

Živá půda 6. Jak organismy v půdě fungují

V prvních dílech seriálu Živá půda (Živa 2020, 1–4 a 6) jsme představili nejvýznamnější skupiny půdních organismů. Poukázali jsme na to, že vytvářejí složité funkční společenstva s mnoha vazbami mezi sebou i se svým prostředím, jež se účastní vzniku a vývoje půdy a zajišťují řadu jejích funkcí. Půdní organismy mají vliv na zvětrávání hornin a minerálů, na zpřístupňování živin pro rostliny, na tvorbu a udržování půdní struktury včetně vytváření agregátů půdních částic i půdních pórů, které vyplňují zhruba polovinu objemu půdy atd. Ovlivňují tedy téměř vše, co se v půdě odehrává, a hrají klíčovou roli v biogeochemických cyklech prvků. V tomto dílu se zaměříme na nejvýznamnější procesy, které v půdě probíhají právě díky přítomnosti a aktivitě půdních organismů.

Všechny organismy na Zemi se snaží zachovat život, tedy růst, vývoj a rozmnožování. K tomu potřebují energii, uhlík, kyslík, vodík a další prvky, které obvykle nazýváme minerálními živinami. Energií získávají v zásadě dvěma způsoby: fotosyntézou ze slunečního záření (fototrofie; více např. v třetím dílu, Živa 2020, 3), nebo oxidací chemických látek (chemotrofie, jež se dělí podle donorů elektronů na organotrofii, kdy donorem je organická látka, a litotrofii, kdy je donorem anorganická látka). Získanou energii ukládají pro další potřeby v metabolismu do energeticky bohatých molekul, např. adenosintrifosfátu (ATP). Uhlík mohou někteří fixovat z atmosférického oxidu uhličitého (CO_2 , autotrofové), nebo ho získávají rozkladem organických sloučenin (heterotrofové, velká většina organismů). Z jednoduchých organických látek budují všechny potřebné biomolekuly pro svůj růst a tím zabudovávají uhlík do biomasy. Nejdůležitějšími polymery v těle organismů jsou proteiny a nukleové kyseliny bohaté mimo jiné na dusík a fosfor. Proto je pro anabolické reakce třeba zajistit dostatečný příjem těchto prvků; mikroorganismy je vesměs přijímají ve formě anorganických sloučenin (i když pro některé může být hlavním zdrojem organický dusík), zatímco živočichové potřebují mít dusík dostupný v organické formě.

Organotrofie – energetické využití organických látek

Vše, co v přírodě uhyne, ztratí funkci a rozpadne se, je recyklováno. Odumřelá biomasa rostlin, živočichů a mikroorganismů se stává zdrojem živin pro jiné organismy a energie obsažená v jejich chemických sloučeninách je využita v nových biochemických procesech. Značná část recyklace energie a živin na Zemi probíhá v půdě činností půdních organismů a její podstatou jsou jejich fyziologické procesy a biochemické reakce. Většinu

metabolických dějů, které zde představíme, zajišťují nejstarší formy života na Zemi, prokaryotické mikroorganismy – bakterie a archea.

Již jsme uvedli, že v půdě jsou hlavním zdrojem energie a uhlíku redukované organické sloučeniny z mrtvé biomasy. Heterotrofní chemoorganotrofní organismy (typy metabolismu a způsoby získávání energie, elektronů a uhlíku pro tvorbu biomasy byly blíže popsány v prvním dílu, Živa 2020, 1) jsou hlavními aktéry jejich rozkladu (dekompozice) a postupné mineralizace. Dostupnost uhlíku limituje početnost a aktivitu heterotrofních bakterií, archeí, hub i půdních živočichů. Půdní organismy a jejich enzymy dokážou společně rozložit všechny složité látky včetně ligninu a celulózy. Poradí si i s látkami, které se do půdy dostávají činností člověka, i když jejich rozklad může být pomalý. Výsledkem jsou nejjednodušší sloučeniny uhlíku, dusíku, fosforu a dalších prvků, zejména CO_2 , metan (CH_4), molekulární dusík (N_2), amonné a fosforečnanové ionty (NH_4^+ a PO_4^{3-}). Chemoorganotrofní organismy mohou získávat energii aerobní či anaerobní respirací nebo fermentací.

Prokaryotické i eukaryotické organismy využívající aerobní respiraci jsou běžné všude tam, kde je k dispozici molekulární kyslík (O_2). Aerobní respirace umožňuje v porovnání s jinými způsoby energetického metabolismu nejvyšší zisk energie a organické substráty jsou při ní oxidovány až na CO_2 a H_2O . Nejjednodušším příkladem takového substrátu jsou jednoduché cukry. Tak např. molekula glukózy poskytne při aerobní glykolýze a následném využití pyruvátu v cyklu kyseliny citronové celkem 38 molekul ATP. Poněkud odlišní od ostatních chemoorganotrofů jsou metanotrofové, protože využití metanu a jiných jedouhlíkatých látek vyžaduje zvláštní metabolické adaptace. Aerobní metanotrofové jsou bakterie běžné v mnoha lesních i lučních půdách, kde



1 Tropická mnohonožka *Telodeinopus aoutii* posloužila jako modelový organismus při výzkumu role mikroorganismů při přeměnách organické hmoty ve střevech půdních živočichů (blíže obr. 17). Foto V. Šustr

oxidují CH_4 z půdní atmosféry na CO_2 . Tyto půdy potom vystupují v globálním cyklu metanu jako jeho spotřebitelé. Velký environmentální význam metanotrofií spočívá v tom, že jde o jediný známý biologický proces odbourávání CH_4 na Zemi, vedle fyzikálně-chemických procesů ve stratosféře. I v jinak anaerobních dlouhodobě zamokřených půdách, jako na rašeliníštích a mokřadech, a v sedimentech včetně rybníčních se mohou v částečně provzdušněných mikroprostředích vyskytovat metanotrofové a spotřebovávat část metanu, který tam bez přístupu kyslíku vzniká činností metanogenních archeí.

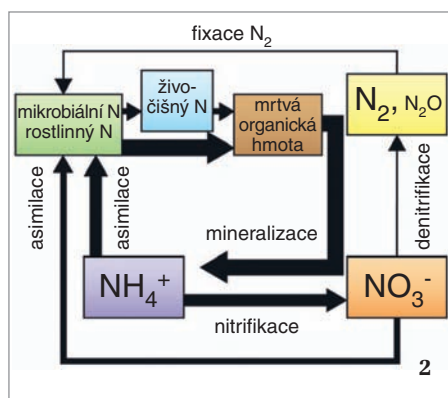
V prostředí bez volného O_2 probíhá anaerobní respirace, která využívá jiné akceptory elektronů – různé oxidované anorganické sloučeniny, zatímco donorem elektronů je vhodná organická (někdy i anorganická) látka. Energetický výtěžek této reakce je vždy nižší než při respiraci aerobní. Proto dává řada fakultativních (příležitostných) anaerobů přednost aerobní respiraci a přechází na anaerobní respiraci až v podmínkách snížené koncentrace kyslíku, tedy v hypoxii. Typické je to např. pro denitrifikační bakterie. Anaerobní respirace je vzácná u eukaryot, ale běžná u prokaryot, kde má mnoho forem. Při různých typech anaerobní respirace se k zisku energie využívají biochemické dráhy založené na rozmanitých koncových akceptorech elektronů; jde např. o redukci CO_2 (metanogenezi), redukci síranů (desulfurikaci), disimilační redukce dusičnanů na amoniak (proces DNRA), dusičnanů na dusitany nebo dusičnanů na oxid dusný (N_2O) a N_2 (denitrifikaci) a dále také o anamox – proces anaerobní oxidace amoniaku na N_2 s využitím dusitanu jako akceptoru elektronů. Právě procesy přeměny dusíku včetně denitrifikace mají v půdě i jinde v prostředí velký význam. Denitrifikace představuje kaskádu postupné přeměny dusičnanů na dusitany, N_2O a N_2 , nebo směs těchto dvou plynů.

Pokud vzniká N_2 , cyklus dusíku se uzavře a molekulární dusík se vrací do atmosféry (obr. 2), odkud byl dříve poután činností enzymu nitrogenázy v buňkách fixátorů N_2 . Denitrifikační mikroorganismy patří do několika fylogenetických skupin v rámci bakterií (zejména *Proteobacteria*, *Actinobacteria*, *Spirochetes*, *Bacteroides*, *Chloroflexi* a *Planctomycetes*), archeí a hub. Běžně se vyskytují v zemědělských i lesních půdách.

Mikroorganismy jsou všestranné a kromě sloučenin dusíku využívají různé koncové akceptory elektronů včetně kyslíkatých solí Fe, Mn, S, Se, V, As nebo Te i dalších prvků a získanou energii pak využívají k růstu, což jim poskytuje výhodu v prostředích, kde se koncentrace akceptorů elektronů mění. Některé bakterie (např. skupina *Deltaproteobacteria* a rod *Clostridium*) a archea redukují síran až na sirovodík. Mikroorganismy redukující síran jsou všudypřítomné na anoxických stanovištích a uplatňují se zejména při odstraňování síranů a těžkých kovů z prostředí. Při nedostatku síranů využívají acetát a žijí v úzkém spojení (syntrofii) s metanogeny.

Specifickým typem striktně anaerobní respirace je hydrogenotrofní metanogeneze, při níž je akceptorem vodíku a elektronů CO_2 a vzniká CH_4 . Jeho producenti (v půdě např. rody *Methanobacterium*, *Methanococcus* a *Methanosarcina* ze superkmene *Euryarchaeota* domény Archaea) jsou citlivější na přítomnost kyslíku než ostatní anaerobní mikroorganismy. Ve funkci donorů vodíku se uplatňují hlavně produkty fermentace celulózy (viz dále), zisk energie je však minimální (více ve druhém dílu, Živa 2020, 2).

Fermentace (kvašení) je systém oxidačně-redukčních reakcí, při nichž elektrony dodává organická látka a přijímá jiná organická látka vznikající jako produkt fermentace. Velký podíl energie zůstává tak po nedokonalém odbourání substrátu vázán v produktu a energetický výtěžek je nízký (obr. 3). Fermentací glukózy se mohou získat pouze 2–3 molekuly ATP (zatímco aerobní respiraci je to výše zmíněných 38 molekul). Fermentující mikroorganismy jsou anaerobní, ale ne vždy striktně (např. aerotolerantní bakterie rodu *Clostridium*), mikroaerofilní (bakterie mléčného kvašení) nebo fakultativně anaerobní (zejména kvasinky). Organismy závislé na tomto typu metabolismu rostou relativně pomalu a produkují velké množství fermentačních produktů, třeba různé organické kyseliny a alkoholy. Fermentace probíhá bez přístupu kyslíku a uplatňuje se v prostředí, kde je nadbytek organických látek a nedostatek O_2 a dalších vhodných akceptorů elektronů pro anaerobní respiraci (SO_4^{2-} , NO_3^- , Fe^{3+} aj.), tedy v zaplavených půdách rašelinišť nebo rýžových polí, ale i v anaerobních mikroprostředích, jako jsou trávicí trakty půdních živočichů či půdy čerstvě obohacené hnojem a jinými organickými hnojivy. V takových půdách je aktivováno mikrobiální společenstvo a následkem intenzivní biologické aktivity se rychle spotřebuje dostupný kyslík, což vytváří podmínky pro fermentující mikroorganismy, které stále mají k dispozici dostatek organických látek



a nejsou odkázány na zásobení O_2 . Vzniká pak velké množství rozmanitých produktů, které jsou mikrobiálním společenstvem dále využívány a metabolizovány např. na CH_4 (zminěná metanogeneze). Půdu mohou obohacovat fermentačními produkty i fermentujícími mikroorganismy také půdní živočichové ve svých exkrementech. Schopnost do určité míry využívat některé fermentační metabolické dráhy při nedostatku kyslíku mají i živočichové (viz níže).

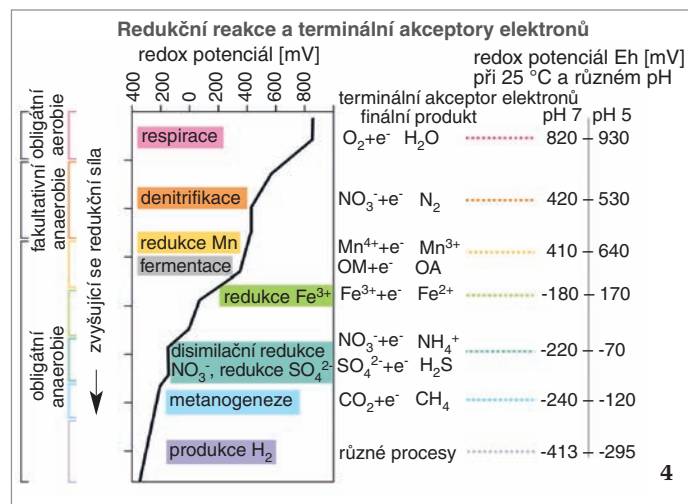
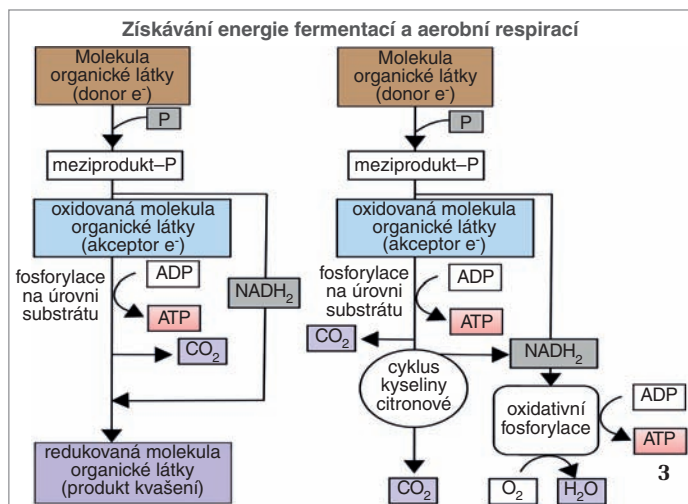
Litotrofie – energetické využití anorganických sloučenin

Litotrofie znamená získávání energie oxidací anorganických molekul. Litotrofní mikroorganismy bývají chemolitotrofní a většinu energie často vynakládají na autotrofní asimilaci CO_2 . Na ostatní potřeby buňky tak zůstává jen velmi málo. Aby mohla buňka nároky pokrýt, musí být chemolitotrofní oxidace intenzivní. Vzhledem k mnohem menší energetické výhodnosti oproti chemoorganotrofii tvoří litotrofní organismy jen malou část mikrobiální biomasy v půdě. Většina půdních chemolitotrofů je aerobních. Při aerobní chemolitotrofii mikroorganismy získávají energii oxidací různých anorganických sloučenin. K běžným půdním chemolitotrofům patří nitrifikační bakterie (např. rody *Nitrosomonas*, *Nitrosococcus* a *Nitrobacter*) a archea (rody *Nitrosotalea* nebo *Nitrosocaldus*), které oxidují amoniak na dusitany nebo dusitany na dusičnany a fixují uhlík z CO_2 . Zdrojem amonné formy dusíku je především mineralizace organické hmoty, dále atmosférické depozice a v zemědělských půdách také hnojiva. Vznikající dusičnan má značný význam v koloběhu dusíku, jako zdroj tohoto prvku pro rostliny a oxidační činidlo při denitrifikaci. Sírné bakterie (např. rody *Thiobacillus*, *Paracoccus* a *Beggiatoa*) a archea (jako rod *Sulfolobus*) získávají energii oxidací elementární síry, sulfidů a jiných sírných sloučenin, které mohou pocházet z rozkladu proteinů, nebo také z půdních minerálů. Jde o vítaný proces, neboť redukováné sloučeniny síry jsou pro většinu organismů toxické, a navíc vznikající sírany představují důležitý zdroj síry pro rostliny a řadu mikroorganismů. Příkladem může být aerobní autotrofní respirace sírných bakterií druhu *Acidithiobacillus thiooxidans*, získaná energie může být použita k fixaci CO_2 . Železité bakterie a archea (např. skupina *Ferroplassmaceae*) využívají oxidaci železnatých iontů na železité, např. druh *A. ferrooxidans*

2 Koloběh dusíku. Primárním zdrojem dusíku pro všechny živé organismy je atmosférický dusík transformovaný při tzv. biologické fixaci molekulárního dusíku. Schopnost fixovat N_2 má však jen omezená skupina mikroorganismů. Většina využívá jiné minerální formy, ale také aminokyseliny a další organické dusíkaté sloučeniny. Za nejvýznamnější formu dusíkaté živiny pro organismy v půdě je považována amonná forma NH_4^+ , jejímž hlavním zdrojem je mineralizace organických látek. Část NH_4^+ spotřebují rostliny a část je asimilována při tvorbě biomasy půdních organismů. Při nízkém obsahu dusíku v organické hmotě je vznikající NH_4^+ spotřebováván a převládá jeho asimilace. Při rozkladu organické hmoty bohaté na dusík (biomasa s nízkým poměrem C : N) vzniká relativně mnoho NH_4^+ a většina se uvolňuje do půdního roztoku. Velký podíl NH_4^+ je kromě asimilace spotřebováván v půdě procesem nitrifikace, která slouží k získání energie – probíhá chemolitotrofní oxidace NH_4^+ na NO_2^- a posléze na NO_3^- . Vznikající dusičnanová forma je využita jako živina nebo redukována; redukčních procesů existuje více, ale v půdě je asi nejrozšířenější denitrifikace, kterou vzniká N_2 uvolňovaný do atmosféry. Tím se cyklus dusíku v prostředí uzavírá. Tloušťka šipek odpovídá množství dusíku přenášeného mezi jednotlivými formami.

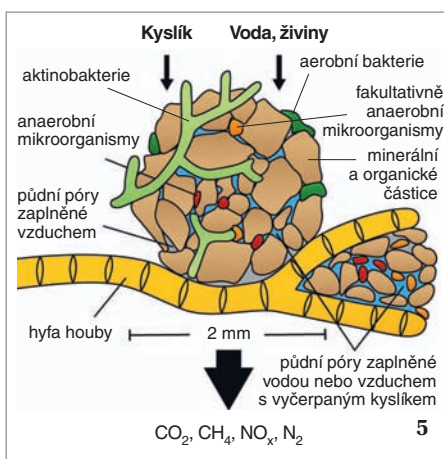
3 Při obou typech metabolismu organických látek – fermentaci (kvašení, vlevo) a aerobní respiraci (vpravo) – je produkováno ATP a uvolňuje se CO_2 . Hlavní rozdíl spočívá v tom, že při fermentaci je velká část uhlíku původního substrátu uvolněna mimo buňku ve formě redukováných organických sloučenin (různých podle druhu fermentace) a není tedy zdrojem energie. Zisk energie fermentací je proto podstatně nižší než respirací. Fermentační produkty však mohou být ve specifických situacích žádané a na analogických metabolických přeměnách jsou založeny mnohé biotechnologie (fermentační výroba etanolu ve vinařství a pivovarnictví, fermentace cukrů na kyselinu mléčnou v mlékárenství a výroba kvašené zeleniny atd.). Při aerobní respiraci je jediným uhlíkatým produktem CO_2 , zato je množství získané energie na jednotku substrátu mnohonásobně vyšší než při fermentaci. Upraveno podle: S. Rosypal a kol. (2003)

4 Redukční reakce a terminální akceptory elektronů. Při dostatku molekulárního kyslíku ho organismy využívají jako terminální akceptor elektronů při aerobní respiraci (obligátní aerobie). Při dočasném (fakultativně anaerobie) nebo dlouhodobém nedostatku O_2 (obligátní anaerobie) se v metabolismu mikroorganismů využívají jiné akceptory elektronů. Křivka na obr. znázorňuje měnění se redox potenciál (při pH 7) při zvyšující se redukční síle prostředí. Ta ovlivňuje také typ redukčních reakcí, které probíhají za daných podmínek. V zásadě platí, že zisk energie klesá podél gradientu shora dolů. Kromě respiračních pochodů je zobrazena i fermentace za nepřítomnosti kyslíku: OM – organická hmota, OA – organické kyseliny nebo jiné



fermentační produkty. Vpravo přibližné hodnoty redoxpotenciálu Eh (mV) měřeného při pH 5 a pH 7 pro mikrobiální redukční procesy významné v půdách a sedimentech. Upraveno podle: D. Standing a K. Killham (2007) a J. Russell a kol. (1987, cit. in M. Cresser a kol., 1993)

5 V půdě, která je ve stavu příznivém pro růst rostlin a život půdních organismů, rozhodují o přítomnosti a aktivitě mikroorganismů biotické a abiotické poměry v půdních agregátech. Příkladem může být dostupnost kyslíku, která je dobrá nebo jen málo limitovaná na povrchu agregátu (v závislosti na širším okolí), kde se potom uplatňují aerobní mikroorganismy, a naopak špatná uvnitř agregátu. Ve vnitřních pórech vždy zůstává část půdní vody a v půdním vzduchu obvykle klesá koncentrace kyslíku (a narůstá koncentrace oxidu uhličitého, metanu, oxidů dusíku aj.); v takovém prostředí se daří anaerobním mikroorganismům. Na pomezí těchto nik a při měnících se podmínkách mají výhodu fakultativně anaerobní mikroorganismy, schopné flexibilně měnit způsob metabolismu podle dostupných donorů elektronů. Jednoduché bakterie a archea jsou mnohem závislejší na lokální dostupnosti kyslíku a transportu živin půdní vodou než vláknité aktinobakterie nebo houby, které dokážou růst ke zdrojům pomocí hyf a jejich prostřednictvím také pronikají do mikroprostředí s různou kvalitou koncentrace kyslíku. Upraveno podle: H. P. Blume a kol. (2016)



různé kombinace oxidačních a redukčních reakcí (obr. 4).

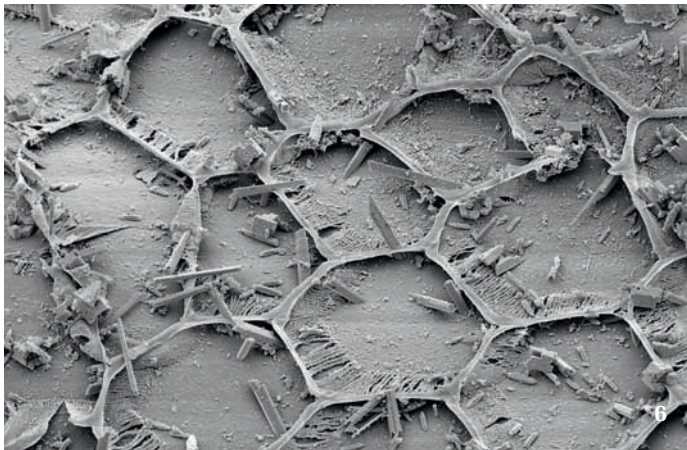
Význam litotrofů je i přes jejich relativně menší zastoupení v půdním mikrobiálním společenstvu velký, protože dokážou transformovat značné množství substrátů. Nitrifikační organismy tak mohou přeměnit většinu NH_4^+ produkovaného mineralizací organických látek v zemědělských půdách na dusičnanovou formu NO_3^- , která umožňuje celou řadu dalších procesů. Oxidace siřných sloučenin na sírany znamená přeměnu toxických sulfidů na hlavní zdroj síry pro živé organismy, jak jsme již uvedli. Litotrofní mikroorganismy se mohou uplatnit při osídlování nových prostředí a v iniciálních stádiích tvorby půdy, kde je nedostatek organické hmoty, jak bylo zaznamenáno např. na výsypkách hlubiny po těžbě hnědé uhlí na Sokolovsku. Zároveň představují vhodné objekty studia, neboť nabízejí velkou rozmanitost procesů získávání energie a toku látek biosférou.

Fyziologické limity rozkladu a limity života

Řada zemědělských půd dnes trpí nedostatkem kvalitní organické hmoty, což je mimo jiné způsobeno ignorováním zásad dobré zemědělské praxe, zejména dlouhodobě nedostatečným používáním organických hnojiv, malým zastoupením jetelovin v osevních postupech a vysokou intenzitou konvenčního zemědělství včetně časté mechanické kultivace a hnojení příliš vysokými dávkami průmyslových hnojiv. I v půdách s vysokým obsahem organické hmoty však biologická aktivita citlivě rea-

guje na vstupy. Jejím hlavním primárním zdrojem jsou rostliny. Při rozkladu jejich biomasy je část organických látek oxidována na respiraci za vzniku CO_2 nebo fermentována (a tedy využita k získání energie), část uhlíku slouží k produkci biomasy. Během rozkladu a následně či souběžně probíhajících dalších procesů vzniká z mikrobiální, živočišné i rostlinné biomasy stabilní organická hmota a zároveň se do půdního prostředí uvolňují živiny. Pro kontinuální průběh rozkladných a transformačních procesů v půdě je nutné pravidelné zásobování dobře rozložitelnými organickými látkami jak ve formě kořenových exsudátů a odumřelé biomasy rostlin, tak (v zemědělských půdách) i ve formě organických hnojiv. Za hlavní faktory, které rozhodují o rozkladu a přeměně organické hmoty v půdě, se považují dostupnost substrátu a také faktory prostředí, které ovlivňují biologickou aktivitu. Substrát ale může být (lokálně) nedostupný, i když je ho v půdě celkově dostatek. Organické substráty mohou být prostorově oddělené od půdních organismů, uzavřené v agregátech nebo v příliš úzkých pórech a mikroorganismy bývají často specializovány na omezené spektrum substrátů. Rozkladné a transformační procesy jsou limitovány a regulovány obsahem kyslíku a dalších akceptorů elektronů, pH, vlhkostí, teplotou, činností živočichů a dalšími faktory (obr. 5). Náročný je především rozklad složitých organických polymerů, jako je lignin, na němž se podílí zejména v prvních fázích řada extracelulárních enzymů uvolňovaných organismy do půdního prostředí.

Kde se nacházejí limity života? Jistě ne v půdě ani v jejích nejspodnějších vrstvách, ale mnohem hlouběji. Pionýrské výzkumy (např. projekt Deep Carbon Observatory, <https://deepcarbon.net/>) zahájily studium biosféry kilometry pod povrchem Země v oceánské a kontinentální kůře. Tzv. hluboká biomasa, jež se odhaduje na $15\text{--}23 \times 10^9$ tun uhlíku, je adaptovaná na extrémní teplotu, tlak, omezenou dostupnost vody a litotrofii. Mikrobiální společenstva, jejichž bohatost a pestrost je předmětem výzkumu, zde tvoří zejména archea a bakterie. Vzhledem k celkové ploše zemského povrchu byla zatím prozkoumána nepatrná část, nicméně i to nám dovoluje uvést několik příkladů. Především jde o maximálně úsporný energetický



režim, včetně velmi pomalého růstu, využití všech dostupných (i stopových) zdrojů energie a recyklaci proteinů. Studium hluboké biosféry rozšiřuje naše znalosti mikrobiální fyziologie a ekologie a zároveň ovlivňuje teorie o vzniku života na Zemi a směry hledání života mimo naši planetu. V ultramafických horninách (magmatických, převážně z minerálů mafitů) hluboko pod oceánským dnem byly nalezeny aminokyseliny a komplexní organické látky asi abiotického původu, což naznačuje výskyt příhodných podmínek pro vznik života. Analogicky lze předpokládat, že podmínky obdobné těm v zemské kůře se mohou vyskytovat pod povrchem Marsu, Jupiterova měsíce Europa nebo Saturnova měsíce Enceladus, i když jejich povrchy jsou pro život, jak ho známe na Zemi, nehostinné.

Jak fungování půdních organismů ovlivňují vnější faktory

Půda představuje prostorově nesmírně heterogenní prostředí na styku pevné, kapalné a plynné fáze, a zřejmě i proto zde nacházíme řadu příkladů přizpůsobivosti organismů k okolnímu prostředí. Mnoho parametrů tohoto prostředí je časově proměnlivých, stejně jako i poměr kapalné a plynné složky. Existuje ale několik obecných zákonitostí platných pro mnoho půd. Většina parametrů se mění směrem do hloubky, vertikální rozvrstvení je základní vlastností. Denní i sezonní změny faktorů směrem do hloubky slábnou a zpožďují se. Půda tak tlak některých faktorů na organismy zmírňuje (sucho, mraz), jiných zesiluje (změny složení vzduchu, nedostatek světla). Ale i v horizontálním směru vidíme velkou rozmanitost velikosti a tvaru půdních prostorů, ať už pozorujeme okem, lupou, optickým, nebo elektronovým mikroskopem. Takové uspořádání umožňuje vznik (prostorové i časové) ohraničených ohnísek dostupnosti zdrojů energie a živin, a proto i mikrobiálních procesů a také toků jejich produktů podél koncentračních gradientů. Jeden prostorově oddělený proces tak může podporovat jiný odvodem koncových produktů (např. na produkci metanu může navazovat jeho oxidace v lépe provzdušněných místech). Mikroorganismy žijí přisedle na půdních površích ve vodním filmu nebo jsou pasivně unášeny proudící půdní vodou a živočichy, také aktivně migrují a rostou (vláknité typy), i když vzdálenost aktivních přesunů odpovídá jejich mikroskopickým



rozměrům. U půdních živočichů nalzáme, díky jejich přizpůsobivosti k životu a pohybu v půdním prostředí, fascinující velikostní a tvarovou rozmanitost, popsanou podrobněji v předchozích dílech seriálu. V malých rozměrech se zvyšuje význam fyzikálních jevů, jako jsou difuze, povrchové napětí vody, přilnavost, sorpce, kapilární i osmotické síly. Menší půdní členovci s vodoodpudivým povrchem se tak např. mohou pohybovat po povrchu vody (obr. 8). Nesmáčivost jejich těla je umožněna chemickým složením kutikuly i složitými ornamenty mikrostruktury tělních povrchů (obr. 6). Mohou se bránit přilnavým silám na vodním povrchu nebo po zaplavení vytvářet vzduchové bubliny fungující jako fyzikální plíce.

Dostupnost vody je pro život nezbytná. Vlhkost půdy může silně kolísat, půdní póry a prostory se plní někdy vodou, jindy vzduchem. V tenkých pórech se může voda držet kapilární silou, povrchy větších půdních částic pokrývá vodní film, jenž je životním prostředím mnoha mikroorganismů i nejmenších živočichů. Prostorové rozmístění vody v půdě i síly, kterými je v půdě voda vázána, jsou velmi rozmanité. Některé půdy mohou být i dočasně zaplavené. Půdní vlhkost tak ovlivňuje provzdušnění (aeraci) půdy i jiné parametry. Lokální koncentrace kyslíku je pro mnoho půdních procesů určující. Kvůli prostorové složitosti půdního prostředí a diskontinuitě mnoha půdních pórů je omezena výměna plynů mezi půdou a ovzduším a důsledkem je skutečnost, že takřka „vedle sebe“ zde mohou žít anaerobové i aerobové. Přitom anaerobní mikroprostředí v půdě i v trávicím traktu větších půdních živočichů často vytvářejí svou metabolickou aktivitou aerobní mikroorganismy, když intenzivní respirací spotřebují dostupný kyslík a ten nemůže být

6 Nesmáčivost a sníženou přilnavost tělních povrchů umožňují mimo jiné složité submikroskopické ornamentální struktury na povrchu kutikuly. Podobné struktury se staly inspirací pro nanotechnologie. Povrch stejnoonožce *Mesoniscus graniger* v rastrovacím elektronovém mikroskopu (SEM). Jednotlivé šestiúhelníkové struktury jsou asi 10 μm velké.

Foto: K. Tajovský a A. Giurginca

7 V zimě můžeme za příhodného počasí pozorovat na povrchu sněhu nahromaděné statisíce aktivních jedinců několika druhů chvostoskoků, rozprostřených jako tmavé poskakující tečky zhruba milimetrové velikosti na rozlehlé ploše. Jde o příklad agregačního chování i přizpůsobení aktivity poikilotermních živočichů nízkým teplotám. Chvostoskoci mohou být aktivní a přijímat potravu na povrchu půdy či sněhu i při teplotách několik stupňů pod bodem mrazu. Zatím přesně nevíme, jaký signál z prostředí spouští jejich synchronní chování.

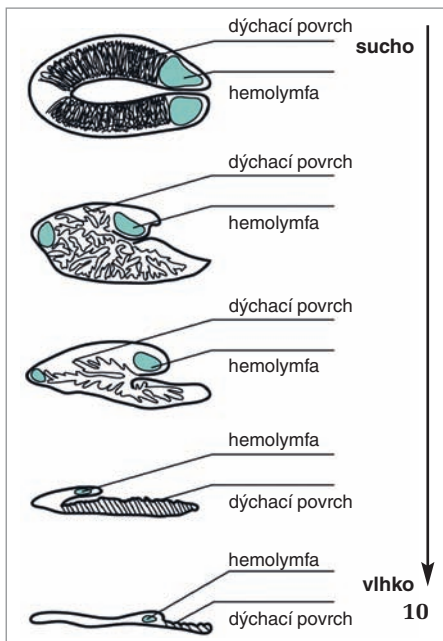
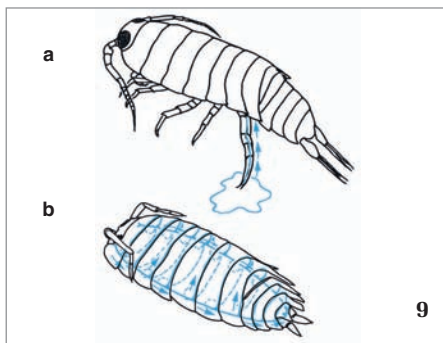
Zkušenost lesníků v alpských zemích, že výskyt těchto „sněžných blech“ je neklamným příznakem změny počasí, byla známa už přírodovědcům minulých staletí a má oporu v experimentálním zjištění, že změny barometrického tlaku vedou u druhu *Isotoma hiemalis* ke zvýšení povrchové aktivity (Zettel 1984). Výhody takového unikátního chování nejsou zcela vysvětleny, diskutuje se např. o hromadných přesunech a obsazování nových stanovišť. U druhu *Ceratomyphella sigillata* je povrchová aktivita spojena s letní dormancí a složitou metamorfózou během individuálního vývoje (Zettel a Zettelová 1997). Františkov-Háskov, Rokytnice nad Jizerou. Foto J. Kašpar, Krkonošský národní park

8 *Orchesella cincta*. Velikost méně než 1 mm až několik mm a nesmáčivý povrch těla dovoluje chvostoskokům volný pohyb a dohlazuje vody. Foto V. Šustr (z videozáznamu I. Stříteského, SKYFILM)

9 Přizpůsobení suchozemských stejnoonožců k půdní vlhkosti. Systémy vedoucí vodu jsou tvořeny mělkými kanálky vyplněnými jemnými tyčinkovitými výrůstky. Ty hlavní vedou podél těla po břišní straně poblíž bází končetin. Kanálek začíná u vyústění maxilárních žláz a končí u prvních pleopodů – plochých lupinkovitých přívěsků (nožek) zadečkového oddílu. Rozlišujeme dva typy těchto systémů. V otevřeném systému označeném podle rodu *Ligia* (a) je

moč z maxilárních žláz vedena od hlavy k zadečkovým nožkám a konečníku, kde je reabsorbována. Během transportu se vypařuje čpavek. Voda vstupuje pomocí kapilárních sil. Pro její doplňování z vnějšího prostředí *Ligia* přiloží k sobě dvě poslední kráčivé končetiny a vnoří je do kapky. Voda vzlíná kapilárou, která se vytvoří mezi těsně přiléhajícími končetinami. Druhý typ, *Porcellio* (b), je uzavřený systém, u kterého kromě dvou podélných kanálků existují ještě příčné spojky na hřbetní straně těla. Moč cestou ztrácí čpavek a svlažuje dýchací povrchy zadečkových nožek. Stejnonožci dokážou přijímat vodu i pitím, případně vstřebáním v konečníku. Díky hyperosmotickým makromolekulám v kutikule mohou absorbovat také vodní páru. Upraveno podle: B. Hoese (1981)

10 Adaptace dýchacích orgánů suchozemských stejnonožců. Vnitřní větve a vnitřní povrch vnějších větví zadečkových nožek vlhkomilných druhů (např. čeleď Ligidiidae) fungují jako nekryté žábry. Respirace u nich probíhá přes tenký povrch. U forem adaptovanějších na sucho tvoří dýchací povrchy zvrásněná políčka, která se v různé míře dále zvrásňují a zanořují pod povrch těla, takže mohou u některých druhů vytvářet struktury nazývané pseudotracheální žábry, již zcela zanořené a opatřené průduchy. Schémata zhruba odpovídají morfologii respiračních orgánů u druhů: shora *Hemilepistus reaumuri*, *Porcellio laevis*, *P. scaber*, *Trachelipus ratzeburgii* a *Oniscus asellus*. Upraveno podle: B. Hoese (1982)



dostatečně rychle nahrazen. Změny aerace půdy vyvolávají posuny funkčního složení půdních mikrobiálních společenstev a tím i změny metabolických pochodů, např. přechod k anaerobnímu metabolismu v zaplavených půdách. V půdě se mohou tvořit a místně hromadit i plyny, které jsou v atmosféře zastoupeny pouze ve stopových koncentracích – metan nebo oxidy dusíku. Také koncentrace CO_2 bývá v půdním vzduchu řádově vyšší než v atmosféře. Ruku v ruce se změnami provzdušnění jdou změny redoxního potenciálu, který je mírou poměru oxidovaných a redukovaných látek v půdě a může do jisté míry odrážet dostupnost kyslíku, přestože na něj mají vliv i jiná oxidační nebo redukční činidla.

V půdě se v čase a prostoru mění i obsah a formy důležitých prvků a pH. Kyselost nebo zásaditost půdního roztoku ovlivňuje složení i aktivitu mikrobiálních společenstev, přímo také extracelulární enzymy. Biologické procesy zpětně půdní pH modifikují. Mobilním ostrůvkem extrémního pH může být alkalický obsah trávicího traktu určitých skupin půdních živočichů, jako hmyzích larev a některých druhů termitů. Specifickou povahu půdního prostředí podtrhuje složení potravní nabídky pro živočichy a výběr substrátů pro mikrobiální procesy, kde převažují těžce rozložitelné rostlinné zbytky tvořené komplexem celulózy, ligninu a hemicelulóz.

Očekávanou odpovědí větších organismů na zhoršení životních podmínek je vertikální nebo horizontální přesun. Některé druhy se shlukují, např. suchozemští

stejnonožci nebo chvostoskoci na sněhu (obr. 7). Úspěšné únikové strategie mohou částečně nahradit jiná přizpůsobení, ale přesto v půdě pozorujeme rozmanité ekologické adaptace, evoluční, dědičně zakotvené, i fyziologické, na všech úrovních organizace. Často vedou k udržení druhu na stanovišti na první pohled opačné adaptační strategie. Adaptace mohou působení negativních změn aktivně bránit, nebo se mohou zakládat na překonání nepříznivého období v neaktivním stavu. Mistry pasivních strategií jsou především mikroorganismy vytvářející spory (podrobněji v druhém dílu), které jim umožňují přežít kombinaci nevyhovujících podmínek. Naproti tomu u archeí, která úspěšně čelí extrémům prostředí biochemickými adaptacemi, nebyla dosud tvorba spor zjištěna. Velmi efektivně přežívají téměř jakékoli extrémy dlouhodobě v inaktivním stavu (kryptobióze) i drobné želvušky a vířníci (viz čtvrtý díl, Živa 2020, 4). Podobné strategie známe i u větších živočichů, jimž umožňují přežít mráz, teplo nebo sucho. Liší se podle vztahu k vývojovým cyklům a podnětům, které je vyvolávají. Ekomorfóza je vyvolána nepříznivými podmínkami. Když takové změny navazují na určitou fázi reprodukčního cyklu, jde o cyklomorfózu. U hmyzu je diapaúza indukována vnějšími podněty a tvoří určitou část individuálního vývoje, zatímco kviescence nastává kdykoli pod vlivem nepříznivých faktorů okolí.

Půda vytváří vhodné podmínky pro organismy s různým stupněm přizpůsobení. I v rámci jedné relativně úzké skupiny

často pozorujeme výrazné mezidruhové rozdíly v odolnosti a preferencích k abiotickým faktorům. I když většina půdních živočichů vyžaduje vysokou vlhkost, nacházíme u řady druhů morfologická a fyziologická přizpůsobení zvyšující odolnost k vysychání. Brání se ztrátám vody jejím zpětným vstřebáním z potravy v zadních částech trávicího traktu, někteří přijímají vodu přes povrchy ústního otvoru, rekta nebo speciálních orgánů, jako je třeba ventrální tubus chvostoskoků. U mnoha skupin najdeme, v souladu s jejich ekologickými preferencemi, adaptace omezující výpar z povrchu těla i z respiračních orgánů. Příkladem mohou být rozdíly funkční morfologie u různých druhů suchozemských stejnonožců, systémy vedoucí vodu na povrch jejich těl optimalizující hospodaření s vodou nebo adaptace dýchacích orgánů omezující ztráty při dýchání. Tyto adaptace jim umožnily evoluční přechod na souš. V půdě se díky variabilitě podmínek setkáváme s celou vývojovou řadou stejnonožců s rostoucí odolností k vyschnutí, od druhů s otevřenými respiračními orgány po ty s lépe chráněným pseudotracheálním systémem (obr. 9 a 10). Adaptace snižující odpar z respiračních povrchů nutně doprovázejí evoluci dýchací soustavy u všech větších suchozemských živočichů. Celý vývoj směřuje až k dokonale vyvinutému tracheálnímu systému hmyzu s možností uzavírání trachejí a regulovanou ventilací.

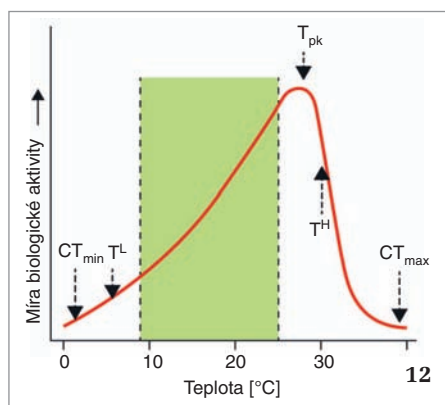
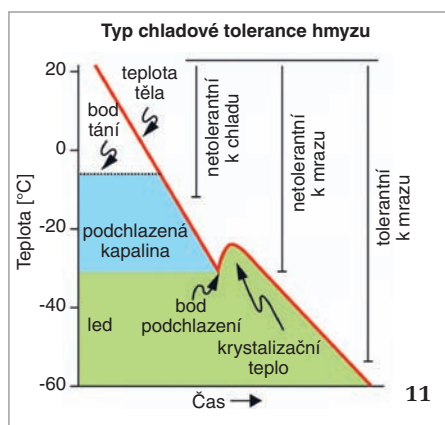
Půda poněkud zmírňuje nebezpečí vysychání a poskytuje tak vhodné prostředí pro menší živočichy, kteří mohou získávat kyslík difuzí celým povrchem těla (půdní hydrobionti jako vířníci, želvušky a hlístice nebo mezofauna). Větší živočichové se ale bez vnějších respiračních orgánů nebo cirkulačního systému rozvádějícího kyslík po těle neobejdou. Otevřený cirkulační systém je typický pro členovce a měkkýše, u kroužkvců se setkáváme s uzavřeným cévním systémem. Půdní prostředí, které se vyznačuje sníženou koncentrací kyslíku, a navíc čas od času překvapí své obyvatele dočasným výrazným poklesem jeho koncentrace, klade na efektivitu dýchání aerobních živočichů vyšší nároky. Načernalá tělní tekutina žížaly obsahuje proteínový přenašeč kyslíku erythrocrucorin. Stejně jako hemoglobin obsahuje prostetické skupiny s atomem železa (hem), ale struktura prostorového uspořádání molekuly je složitější. Dokonce se o něm uvažuje jako o možné součásti krevní náhrady červených krvinek v transfuzní medicíně, protože na rozdíl od lidského hemoglobinu funguje efektivně i mimo erythrocyty. Podobné metaloproteiny s mědi i jinými atomy kovů se vyskytují u většiny skupin bezobratlých živočichů. Hemocyaniny obsahující měď najdeme u půdních stejnonožců a mnohonožek. Metabolismus většinou striktně aerobních živočichů obecně při poklesu parciálního tlaku kyslíku zpomaluje, ale některé druhy, také díky shora popsaným adaptacím, mohou udržet jeho úroveň, dokud nepoklesne pod určitou kritickou mez. Široké možnosti půdních mikroorganismů přežít v prostředí bez kyslíku přechodem na anaerobní metabolismus jsme již uvedli. Anaerobní metabolismus však provozuje jen málo druhů

půdních živočichů a dalších heterotrofních organismů. Patří mezi ně jednobuněčné organismy obývající anaerobní sedimenty nebo paraziti a komenzálové v obsahu trávicích traktů větších živočichů, kde vládne díky vysoké aktivitě mikroorganismů stále anaerobní prostředí. Příkladem jsou střevní hlístice nebo střevní nálevník rodu *Nyctotherus* (obr. 13) žijící v trávicím traktu mnohonožek nebo švábů, u něhož byla zjištěna organela podobná mitochondrii (hydrogenozom), v níž probíhá anaerobní energetický metabolismus.

Hlubinné a povrchové formy půdních živočichů vykazují velké rozdíly v odolnosti k plynům, které bývají v atmosféře přítomny ve výrazně nižších koncentracích, ale v půdě se mohou hromadit. Jde zejména o CO_2 , sirovodík (H_2S) a amoniak (NH_3). Oxid uhličitý je zdrojem uhlíku pro mnohé organismy a ovlivňuje acidobazické rovnováhy v půdním roztoku i ve vnitrobuněčném prostředí. Mnohobuněčné organismy má anestetické účinky. Druhy obývající svrchní vrstvy mají nižší toleranci k CO_2 , než druhy hlubinné. Odolnější jsou i obyvatelé kompostů a skládek organických hnojiv. Někteří fytofágové a saprofágové využívají prostorových změn složení půdního vzduchu k orientaci a migrují k místům s vyšším obsahem CO_2 , jako je rhizosféra kolem kořenů rostlin.

Teplota a její změny zásadně ovlivňují všechny biologické procesy. Půda zmírňuje a zpožďuje denní i roční chod teploty. Existují teplo- i chladnomilné druhy půdních mikroorganismů a živočichů lišící se optimální teplotou růstu, preferovanou teplotou nebo odolností k teplotním extrémům. K přežití mrazu vedou různé strategie. Podstatou první z nich je posun zamrznutí tělních tekutin do nižších teplot, druhá spočívá v přežití ve zmrzlém stavu po usměrnění mrznutí tak, aby tvorba ledu nepoškodila tkáň. Třetí strategií, tzv. kryoprotektivní vysychání, využívají například chvostokoci a předpokládá preventivní vyschnutí těla a přežití v inaktivním stavu. Tyto jevy podrobně studuje obor kryo-biologie, který má velký praktický význam pro uchovávání zmrazených potravin a biologického materiálu (obr. 11).

Z termodynamických zákonitostí plyne, že s poklesem teploty klesá rychlost fyzikálních a chemických procesů. Biologické procesy se při poklesu teploty o 10°C zpomalí asi dvakrát. Aktivní život při různých teplotách pomáhají poikilotermním (studenokrevným) organismům zajistit například změny složení lipidů buněčných membrán nebo změny složení aminokyselin v molekulách enzymů, což ovlivňuje rychlost transportních procesů v buňkách i biochemických reakcí. Rozvolnění vnitřních interakcí atomů v molekulách a membránách vede k usnadnění jejich funkce za nižších teplot. Naopak zpevnění struktury může zvýšit jejich odolnost k vyšším teplotám. Takové přírodní „patenty“ mají praktický význam, protože některé biotechnologie probíhají v extrémních podmínkách, aby se zajistila efektivní rychlost. To klade nároky na stabilitu používaných enzymů a zvyšuje spotřebu energií. Můžeme zmínit termostabilní enzymy s pracovním optimumem kolem 70°C replikující DNA objevené u termofilních archeí, které



se dnes využívají k namnožení úseků DNA v laboratoři metodou polymerázové řetězové reakce (PCR).

U „studenokrevných“ živočichů umožňují tato přizpůsobení sladit dílčí fyziologické procesy tak, aby organismus dobře fungoval v teplotním rozmezí stanoviště. Tato optimalizace souvisí s životní strategií druhu včetně načasování aktivity a reprodukčního cyklu v závislosti na klimatu a dostupnosti potravy nebo mezidruhové konkurenci. Všechny metabolické procesy spotřebovávají energii a jejich součet ovlivňuje celkovou úroveň metabolismu. U aerobních organismů ji měříme jako spotřebu kyslíku a do jejich teplotních změn se promítá výsledek teplotních adaptací celého organismu. Vzniká zvonovitá, mírně sešikmená křivka, která se klene nad teplotním rozmezím, v němž je organismus aktivní. Měření intenzity metabolismu umožňuje odhad míry a průběhu aktivity živočichů, jež vypovídá o jejich ekologických rolích (obr. 12).

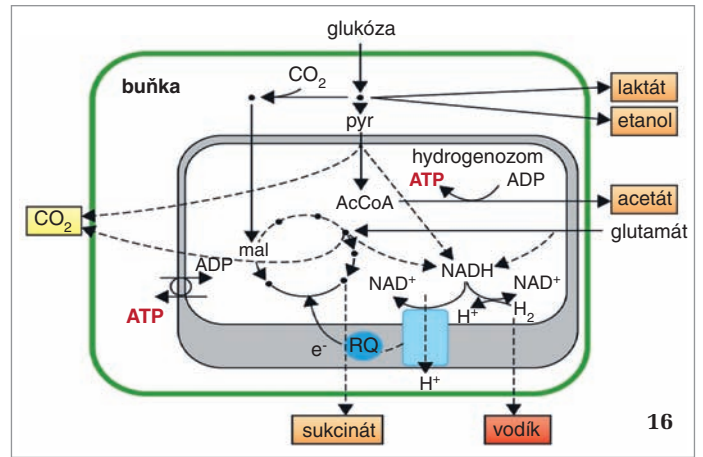
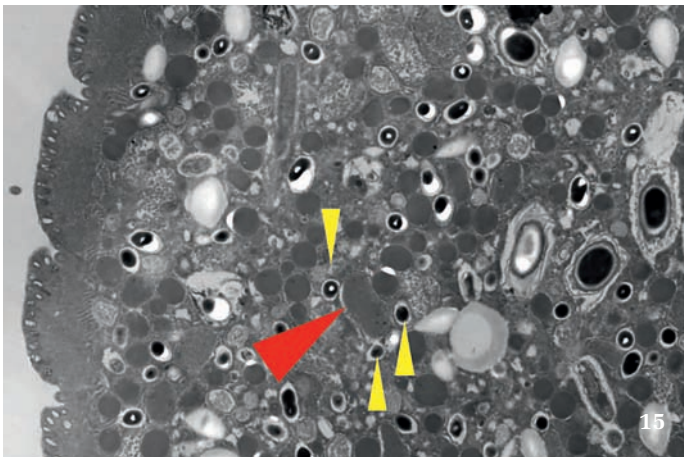
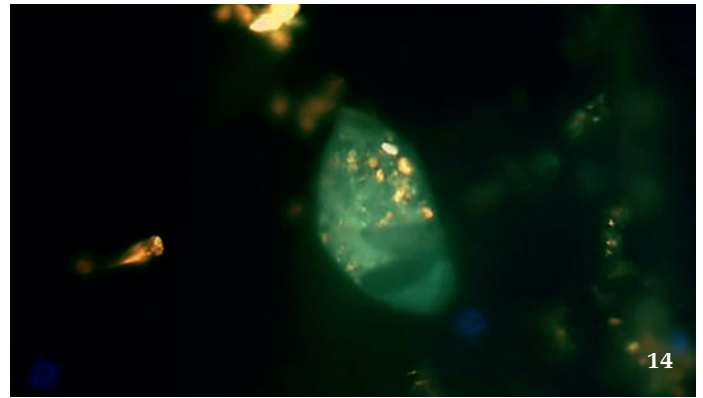
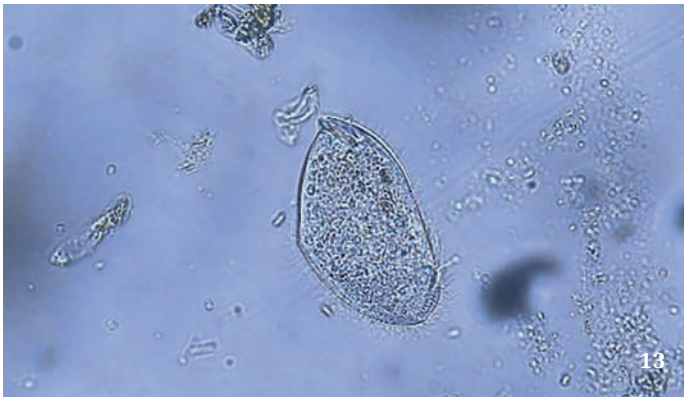
V souladu s ekofyziologickými nároky jsou různé druhy v půdě aktivní v různých (mikro)prostředích a v různém čase. Tím se omezuje konkurence. Navíc podobné rozdělení panuje i ve vztahu k potravní preferencím. Izotopové analýzy ukazují posuny v potravních preferencích jednotlivých druhů, takže i u druhově bohatých skupin bývá výběr potravy jemně odlišen a rovnoměrně pokrývá celou škálu potravní nabídky. To vysvětluje druhovou bohatost některých skupin na relativně malém prostoru. Ekologické vazby však mohou být složitější: u chvostokoců byla nedávno objevena evoluční vazba na téžavé sekundární metabolity (geosmin) streptomycet, jejichž koloniemi se živí (Becher a kol. 2020). Na oplátku pomáhají chvostokoci rozšiřovat streptomycety, ale i spory hub a jiné mikroorganismy.

11 Typy chladové tolerance u hmyzu. Druhy netolerantní k mrazu mohou přežít teploty pod bodem tání tělních tekutin v podchlazeném stavu. Metabolismus se zpomaluje. Udržet tělní vodu v kapalném stavu jim pomáhá biosyntéza a akumulace kryoprotektantů a zvláštních proteinů snižujících bod podchlazení tělních tekutin. Další snížení teploty pod tento bod vyvolá zamrznutí. Změnu skupenství doprovází uvolnění krystalizačního tepla, což umožňuje určit tento bod z průběhu teplotní křivky zmrazování biologického materiálu. Pod tímto bodem přežijí pouze druhy tolerantní k mrazu. Poškození tkání tvorbou ledových krystalů se brání tím, že jejich tvorbu regulují a usměrňují do mimobuněčných prostor nukleárními proteiny. Buňky jsou dehydratovány, vodu nahrazují kryoprotektanty, metabolismus je minimální, nebo se zastaví. Upraveno podle: D. L. Denlinger a R. E. Lee (2010)

12 Typickou závislost intenzity jakékoli aktivity (např. metabolismu) poikilotermního organismu na teplotě v celém teplotním rozsahu, který daný organismus přežívá, je možné znázornit křivkou ve tvaru zvonu. Pro modelování podobných křivek máme různé relativně složité matematické vztahy, z nichž lze odečítat parametry charakterizující chování organismu při teplotních změnách. Existuje dolní a horní teplotní hranice aktivity enzymů (T^L a T^H), lišící se podle typu enzymu a druhu organismu. Dále teplota, při níž křivka aktivity dosahuje vrcholu (T_{pk}), i když většinou přesahuje teplotu optimální z biologického hlediska, a kritické teplotní limity, při nichž sledovaná aktivita zcela ustává (CT_{min} a CT_{max}). V rozmezí teplot, s nimiž se organismus běžně setkává, roste intenzita biologických aktivit s teplotou v souladu s teplotní závislostí chemických reakcí, kterou formuloval nositel Nobelovy ceny Svante August Arrhenius v r. 1889 (zeleně vyznačená oblast).

Upraveno podle: P. K. Molnár a kol. (2020) a P. M. Schulte (2015)

13 až 16 Příkladem složitých vztahů mezi půdními bezobratlými a mikroorganismy je anaerobní nálevník *Nyctotherus velox* (obr. 13), žijící v trávicím traktu tropické mnohonožky *Archispirostreptus gigas*. Za jeho namodralé světélkování pod UV světlem (14) je zodpovědná chemická látka F_{420} , která slouží jako koenzym v metabolismu metanogenních mikroorganismů z domény Archaea. Jak je vidět v transmisním elektronovém mikroskopu (TEM, 15), vyskytují se tyto mikroorganismy (černé objekty zvláště žlutými šipkami) jako endosymbionti uvnitř buňky nálevníka, kde se shlukují kolem hydrogenozomu (šedavý objekt velký asi $1\ \mu\text{m}$, červená šipka). Zde se odehrává hlavní část anaerobního energetického metabolismu, jenž umožňuje nálevníkovi žít v anaerobním prostředí střeva. Metabolismus nálevníka představuje zjednodušené schéma (16). Podobně jako u mitochondrií aerobních organismů je výsledkem metabolických pochodů v této organelle energie ve formě ATP, který je transportován do cytoplazmy (molekulárním mechanismem znázorně-



ným kolečkem) a využít pro životní pochody nálevníka. Opačným směrem putují molekuly ADP ještě „nenabité“ energií. Plné šipky znázorňují dosud potvrzené metabolické dráhy (sled enzymatických přeměn metabolických meziproductů). Některé ze známých meziproductů těchto drah jsou pro zjednodušení naznačeny tečkou. Čárkované šipky znázorňují pohyb meziproductů a koncových produktů vytvářených nebo spotřebovávaných v několika metabolických drahách. Koncové produkty metabolismu jsou v barevných rámečcích. Zahrnují CO₂, jednoduché organické látky (oranžově) a vodík (H₂), který přechází přes cytoplazmu do střeva mnohonožky. Pokud jsou přítomny v cytoplazmě metanogenní mikroorganismy (které zde nejsou zakresleny), přeměňují část uvolněného vodíku v procesu hydrogenotrofní metanogeneze na metan, který pak z trávicího traktu mnohonožky ve velkém množství uniká. Popsané meziproducty a koenzymy: pyr – pyruvát, AcCoA – acetylkoenzym A, mal – malát, RQ – rhodo-

chinon, NAD⁺ a NADH – neredukovaná a redukována forma nikotinamidadenin-dinukleotidfosfátu, ATP – adenosintrifosfát, ADP – adenosindifosfát, e⁻ – elektron, H⁺ – vodíkový kationt. Foto: V. Šustr a S. Semanová. Schéma anaerobního metabolismu rodu *Nyctotherus* upraveno podle: J. H. P. Hackstein a A. G. M. Tielens (2010)

17 Příkladem spolupráce půdních živočichů a mikroorganismů při rozkladu organické hmoty v půdě může být vzájemná kooperace enzymů mikrobiálního původu (jejich geny jsou obsaženy v genetické informaci mikroorganismů) a živočišného původu (jejich geny jsou součástí genomu hostitele) během procesu trávení v střevě živočichů. Bioinformatické nástroje umožňují rozpoznat aktivní geny v různých střevních oddílech mnohonožky, zjistit, které enzymy se z nich přepisují, do kterých geneticky příbuzných skupin enzymů patří (viz svislé sloupce po stranách) a přiřadit jim původ (levá a pravá strana). Různé barvy odlišují střevní oddíly, kde se enzymy

vytvářejí (uprostřed diagramu), a odlišují různé druhy substrátů, které mohou rozkládat – škrob (amyulózu), celulózu, laminaran a xylan (vnější části diagramu). Z uvedeného příkladu vidíme, že na rozkladu těchto substrátů spolupracují trávící enzymy mnohonožky s enzymy mikrobiálního původu. Jejich podíl na procesu trávení se liší v předním a středním oddíle, kde převládají enzymy hostitele, a v zadním oddíle střeva, kde dominují mikrobiální enzymy. Podle metatranskriptomických analýz trávicího traktu mnohonožky *Telodeinopus aoutii* (obr. 1) připravil P. Sardar, upravil V. Šustr

Symbiotické mikroorganismy vypomáhají enzymům půdních živočichů trávit celulózu a tvoří tak s hostitelem složitý organismus vyššího řádu – holobiont (obr. 13–17). Trávicí trakt některých skupin hmyzu připomíná přírodní pohyblivou miniaturu a sofistikovanější obdobu fermentoru, kde se vzájemným působením trávicího ústrojí a společenstev střevních mikroorganismů přeměňují rostlinné zbytky na energii, vodík a metan. Ale to už opouštíme půdní ekofyziologii a dostáváme se k neméně zajímavým a komplikovaným ekologickým interakcím. Funkční organizaci půdy bude věnován příští díl seriálu.

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

Použitá literatura uvedena na webu Živa. K dalšímu čtení např. Živa 2014, 5: 209–210.

Kolektiv spoluautorů: Jaroslav Hynšt, Alica Chroňáková, Stanislav Malý a Miloslav Šimek

