

PŘÍRODOVĚDECKÁ FAKULTA UNIVERZITY KARLOVY V PRAZE

Katedra zoologie



**Struktura společenstva pancířníků (Acari: Oribatida)
a potravní biologie dominantních druhů
v lesních biotopech Prokopského údolí**

The community structure and nutritional biology
of oribatid mites (Acari: Oribatida)
inhabiting the forests in Prokopské valley.

Bakalářská práce

Karel Mec

Školitel: Prof. RNDr. Jaroslav Smrž, CSc.

Praha 2009

Poděkování

Děkuji svému školiteli RNDr. Jaroslavu Smržovi za půjčení literatury a za jeho pomoc a rady.

Abstrakt

Tato práce shrnuje dosavadní poznatky o potravní biologii, o faktorech ovlivňujících strukturu společenstva a distribuci pancířníků v lesních biotopech a o podílu pancířníků na dekompozici rostlinného materiálu. Diskutuji v ní některé dosud nerozřešené problémy týkající se pancířníků.

Klíčová slova

Pancířníci, potravní biologie, diverzita, distribuce, lesní půdy, mikrohabitaty.

Abstract

This task summarizes existing knowledge about nutritional biology, about factors governing the community structure and the distribution of oribatid mites in forest biotopes, and about contribution of oribatid mites to the decomposition of plant material. Some unsolved problems regarding oribatid mites are discussed.

Key words

Oribatid mites, nutritional biology, diversity, distribution, forest soils, microhabitats.

Obsah

1. Úvod a cíl práce	1
2. Obecná charakteristika pancířníků	2
3. Potravní biologie	2
3.1 Úvod do potravní biologie	2
3.2 Schusterovo rozdělení do potravních skupin a jejich pozdější revize	3
3.3 Rozdělení na základě kvantitativní enzymatické analýzy	5
3.4 Rozdělení na základě metody stabilních izotopů	7
3.5 Potravní zvyklosti nedospělých stádií pancířníků	7
3.6 Vliv potravní biologie na diverzitu pancířníků	8
3.7 Shrnutí potravní biologie	9
4. Struktura společenstva a distribuce	9
4.1 Úvod do struktury společenstva a distribuce	9
4.2 Charakteristika lesních habitatů	10
4.3 Horizontální rovina	10
4.4 Vertikální rovina	12
4.5 Disturbance	15
4.6 Souhrn distribuce a struktury společenstva	15
5. Funkce pancířníků v půdním ekosystému lesa	16
5.1 Interakce pancířníků a ostatních půdních živočichů	16
5.2 Vliv na dekompozici	16
6. Závěr	17
7. Seznam použité literatury	18

1. ÚVOD A CÍL PRÁCE

Diverzita půdních živočichů je podle většiny půdních biologů neočekávaně veliká. Anderson (1975) ji dokonce nazval „enigma“. Navrhl tři hypotézy, které by mohly tento problém vysvětlit: buď se potrava půdních živočichů v půdě nachází v přebytečném množství a není třeba o ni kompetovat, nebo druhy kolonizují rozdílné mikrohabitaty a tím se kompetici vyhýbají, anebo druhy využívají rozdílné potravní zdroje. Druhá a třetí hypotéza mne inspirovaly k výběru tématu této práce.

Cílem této práce je shrnout a utřídit informace o potravní biologii pancířníků a o faktorech působících na strukturu společenstva a distribuci těchto živočichů v lesních habitatech. Cílem je také sepsat, co bylo zjištěno o funkci pancířníků v půdním ekosystému lesa.

2. OBECNÁ CHARAKTERISTIKA PANCÍŘNÍKŮ

Pancířníci, latinsky Oribatida čili Cryptostigmata, je druhově velmi bohatý řád (podle některých pramenů podřád) roztočů s celosvětovým výskytem. Geograficky jsou pancířníci široce rozšířeni již na rodové úrovni (Anderson, 1977). Jejich přirozeným životním prostředím jsou zejména organické vrstvy půdy. Abundance v lesních půdách mírného pásma činí 20 000 až 400 000 jedinců na 1m² (Schneider & Maraun, 2005).

Velikostí svého těla (většinou 0,15 až 2 mm) se řadí k půdní mesofauně. Tělo mají kryto zpravidla silně sklerotizovanou kutikulou. Z vajíček, v nichž bývají vyvinuty prelarvy, se líhnou šestinohé larvy. Následují tři nymfální stádia (proto-, deuto- a tritonymfa) s 8 nohami. Nymfy se u odvozenějších skupin značně liší od dospělců (Kunst, 1971).

Ve srovnání s jinými drobnými členovci se pancířníci rozmnožují velmi pomalu. Běžně mají jen jednu nebo dvě generace za rok a samice kladou jen malý počet velkých vajíček (Coleman et al., 2004). Norton & Palmer (1991) odhadují, že 8 až 9% všech pancířníků je partenogenetických.

Mají bohatý fosilní záznam již od středního devonu (Labandeira et al., 1997). Kromě půdy a jejího blízkého okolí (přízemní vegetace, epifytické a epilitické mechy a lišejníky) se pancířníci celkem hojně nacházejí také v korunách stromů v lesích tropů i mírného pásma (Coleman et al., 2004) a obývají dokonce i vodní prostředí, což dokazují dvě čistě akvatické čeledi (Wallwork, 1970). Půdní pancířníci jsou obecně méně hojní v obdělávaných a jinak narušovaných půdách. Největší počty jedinců bychom našli v lesích s dobře rozlišenými organickými vrstvami.

V současnosti jsou pancířníci ve vědě hojně využíváni zejména ke studiím diverzity půdních živočichů.

3. POTRAVNÍ BIOLOGIE

3.1 Úvod do potravní biologie

Potravní biologie stojí na jednom z předních míst zájmu vědců, kteří se zabývají půdními členovci. Pancířníci jsou toho dobrým příkladem. Jak obecně pojmenovat tento taxon z hlediska jejich potravy? Ponejvíce jsou pancířníci označováni jako saprofágové nebo fungivoři. Názory na míru specializace se liší, podle Luxtona (1972) je většina pancířníků panfytofágních, nedávno byli označeni za „vybíravé generalisty“ (Schneider & Maraun, 2005).

Lze předpokládat, že každý druh přirozeně preferuje nejstravitelnější a nejvýživnější potravu. Nejstravitelnější potravou je v tomto případě jistě obsah buněk – jak rostlin, tak i hub (Siepel, 1990). Pancířníci jsou však schopni přežít i na velmi málo výživné potravě (např. filtrační papír) a dokáží velmi dlouho hladovět.

Ke studiu potravní biologie nejen pancířníků se používá velké množství metod, z nichž ve stručnosti vyjmenuji několik základních: stabilní izotopy, trávicí enzymy, mikroskopické i jiné analýzy obsahu střeva a potravních bolů, mikroanatomie trávicího traktu, analýza exkrementů, potravní preference a sledování potravních zvyklostí v přírodě. Zřejmě nejmladší metodou je molekulární analýza obsahu střeva. Dokáže detekovat i malé množství potravy a spolehlivě určit typ potravy, avšak je pouze kvalitativní a navíc neodhalí, zda byl obsah střeva opravdu stráven (Schneider et al., 2004a). Některé vybrané metody jsou stručně diskutovány v následujícím textu.

3.2 Schusterovo rozdělení do potravních skupin a jejich pozdější revize

První potravní rozdělení pancířníků pochází od Schustera (1956). Na základě analýzy obsahu střeva a potravních preferenčních testů zavedl tři skupiny: makrofytofágové, mikrofytofágové a nesespecializovaní pancířníci. Přitom ale zmínil, že je možno u některých druhů rozeznat ještě užší specializaci v rámci potravní skupiny. Zamýšlel se také nad vztahem morfologie chelicer a potravními zvyky. Zjistil různě silné náznaky vztahů, zákonitosti však nepopsal. Hartenstein (1962) zveřejnil obdobné výsledky na základě pokusů s potravními preferencemi. Pancířníky rozlišil na skupiny: primární xylofágní / fylofágní pancířníci (charakterističtí dobře formovanými exkrementy skládajícími se hlavně z částic dřeva nebo listů; této potravě dávali přednost před houbami); pancířníci schopní žrát dřevo nebo listy, ale dávající přednost houbám; fungivorní pancířníci. Potravní taxonomii zrevidoval Luxton (1972) podle myšlenky, že pancířníci mohou z přijaté potravy využívat (asimilovat) jen určitou část, což zkoumal metodou detekce karbohydráz. Schusterovy skupiny rozdělil na podskupiny a pro skupinu nesespecializovaných používal název panfytofágové. Kromě tří základních skupin uvedl ještě vzácný či příležitostný výskyt zoofágie, nekrofágie a koprofágie. Kaneko (1988) studoval vztah mezi potravními zvyklostmi a tvarem chelicer pancířníků. Ke třem základním skupinám přidal čtvrtou, kterou nazval *fragment feeders*.

Přehled výše zmíněných potravních skupin:

- Makrofytofágové se živí materiálem vyšších rostlin včetně dřeva (Schuster, 1956). Tato skupina obsahuje podskupinu xylofágů a fylofágů, přičemž většinu tvoří fylofágové (Luxton, 1972).
- Mikrofytofágové přijímají potravu v podobě hyf hub (zejména) a dále řas, mechů, lišejníků, ale také pylu a spor (Schuster, 1956). Luxton (1972) je rozděluje na bakteriofágy, fykofágy a mykofágy, ale uvádí, že většina druhů této kategorie se živí mikrofytními substráty nahodile a že bakteriofágové tvoří jen malou část. Žádný známý pancířník není striktní fykofág, ale mnozí se řasami nezanedbatelně živí (Luxton, 1966).
- Panfytofágové jsou druhy živící se jak makrofytickým, tak i mikrofytickým materiálem (Luxton, 1972). V Schusterově pojetí je však definice této skupiny (konkrétně nespecializovaných pancířníků) přísnější – je zde dodatek „v přibližně stejném množství“.
- *Fragment feeders* se od panfytofágů liší tím, že se živí jemným, jinými organismy již jednou rozmělněným materiálem vyšších rostlin i hub. Využívají tedy stejné substráty, ale v pozdější fázi rozkladu. Jsou to vesměs malé formy (Kaneko, 1988).
- Zoofágie a nekrofágie byla pozorována několika autory (např. Luxton, 1972; Riha, 1951), avšak považována za výsledek okolností jako je hladovění (Luxton, 1972) nebo za jev ojedinělý (Schuster, 1956). Až Schneider et al. (2004b) potvrdili metodou stabilních izotopů, že se mezi pancířníky nachází druhy živící se převážně živými nebo mrtvými živočichy.
- Koprofágie podle Schustera (1956) nepřichází v úvahu jako přirozený způsob výživy. Luxton (1972) však soudí, že je u mnoha druhů součástí panfytofágního potravního chování. Jistě jsou však pancířníci schopni požírat vlastní exkremety a mikroorganismy na nich rostoucí při hladovění (Smrž & Norton 2004).

Luxton (1972) analyzoval karbohydrázovou aktivitu pouze kvalitativně. Sledoval i účinnost asimilace. Zřejmě závisí na příslušnosti k potravní skupině: makrofytofágové 10-15%, panfytofágové 40-50%, mikrofytofágové 50-65%. Makrofytofágové a panfytofágové vykazují mnohem rychlejší průchod materiálu střevem. Výsledkem delšího zdržení potravy ve střevě mikrofytofágů by pak mohla být jejich vyšší účinnost trávení.

Mnoho různých druhů pancířníků bylo v různých studiích zařazeno do odlišných potravních skupin. Tyto nesrovnalosti mohou být zapříčiněny mnoha fenomény. Hladovění již bylo zmíněno. Různé potravní preference na různých stanovištích (často nepříliš od sebe

vzdálených) zmiňují Luxton (1972), Kaneko (1988) i Smrž (1998). Potravní preference se mohou měnit i během sezóny (Anderson, 1977). Vliv mohou mít i další abiotické faktory, například s růstem vlhkosti dochází k posunu potravní preference od hub k bakteriím (Smrž, 2002). Na vině bývají i metody s různou interpretovatelností a zatížené různými chybami. Například u pancířníka *Archeogozetes longisetosus* nebyla pozorována aktivita celulózy, přesto ve velkém množství přijímal jako potravu řasu, kterou tak mohl natrávit jen nedokonale (Smrž & Norton, 2004). Podle absence celulózové aktivity by se dalo chybně soudit, že se tento druh řasami neživí. Obdobný případ popsali u jiných druhů i Hubert et al. (2001). Je třeba mít na zřeteli, že trávicí enzymy pancířníků mohou být autochtonní či allochtonní. Schopnost některých pancířníků trávit chitin je závislá na přítomnosti chitinolytických bakterií uvnitř těla (Smrž, 1998).

Další metoda, pokusy s potravními preferencemi, je dvojího typu. Nabídka několika různých typů potravy najednou může ukázat, jaký typ potravy je pro druh nejpřijatelnější. „Jedno jídlo nebo nic“ ukáže, zda je nabídnutá potrava přijatelná či nikoliv. Smrž (2002) upozorňuje na nejednoznačnost termínu *palatable* (chutný), který nelze zaměňovat s pojmem optimální (nejvýživnější) potrava. Vysoce nutričně hodnotnou a k tomu stravitelnou potravu indikuje ukládání glykogenu do parenchymatické tkáně pancířníka (Smrž, 2002).

Skutečnost, že laboratorní pokusy zjišťující potravní preference nemusí odpovídat situaci v přírodě, je nasnadě. Umělé pěstování testovaných hub na agaru místo na přírodních substrátech může změnit jejich „chutnost“ (Koukol et al, 2009). A neměli bychom zapomenout, že pojem potravní zvyklosti (feeding habits) se nerovná potravní biologii. Ta je pojmem mnohem širším.

3.3 Rozdělení na základě kvantitativní enzymatické analýzy

Velikou změnu potravní taxonomie navrhli Siepel a Ruiter-Dijkman (1993). Na základě schopnosti trávit celulózu, trehalózu a chitin vytvořili nové potravní skupiny (gildy). Názvy si vypůjčili z potravní taxonomie býložravců: *grazers* jsou schopni strávit buněčný obsah i stěnu, kdežto *browsers* mají enzymatickou výbavu pouze k trávení obsahu buněk:

- Herbivorní *grazers* mají ze tří zkoumaných trávicích enzymů pouze celulózu. Jsou tedy schopni trávit rostlinné buněčné stěny i obsah. Patří sem i pancířníci živící se řasami.
- Herbivorní *browsers* nemají ani jeden ze zkoumaných enzymů. Patří sem druhy, které se živí jako predátoři, nekrofágové a bakteriofágové.

- Fungivorní *grazers* mají chitinázu i trehalázu a jsou schopni strávit jak buněčný obsah, tak i stěnu hub.
- Fungivorní *browsers* vlastní pouze trehalázu, takže neumí trávit buněčnou stěnu hub. Část zástupců této skupiny má značně nízkou trehalázovou aktivitu a tak je lze vyčlenit jako lichenovorní okusovače.
- Herbo-fungivorní *grazers* mají všechny tři enzymy, tráví tedy celá rostlinná i houbová pletiva. Patří sem nejvíce druhů pancířníků.
- Oportunističtí herbo-fungivoři - mají celulózu a trehalázu k trávení rostlinných pletiv a houbové trehalózy.
- Omnivorní pancířníci jsou neočekávanou skupinou schopnou trávit celulózu a chitin, avšak ne trehalózu, která tvoří většinu buněčného obsahu houby. Protože se však chitin nalézá i v exoskeletu členovců, je pravděpodobné, že se jimi zástupci této skupiny živí a jsou tedy všežraví.

Nabízí se srovnat tyto potravní gildy se skupinami dříve zavedenými. Mikrofytofágové zahrnují fungivorní spásáče a okusovače a také fykofágní část herbivorních spásáčů. Skupina makrofytofágů koresponduje s herbivorními spásáči a okusovači dohromady. Panfytofágové odpovídají herbo-fungivorním spásáčům a oportunistickým herbo-fungivorům dohromady.

Konkrétních metod zkoumajících aktivitu karbohydráz v tělech drobných živočichů jako jsou pancířníci je celá řada – některé zmiňuje např. Smrž (2000, 2002). Zdají se být dobrým nástrojem k pochopení potravní biologie, protože podávají informace o skutečně trávené, nikoliv jen přijaté potravě. Jistě však nejsou nástrojem dokonalým, jakým ostatně není žádná metoda. V rámci metod analyzujících karbohydrázy je rozdíl mezi analýzou kvalitativní a kvantitativní. Druhá jmenovaná podá nepochybně více informací než první (Siepel, 1990). Problém vytváří skutečnost, že aktivita střevních enzymů může být indukována aktuálně přijatou potravou (Schneider et al., 2004a). Smrž & Norton (2004) popisují případ, ve kterém *Archezogetes longisetosus* nevykazoval chitinázovou aktivitu po požití „chutné“ houby *Alternaria*, avšak při požití papíru napadeného invazivními houbami aktivita téhož enzymu byla vysoká. Je tedy chybné zařazovat druh do trofické skupiny pouze na základě okamžité enzymové aktivity. Obdobný problém s indukcí postihuje i metodu analýzy střevní mikroflóry (Smrž, 1998; Smrž & Norton, 2004).

Další komplikací studia enzymové aktivity mohou být enzymy produkované požitým organismem (Schneider et al., 2004a).

Smrž (2002) upozorňuje na skutečnost, že analýza enzymové aktivity neřeší celou problematiku potravní biologie – ta se totiž skládá z mnoha procesů. Upřednostňuje multimetodický přístup.

3.4 Rozdělení na základě metody stabilních izotopů

První výzkumy metodou stabilních izotopů v půdní fauně, vedené dvojicemi Ponsard & Ardit (2000) a Scheu & Falca (2000), ukázaly, že potravní síť v půdě je tvořena dvěma až čtyřmi trofickými stupni. Schneider et al. (2004b) stanovili u pancířníků čtyři trofické úrovně:

- Karnivorní a omnivorní pancířníci.
- Sekundární rozkladači, kteří se živí převážně houbami a jen částečně opadem.
- Primární rozkladači živící se opadem, který je jen málo kolonizován houbami a bakteriemi.
- Fykofágní a fungivorní pancířníci živící se hlavně lišejníky a řasami.

Srovnáme-li výsledky této studie s potravním dělením podle Luxtona (1972), vidíme, že potvrzuje pozorování karnivorie a nekrofágie a ukazuje přibližnou shodu makrofytofágů a primárních rozkladačů. Mikrofytofágy rozděluje do sekundárních rozkladačů a fykofágů / fungivorů. Zástupci panfytofágů by se octli asi zejména ve skupině sekundárních rozkladačů.

Přínosem studie Schneidera et al. (2004b) je, v několika případech, důkaz odlišné trofické niky u druhů téhož rodu, což také indikuje rozdělení nik.

Metoda stabilních izotopů se zdá být vhodná hlavně z toho důvodu, že odhaluje dlouhodobé trofické vztahy (Schneider et al., 2004b) a není zatížena artefaktem právě požití potravy. Potravní biologii však popisuje nepřímo.

3.5 Potravní zvyklosti nedospělých stádií pancířníků

Zásadní otázkou na této půdě je, zda se liší potravní zvyklosti dospělců a juvenilů stejných druhů. Luxton (1966, 1972) i Migge et al. (1998) ve svých studiích popisují odlišnost potravy juvenilů a dospělců zkoumaných druhů. Larvy a nymfy určitých druhů žijí po dobu svého vývoje endofágně ve zbytcích rostlin (např. jehlicích) nebo xylofágně ve dřevě a živí se jinou potravou než volně žijící dospělá stádia. Schneider et al. (2004b) však metodou stabilních izotopů ukázali, že dospělci a juvenilové téhož druhu spadají ve většině případů do stejného trofického stupně. Zdá se tedy, že odlišnost či shodnost potravního chování různých vývojových stádií pancířníků se mezitaxonově liší.

Luxton (1972) ve své studii také zjistil, že nedospělá stadia obývají, ve shodě se svými potravními preferencemi, horizont nacházející se v profilu těsně pod horizontem, který je obýván dospělci téhož druhu. To se zdá být ekologickou výhodou, protože se tím eliminuje vnitrodruhová kompetice. Dále porovnal účinnost trávení jednotlivých vývojových stádií. Zjistil, že juvenilní stadia, zvláště tritonymfy, mají nižší účinnost trávení než dospělci. Tritonymfy tak musí přijímat veliké množství potravy: 2x větší než deutonymfa a 4x větší než protonymfa. Vysoká účinnost trávení dospělců i protonymf by mohla mít příčinu v časově dlouhém zdržení tráveného materiálu ve střevě (Luxton, 1972). Také Wallwork (1967) uvádí, že nedospělá stadia mají obecně rychlost příjmu potravy mnohem vyšší než dospělci a že potravu přijímají téměř kontinuálně.

3.6 Vliv potravní biologie na diverzitu pancířníků

Logicky se nabízí otázka, zda mají půdní pancířníci potravní specifitu tak jemnou, že si vybírají např. opad z určitého druhu stromu nebo třeba houby rostoucí pouze v určitém mikrohabitatu. Kdyby tomu tak bylo, silně by to ovlivňovalo jejich distribuci i diverzitu. Fenomén velké diverzity půdních živočichů se zdá být zatím nevysvětlenou záhadou (Anderson, 1975; Giller, 1996). Jak může na stejném místě ve stejný čas koexistovat tolik druhů živočichů využívajících vesměs tytéž zdroje? Někteří autoři zastávají názor, že diverzitu půdních živočichů nelze vysvětlit Hutchinsonovým rozdělením nik, protože ve srovnání s nadzemními systémy je v půdě přínos rozdělení trofických nik k diverzitě příliš malý nebo alespoň zatím skrytý (Maraun et al., 2003a). Ilustruje to příklad potravních preferencí pro houby shrnované do skupiny Dematiacea. Fungivorní půdní živočichové včetně pancířníků obecně preferují tyto tmavě pigmentované houby, což zaznamenal již Luxton (1966). Navíc jsou tyto živočichové většinou generalisté. To odporuje představě, že veliká diverzita druhů půdních živočichů existuje díky rozdělení potravních zdrojů. Při dalším zkoumání tohoto potravního vztahu bylo odhaleno, že ne všechny nabídnuté druhy hub ze skupiny Dematiacea byly preferovány stejně. Některé byly i odmítány (Schneider et al., 2004a). Koukol et al. (2009) ve své studii dokázali, že preference pancířníků k druhům hub má podobu mozaiky (určité druhy pancířníků preferují určité druhy hub) a navíc je dynamická (může se měnit podle aktuální nabídky), což v součtu snižuje kompetici a umožňuje koexistenci. Schneider et al. (2004b) pak metodou stabilních izotopů odhalili, že trofické niky pancířníků jsou silně odděleny (ačkoliv jsou pancířníci generalisté) a že toto rozdělení nik uvnitř taxonu přispívá k vysoké diverzitě taxonu. Rozdělení nik hledal ve své studii i Siepel

(1990). Zabýval se srovnáním mnoha vlastností druhů *Nothrus silvestris* a *Platynothrus peltifer*. Tyto dva druhy jsou si v mnoha směrech na první pohled velmi podobné a přitom jsou schopné spolu koexistovat. Rozdíly našel v preferovaném pH půdy, v preferovaném množství organického materiálu, ve schopnosti hladovět, v aktivitách chitinázy, trehalázy i celulózy. Rozdělení potravních zdrojů a výběr habitatu jsou tedy určeny schopností druhu trávit dostupnou potravu a schopností přečkat nepříznivé podmínky (Siepel, 1990). Vliv tak může mít i motilita. Málo pohybliví pancířníci, takzvaní *dweller*s, mívají velkou toleranci k podmínkám prostředí (mj. jsou schopni žít dlouhodobě pod vodou při zatopení jejich habitatu) a co se týče potravy, jsou málo vybíraví. Naproti tomu dobře pohybliví „nomádi“ jsou potravně specializovaní a před nepříznivým prostředím migrují (při zatopení plavou) (Smrž, 2002, 2006). Potravní generalismus zpětně přináší svému nositeli ekologické výhody v podobě schopnosti přežít v mnoha odlišných habitatech či při nedostatku určitého potravního zdroje (Luxton, 1972).

3.7 Shrnutí potravní biologie

Výzkumy v této oblasti se zaměřují hlavně na míru potravní specializovanosti. Cílem většiny studií je přispět k odhalení záhady veliké druhové diverzity. Na problém existují v zásadě tři názory. První říká, že pancířníci jsou potravní generalisté a že oddělení potravních nik je příliš malé na to, aby diverzitu vysvětlilo. Druhý názor je protichůdný k prvnímu. Podle něj existují důkazy pro veliké oddělení trofických nik. Třetí názor leží jaksí uprostřed mezi předchozími dvěma: Schneider & Maraun (2005) ve studii potravních preferencí pancířníků ke konkrétním druhům hub ze skupiny Dematiacea prokázali, že míra rozdělení potravních zdrojů je nemalá, avšak nikoliv dostatečná, aby sama vysvětlila druhovou bohatost pancířníků. Roli tedy zřejmě hrají i další faktory jako např. mikrohabitaty.

4. STRUKTURA SPOLEČENSTVA A DISTRIBUCE

4.1 Úvod do struktury společenstva a distribuce

Společenstvo organismů můžeme popsat abundancí, diverzitou a frekvencí (dominancí) jednotlivých skupin. Půdní živočichové podle Andersona (1977) nejsou organizováni do dobře definovaných společenstev. Rozšíření většiny druhů má podle něj mozaikovitou podobu. Hartenstein (1961) soudí, že distribuce ve společenstvu půdních členovců není

náhodná, naopak vykazuje podmíněnost – agregovanost okolo určitého faktoru (např. okolo potravy).

Distribuce pancířníků a tedy i struktura a diverzita jejich společenstev je bezesporu ovlivněna mnoha faktory, z nichž life-history charakteristiky jsou nad rámec této práce, kompetici zmiňuji jen obecně v souvislosti s diverzitou, potrava byla probrána v předchozím oddílu, predací se stručně zabývám v poslední části práce. Zde se snažím osvětlit zejména vliv vlastností habitatu a vnějších rušivých událostí. Přitom se zaměřuji na lesní pancířníky žijící v půdě a jejím blízkém okolí. Nejdříve stručně charakterizuji lesní biotop, dále se zabývám faktory působícími v horizontální rovině, poté faktory ve vertikální rovině a nakonec faktory „náhodnými“ – disturbancemi. Toto rozdělení faktorů je jistě umělé, jeden faktor nezřídka působí ve více rovinách, často dochází k jejich kombinaci.

4.2 Charakteristika lesních habitatů

Lesy bezpochyby patří mezi nejkomplexnější ekosystémy na Zemi. Dělíme je podle vegetace na jehličnaté, listnaté a smíšené. Heterogenitu lesního biotopu tvoří značné množství faktorů, z něhož ty na první pohled viditelné faktory (diverzita stromů, pozemní vegetace, na povrchu půdy ležící kmeny a kameny a na nich rostoucí mechy a lišejníky apod.) tvoří jen malý zlomek. V neposlední řadě je diverzita lesního habitatu ovlivněna i půdou, zvláště humusem. V lesích najdeme dva základní typy humusu (Wallwork, 1976): Mull je homogenní, promíchaný s minerální půdou, pH má neutrální nebo slabě alkalické. Vzniká díky činnosti půdních živočichů (zvláště žížal) v místech, kde je matečná hornina bohatá na CaCO_3 . Naproti tomu mor je většinou kyselý a tvoří oddělenou vrstvu pod opadem a nad minerální skožkou půdy. Častý je výskyt přechodných typů humusu.

4.3 Horizontální rovina

Celková abundance pancířníků vzrůstá směrem od listnatých lesů k jehličnatým. (např. Wallwork, 1983). Opad jehličnatého lesa je charakteristický vyšším poměrem uhlíku a dusíku, což způsobuje jeho pomalejší degradaci a kumulaci. Většinou se na takovém místě tvoří humus typu mor charakteristický nízkým pH. Kyselé prostředí a stálá vlhkost vyhovuje houbám, jež tvoří velkou část potravy pancířníků. Zřejmě proto dosahují pancířníci největších abundancí právě v jehličnatých lesích a v místech s dostatečnou vrstvou pomalu se rozkládajícího opadu (Wallwork, 1976). Také Riha (1951) se domnívá, že rozdíly ve společenstvech pancířníků v různých typech půd a humusů se týkají zejména abundance. To

potvrzuje i Kaneko (1985), který pozoroval téměř dvojnásobnou abundanci pancířníků na stanovišti s morovým humusem oproti stanovišti s humusem typu mull. Diverzita však tendenci k nárůstu v jehličnatých lesích či na stanovištích s kyselým humusem nevykazuje. Schenker (1984) objevil dokonce opačnou tendenci – v listnatých lesích je diverzita pancířníků větší.

Co se týče vlivu pozemní vegetace na strukturu společenstva, Mourek (2002) píše, že druh borovice a přítomnost bylinného patra významně ovlivňují druhovou bohatost i druhové složení nalezených druhů pancířníků. Weigmann & Kratz (1981) uspořádali druhy pancířníků do skupin podle jejich převážného výskytu v určitém vegetačním společenstvu. Wallwork (1976) předpokládá, že druh pozemní vegetace má vliv na diverzitu zejména těch druhů pancířníků, které se často pohybují mezi opadem a vegetací (např. *Carabodes labyrinthicus* či *Schelorbates laevigatus*).

Mnoha autory byla testována hypotéza říkající, že opad skládající se z listů různých druhů stromů hostí diverzifikovanější společenstvo pancířníků. Migge et al. (1998) zjistili, že smíšený opad má jen malý, nesignifikantní vliv. Další výsledky však byly opačné – diverzita společenstva byla pozitivně ovlivněna smíšeností opadu (Hansen & Coleman, 1998; Kaneko & Salamanca, 1999; Hansen, 2000). Kaneko et al. (2005) přišli s poznatkem, že struktura společenstva se již nijak nemění při vysokém počtu druhů listů v opadu. Jak vzniká heterogenita ve smíšeném opadu? Zřejmě odlišnou rychlostí, s níž se rozkládají listy jednotlivých druhů stromů (Hansen, 2000). Tak vzrůstá strukturální a biochemická komplexita habitatu, což přispěje ke zvýšení aktivity, diverzity či abundance mikrobů tvořících velkou část potravy pancířníků (Kaneko & Salamanca, 1999).

Jiní autoři však ve svých studiích dokazují odlišné, ba dokonce opačné výsledky, které indikují, že druhy stromů (opadu) ani typ lesa nemá obecně na společenstvo pancířníků větší vliv (Maraun & Scheu, 2000).

Obdobný rozpor najdeme i v odpovědích na otázku, jakou mírou ovlivňuje horizontální distribuci pancířníků vlhkost. Wallwork (1976) uvádí, že distribuce pancířníků (a roztočů obecně) je silně ovlivněna vlhkostí prostředí. S tím nesouhlasí Maraun & Scheu (2000). Podle nich teplota ani vlhkost, vyjma extrémů, nehraje velikou roli. Vlhkost je více probírána v souvislosti s vertikální distribucí.

Faktor času se v horizontální rovině projevuje zejména při sekundární sukcesi a ve stáří lesa. Při sukcesi dochází ke změně struktury společenstva, která může být vysvětlena teorií r a K selekce. Rané sukcesní druhy jsou typičtější r-stratégové charakterističtější poměrně velkou schopností disperze a relativně rychlou reprodukci. Pozdní druhy můžeme označit za K-

stratégie. Jejich nejvýznačnější vlastností je velká konkurenceschopnost. Jiná teorie vysvětlující změny ve společenstvu při sukcesi je založena na nepřímém vlivu rostlin: změna ve vegetaci může po určité době způsobit změnu půdního prostředí, které následně ovlivní společenstvo půdních živočichů (Usher et al., 1982). Vliv stáří lesa na diverzitu pancířníků studovali Migge et al. (1998). Objevili jen malé, nesignifikantní rozdíly. Věk lesa má tedy jen velmi malý vliv na strukturu společenstva pancířníků.

Existuje tedy obecná souvislost mezi souborem vlastností habitatu obývaného pancířníky a strukturou společenstva tohoto taxonu? Maraun & Scheu (2000) odpovídají, že existuje. Při studiu složení společenstev v mnoha (i nelesních) habitatech našli pozitivní korelaci mezi určitým typem habitatu a dominancí určité skupiny pancířníků. Společenstvo je tedy podle jejich závěru predikovatelné, známe-li vlastnosti habitatu.

4.4 Vertikální rovina

Nejpatrnějším jevem při pohledu na půdní profil je jeho stratifikace. V listnatých lesích mírného pásma většinou najdeme pod opadem mull. Horizonty organické hmoty nejsou v tomto případě odděleny tak zřetelně jako je tomu pod jehličnatými lesy, kde nejčastěji vzniká mor. Zde dobře rozeznáme tři horizonty organické vrstvy půdy, které jsou zároveň třemi fázemi dekompozice: fáze opadu (L), fáze fermentace (F), fáze humusu (H) (Wallwork, 1976).

Mikroklima se v povrchové vrstvě vyznačuje kolísáním teploty i vlhkosti. S hloubkou roste stabilita těchto faktorů (Wallwork, 1976). Odolnost proti vyschnutí a extrémním teplotám je u pancířníků velmi rozdílná. Méně odolné druhy na tyto fluktuace reagují vertikální migrací do horizontu s příznivějšími podmínkami (Riha, 1951). S rostoucí hloubkou v profilu klesá velikost prostorů mezi částicemi organického materiálu. Ve spodních vrstvách tedy žijí pancířníci s malou velikostí těla, které je slabě sklerotizované a na jehož povrchu nemají ochranné voskové vrstvy bránící ztrátám vody. V minerální vrstvě je fauna pancířníků poměrně chudá, najdeme zde pouze malé formy, jako je *Oppia nova* či *Suctobelba* spp. V horizontech H a F žijí malí a středně velcí pancířníci. Patří k nim další zástupci již zmíněného rodu *Oppia*, dále například *Tectocephus velatus*, *Scheloribates* spp. a *Brachychthonius* spp. *Oppia ornata* je již většího vzrůstu a proto ji najdeme ve svrchnějších vrstvách. Další velké druhy (např. *Steganacarus magnus*, *Damaeus onustus*, *Platynothrus peltifer*, *Achipteria coleoptrata*) žijí ve vrstvě opadu a některé jsou schopny obývat i nadzemní vegetaci (např. *Carabodes labyrinthicus*). Tyto druhy se obecně vyznačují silně sklerotizovanou kutiklou a

tracheálním dýcháním, což jim umožňuje mít povrch těla pokryt vodoodpudivou vrstvou a odolávat tak suchu (Wallwork, 1970, 1976, 1983).

Jak bylo naznačeno, různé horizonty v profilu půdy jsou pancířníky různě obydleny. Ve vrstvě opadu bývá abundance i diverzita nejmenší (Riha, 1951). Anderson (1977) tuto skutečnost dává do souvislosti s nízkou komplexitou mikrohabitatů a nestálým mikroklimatem v tomto horizontu. Žije zde obvykle malé množství kosmopolitních druhů, které jsou fyziologicky značně tolerantní. Struktura tohoto „společenstva“ má charakter velké nerovnováhy frekvencí jednotlivých druhů. Mnohem větší roli zde hrají zřejmě klimatické faktory než kompetice o potravní zdroje (Anderson, 1977). V hlubších vrstvách žijí druhy s většími nároky na prostředí. Abundance i druhová diverzita je větší a frekvence jednotlivých druhů jsou vyrovnanější. Anderson (1977) z toho vyvozuje, že zde hraje velkou roli kompetice. Podle Wallworka (1976) je však příčinou této vyrovnanosti maximální diverzifikace nik v F horizontu.

Při studiu vertikální distribuce pancířníků bylo mnohokrát prokázáno, že pozice druhu v profilu a jeho potravní chování spolu úzce souvisí. Zde je nutné si uvědomit, že organický materiál se v profilu pohybuje směrem dolů a přitom se silně mění jeho biochemické i fyzikální vlastnosti. S postupující dekompozicí se mění struktura společenstva pancířníků do značné míry v závislosti na jejich potravní biologii. Wallwork (1976) popisuje vertikální sukcesí následovně: Ve fázi opadu se pancířníci obecně ještě neživí přímo mrtvou rostlinnou hmotou, ale houbami na ní rostoucími. Odumřelé listy jsou přímo konzumovány až ve fázi F, v níž jsou hojně rozšířeni makrofytofágové. V tomto horizontu silně vzrůstá diverzita mikrohabitatů i diverzita potravy a tím i diverzita druhů půdních živočichů. Zároveň dochází k vyrovnávání frekvencí druhů, o němž jsem se již zmínil. Je to důsledek posunu od druhů převážně fungivorních k makrofytofágům. Ve fázi H již nejsou podmínky takto „příznivé“, diverzita je menší a společenstvo je zde zastoupeno méně početnými druhy adaptovanými na podmínky tohoto horizontu. Nachází se zde velké množství bakterií. U mnoha druhů skutečně koreluje jejich převážný výskyt v této vrstvě s preferovanou bakteriální potravou (Luxton, 1972). Organický materiál je již značně rozmělněný (Wallwork, 1983), a tak je pravděpodobné, že se zde bude nacházet nejvíce *fragment feeders*.

Velmi podobný popis sukcese přinesli Hågvar a Kjøndal (1981), kteří studovali sukcesí společenstva roztočů a chvostoskoků v listech břízy. Mezi „pionýrskými“ druhy převažovaly druhy mikrofytofágní, které konzumovaly zpočátku především spóry, později převážně hyfy hub. Makrofytofágní druhy nastupovaly v pozdějších stádiích rozkladu.

Anderson (1977) zkoumal vztah velikosti těla a preferované potravy pancířníků. Zjistil, že druhy s velkým tělem se živily hlavně rostlinným materiálem. Se zmenšující se velikostí těla přibývaly v potravě houby, které převládaly u středně velkých druhů, ale ne výrazně – většinu středně velkých druhů lze, podle autora, označit za generalisty. U nejmenších druhů převládal amorfni materiál. Tito nejmenší zástupci vůbec nepřijímali materiál vyšších rostlin.

Zde je možno si všimnout rozporu mezi výsledky této studie a pozorováním, které popisuje Wallwork (1976). Anderson zde uvádí, že velké formy se živí hlavně opadem. Avšak podle Wallworka v opadu žijí zejména velké formy a pancířníci obývající opad požívají hlavně houby. Anderson však sám považuje za nepravděpodobné, že by potravní diferenciací byla založena jen na faktoru velikosti těla.

Dekompoziční fyzikálně-biochemický gradient může poskytovat vhodný rámec pro rozdělení zdrojů. Sukcese společenstva pancířníků podél tohoto gradientu a častá specifita pro určité stadium dekompozice indikuje, že pancířníci tento rámec využívají a minimalizují tak mezidruhovou kompetici. Existuje však ještě jiné vysvětlení problému diverzity pancířníků a půdních živočichů obecně, a tím je již zmíněná diverzita mikrohabitátů.

Anderson (1978) porovnal strukturální diverzitu mikrohabitátů ve vrstvách L, F a H s diverzitou druhovou v odpovídajících vrstvách. Druhová diverzita pancířníků pozitivně korelovala s diverzitou mikrohabitátů v šesti lesních půdách s širokou škálou typů humusu. Výsledky, kterých dosáhl, jsou prakticky totožné s popisem Wallworka (1976) (viz výše). Strukturální diverzitu jednotlivých horizontů charakterizuje Anderson takto: Čerstvý opad má strukturální diverzitu nízkou a obsahuje jen málo druhů pancířníků. Později s postupující dekompozicí vzrůstá strukturální i druhová diverzita až do stádia, kdy materiál dosáhne charakteristik fermentačního horizontu. H horizont je opět méně strukturovaný než F, protože je zde materiál ještě více rozmělněn a je kompaktnější. Nachází se zde méně druhů pancířníků.

Autorův závěr tedy je, že diverzita půdních mikrohabitátů významně přispívá k diverzitě druhů lesních pancířníků. Jak jsem již zmínil, výsledný efekt na diverzitu (strukturu) společenstva je stejný, vysvětlujeme-li její změny pomocí faktoru mikrohabitátů či pomocí faktoru potravních zvyklostí. Je tedy pravděpodobné, že tyto (a možná i jiné) faktory jsou určitým způsobem provázané, působí společně a je nesnadné oddělit jejich vlivy. Součinné působení prostorové a biochemicko-potravní heterogenity v organických horizontech na diverzitu druhů zmiňuje i Wallwork (1976).

Mimo půdu, avšak v její blízkosti působí na diverzitu a distribuci pancířníků další faktory, jako jsou např. stojící i padlé kmeny stromů, pařezy, lišejníky, mechy a řasy. Tyto habitaty

jsou diskontinuální, podobají se ostrovům a lze je zkoumat metodami ostrovní biogeografie. Mohou hrát důležitou roli při udržování diverzity pancířníků v lesích tím, že poskytují na určitou dobu potravní refugia (Wallwork, 1983).

4.5 Disturbance

Disturbance jsou některými autory považovány za hlavní faktor určující strukturu společenstva pancířníků. Za hlavní disturbační agens považují Maraun & Scheu (2000) žížaly, které svou činností v půdě ničí snůšky pancířníků, ničí habitat tím, že snižují objem opadu, a dokáží měnit pH i typ humusu. Pokusy s umělými disturbancemi dokázaly, že celková hustota i diverzita společenstva pancířníků při vnějších zásazích poklesne. Některé skupiny a taxony však mohou reagovat opačně: druhy ze skupiny Desmonomata z menších disturbancí těžily – jejich frekvence ve společenstvu vzrostla. Autoři to vysvětlují jejich relativně velkou rozmnožovací rychlostí (Maraun et al., 2003b).

Disturbance způsobované žížalami však nelze považovat za klíčový faktor v lesích s kyselým humusem (typ mor), protože se v nich žížaly vyskytují jen ve velmi omezeném množství (Wallwork, 1976).

4.6 Souhrn distribuce a struktury společenstva

Podoba společenstva a distribuce jednotlivých druhů pancířníků v lesních půdách se zdá být řízena různými faktory. Smíšený opad a horizontální heterogenita prostředí působí pozitivně na diverzitu druhů. Struktura společenstva se významně mění s hloubkou v profilu a koreluje s mnoha jevy. Disturbance způsobované žížalami mohou mít na pancířníky významný vliv tam, kde jich žije větší množství.

Mnoho autorů se snažilo odhalit, který faktor je pro distribuci a diverzitu pancířníků klíčový. Výsledky a závěry některých těchto studií si však odporují, takže není snadné najít jednotící zákonitosti. Na vině může být v některých případech nepřiměřené zobecnění výsledků, v jiných případech nedokonalé techniky odebírání vzorků z přírody. Dle mého názoru by k vysvětlení problému mohly přispět studie, které by se zaměřily na vzájemné vztahy výše zmíněných faktorů. Objasnění kauzality těchto faktorů by možná ukázalo, že za diverzitu pancířníků je odpovědná určitá kombinace zdrojů, podmínek a vztahů.

5. FUNKCE PANCÍŘNÍKŮ V PŮDNÍM EKOSYSTÉMU LESA

5.1 Interakce pancířníků a ostatních půdních živočichů

Vzájemné vztahy pancířníků k jiným taxonům jsou obecně málo prozkoumané. V souvislosti se záhadou diverzity půdních živočichů je řešena konkurence. O pancířnících jako možných predátorech jsem se zmínil výše. Na první pohled (pomalý pohyb, „pancíř“) je však většina pancířníků k predaci vybavena nedostatečně.

Role pancířníků jako kořisti může být významnější. Jak už jejich jméno napovídá, pancířníci jsou svým exoskeletem relativně dobře chráněni před svými „úhlavními nepřáteli“ – roztoči z řádů Prostigmata a Mesostigmata (Coleman et al., 2004). Je pravděpodobné, že dospělci žijí v ekologickém prostoru bez nepřátel nebo jen pod malým predáčním tlakem. To však neplatí o juvenilech, kteří mají tělo měkké a mohou se stát snadnou kořistí těchto dravců. Je možné, že poměrně častá endofágní životní strategie larev a nymf je obranou proti predaci (Peschel et al., 2006).

5.2 Vliv na dekompozici

Obří abundance a diverzita pancířníků v lesních půdách mohou budít zdání, že jsou při dekompozici jasně klíčovými organismy. Avšak samotní pancířníci zachycují jen velmi malou část celkové energie dostupné v opadu (Wallwork, 1983). Při průchodu potravy jejich střevem neprobíhá humifikace, nemají tudíž žádný přímý podíl na míšení organických a anorganických látek v půdě (Schuster, 1956). Jaká je tedy role pancířníků při dekompozici? Nesporným přínosem je zmenšování částic opadu a stimulace mikrobiální aktivity spásáním saprotrofických hub a bakterií, jimž také zajišťují disperzi (Maraun et al., 1998; Wallwork, 1983). Otázku přímého přispění štěpením strukturních složek rostlinných pletiv řešil Luxton (1972). U makrofytofágů nenalezl trehalázu, což indikuje, že zástupci této skupiny netráví větší množství hub rostoucích na rostlinných zbytcích. U makro- i panfytofágů objevil celulózu. Tito pancířníci tedy mohou hrát roli primárních dekompozitorů, ovšem otázkou je, jak je tato role veliká. Toto téma je doposud málo zkoumané.

6. ZÁVĚR

„Enigma“ diverzity pancířníků zůstává zatím nerozřešená. Různí autoři mají různý názor na to, zda je možné absenci mezidruhové konkurence u půdních živočichů vysvětlit diferenciací potravních nik nebo prostorovým oddělením druhů. Nabízí se tak ještě velmi široké pole pro další výzkum.

7. SEZNAM POUŽITÉ LITERATURY

Anderson J.M., 1975. The enigma of soil animal species diversity. In: Vaněk J. (Ed.) *Progress in Soil Zoology. Proceedings of the 5th International Colloquium on Soil Zoology, Prague*. W. Junk Publishers, The Hague, pp. 51-58. ex **Schneider K., Maraun M., 2005.** Feeding preferences among dark pigmented fungal taxa (“Dematiacea“) indicate limited trophic niche differentiation of oribatid mites (Oribatida, Acari). *Pedobiologia* **49**, 61-67.

Anderson J.M., 1977. The organization of soil animal communities. *Ecological Bulletins* **25**, 15-23.

Anderson J.M., 1978. Inter- and intra-habitat relationships between woodland Cryptostigmata species diversity and the diversity of soil and litter microhabitats. *Oecologia* **32**, 341-348.

Coleman D.C., Crossley Jr. D.A., Hendrix P.F., 2004. *Fundamentals of Soil Ecology*. 2nd ed. Amsterdam, Boston: Elsevier Academic Press.

Giller P.S., 1996. The diversity of soil communities, the ‘poor man's tropical rainforest‘. *Biodiversity and Conservation* **5**, 135-168.

Hågvar S., Kjøndal B., 1981. Succession, diversity and feeding habits of microarthropods in decomposing birch leaves. *Pedobiologia* **22**, 385-408. ex **Mourek J., 2002.** *Půdní pancířníci (Acari: Oribatida) primárních borů a porostů introdukované borovice vejmutovky (Pinus strobus) v NP České Švýcarsko*. Diplomová práce, Přírodovědecká fakulta UK Praha.

Hansen R.A., 2000. Effects of habitat complexity and composition on a diverse litter microarthropod assemblage. *Ecology* **81**, 1120-1132.

Hansen R.A., Coleman D.C., 1998. Litter complexity and composition are determinants of the diversity and species composition of oribatid mites (Acari: Oribatida) in litterbags. *Applied Soil Ecology* **9**, 17-23.

Hartenstein R., 1961. On the distribution of forest soil microarthropods and their fit to “contagious” distribution functions. *Ecology* **42**, 190-194.

Hartenstein R., 1962. Soil Oribatei. I. Feeding specificity among forest soil Oribatei (Acarina). *Ann. Entomol. Soc. Am.* **55**, 202–206.

Hubert J., Žilová M., Pekár S., 2001. Feeding preferences and gut contents of three panphytophagous oribatid mites (Acari: Oribatida). *European Journal of Soil Biology* **37**, 197-208.

Kaneko N., 1985. A comparison of oribatid mite communities in two different soil types in a cool temperate forest in Japan. *Pedobiologia* **28**, 255-264.

Kaneko N., 1988. Feeding habits and cheliceral size of oribatid mites in cool temperate forest soils in Japan. *Rev. Écol. Biol. Sol.* **25**, 353–363.

Kaneko N., Salamanca E.F., 1999. Mixed leaf litter effects on decomposition rates and soil microarthropod communities in an oak-pine stand in Japan. *Ecological Research* **14**, 131-138.

Kaneko N., Sugawara Y., Miyamoto T., Hasegawa M., Hiura T., 2005. Oribatid mite community structure and tree species diversity: A link? *Pedobiologia* **49**, 521-528.

Koukol O., Mourek J., Janovský Z., Černá K., 2009. Do oribatid mites (Acari: Oribatida) show a higher preference for ubiquitous vs. specialized saprotrophic fungi from pine litter? *Soil Biology & Biochemistry* **41**, 1124-1131.

Kunst M., 1971. Nadkohorta pancířníci – Oribatei. In: *Klíč zvířeny ČSSR*. Daniel M., Černý V. (Eds.) Praha: Československá akademie věd. pp. 531-580.

Labandeira C.C., Phillips T.L., Norton R.A., 1997. Oribatid mites and the decomposition of plant tissues in Paleozoic coal-swamp forests. *Palaios* **12**, 319-353.

Luxton M., 1966. Laboratory studies on the feeding habits of saltmarsh Acarina, with notes on their behaviour. *Acarologia* **8**, 163-175.

Luxton M., 1972. Studies on the oribatid mites of a Danish beech wood soil. I. Nutritional biology. *Pedobiologia* **12**, 434–463.

Maraun M., Visser S., Scheu S., 1998. Oribatid mites enhance the recovery of the microbial community after a strong disturbance. *Applied Soil Ecology* **9**, 175-181.

Maraun M., Scheu S., 2000. The structure of oribatid mite communities (Acari, Oribatida): patterns, mechanisms and implications for future research. *Ecography* **23**, 374-383.

Maraun M., Martens H., Migge S., Theenhaus A., Scheu S., 2003a. Adding to ‘the enigma of soil animal diversity’: fungal feeders and saprophagous soil invertebrates prefer similar food substrates. *European Journal of Soil Biology* **39**, 85-95.

Maraun M., Salamon J.-A., Schneider K., Schaefer M., Scheu S., 2003b. Oribatid mite and collembolan diversity, density and community structure in a moder beech forest (*Fagus sylvatica*): effects of mechanical perturbations. *Soil Biology & Biochemistry* **35**, 1387-1394.

Migge S., Maraun M., Scheu S., Schaefer M., 1998. The oribatid mite community (Acarina) of pure and mixed stands of beech (*Fagus sylvatica*) and spruce (*Picea abies*) of different age. *Applied Soil Ecology* **9**, 115-121.

Mourek J., 2002. Půdní pancířníci (Acari: Oribatida) primárních borů a porostů introdukované borovice vejmutovky (*Pinus strobus*) v NP České Švýcarsko. Diplomová práce, Přírodovědecká fakulta UK Praha.

Norton R.A., Palmer S.C., 1991. The distribution, mechanism and evolutionary significance of parthenogenesis in oribatid mites. In: Schuster R., Murphy P.W. (Eds.) *The Acari: Reproduction, Development and Life-history Strategies*. London: Chapman and Hall, pp. 107-136.

Peschel K., Norton R.A., Scheu S., Maraun M., 2006. Do oribatid mites live in enemy-free space? Evidence from feeding experiments with the predatory mite *Pergamasus septentrionalis*. *Soil Biology and Biochemistry* **38**, 2985-2989.

Ponsard S., Ardití R., 2000. What can stable isotopes ($\delta^{15}\text{N}$ and $\delta^{13}\text{C}$) tell about the food web of soil macro-invertebrates? *Ecology* **81**, 852-864.

Riha G., 1951. Zur Ökologie der Oribatiden in Kalksteinböden. Zoologische Jahrbücher Abteilung für Systematik, Ökologie und Geographie der Tiere **80**, 407–450.

Schenker R., 1984. Spatial and seasonal distribution patterns of oribatid mites (Acari: Oribatei) in a forest soil ecosystem. *Pedobiologia* **27**, 133-149.

Scheu S., Falca M., 2000. The soil food web of two beech forests (*Fagus sylvatica*) of contrasting humus type: stable isotope analysis of a macro- and a mesofauna-dominated community. *Oecologia* **123**, 285-296.

Schneider K., Renker C., Scheu S., Maraun M., 2004a. Feeding biology of oribatid mites: a minireview. *Phytophaga* **14**, 247-256.

Schneider K., Migge S., Norton R.A., Scheu S., Langel R., Reineking A., Maraun M., 2004b. Trophic niche differentiation in soil microarthropods (Oribatida, Acari): evidence from stable isotope ratios ($^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$). *Soil Biology & Biochemistry* **36**, 1769-1774.

Schneider K., Maraun M., 2005. Feeding preferences among dark pigmented fungal taxa (“Dematiacea“) indicate limited trophic niche differentiation of oribatid mites (Oribatida, Acari). *Pedobiologia* **49**, 61-67.

Schuster R., 1956. Der Anteil der Oribatiden an den Zersetzungs Vorgängen im Boden. *Z. Morph. u. Ökol. Tiere* **45**, 1–33.

Siepel H., 1990. Niche relationships between two panphytophagous soil mites, *Nothrus silvestris* Nicolet (Acari, Oribatida, Nothridae) and *Platynothrus peltifer* (Koch) (Acari, Oribatida, Camisiidae). *Biology and Fertility of Soils* **9**, 139–144.

Siepel H., Rüter-Dijkman E.M., 1993. Feeding guilds of oribatid mites based on their carbohydrase activities. *Soil Biology and Biochemistry* **25**, 1491-1497.

Smrž J., 1998. Interactions between oribatids and micro-organisms: A complex method of study. *Applied Soil Ecology* **9**, 109-110.

Smrž J., 2000. A modified test for chitinase and cellulase activity in soil mites. *Pedobiologia* **44**, 186-189.

Smrž J., 2002. Nutritional biology: the basic step in the autecological studies (multi-methodical approach). *European Journal of Soil Biology* **38**, 35-38.

Smrž J., 2006. Microhabitat selection in the simple oribatid community dwelling in epilithic moss cover (Acari: Oribatida). *Naturwissenschaften* **93**, 570-576.

Smrž J., Norton R.A., 2004. Food selection and internal processing in *Archezogozetes longisetosus* (Acari: Oribatida). *Pedobiologia* **48**, 111-120.

Usher M.B., Booth R.G., Sparkes K.E., 1982. A review of progress in understanding the organization of communities of soil arthropods. *Pedobiologia* **23**, 126-144.

Weigmann G., Kratz W., 1981. Die deutschen Hornmilbenarten und ihre ökologische Charakteristik. *Zoologische Beiträge* **27**, 459-489.

Wallwork J.A., 1967. Acari. In: Burges A., Raw F. (Eds.) *Soil Biology*. London: Academic Press, pp. 362-395. ex **Luxton M., 1972.** Studies on the oribatid mites of a Danish beech wood Soil. I. Nutritional biology. *Pedobiologia* **12**, 434-463.

Wallwork J.A., 1970. *Ecology of Soil Animals*. London: McGraw-Hill.

Wallwork J.A., 1976. *The Distribution and Diversity of Soil Fauna*. London, New York, San Francisco: Academic Press.

Wallwork J.A., 1983. Oribatids in forest ecosystems, *Ann. Rev. Entomol.* **28**, 109-130.