioturbační aktivitu modelových druhů půdní fauny. Druhým cílem bylo bioturbační aktivitu těchto modelových druhů navzájem porovnat. Třetím cílem bylo navrhnout didaktickou demonstraci bioturbační aktivity půdních bezobratlých žákům základních škol.

3 Metodika

3.1 Pokusné organismy

Pro experiment bylo vybráno pět modelových druhů naší půdní makrofauny, čtyři druhy členovců a jeden druh kroužkovců. Jednalo o oblanku sídelní (*Cylindroiulus caeruleocinctus* (Wood, 1864)), která zastupuje mnohonožky, stínku obecnou (*Porcellio scaber* Latreille, 1804) a svinku obecnou (*Armadillidium vulgare* (Latreille, 1804)) za suchozemské stejnoonožce a zlatohlávka zlatého (*Cetonia aurata* (Linnaeus, 1758)) za hmyz. Z kroužkovců byla vybrána žížala hnojní (*Eisenia fetida* (Savigny, 1826)). Kromě zlatohlávka byly použity u všech druhů dospělí jedinci. V případě zlatohlávka se jednalo o larvy, tedy ponravy, které tráví svůj vývoj v půdě, kde se živí organickou hmotou. Zlatohlávci a žížaly byli získáni z kompostéru na Borové, což je část obce Bolatice v Moravskoslezském kraji ve výšce kolem 280 m n. m. v lokalitě zahrad, které sousedí s ornou půdou. Oblanky byly nasbírány na lokalitě v Olomouci, Nové ulici. Nacházely se především pod kameny a pod volně pohozenými předměty. Zbývající druhy, tedy stínky a svinky, pocházely z chovů Katedry ekologie a životního prostředí PřF UP.

3.2 Mikrokosmy

Výše zmíněné druhy byly po dobu pokusů umístěny do mikrokosmů. Tyto mikrokosmy tvořily malé zavařovací sklenice, které byly naplněny substrátem. Sklenice vysoké 9,5 cm, s obvodem 19,5 cm, byly použity pro ponravy zlatohlávků. Ty svými rozměry natolik převyšovaly ostatní druhy, že byly zvoleny větší mikrokosmy, s větším množstvím písku, pro ostatní druhy byly použity nižší sklenice o stejném průměru. Jako základní substrát sloužil písek. Z důvodu snazšího pozorování byl použit písek dvou barev, bílý a žlutý. Na dno sklenic přišel bílý písek, na něj žlutý a poslední horní vrstvu tvořil opět bílý písek. Množství písku bylo odměřováno, aby byly jednotlivé vrstvy stejně silné. Výška jednotlivých vrstev v menších mikrokosmech byla 12 mm, objem písku tedy byl přibližně 100 cm³, ve větších sklenicích byly hodnoty o třetinu vyšší.

Na tento substrát byla následně umístěna organická hmota. Jednalo se o listy javoru (*Acer* sp.), které byly nasbírány na podzim a usušeny při pokojové teplotě i vlhkosti. Listy byly před vložením do mikrokosmu lehce smačkány, aby se jich tam vešlo více. Na každou sklenici byla ze stran nalepena čtyři milimetrová měřítka se zaznačenou původní pozicí jednotlivých horizontů. Mikrokosmy byly uzavřeny sítkou, která měla zabránit případnému uniku živočichů. Celkem bylo vytvořeno sto mikrokosmů, dvacet pro každý druh.

3.3 Průběh experimentu

Experiment jsem zahájil 10. května 2021. Do připravených mikrokosmů jsem umístil jednotlivé druhy. Ve snaze zohlednit jejich rozměry byly do mikrokosmů umísťovány v nestejných počtech: svinky a stínky po třech kusech, oblanky a žížaly po dvou

a ponravy zlatohlávků po jedné. Mikrokosmy jsem navlhčil a jako další možnost potravy dodal kolečka mrkve. Kontrola a první měření proběhla o týden později (17. května), týdenní interval se ukázal jako ideální, takže měření probíhala vždy po sedmi dnech. Nejdříve jsem zaznamenával chodbičky v jednotlivých vrstvách. Následně jsem podle značek na osách odečetl změny polohy horizontu na obou rozhraních. Posledním prvkem, který mě zajímal, byl výskyt trusu v jednotlivých vrstvách, případně na povrchu. Tento proces se opakoval čtyřikrát u každého mikrokosmu, tj. zaznamenával jsem zmíněné parametry ze čtyř stran každé sklenice.

Zpočátku listový opad napadala plíseň, ale postupně se díky výměně a zkušenostem s rosením situace zlepšila. Obvykle v dalších týdnech stačilo pouze doplňovat listy i mrkev, kompletní výměna již nebyla nutná. Síťky z mikrokosmů byly po několika týdnech odstraněny jako zbytečné.

V červnu byly síťky zlatohlávkům vráceny, jelikož někteří se v mikrokosmu zakuklili, díky tomu později vylíhli brouci neuletěli. V průběhu experimentu došlo k rozbití jednoho mikrokosmu s oblankami, jejich finální počet byl tedy devatenáct.

Množství trusu na povrchu písku u stínek rostlo takovým způsobem, že začala vznikat zcela nová vrstva. Proto byla zaznamenávána od 28. 6. jako nový pozorovaný prvek. Později byl tento prvek zaznamenáván i u svinek. Experiment byl ukončen 12. 7. a mikrokosmy byly rozebrány. Všechny kromě těch se zlatohlávky byly kompletní, u stínek došlo dokonce k rozmnožení (např. ST17 s počtem jedinců 3+61). Co se zlatohlávků týče, dva jedinci uhynuli, tři jedinci zůstali v larválním stádiu a deset jedinců se v době ukončení experimentu nacházelo ve stádiu kukly. Pět zlatohlávků stihlo dokončit proměnu a dosáhli dospělosti. Tento vývoj musel být zohledněn při vyhodnocování výsledků.

3.4 Zpracování dat

Po skončení experimentu jsem přepsal hodnoty do programu Excel. Vyhodnocoval jsem výskyt čtyř proměnných. První z nich byla přítomnost chodbiček v jednotlivých vrstvách. Druhou proměnnou byl výskyt exkrementů v jednotlivých vrstvách. Třetí proměnnou byl přenos anorganického materiálu mezi vrstvami. Zaznamenávaný údaj byla přítomnost či nepřítomnost daného jevu na jednotlivých čtyřech stranách mikrokosmu. Uvedené výsledky proto prezentují pravděpodobnost výskytu daného jevu pro každý druh odděleně.

Získané výsledky jsem prezentoval pomocí grafů pro lepší přehlednost. Stínky ani svinky nezasáhly do hlubších vrstev, proto k nim nemělo cenu vytvářet graf transportu materiálu na horizontech, naopak se u nich v grafu zabývajícím se trusem objevuje nový prvek, tj. nová vrstva nadložních exkrementů. u žížal a zlatohlávků se v grafu zabývajícím se trusem nevyskytuje varianta pro trus na povrchu, proto tato hodnota v grafu chybí. V případě, že se trus nebo chodbičky v nějaké vrstvě nevyskytovaly,

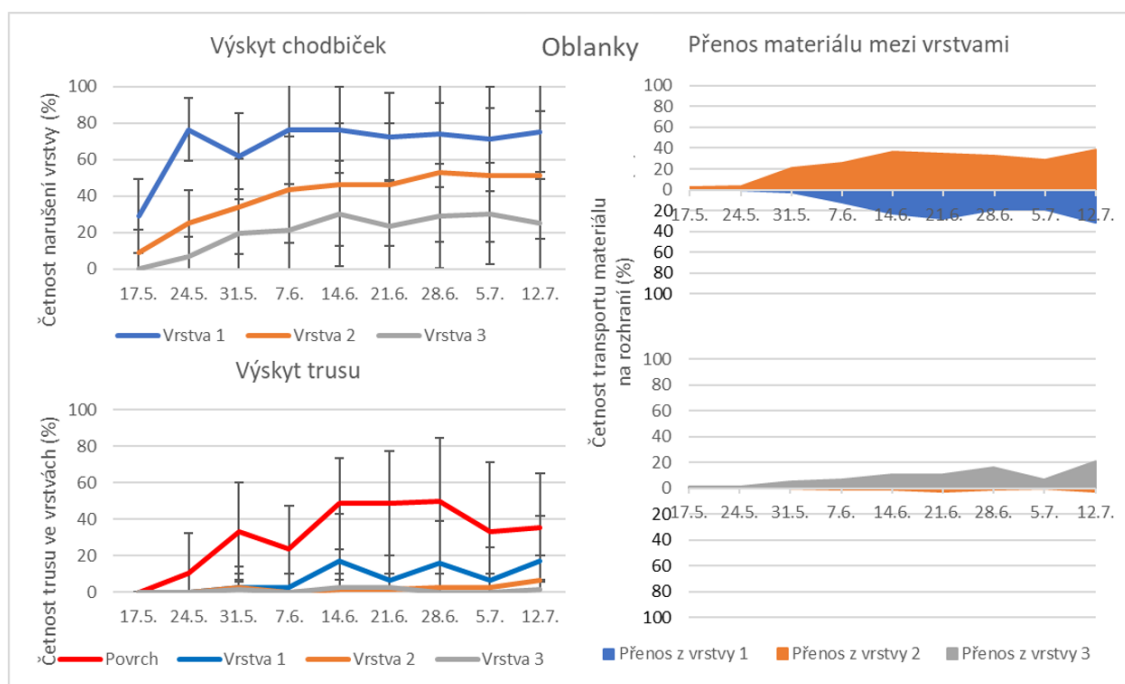
nejsou v grafu vůbec zaznačeny. Množství křivek s nulovou hodnotou snižovalo přehlednost grafu. Tento princip byl použit u všech nulových hodnot.

Vyhodnocení zlatohlávků bylo složitější než u ostatních skupin. Kromě grafů pro všechny přeživší jedince (18) jsou uvedeny výsledky za jednotlivé kategorie, tedy ponravy (3 mikrokosmy), kukly (10 mikrokosmů) a dospělce (5 mikrokosmů).

4 Výsledky

4.1 Oblanky

Co se výskytu chodbiček týče, oblanky začaly hloubit chodbičky hned od začátku. Při prvním měření se téměř u třetiny vyskytovaly v první vrstvě. Při druhém měření dosáhla četnost 76 % (obr. 1). Došlo tedy k prudkému nárůstu. Toto maximum se opakovalo při čtvrtém měření. Mezi těmito dvěma vrcholy došlo k poklesu. V případě oblank se o jediný výrazný propad. ve zbývajících týdnech byly hodnoty poměrně konstantní. ve druhé vrstvě byla četnost výskytu chodbiček téměř 10 %. V tomto případě četnost postupně narůstala, růst byl postupný a postupně zpomaloval. Nejvyšší hodnota byla zjištěna při sedmém měření a dosahovala 53 %. Oproti tomu ve třetí vrstvě se při prvním měření žádné chodbičky nenacházely. Při dalším měření se vyskytovaly v 7 % případů. Maximální hodnota, tedy 30 % byla dosažena při pátém měření. Následné výkyvy nebyly nijak významné.



Obr. 1. Bioturbační chování oblank v průběhu experimentu

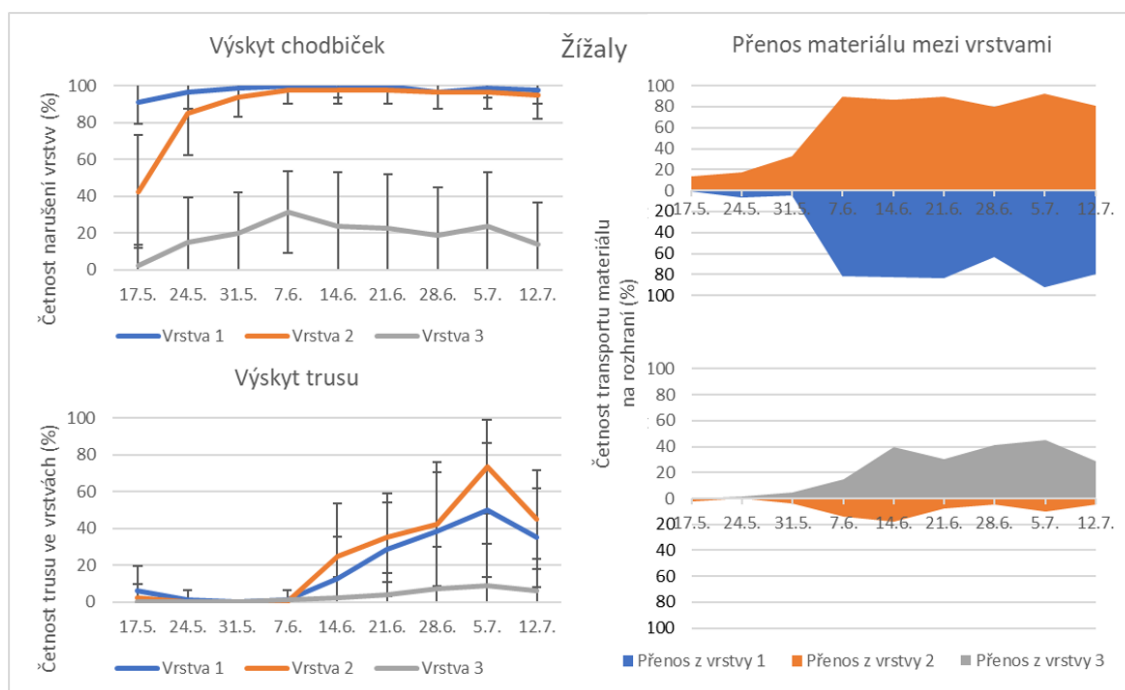
Po prvním týdnu byl výskyt trusu prakticky nulový (obr. 1). Při druhém měření se trus nacházel především na povrchu a to v 11 % případů. Růst byl poměrně rychlý. Následoval znatelný pokles, po kterém byly hodnoty poměrně konstantní kolem 50 %. Před koncem experimentu došlo opět k poklesu. V první vrstvě byly naměřeny velmi nízké hodnoty v jednotkách procent až při třetím měření. Od čtvrtého měření až do konce pokusu hodnoty každý týden kolísaly mezi 2 % až 17 %. V nižších vrstvách byly první hodnoty naměřeny při třetím měření a po celou dobu pokusu se pohybovaly v jednotkách procent. Maximální dosažená hodnota byla 7 %.

Na horním rozhraní z počátku absentoval přenos z první vrstvy do druhé (Obr. 1). Naopak z druhé vrstvy do první docházelo k přenosu již od začátku. S jistým zpožděním

začal i přenos opačným směrem tedy z první vrstvy do druhé. Hodnoty pomalu rostly a v obou případech následně došlo k pozvolnému poklesu. Před koncem experimentu se četnosti zvýšily. Maximální hodnoty byly zjištěny na konci pokusu při posledním měření. Hodnoty dosáhly 32 % při přenosu z první vrstvy a 38 % z druhé. Přenos z druhé vrstvy do třetí byl minimální, nejvyšší hodnota byla 3 %. Přenos ze třetí vrstvy byl naopak mnohem vyšší a krom propadu při osmém měření hodnoty pozvolna stoupaly. Maximální hodnota byla 21 %.

4.2 Žížaly

Hned při prvním měření byla četnost chodbiček v první vrstvě 91 % (obr. 2). Hodnota dále stoupala a po celou dobu se blížila 100 %. ve druhé vrstvě byly chodbičky na začátku zjištěny u 43 % případů. Následoval prudký nárůst na 85 % při dalším měření. Nárůst četností následně zpomaloval, při pátém měření dosáhla četnost nejvyšší hodnoty a to 98 %. Při následujících měřeních se již hodnoty nijak výrazně neměnily. Třetí vrstva se od zbylých dvou značně odlišovala. Při prvním měření byly chodbičky zjištěny pouze u 3 %. Do čtvrtého měření se četnost zvýšila na maximální hodnotu 31 %. Následoval pozvolný pokles četnosti.



Obr. 2. Bioturbační chování žízá v průběhu experimentu

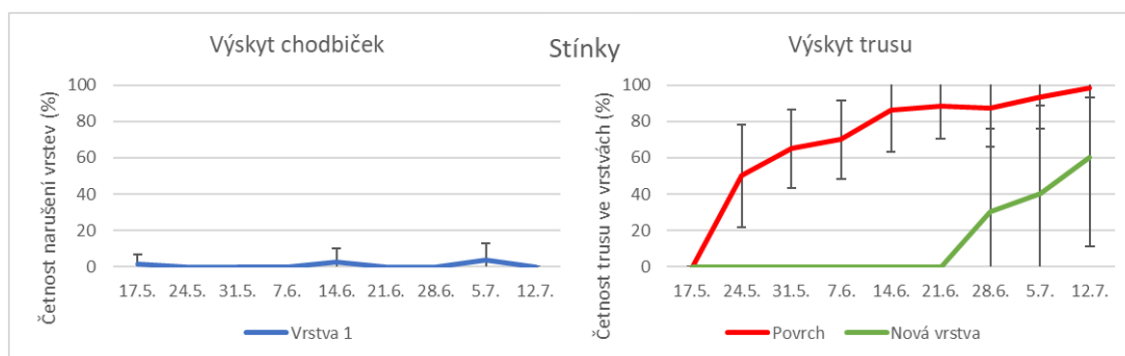
V první vrstvě byla přítomnost trusu při prvním měření zjištěna u 6 % případů. V dalších třech měřeních byla přítomnost téměř nulová. Při pátém měření však hodnota stoupla a maxima bylo dosaženo při předposledním měření, kdy se trus vyskytoval v 50 % případů. Během následujícího týdne došlo k poklesu. ve druhé vrstvě byla při prvním měření zjištěna četnost 3 %. Při třech následujících měřeních nebyl prakticky žádný trus zaznamenán. Páté měření odhalilo nárůst, který dále pokračoval. Před koncem experimentu byla naměřena nejvyšší hodnota 74 %. Při posledním měření však

byl zaznamenán výrazný pokles. V nejhlubší, tedy třetí vrstvě byl trus poprvé zjištěn při čtvrtém měření, a to pouze u 1 % vzorků. Následoval pomalý nárůst, který vedl k nejvyšší hodnotě 9 %, která byla naměřena krátce před koncem pokusu. I u poslední vrstvy byl při posledním měření zjištěn nižší výskyt trusu.

Na horním rozhraní nebyl během prvních třech měření zaznamenán výrazný transport, převažoval přesun z druhé vrstvy do první. Při čtvrtém měření se situace změnila. Přenos z druhé vrstvy do první se prudce zvýšil. Další výkyvy byly malé, týden před koncem pokusu byla naopak zjištěna nejvyšší hodnota 93 %. Velice podobný byl vývoj zanášení materiálu z první vrstvy do druhé. Při čtvrtém měření byl zaznamenán výrazný nárůst. Hodnoty byly poměrně stabilní, ke konci pokusu došlo k výkyvům. Při předposledním měření byla zjištěna nejvyšší hodnota 93 %. Na druhém rozhraní byly hodnoty při prvních dvou měřeních minimální. Změna nastala při třetím měření, kdy byl zaznamenán výraznější nárůst přenosů z třetí do druhé vrstvy. Přes značné výkyvy bylo dosaženo maximální hodnoty 45 %. Ke konci experimentu hodnota klesala. Přenos z druhé vrstvy do třetí měl podobný vývoj. Při prvních třech měřeních byly hodnoty opět minimální a výraznějších hodnot dosáhly až při čtvrtém měření. Při následujícím měření byla zjištěna maximální hodnota 18 %. Následoval pomalý pokles hodnot, které byly dále téměř konstantní.

4.3 Stínky

Stínky v mikrokosmech chodbičky netvořily, pouze v rámci první vrstvy vyhloubily mělké důlky. Tyto důlky byly navíc nacházeny velmi sporadicky, byly zaznamenány pouze při třech měřeních. Maximální hodnota byla zjištěna při osmém měření, kdy bylo narušení první vrstvy zaznamenáno u 3,75 % případů (obr. 3).



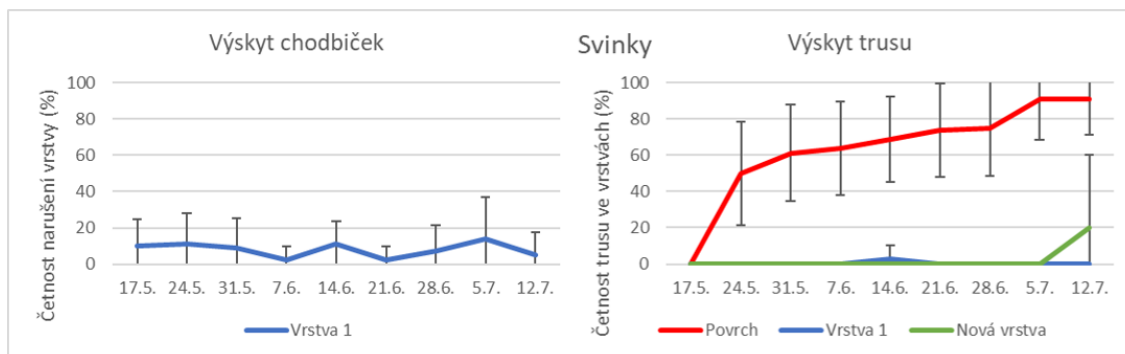
Obr. 3. Bioturbační chování stínek v průběhu experimentu

Při prvním měření nebyl zjištěn žádný trus. Při druhém měření se však nacházel na povrchu u 50 % vzorků. Nárůst přes mírné zpomalení pokračoval do pátého měření, kdy byla zjištěna hodnota 86 %. Při následujících dvou měřeních byly naměřeny prakticky stejné hodnoty. Následoval opětovný nárůst četnosti, díky němuž bylo na konci pokusu dosaženo hodnoty 99 %. Množství trusu na povrchu bylo tak velké, že začala být zaznamenávána nová hodnota: Nová vrstva. Tato vrstva obsahovala převážně fekální pelety, menší podíl v ní mělo částečně rozložené listí, dominance trusu však byla jasně

zřetelná. Podmínkou bylo, aby byla vrstva souvislá. Poprvé byla naměřena při sedmém měření u 30 % vzorků. Hodnota nadále rostla, maximální hodnoty 60 % bylo dosaženo při posledním měření.

4.4 Svinky

Svinky během pokusu zasáhly pouze do první vrstvy. Spíše, než chodbičky vytvářely jamky, jejich četnost nebyla vysoká a značně kolísala. Maximální hodnota byla 14 % a to týden před koncem experimentu (obr. 4).



Obr. 4. Bioturbační chování sviněk v průběhu experimentu

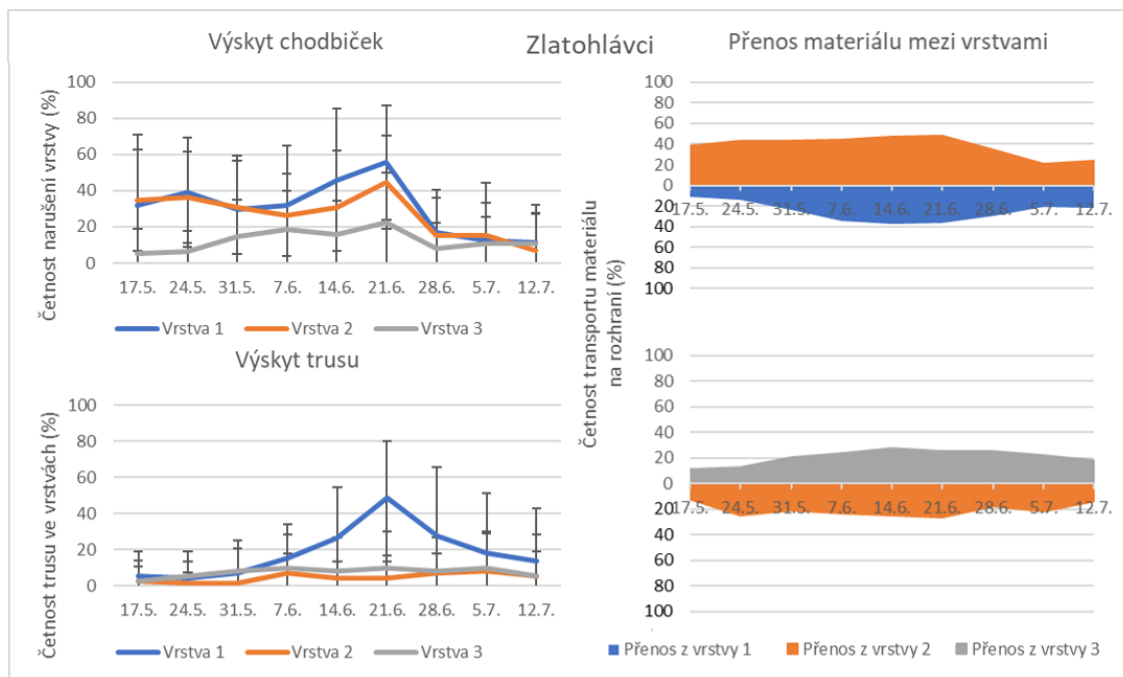
Při prvním měření nebyl zjištěn žádný trus. Při druhém měření byl trus objeven na povrchu u 50 % vzorků. Nárůst četnosti výskytu pokračoval, i přes jasně patrné postupné zpomalování. Při předposledním měření byla naměřena maximální četnost 91 %. Při jednom měření byl zjištěn trus i v první vrstvě, v jamkách, a to u 3 % vzorků. Při posledním měření byla zjištěn tak velký výskyt trusu na povrchu, že byl u 20 % klasifikován jako Nová vrstva.

4.5 Zlatohlávci

V první vrstvě se chodbičky vyskytovaly při prvním měření v 32 % případů (obr. 5). Následoval mírný nárůst a poté pomalá mírná stagnace. V polovině experimentu začaly hodnoty výrazně růst. Při šestém měření byl zjištěn maximální výskyt chodbiček. Hodnota dosáhla 56 %. Následoval prudký propad při dalším měření a v dalších týdnech již pouze k mírné stagnaci. ve druhé vrstvě byly chodbičky při prvním měření zjištěny u 35 % vzorků. Tato hodnota pak pomalu klesala, při pátém měření došlo k opětovnému nárůstu a maximální hodnota byla opět naměřena při šestém měření, jednalo se o hodnotu 44 %. Opět následoval prudký propad, který ovšem následně výrazně zpomalil. ve třetí vrstvě byla v prvním měření zjištěna hodnota 5 %. Ta krom jednoho poklesu setrvale mírně rostla až do šestého měření, kdy dosáhla 22 %, což byla maximální hodnota, po které opět následoval prudký propad, po kterém v tomto případě přišel velmi pomalý růst.

V první vrstvě byl trus zaznamenán u 6 % vzorků při prvním měření. Následoval pomalý, postupně se zrychlující nárůst hodnot, které kulminovaly Při šestém měření s hodnotou 49 %. Po této maximální hodnotě přišel rychlý pokles četnosti, který však

postupně zpomaloval. ve druhé vrstvě byla při prvním měření získána hodnota 3 %. Ta následně stagnovala, později se zvýšila a prakticky po celou dobu experimentu se pohybovala mezi 4 a 8 %. Týden před koncem byla dosažena maximální hodnota 8 %. ve třetí vrstvě byl při prvním měření zjištěn výskyt 3 %. Hodnota následně stoupla a držela se po zbytek pokusu kolem 10 %, což byla i největší naměřená hodnota.



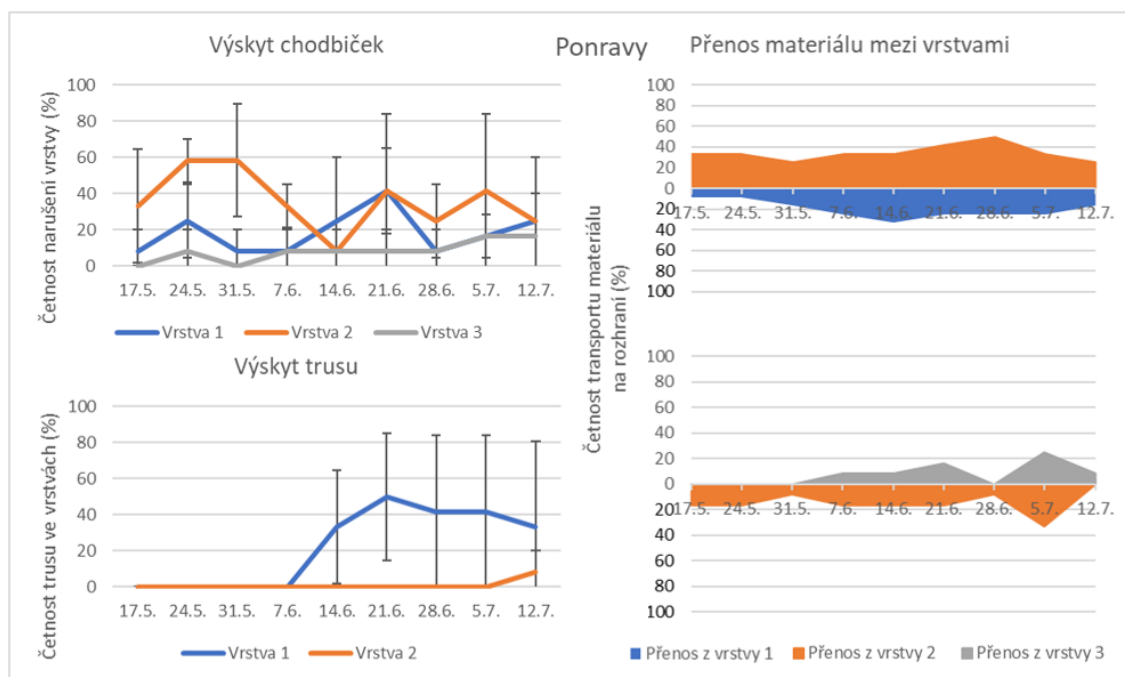
Obr. 5. Bioturbační chování zlatohlávků v průběhu experimentu

Na prvním rozhraní byl hned při prvním měření zjištěn transport směrem vzhůru u 39 % vzorků. Tato hodnota mírně stoupala a při šestém měření dosáhla maximální hodnoty 49 %. Četnost pak klesala a v posledních dvou měřeních se hodnoty ustálily, a naopak mírně rostly. Transport směrem dolů, byl na prvním rozhraní slabší. Při prvním měření došlo k transportu u 11 % vzorků. Hodnoty postupně rostly a uprostřed experimentu byla dosažena maximální hodnota 38 %. V dalších měřeních hodnoty postupně klesaly, ke konci pokusu se v podstatě stabilizovaly. Na druhém rozhraní byl při prvním měření přenos ze třetí do druhé vrstvy zjištěn u 11 %. Hodnota pomalu stoupala a maxima dosáhla při pátém měření, kdy byl zjištěn transport u 28 % vzorků. Hodnoty později pomalu klesaly. Při transportu z druhé vrstvy do třetí byla počáteční hodnota na začátku měření 13 %. Četnost transportu tímto směrem neustále kolísala a maxima 26 % dosáhla při šestém měření, později spíše klesala.

Zlatohlávci ponravy

V první vrstvě byla četnost při prvním měření 8 % (obr. 6). Hodnota postupně dvakrát stoupla a klesla, aby ke konci pokusu opět rostla. Maximální četnost byla zjištěna po druhém nárůstu, kdy byla zjištěna u 42 % vzorků. ve druhé vrstvě dosahovala první naměřená hodnota 33 %. Hodnota opakovaně stoupla a klesala, nejvyšší četnosti však byly zjištěny hned při druhém a třetím měření a to 58 %. Třetí vrstva byla při prvním

měření bez chodbiček, při druhém byly chodbičky zaznamenány u 8 %. Následoval opětovný propad na nulu a nárůst, po němž byly hodnoty dlouho stabilní. Před koncem experimentu výskyt narostl na 17 %.



Obr. 6. Bioturbační chování ponrav zlatohlávků v průběhu experimentu

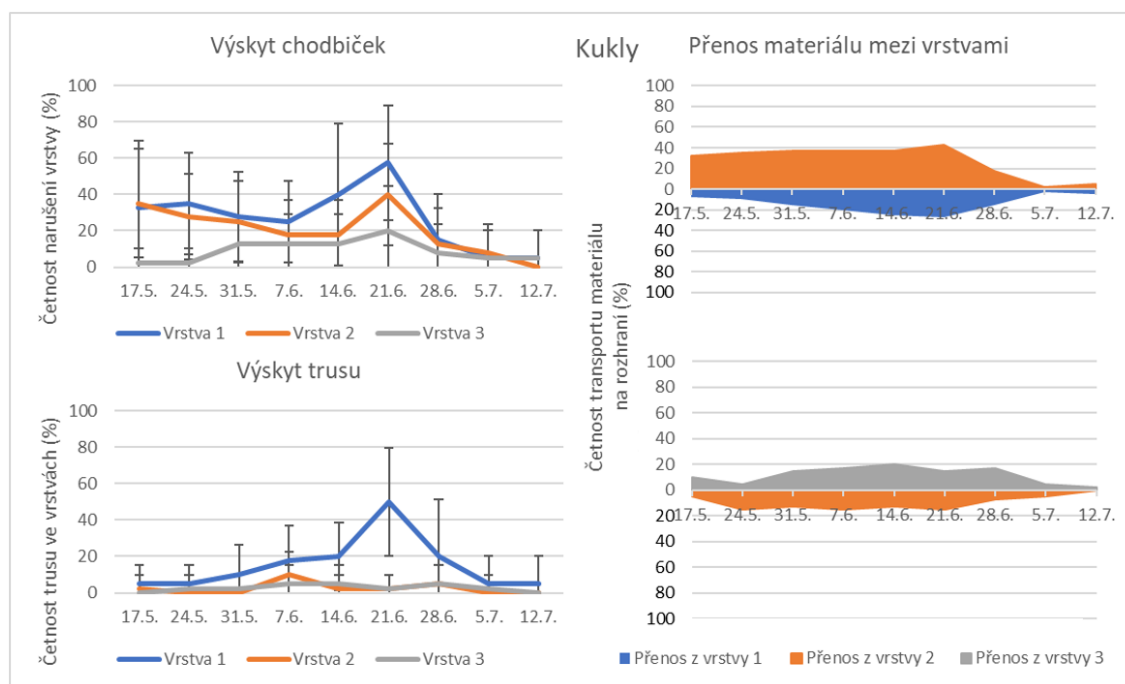
Trus se v první vrstvě poprvé v polovině experimentu u 33 % vzorků. Při šestém měření bylo díky nárůstu dosaženo maximální hodnoty 50 %. Tato hodnota pak až do konce pokusu klesala. Na konci pokusu se trus objevil i ve druhé vrstvě a to u 8 % vzorků.

Na prvním rozhraní byl zaznamenán přenos z druhé vrstvy do první u 33 %. Následně střídavě mírně stagnovala i rostla maximální hodnota 50 % byla dosažena při sedmém měření. Dál četnost transportu jen klesala. Přenos z první vrstvy do druhé byl při prvním měření zjištěn u 8 % vzorků. Hodnota pomalu rostla a maxima dosáhla uprostřed experimentu s hodnotou 33 %. Opět následoval postupný pokles četnosti. Na druhém rozhraní byl transport z druhé vrstvy do třetí zaznamenán v 17 % případů. Hodnota střídavě klesla a stoupala. Při předposledním měření byla získána maximální hodnota a to 33 %. První transport ze třetí do druhé vrstvy byl zaznamenán při čtvrtém měření a to u 8 % vzorků. Hodnota postupně klesala až k nule. Ke konci pokusu byl však zaznamenán největší výskyt transportu a to u 25 % vzorků.

Zlatohlávci kukly

V první vrstvě se chodbičky při prvním měření našly u 33 % případů (obr. 7). Hodnota mírně stoupla, následně pozvolna klesala a poměrně razantně stoupla na maximální hodnotu 58 % zjištěnou šestým měřením. Po tomto datu došlo k velkému postupně zpomalujícímu poklesu. ve druhé vrstvě byly prvním měřením zjištěny chodbičky

u 35 % vzorků následoval dlouhý a pozvolný pokles četnosti výskytu, přerušovaný náhlým nárůstem a 40 %, což byla nejvyšší hodnota v této vrstvě. Následoval pokles, při posledním měření v této vrstvě nebyly žádné chodbičky. ve třetí vrstvě byly na začátku měření chodbičky u 3 % vzorků. Tato hodnota dvakrát narostla, a to až na 20 % při šestém měření, další výskyt již klesal.



Obr. 7. Bioturbační chování kukel zlatohlávků v průběhu experimentu

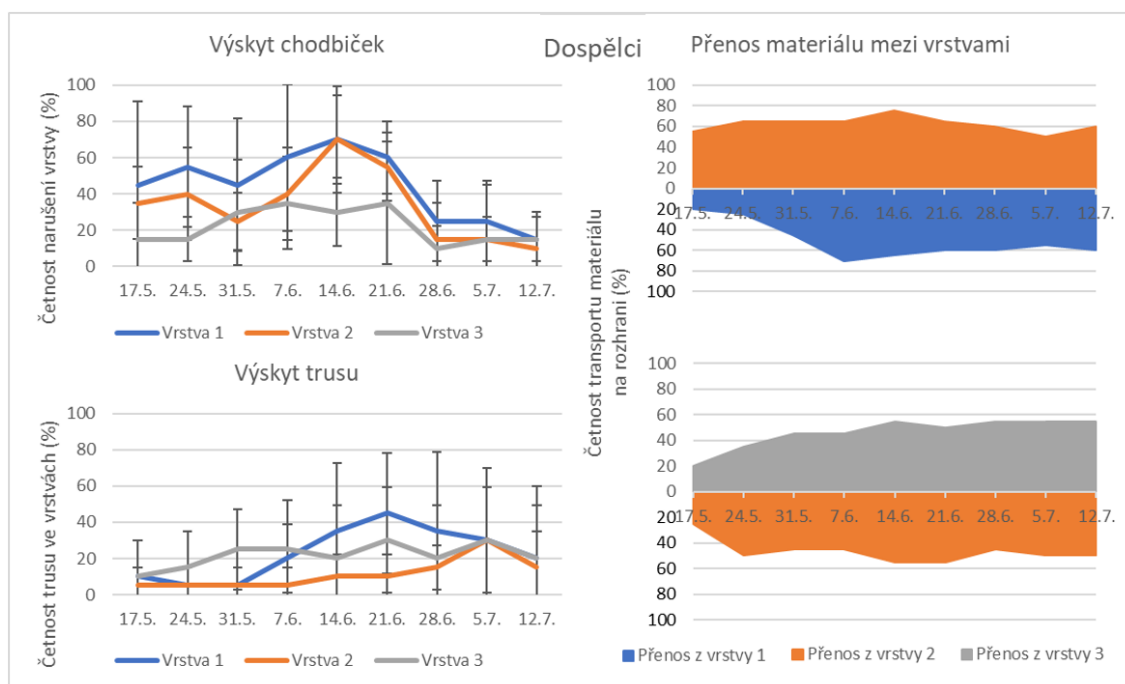
V první vrstvě byl trus při prvním měření zaznamenán u 5 % vzorků. Následoval nárůst četnosti, který postupně zrychloval a kulminoval za půlkou experimentu, kdy byl trus zjištěn u poloviny vzorků. Výskyt pak opět klesal, úbytek postupně zpomaloval. Na začátku pokusu byl ve druhé vrstvě trus zaznamenán u 3 % případů. Hodnota střídavě stoupala a klesala, několikrát nebyl trus v této vrstvě zjištěn. Nejvyšší četnost výskytu 10 %, byla zjištěna při čtvrtém měření. Trus ve třetí vrstvě byl zjištěn až druhým měřením, a to u 3 % případů. Hodnota se prakticky celou dobu držela pod 5 %, což byla i maximální hodnota. Při posledním měření nebyl trus ve třetí vrstvě nalezen.

Na horním rozhraní byl při prvním měření zaznamenán transport materiálu z druhé vrstvy do první, tedy směrem nahoru, u třetiny vzorků. Tato hodnota pozvolně narůstala a maxima 43 % dosáhla za polovinou pokusu. Následoval poměrně rychlý pokles a stabilizace hodnot při posledních měřeních. Transport z první vrstvy do druhé začal s četností 8 %. Nárůst byl opět pozvolný a maximy 28 % bylo dosaženo šestým měřením. Následoval pokles a stabilizace ke konci pokusu. Na druhém rozhraní byl zaznamenán transport ze třetí vrstvy do druhé v 10 % případů. Hodnota střídavě stoupala a klesala maxima 20 % bylo dosaženo v půlce experimentu, později byla zřetelná stagnace. Přenos z druhé vrstvy do třetí začal u 5 % případů. Hodnota střídavě

rostla a klesala, výkyvy však nebyly nijak velké. Při čtvrtém a šestém měření bylo dosaženo maximální hodnoty 15 %. Četnost transportu později výrazně klesala.

Zlatohlávci dospělci

Při prvním měření byly v první vrstvě chodbičky objeveny u 45 % vzorků (obr. 8). Tato hodnota mírně stoupla, následoval však mírný pokles a delší nárůst, který vyvrcholil v polovině experimentu četností 70 %. Následně hodnoty prudce klesaly, pokles ke konci pokusu zpomalil. ve druhé vrstvě byl při prvním měření výskyt chodbiček 35 %. Po mírném nárůstu hodnota poklesla, aby začala znovu prudce růst. Nejvyšší četnost, 70 %, byla zaznamenána pátým měřením. Následoval prudký propad, hodnoty se před koncem experimentu ustálily. ve třetí vrstvě první zjištěná hodnota dosahovala 15 %. Při druhém měření byla získána stejná hodnota. Následoval nárůst četnosti, který postupně zpomaloval a hodnoty se stabilizovaly. Maximální hodnoty 35 % bylo dosaženo při čtvrtém a šestém měření. Po druhém maximu přišel pokles a před koncem experimentu dokonce mírný růst.



Obr. 8. Bioturbační chování dospělců zlatohlávků v průběhu experimentu

V první vrstvě byl trus při prvním měření zjištěn u 10 % vzorků. Hodnota následně mírně stagnovala. Stagnace přešla v poměrně stabilní nárůst četností, který vrcholil hodnotou 45 % získanou šestým měřením. Následný pokles byl mírný a stabilní. ve druhé vrstvě na začátku měření četnost výskytu trusu dosahovala 5 %. Tato hodnota byla na začátku stabilní, pomalu rostla a růst zrychloval. Nejvyšší hodnota 30 % byla dosažena předposledním měřením. Při posledním měření byl zjištěn úbytek trusu. ve třetí vrstvě se trus na začátku vyskytoval u 10 % případů. Hodnota rostla

a následovaly výkyvy četnosti. Maximální četnost 30 % byla zjištěna šestým a osmým měřením.

Přenos materiálu na horním rozhraní z druhé vrstvy do první byl zjištěn hned při prvním měření u 55 % vzorků. Transport tímto směrem velmi pomalu narůstal a nejvyšší zaznamenaná hodnota 75 % byla naměřena uprostřed pokusu. Od tohoto data hodnota klesala, s výjimkou nárůstu při posledním měření. Přenos z první vrstvy do druhé dosahoval na začátku měření 20 %. Hodnota však poměrně rychle rostla a již při čtvrtém měření bylo dosaženo maximální četnosti 70 %. Po této hodnotě četnost velmi pomalu klesala. Na druhém rozhraní byl zaznamenán přenos ze třetí vrstvy do druhé u 20 % vzorků. Hodnota pomalu rostla a ke konci pokusu se již neměnila. Nejvyšší zaznamenaná četnost byla 55 % a to pátým měřením, a pak posledními třemi. Transport z druhé vrstvy do třetí byl napoprvé zaznamenán u 25 %. Po počátečním nárůstu byly hodnoty poměrně stabilní s drobnými výkyvy. Maximální výskyt 55 % byl dosažen za polovinou pokusu, dvě měření za sebou.

4.6 Mezidruhové srovnání

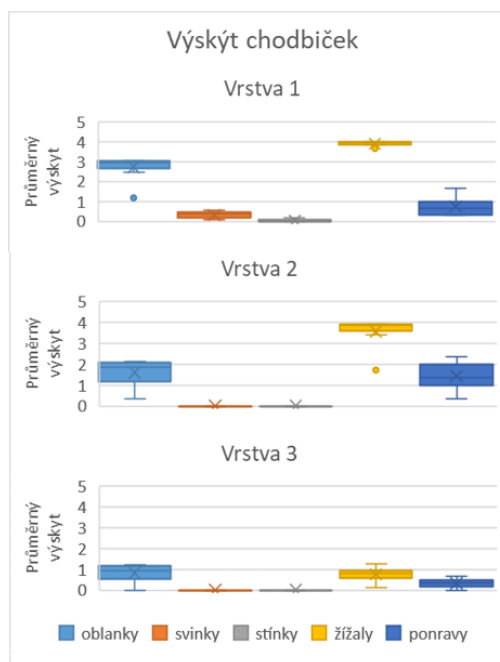
Aktivita pozorovaných druhů byla sledována v mikrokosmech, které obsahovaly tři vrstvy minerálního substrátu. Na každém mikrokosmu byla čtyři měřítka, která umožňovala porovnávat výskyt jevů v jednotlivých vrstvách i po případném promíchání těchto vrstev. Kontroly se opakovaly vždy po týdnu a celkem bylo provedeno devět kontrol. Srovnání mezidruhových rozdílů proběhlo pomocí analýzy variance (Anova). Pro vyhodnocení činnosti zlatohlávků byla použita data získaná od ponrav.

Chodbičky

V první vrstvě byly zaznamenány chodbičky u všech druhů zvířat (obr. 9), jejich výskyt se však signifikantně lišil ($F=202$; $p<0,001$). Průměrná hodnota pro stínky však byla velmi nízká (0,03 výskytu na pozorování). Ani hodnota zjištěná pro svinky nebyla nijak vysoká (0,32). Mnohem lepší hodnoty byly zjištěny u ponrav (0,74) a oblanek (2,72). Jednoznačně nejvyšší razící schopnost v první vrstvě však prokázaly žížaly (3,9).

Chodbičky ve druhé vrstvě byly zaznamenány pouze u tří druhů, a to u oblanek, žížal a ponrav. I v tomto případě se výskyt chodbiček mezi druhy signifikantně lišil ($F=76,2$; $p<0,001$). Nejnižší průměrná hodnota (1,44) byla zjištěna u ponrav, výsledky oblanek byly vyšší (1,6), ale i ty byly překonány žížalami s více než dvojnásobnou hodnotou (3,56).

Hodnoty získané pro chodbičky ve třetí vrstvě přinesly velké překvapení. Oblanky (0,82) v této vrstvě vyhloubily více chodbiček než žížaly (0,76), které jasně dominovaly v prvních dvou vrstvách. Ponravy naopak stejně jako v předchozích případech za oběma druhy zaostávaly (0,33). Tyto rozdíly v činnosti modelových druhů byly opět statisticky průkazné ($F=20,9$; $p<0,001$).



Obr. 9. Srovnání četnosti výskytu chodbiček v jednotlivých vrstvách v průběhu celého experimentu mezi modelovými druhy.

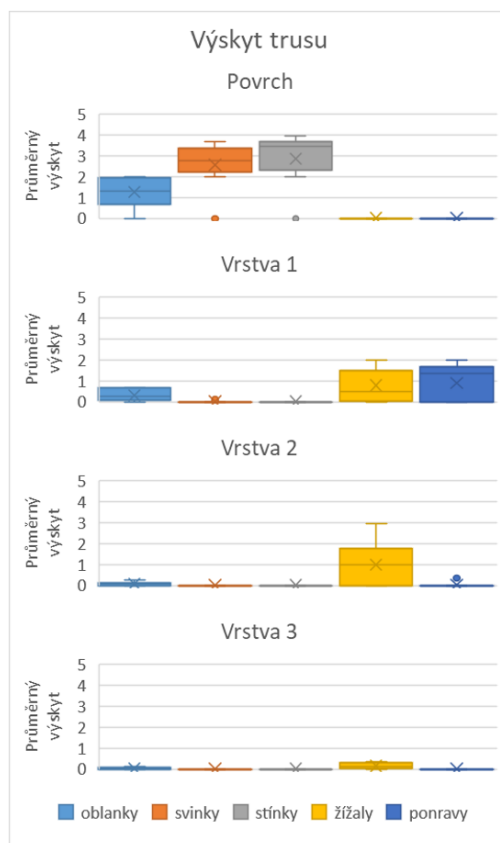
Trus

Trus se na povrchu vyskytoval u tří druhů, u oblank, svinek a stínek (obr. 10). Největší četnost trusu na povrchu byla zaznamenána u stínek (2,84). Těsně za nimi se pohybovaly svinky (2,56). Nejmenší hodnoty výskytu trusu na povrchu byly zjištěny u oblank (1,26). Hodnoty byly statisticky průkazné ($F=25,6$; $p<0,001$).

V první vrstvě se trus vyskytoval u všech druhů kromě stínek. Hodnoty zjištěné u svinek jsou však téměř zanedbatelné (0,001). Vyšší hodnoty byly zjištěny u oblank (0,3), které však stále zaostávaly za žížalami (0,77) a ponravami (0,89). Výsledky se opět signifikantně lišily ($F=5,5$; $p<0,001$).

Hodnoty z druhé vrstvy se značně lišily, byly však stejně jako v předchozích případech statisticky průkazné ($F=7,46$; $p<0,001$). Trus v této vrstvě absentoval u stínek i svinek a velmi nízké hodnoty byly zjištěny také u oblank (0,08) a ponrav (0,04). Vyšší hodnoty byly zaznamenány pouze u žížal (0,99).

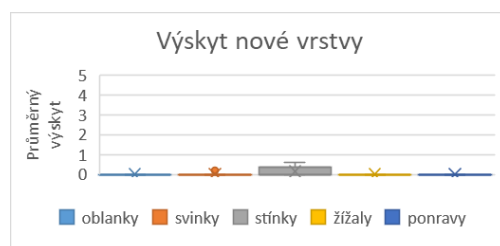
Výskyt trusu ve třetí vrstvě byl zaznamenán pouze u oblank (0,04) a žížal (0,15) a i tentokrát se hodnoty obou druhů signifikantně lišily ($F=8,13$; $p<0,001$).



Obr. 10. Srovnání četnosti výskytu trusu v jednotlivých vrstvách v průběhu celého experimentu mezi modelovými druhy.

Nová vrstva

Výskyt nové vrstvy byl vázán na množství trusu na povrchu. Výskyt tohoto jevu byl tedy zaznamenán u dvou druhů (obr. 11). Prvním byly stínky (0,14) a druhý s daleko menšími hodnotami svinky (0,02). Výskyt nové vrstvy mezi druhy se signifikantně lišil ($F=3,11, p=0,03$).



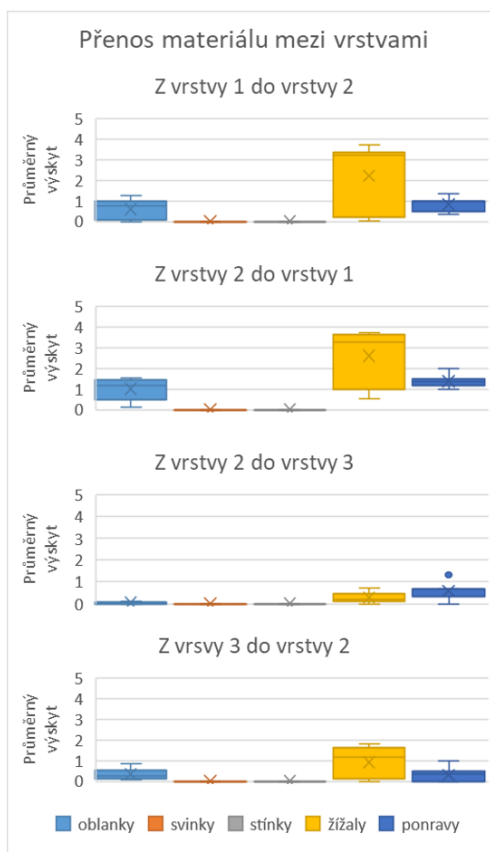
Obr. 11. Srovnání četnosti výskytu nové vrstvy v jednotlivých vrstvách v průběhu celého experimentu mezi modelovými druhy.

Přenos materiálu mezi vrstvami

Transport na horním rozhraní směrem z první vrstvy do druhé byl v průběhu experimentu zaznamenán u tří druhů (obr. 12), jejich hodnoty se však signifikantně

lišily ($F=13,3$; $p<0,001$). Zdaleka nejvyšší hodnoty byly zjištěny u žížal (2,21), nižší hodnoty byly zaznamenány také u ponrav (0,81) A u oblank (0,59).

Transport opačným směrem, tedy z druhé vrstvy do první byl zaznamenán u stejných druhů, dokonce i ve stejném pořadí hodnoty však byly vyšší. Průměrný výskyt transportu u žížal opět značně převyšoval ponrav (1,37) a oblanky (1). Hodnoty byly i v tomto případě statisticky průkazné ($F=50$; $p<0,001$).



Obr. 12. Srovnání četnosti přenosu materiálu mezi vrstvami jednotlivými směry na obou rozhraních v průběhu celého experimentu mezi modelovými druhy.

Transport na druhém rozhraní byl celkově slabší. Ve směru z druhé vrstvy do třetí byly nejnižší průměrné hodnoty zaznamenány u oblank (0,04). Nejvyšší hodnoty byly naopak zjištěny u ponrav (0,59), které tak překonaly žížaly (0,29). Tyto hodnoty se signifikantně lišily ($F=16,2$; $p<0,001$).

Při transportu ze třetí vrstvy do druhé došlo ke snížení četnosti transportu u ponrav (0,3). Naopak hodnoty oblank (0,35) a především žížal (0,92) se zvýšily. Tyto rozdíly přenosu materiálu mezi vrstvami byly statisticky průkazné ($F=16,5$; $p<0,001$).

5 Diskuse

V této práci jsem pomocí mikrokosmů testoval bioturbační potenciál pěti modelových druhů půdních bezobratlých. Během devíti týdnů jsem zaznamenával, jak se měnila pravděpodobnost výskytu tří proměnných: výskytu chodbiček v různých vrstvách, výskytu trusu v různých vrstvách a promíchávání materiálu na rozhraních mezi vrstvami.

Velká část aktivit, však nemohla být zaznamenána, kvůli charakteru mikrokosmů. Při experimentech, které se zabývají bioturbací, se používají úzké kyvety, které umožňují lepší přehled o dění v celém objemu substrátu, zároveň ale poskytují atypické prostředí svým tvarem a jejich výroba a manipulace s nimi je poměrně složitá. Kyvety se typicky používají pro mravence a termity (Tůma 2014). Skleničky byly použity z důvodu snadné dostupnosti a poměrně jednoduché obsluhy. Dodávání opadu do kyvet by bylo vzhledem k jejich tvaru složitější.

5.1 Chodbičky

Přítomnost chodbiček je často používaným indikátorem bioturbace, proto je jedním z pozorovaných prvků v této práci (Piron a kol. 2017). Chodbičky vznikají hloubením, a to požíráním částic substrátu, nebo jejich odsouváním (Jégou a kol. 2000). Typy bioturbace se mohou lišit mezi různými substráty podle jejich vlastností. Písek použitý v experimentu je velmi porézní, navíc se jedná o velké částice, proto můžeme počítat spíše s odsouváním materiálu při hloubení (Piron a kol. 2017).

V průběhu pokusu se ukázalo, že se zkoumané druhy podle vztahu k hloubení chodbiček dají rozdělit do dvou skupin. Žížaly, oblanky a zlatohlávci chodbičky aktivně razili. Jak naznačují četnosti výskytů chodbiček, žížaly trávily většinu času pod povrchem. Důležitý byl však kontakt s povrchem, kde se nacházely nezbytné zdroje potravy, to dosvědčuje počáteční vysoký výskyt chodbiček v první vrstvě. Výskyt žížal je navíc závislý na přítomnosti organické hmoty, kterou se žížaly živí. Jediná organická hmota v mikrokosmu byl právě opad na povrchu (Adl 2003). ve druhé vrstvě písku byly určitým zpožděním naměřeny podobné hodnoty. Naopak třetí vrstva byla pro žížaly patrně již příliš hluboko a z toho důvodu byla četnost chodbiček mnohem nižší. Jak naznačují získaná data, využívání této vrstvy postupně stagnovalo. Také Muller-Lemans a van Dorp (1996) potvrzují, že nižší vrstvy bývají žížalami ovlivněny méně.

Oblanky v počátcích experimentu razily chodbičky poměrně rychle, zejména v první vrstvě. V ostatních vrstvách rostla četnost výskytu pomaleji. Od čtvrtého měření byly změny minimální, do 10 %. Z toho by vyplývalo, že chodbičky vznikly primárně jako skrýše. Každá chodbička totiž jasně směřovala k povrchu, kde ústila, což opět souvisí s příjmem potravy na povrchu. u mnohonožek rodu *Cylindroiulus* byl pozorován výskyt především ve svrchní vrstvě minerálního substrátu (Scheu a Poser 1996). Chodbičky se nevětvily. Takové chodbičky umožňují ventilaci, tedy výměnu plynů a v případě větších srážek urychlují vsakování vody (Meysman a kol. 2006). Po vyhrabání určitého množství chodbiček už tedy nebylo potřeba hloubit další. Adl (2003) zase uvádí využití

chodbiček jako ochranu před vysycháním a také upozorňuje na stabilnější teploty v hlubších vrstvách. Během tohoto pokusu se oblanky většinou také nacházely v chodbičkách. Stabilita hodnot také dokazuje stabilitu chodbiček, které byly díky nízké hustotě a malému průměru stabilní. ve srovnání se žížalami tedy chodbiček bylo méně a nebyly propojeny.

Zlatohlávci razili chodbičky ve všech třech vrstvách substrátu. Převažovaly chodbičky v prvních dvou vrstvách, při celkovém útlumu ke konci experimentu se však hodnoty všech vrstev prakticky vyrovnaly. Pokles je patrně dán tím, že většina zlatohlávků byla zakuklena, popřípadě již kukly opouštěla a nemohla tak dál hloubit. Dalším faktorem je nestabilita chodbiček, které měly značné rozměry, a tak degradovaly snáz než u jiných pokusných druhů. Kamman a kol. (2017) uvádějí, že na počátku výzkumu larvy přijímaly potravu a pohybovaly se v celém objemu půdy, čímž došlo k promíchání a provzdušnění. Což se naprosto shoduje s počátky tohoto pokusu. Tyto procesy navíc usnadňuje velikost zlatohlávků (Meysman a kol. 2008). Na aktivitu larev má patrně velký vliv metan, ten zřejmě zvyšuje aktivitu a urychluje kuklení. Bylo prokázáno, že produkci metanu zvyšuje čerstvá a snadno stravitelná potrava (Kamman a kol. 2017), kterou v tomto případě larvy měly k dispozici. ve srovnání se žížalami byly chodbičky méně četné. Největší rozdíl je patrný ke konci pokusu, kdy spolu se zakuklením zlatohlávků ustala razící činnost a díky hroucení chodbiček došlo k jejich úbytku. Při srovnání jednotlivých skupin zlatohlávků je zjevné, že larvy ve srovnání s celkovými hodnotami vyhloubily více chodbiček ve druhé vrstvě. u dospělců byl vrchol hloubící aktivity zaznamenán již při pátém měření, tedy dříve než u ostatních vzorků, což způsobilo zakuklení. Další zajímavostí byl mnohem větší zásah do třetí vrstvy. u zlatohlávků, kteří byli na konci experimentu ve stádiu kukly byl vrchol aktivity při šestém měření tedy o týden později než u dospělců.

Druhou skupinu tvořily stínky a svinky, u kterých byla zaznamenána hloubící činnost pouze v první vrstvě substrátu, navíc u menšiny vzorků. Ve srovnání s předchozí skupinou jsou hodnoty prakticky zanedbatelné. Výsledky dokazují, že hloubící činnost není u stínek běžná. Suchozemští stejnonožci se před vysycháním brání agregací, nemusí tedy razit chodbičky. Agregace napomáhá zvládat nižší vlhkost prostředí, stres a urychluje dospívání. Běžný výskyt stejnonožců v přírodě se pohybuje v počtech 10 až 15 jedinců na metr čtvereční, pokud se však agregují mohou jich být i stovky (Broly a kol. 2013, Gongalsky 2021). Prostředí mikrokosmu agregaci přímo nabízí, navíc byly mikrokosmy pravidelně vlhčeny, takže stínky neměly potřebu hloubit. to potvrzují i Colinson a kol. (2013), kteří zjistili, že se suchozemští stejnonožci zahrabávají do substrátu zejména při nízké vlhkosti. Toto chování se naopak prakticky nevyskytuje u jedinců, kteří jsou chováni ve vyšší vlhkosti. Nutnost zahrabání ale omezuje čas věnovaný přijímání potravy.

Charakter a četnost vyhloubených útvarů svinek byly prakticky totožné jako u stínek. Struktury, které byly vytvořeny, nemohly sloužit jako úkryty pro své malé rozměry. Opět tedy platí, že díky agregaci a vlhkosti dodávané do mikrokosmů nepotřebovaly

svinky hloubit. Jejich fungování není závislé na chodbičkách pod povrchem. i když se jedná o různé druhy, stínky a svinky plní v ekosystému podobné funkce.

5.2 Trus

Vylučování je jedním ze základních projevů živých organismů. Trus půdní makrofauny je navíc klíčový zdroj organické hmoty v půdě (David 2014, Frouz 2008, Prescott a Vesterdal 2021). Důležitá však není jen produkce trusu, ale také to, kde je trus vylučován. Organická hmota, která je transportována v podobě trusu, navíc urazí delší vzdálenost, než hmota transportovaná při ražbě chodbiček (Meysman a kol. 2008). Tento způsob transportu dominuje i v množství přesunutého materiálu (Irmeler 2000).

Na začátku experimentu pokusné organismy neprodukovaly velké množství exkrementů. Hodnoty zjištěné při prvním měření, které se pohybovaly v jednotkách procent, v některých případech dokonce poklesly při dalším měření. Po různě dlouhé absenci trusu, se však situace změnila a zvířata začala vylučovat. Nárůst byl obvykle dost prudký, často v desítkách procent. to mohlo být způsobeno změnou prostředí, nebo nevhodností stravy, organismy patrně potřebovaly, aby se dodaná organická hmota dostala do určitého stádia rozkladu. Makrofauně lépe vyhovuje opad, který se již částečně rozkládá (Potapov a kol. 2022, Prescott a Vesterdal 2021, Adl 2003). Usušené listí tedy patrně nebylo nejlákavější stravou a po jeho namočení a částečném rozkladu v pozdějších týdnech se stalo požitelným.

Nízké hodnoty z prvního měření a následná prakticky tři týdny trvající absence trusu naznačují, že žížaly ze začátku nepřijímaly potravu. Kromě již zmíněného problému s opadem v mikrokosmech také chyběly fekální pelety jiných druhů půdní fauny, které jsou žížalami využívány a jsou klíčové pro vznik mullového humusu, který žížaly běžně tvoří (David 2014). Z výsledků také vyplývá, že druhá vrstva byla, podle většího výskytu trusu, častějším místem výskytu než první. to potvrzují i výsledky Hassalla a kol. (1987), podle kterých žížaly transportují do hlubších a vlhčích vrstev, které jim lépe vyhovují. Zanášení trusu do minerálních vrstev je také typickým způsobem vzniku půdy mísením organických a anorganických látek (Prescott a Vesterdal 2021).

V případě oblank nebyl při prvním měření zjištěn žádný výskyt trusu. Interval, kdy oblanky nepřijímaly potravu, a tedy ani nevylučovaly, byl však mnohem kratší než u žížal. Swift a kol. (1979) upozorňují na velmi dobře uzpůsobené ústní ústrojí mnohonožek, což by vysvětlovalo, proč oblanky byly schopny dřív žrát, a tedy i dřív vylučovat. Ve srovnání se žížalami byl hlavní rozdíl v distribuci trusu, který se nacházel dominantně na povrchu. To odpovídá rozdílnému způsobu života, kdy mnohonožky nejsou tak striktně vázány na chodbičky jako žížaly. Pouze v první vrstvě byly hodnoty výskytu trusu vyšší, patrně pro její blízkost povrchu. Členovci, mezi které se řadí oblanky, mají díky silné kutikule menší vodní ztráty a mohou si dovolit pobyt v prostředí s menší vlhkostí (Swift a kol. 1979, Scheu a Poser 1996).

V mikrokosmech se zlatohlávky se trus vyskytoval od začátku ve všech třech vrstvách. Zpočátku se od sebe četnosti mezi vrstvami příliš nelišily. Tato zjištění se naprosto shodují s literaturou, podle které larvy na začátku využívají celý prostor rovnoměrně (Kamman a kol. 2017). Zlatohlávci tedy poměrně rovnoměrně zanášeli organickou hmotu do všech vrstev. Hodnoty se však pohybovaly v jednotkách procent. Pozdější prudký nárůst v první vrstvě však ukazuje na zvýšený pobyt a defekaci v první vrstvě, což bylo dáno nutností zbavit se trusu před zakuklením a pak také tím, že většina kukel se nacházela právě v první vrstvě, velmi často hned pod vrstvou opadu. Chování larev se tedy před zakuklením prudce změnilo. Zajímavý byl poměrně pozdní výskyt trusu u jedinců, kteří zůstali až do konce experimentu ve stadiu larvy. Pokles četností výskytu trusu při pozdějších měřeních byl způsoben hroucením chodbiček, a tedy jeho zasypáním. V souvislosti s tímto jevem jsou velmi zajímavé hodnoty zlatohlávků, kteří prodělali metamorfózu. Četnosti výskytu trusu totiž byly v první vrstvě nejvyšší týden po maximálním zaznamenaném množství chodbiček, tedy při šestém měření. Naopak ve druhé vrstvě četnost trusu narůstala až při dalších měřeních, v době, kdy, již byli zakukleni. Tento jev byl způsoben sesedáním chodbiček, díky kterému se trus právě do této vrstvy propadal. Změny v četnosti trusu způsobuje i rebioturbace, tedy proces, při němž se mění poloha například trusu v sedimentu (Wilkinson a kol. 2009). Výskyt trusu nebo materiálu přenášeného na rozhraních se tedy může měnit přirozeným způsobem, při rozpadu chodbiček, nebo může dojít k opětovnému přesunu rebioturbací, což vysvětluje různé výkyvy v průběhu celého experimentu. Celková četnost trusu zlatohlávků ve srovnání s ostatními druhy byla nižší, je ale třeba zdůraznit, že jednotlivé exkrementy dosahovaly větších rozměrů než u ostatních druhů. Brouci jsou klíčovou skupinou, která propojuje živiny mezi nadzemními a podzemními společenstvy bezobratlých (Potapov a kol. 2022). Absence povrchového trusu naopak ukazuje na trvalý pobyt v substrátu.

U stínek nebyl při prvním měření zaznamenán žádný trus. Při druhém měření byl zjištěn výskyt trusu u poloviny vzorků. Následně se trus vyskytoval čím dál tím častěji a pro absenci chodbiček se akumuloval na povrchu. Zde dal spolu s rozkládajícím se opadem vzniknout nové vrstvě. Tuto vrstvu pojmenovávají Frouz a kol. (2007) fermentační. Fermentační vrstva je dle jejich závěrů tvořena fragmenty opadu a trusem makrofauny. Rozklad opadu také urychluje jeho fragmentace, napomáhající bakteriím v jeho kolonizaci (Adl 2003). Pro fragmentaci jsou suchozemští stejnonožci vybaveni silnými kusadly (Swift a kol. 1979). Vzniká tedy velké množství rozkládajícího se materiálu. Akumulace tohoto materiálu je způsobena absencí, nebo malým množstvím zvířat, která by materiál zanášela do hlubších vrstev, například žížal (Prescott a Vesterdal 2021). Podle Brolyho a kol. (2013) urychluje agregace u suchozemských stejnonožců rozmnožování a růst a podporuje koprofagii. Umístění třech jedinců do malého prostoru mikrokosmu tedy stínkám poskytlo vhodné podmínky. Dokazuje to jejich rozmnožovací schopnost. Jeden z mikrokosmů (ST17) obsahoval na konci pokusu kromě 3 dospělých jedinců i 61 mlád'at. Tento mikrokosmos byl sice rekordní, ale i v ostatních se na konci pokusu nacházely desítky mlád'at. Vhodné podmínky

a velké počty jedinců tedy umožnily vznik takto masivní fermentační vrstvy, která začala být zaznamenávána při sedmém měření.

Hodnoty, které byly získány při pozorování stínek, se v mnohém shodovaly s výsledky svinek. Množství trusu při druhém měření dosáhlo vysokých hodnot, a to zejména na povrchu, kde opět vznikla fermentační vrstva tvořená trusem a rozkládajícím se listím. Množství trusu bylo menší, i fermentační vrstva se objevila později, což bylo způsobeno absencí rozmnožování u svinek. Ojedinelý výskyt trusu v první vrstvě byl vázán na důlky, které byly svinkami vyhrabány.

5.3 Přenos

Přesun částic v půdě je typickou vlastností půdní makrofauny. V podstatě se jedná o nedílnou součást razící činnosti. Částice minerálního substrátu, nebo organické hmoty jsou transportovány různými směry a na různou vzdálenost, čímž vzniká půda (Müller-Lemans a Dorp 1996, Wilkinson a kol. 2009). Materiál je transportován požřením, nebo odtlačení na stranu. Jak bylo zmíněno v podkapitole věnující se chodbičkám, písek byl pro své vlastnosti spíše odtlačován (Lee a Foster 1991, Piron a kol. 2017). Změny v četnosti transportu materiálu způsobuje také degradace chodbiček a rebioturbace, opětovný transport, působený bioturbujícím organismem (Wilkinson a kol. 2009).

V mikrokosmech obývaných žížalami bylo dobře patrné, že písek byl při ražbě odtlačován. To prokazuje mísení materiálu podél chodeb, a to oběma směry, k povrchu i do hloubky. Na obou horizontech byly vidět dva trendy. Prvním byly velice nízké hodnoty při prvních měřeních, následované prudkým růstem. Druhý zřetelný trend byl větší přenos z nižších vrstev do vyšších, mnohem patrnější byl tento trend na spodním rozhraní. Při srovnání obou rozhraní byla jasně patrná vyšší aktivita na horním rozhraní. to mohlo být způsobeno tím, že žížala hnajní, tedy druh použitý při experimentu, patří mezi epigeické druhy, tedy takové, které se pohybují spíše v blízkosti povrchu (Li a kol. 2012). K tomu je však třeba dodat, že vzhledem k malým rozměrům mikrokosmu by tato skutečnost neměla výsledky významně ovlivnit. Dalším důvodem by mohla být přítomnost organické hmoty na povrchu (Adl 2003). Díky množství chodbiček, a tedy i díky velkým přenosům materiálu při jejich hloubení, byla rozhraní na konci experimentu u většiny vzorků patrná jen díky značkám na mikrokosmech. Přemísťováním částic mezi vrstvami došlo k promíchání substrátu (Wilkinson a kol. 2009). Schopnost úplného promíchání substrátu žížalami potvrzují i Muller-Lemans a van Dorp (1996).

Transport materiálu oblankami měl několik typických rysů. Jednoznačně na obou rozhraních dominoval přenos materiálu z hlubších vrstev do mělčích. Na důležitost transportu tímto směrem upozorňují Muller-Lemans a Dorp (1996), podle kterých je tato schopnost klíčová pro přenos materiálu hlubokých vrstev na povrch. Na horním rozhraní byl přenos mnohem vyšší, což patrně souvisí i s větší četností výskytu chodbiček v této hloubce. Na druhém rozhraní byl přenos menší, vzestupný směr

přenosu však byl v tomto případě ještě výraznější. ve srovnání se žížalami byla četnost transportu daleko menší, což bylo dáno menší hloubicí aktivitou.

Zlatohlávkům přenos materiálu mezi vrstvami usnadňuje jejich velikost v porovnání s ostatními pokusnými druhy. to potvrzuje i Meysman a kol. (2008), kteří tvrdí, že velká makrofauna se podílí při stejném počtu jedinců na promíchávání substrátu mnohem víc než menší druhy. Rozdíl je v objemu i délce transportu. Vyšší četnost transportu materiálu na horním horizontu potvrzuje větší využívání mělkých vrstev. Pokles hodnot ke konci pokusu dokazuje změny v mikrokosmu související se sesedáním a postupnou degradací chodeb. První horizont byl tímto procesem dotčen mnohem více než druhý, který byl pro menší množství chodbiček mnohem stabilnější než první. ve srovnání se žížalami byla celková četnost transportu nižší. Převaha transportu na horním rozhraní však nebyla tak výrazná jako u žížal a oblanek, dokazuje tedy rovnoměrnější užívání mikrokosmu. Tento jev byl zvláště patrný u dospělců, kteří mnohem více zasáhli do třetí vrstvy a také mnohem víc mísili substrát, zejména na spodním rozhraní. to ukazuje na celkově mnohem větší pohybovou aktivitu této skupiny.

Přílohou této bakalářské práce je návrh didaktického využití pokusu ve výuce na základní škole. Experiment byl navržen s ohledem na podmínky ve výuce. Časová investice do tvorby experimentů do výuky na oplátku umožňuje následné pozorování, které žákům pomáhá získat vlastní představu o probírané látce (Podroužek 2007). Každá podobná aktivita je organizačně i časově náročná, proto bylo navrženo několik způsobů realizace, aby si každý vyučující našel takový, který bude nejlépe použitelný do jeho výuky.

6 Závěr

Práce prokázala vliv půdní makrofauny na půdu. Pozorování půdní makrofauny v mikrokosmech se osvědčilo jako funkční a poměrně jednoduchý způsob získávání informací. Všechny pokusné druhy během času, který měly, ovlivnily substrát v mikrokosmech.

Při srovnání s žížalou, která je v literatuře označována jako ekosystémový inženýr, a proto se stala srovnávacím druhem této práce, se ukázal různý bioturbační potenciál ostatních druhů půdní makrofauny. Oblanky dokázaly působit ve všech vrstvách jako žížaly, v nejhlubší vrstvě byly dokonce úspěšnější. Celkové množství jejich chodbiček však bylo výrazně nižší, z čehož vyplývá i menší transport materiálu. Také zanášení trusu do nižších vrstev bylo slabší. Zlatohlávci svou razící aktivitou zasáhli do všech vrstev. Také promíchávání substrátu bylo na vysoké úrovni, to stejné platí i pro zanášení trusu. Výsledky tohoto druhu jsou však zatíženy rozdílným vývojem vzorků, kdy mezi jednotlivými skupinami pozorujeme značné rozdíly, je tedy třeba brát výsledky zlatohlávků s rezervou. i přes to se zlatohlávkům (ponravám) povedlo překonat žížaly v transportu z druhé vrstvy do třetí a v množství trusu odloženého v první vrstvě. Další výzkum by mohl přinést zajímavé informace s ohledem na činnost jednotlivých larválních stádií. Stínky a svinky, se jakožto zástupci suchozemských stejnoonožců v hloubící činnosti nedostaly níže než do první vrstvy a ani v této vrstvě nebyly zaznamenány žádné výrazné výsledky. V rozkladu organické hmoty však jednoznačně dominovaly.

Pro využití ve výuce se jeví jako nejvhodnější ponravy zlatohlávka, protože díky svým rozměrům a stylu bioturbace poskytují poměrně rychlé a dobře patrné výsledky. Přínosný by mohl být i mikrokosmos, kde by byly dohromady stínky se žížalami. Výsledkem by mohla být praktická ukázka toho, jak spolu různé druhy vzájemně fungují a mění prostředí.

Výsledky všech druhů se shodují se závěry dostupné literatury. Dokazují složitost a nesourodost půdní makrofauny jako skupiny živočichů, zároveň je však patrné, že pro zdravé fungování půdy je potřebné pestré společenstvo, ve kterém se jednotlivé druhy doplňují a zvyšují tak svůj bioturbační potenciál. Možnosti výzkumu nebyly v žádném případě vyčerpány. Naopak se ukazuje množství faktorů, které by se daly dále zkoumat, například pokusy s vlhkostí, různými minerálními substráty, s různým opadem, nebo s polykulturami.

Literatura

- Adl S. M. (2003): *The Ecology of Soil Decomposition*. Halifax: CABI Publishing. 335 s.
- Arnold S., Williams E.R. (2016): Qualitification of the inevitable: the influence of soil macrofauna on soil water movement in rehabilitated open-cut mined lands. *SOIL* **2**,41-48.
- Bottinelli N., Joquet P., Capowiez Y., Podwojewski P. Grimaldi M. Peng X. (2015): Why is the influence of soil macrofauna on soil structure only considered by soil ecologists? *Soil & Tillage Research* **146**, 118-124.
- Broly P., Deneubourg J.L., Devigne C. (2013): Benefits of aggregation in woodlice: a factor in the terrestrialization process? *Insectes Sociaux* **60**, 419-435.
- Brussaard I. (1997): Biodiversity and Ecosystem Functioning in Soil. *Springer* **8**, 563-570.
- Collinson E.J., Riutta T., Slade E.M. (2013): Macrofauna assemblage composition and soil moisture interact to affect soil ecosystem functions. *Acta Oecologica* **47**, 30-36.
- David J.F. (2014): The role of litter-feeding macroarthropods in decomposition processes: a reappraisal of common views. *Soil Biology & Biochemistry* **76**, 109-118.
- De Oliveira T., Hättenschwiler S., Handa I.T., (2010): Snail and millipede complementarity in decomposing Mediterranean forest leaf litter mixtures. *Functional Ecology* **24**, 937-946.
- Frouz J. (2008): The effect of litter type and macrofauna community litter decomposition and organic matter accumulation in post-mining sites. *Biologia* **63**, 249-253.
- Frouz J., Pižl V., Tajovský K. (2007): The effect of earthworms and other saprophagous macrofauna on soil microstructure in reclaimed and un-reclaimed post-mining sites in Central Europe. *European Journal of Soil Biology* **43**, 184-189.
- Gongalsky B. K. (2021): Soil macrofauna study problems and perspectives. *Soil Biology and Biochemistry* **159**,1-11.
- Hassall M., Turner J.G., Rands M.R.W. (1987): Effects of terrestrial isopods on the decomposition of woodland leaf litter. *Oecologia* **72**, 597-604.
- Heemsbergen D.A., Berg M.P., Loreau M., van Haj, J.R., Faber, J.H., Verhoef, H.A. (2004): Biodiversity effects on soil processes explained by interspecific functional dissimilarity. *Science* **306**, 1019-1020.
- Irmeler U. (2000): Changes in the fauna and its contribution to mass loss and N release during leaf litter decomposition in two deciduous forests. *Pedobiologia* **44**, 105-118.

- Jégou D., Cluzeau D, Hallaire V., Balesdent J., Tréhen P. (2000): Burrowing activity of the earthworms *Lumbricus terrestris* and *Aporrectodea giardi* and consequences on C transfers in soil. *Soil Biology*. **36**, 27-34.
- Jégou D., Schrader S., Diestel H., Cluzeau D. (2001): Morphological, physical and biochemical characteristics of burrows wall formed by earthworms, *Appl. Soil Ecology* **17**. 165-174.
- Jozefowska A., Pietrzykowski M., Wos B. Cajthaml T., Frouz J. (2017): The effect of tree species and substrate on carbon sequestration and chemical and biological properties in reforested post – mining soils. *Geoderma* **292**, 9-16.
- Kammann C., Ratering S., Gorres C.M., Guillet C., Muller Ch. (2017): Stimulation of methane oxidation by CH₄-emitting rose chafer larvae in well-aerated grassland soil. *Biol Fertil Soils* **53**, 491-499.
- Lee K.E., Foster R.C. (1991): Soil fauna and soil structure, *Austr. J. Soil Res.* **29**, 745-775.
- Li H., Xiang D., Wang Ch., Li X. Lou Y. (2012): Effects of epigeic earthworm (*Eisenia fetida*) and arbuscular mycorrhizal fungus (*Glomus intraradices*) on enzyme activities of a sterilized soil–sand mixture and nutrient uptake by maize. *Biol Fertil Soils* **48**, 879-887.
- Meysman F.J.R., Malyuga V.S., Boudreau B.P., Middelburg J.J. (2008): a generalized stochastic approach to particle dispersal in soils and sediments. *Geochemika et Cosmochemica Acta* **72**, 3460-3478.
- Meysman F.J.R., Middelburg J.J., Heip C.H.R. (2006): Bioturbation: a fresh look at Darwin's last idea. *TRENDS in Ecology and Evolution* **21**, 688-695.
- Mudrák O., Frouz J. (2017): Earthworms increase plant biomass more in soil with no earthworm legacy than in earthworm-mediated soil, and favour late successional species in competition. *Functional Ecology* **32**, 626- 635.
- Müller–Lemans H., van Dorp F. (1996): Bioturbation as a Mechanism for Radionuclide Transport in Soil: Relevance of Earthworms. *Elsevier Science Limited Printed in Ireland* **31**, 7-20.
- Piron D., Boizard H., Heddadj D., Pérès G., Hallaire V., Cluzeau D. (2017): Indicators of earthworm bioturbation to improve visual assessment of soil structure. *Soil & Tillage Research* **173**, 53-63.
- Podroužek L. (2007): Přírodovědná pozorování a pokusy. *Metodický portál: Články* [online]. 18. 01. 2007, [cit. 2023-05-08]. Dostupný z WWW: <<https://clanky.rvp.cz/clanek/1101/PRIRODOVEDNA-POZOROVANI-A-POKUSY.html>>. ISSN 1802-4785.

Potapov A.M., Beaulieu F., Birkhofer K., Bluhm S.L., Degtyarev M.I., Devetter M., Goncharov A.A., Gongalsky K.B., Klarner B., Korobushkin D.I., Liebke D.F., Maraun M., Mc Donnell R.J., Pollierer M.M., Schaefer I., Shrubovych J., Semenyuk I.I., Sendra A., Tůma J., Tůmová M., Vassilieva A.B., Chen T.W., Geisen S., Schmidt O., Tiunov A.V., Scheu S. (2022): Feeding habits and multifunctional classification of soil-associated consumers from protists to vertebrates. *Biological Reviews* **97**, 1057-1117.

Prescott C.E., Vesterdal L. (2021): Decomposition and transformations along the continuum from litter to soil organic matter in forest soils. *Forest Ecology and Management* **498**, 119522.

Scheu S., Poser G. (1996): The soil macrofauna (Diplopoda Isopoda Lumbricidae and Chilopoda) near tree trunks in a beechwood on limestone: indications for stemflow induced changes in community structure. *Applied Soil Ecology* **3**, 115-125.

Schlaghamerský J., Pižl V., Tajovský K., Tuf I.H., Tůma J., Šimek M. (2020): Živá půda 5. Půdní makrofauna a megafauna. *Živa* **6**, 302-307.

Swift M.J., Heal O.W., Anderson J.M. (1979): *Decomposition in Terrestrial Ecosystems*. Blackwell Scientific Publications. Oxford 342 s.

Tůma J. (2014): *Stavba hnízda a bioturbace u druhu mravence Lasius niger (L.)*. Diplomová práce, Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích, Česká republika.

Wilkinson M.T., Richards P.J., Humphreys G.S. (2009): Breaking ground: Pedological, geological, and ecological implications of soil bioturbation. *Earth – Science Reviews* **97**, 257-272.

Wu P., Wang CH. (2019): Differences between spatiotemporal dynamics between soil macrofauna and mesofauna communities in forest ecosystems: The significance for soil fauna diversity monitoring. *Geoderma* **337**, 266-272.

Didaktické využití problematiky bioturbace

Experiment, který byl základem této bakalářské práce má potenciál využití ve výuce. Jeho výhodou je nenáročnost na zařízení, snadná dostupnost pokusných organismů a nenáročnost na údržbu. Pokus má mezipředmětový přesah. V přírodopisu jsou kroužkovci, korýši, stonožky a brouci probíráni v druhém pololetí 6. ročníku. Přibližně ve stejné době se žáci v zeměpise setkají s půdními typy a procesy jako je pedogeneze a eroze. Na toto téma navazuje učivo o biomech, kde je probírán i biom lesů mírného pásu. k tématu pedogeneze se žáci opět vrátí v přírodopise, v 9. třídě po pololetí. Pokus, tedy souvisí s konkrétními tématy, která jsou probírána, a navíc může pomoci zpestřit výuku.

Cílová skupina

Vzhledem k osnovám na vyšších stupních základních škol, bych experiment zařadil do výuky 6. ročníku. V této době ho lze využít v přírodopisu i biologii. Navíc umožňuje vcelku samostatnou práci pro žáky, kteří se tak mohou realizovat a vytvořit si v této době pozitivní vztah k přírodopisu, který mohou rozvíjet v dalších ročnících.

Cíle praktického cvičení

- Přiblížit žákům bezobratlé
- vést samostatně pod dohledem učitele vlastní experiment

Časová náročnost

Příprava samotného experimentu, tedy mikrokosmů, se dá zvládnout během jedné vyučovací hodiny. Jeho celkové trvání záleží na vyučujícím a konkrétních podmínkách. První výsledky byly vidět po měsíci, tato práce však ukazuje, že dvouměsíční interval vede k lepším a zřetelnějším výsledkům. Delší pokračování je možné a vede k zajímavým výsledkům, jak jsem zjistil při domácích pokusech.

Pomůcky

sklenice od zavařenin, písek, listový opad, pinzety, papír, lepicí páska, tužka, rozprašovač

Postup

Pokusné organismy

Pokusné organismy se dají běžně získat v kompostech. Vhodné druhy jsou oblanka sídelní (*Cylindroiulus caeruleocinctus* (Wood, 1864)), která zastupuje mnohonožky, svinka obecná (*Armadillidium vulgare* (Latreille, 1804)) a stínka obecná (*Porcellio scaber* Latreille, 1804) za suchozemské stejnonožce a zlatohlávek zlatý (*Cetonia aurata*

(Linnaeus, 1758)) za hmyz. Z kroužkoců se osvědčila žížala hnojní (*Eisenia fetida* (Savigny, 1826)). Pokud má škola vlastní kompost, je vhodné v rámci hodiny spolu se žáky zvířata nasbírat. Zde se dostáváme k jedinému úskalí experimentu. Organismy je vhodné sbírat v podzimních měsících, v září, nebo v říjnu a pak na jaře, podle počasí, ze zkušenosti od dubna. Než se vyučující se žáky do sběru pustí, měl by se o přítomnosti cílových druhů v kompostu přesvědčit. Druhou možností je zvířata posbírat sám mimo výuku a pak pouze přinést do vyučování. Další možností je žákům vysvětlit, co a jak hledat a zadat jim sběr jako úkol. I v tomto případě, by však vyučující měl mít pro jistotu vlastní nasbíraná zvířata.

Založení experimentu

Pokud to podmínky dovolí je vhodné mikrokosmy tvořit venku, mimo budovu školy. Rozsypaný písek a listí, nebo uprchlá zvířata by nemusely budit sympatie vedení školy. Pro založení samotného experimentu jsou v první řadě potřebné nádoby. Osvědčily se zavařovací sklenice, které jsou navíc snadno dostupné a každý žák je může přinést. Počet sklenic se odvíjí od počtu zvířat a od rozhodnutí pedagoga, zda budou žáci pracovat jednotlivě ve dvojicích, nebo ve skupinách. Od toho se také odvíjí velikost sklenic, čím větší budou skupiny žáků, tím větší by měly být i sklenice. Osobně si myslím, že nejvhodnější je samostatná práce. Je možné třídu rozdělit na třetiny, kdy žáci každé skupiny umístí do svých mikrokosmů jeden druh. Skupiny pak mohou své mikrokosmy vzájemně porovnávat.

Žáci si tedy do hodiny přinesou sklenice, které je nutno naplnit substrátem. Ze zkušenosti je vhodný písek. Ten by měl obstarat vyučující, ideálně ve dvou barvách, procesy se pak lépe sledují. Žáci tedy naplní sklenice do poloviny až tří čtvrtin pískem, vhodným nástrojem je lžice. Pokud se podařilo sehnat písek dvou barev, žáci nasypou do sklenic tři stejně silné vrstvy. Nahoru na písek žáci umístí lehce nadrcené listí. Vyzkoušené je listí lísky, olše, nebo javoru. Mikrokosmy je vhodné popsat lihovým fixem a naznačit na ně hranice původních vrstev

Před osazením zvířaty je třeba mikrokosmy navlhčit. k tomu poslouží rozprašovač. Písek musí být vlhký, zároveň, ale v mikrokosmu nesmí stát voda, zde je nutný učitelův dohled.

Do takto připravených mikrokosmů je možné vložit zvířata. Doporučené počty pro běžnou přesnídávkovou sklenici (180 ml) jsou 3 kusy u stínek a svinek, 2 u žížal a oblanek, ponravy zlatohlávků samostatně. Pokud jsou mikrokosmy větší, počty úměrně zvýšíme. Čím větší množství zvířat se v mikrokosmu nachází, tím rychleji jsou vidět výsledky. Po umístění zvířat do mikrokosmů se vyučující musí přesvědčit o tom, že opad nikde nedosahuje k ústí sklenice, hrozil by útek zvířat. Takto připravené mikrokosmy mohou být umístěny ve třídě.

Průběh experimentu

Mikrokosmy je třeba jednou týdně rosit a podle potřeby přisypávat opad. Je možné přikrmovat kolečky mrkve. V rámci školního experimentu je dostačující jednou týdně například na začátku hodiny mikrokosmy prohlédnout. Pokud by vyučující po žácích chtěl nějaký výstup, je vhodné vést zápisky o pozorování. Nejjednodušším způsobem je zápis do tabulky. Žák si na mikrokosmos nalepí 4 papírové osy a na ně si zaznačí, kde končily původní vrstvy písku. Žák pak zaznamenává četnost chodbiček v jednotlivých vrstvách, výskyt trusu a přesuny písku na rozhraních.

Ukončení experimentu

Po ukončení experimentu jsou mikrokosmy vysypány na kompost. Podle předchozího průběhu vyučující se žáky probere pozorované jevy, nebo zadá žákům, aby sami shrnuli své pozorování a jejich závěry doplní.

Variace

Experiment je poměrně variabilní. Písek může být nahrazen jílem, nebo běžnou zeminou, tyto substráty mohou být různě kombinovány, nebo vzájemně porovnávány. Je také možné porovnávat různé druhy opadu. Další možnosti jsou kombinované mikrokosmy, ve kterých mohou být dohromady dva, nebo i tři druhy.



Mikrokosmos se žížalami při třetí a deváté kontrole