Společenstva mnohonožek (*Diplopoda*) a stonožek (*Chilopoda*) v měnících se podmínkách horských smrčin Šumavy

Communities of millipedes (*Diplopoda*) and centipedes (*Chilopoda*) in changing conditions of montane spruce forests of the Šumava Mountains

Karel Tajovský
Ústav půdní biologie, Biologické centrum AV ČR, v. v. i., Na Sádkách 7, 370 05 České Budějovice; e-mail tajov@upb.cas.cz

Abstract

In the nineties of the past century, large climax Norway spruce (*Picea abies*) areas of the Šumava Mountains were damaged by the bark beetle outbreak. The subsequent decay of spruce growths become the object of interest for management practice, nature protection as well as research activities. While the changes in forest growths under the bark beetle outbreak were well visible, there were no information about the impact of these processes and subsequent management practices used (clear cutting, spontaneous development of dead growths) on soil environments and existing communities of soil organisms. Within the soil zoological research in 1999-2010 near the localities Březník and Studená hora Mt., qualitative and quantitative parameters of millipede and centipede assemblages were studied in undamaged, damaged and dead forest stands, and in differently old clearings. Combination of methods of pitfall trapping and soil sampling served data about the composition and changes of communities of both invertebrate groups.

The results showed, that the climax spruce forests in the Šumava Mountains are characterised by relatively poor communities of both myriapod groups, with specific species composition *Haasea germanica – Haasea flavescens – Mycogona germanica* predominating in millipedes, and *Lithobius pelidnus – Lithobius piceus – Lithobius punctulatus – Strigamia acuminata* predominating in centipedes. Undamaged, damaged forests as well as clearings showed a high variability of values of densities and epigeic activity (data from pitfall trapping) in both groups of studied invertebrate animals. The obtained data demonstrated decrease of millipede densities as well as decrease of their epigeic activity during the time of observation. The populations of centipedes showed to be more stable. The results support the opinion, that after a longer time, spontaneous succession of dead forest growths as well as clear cutting of damaged trees is not connected with dramatic changes in millipede and centipede populations. Possible impact of climatic changes especially on millipedes is discussed. Mosaic character of dieback forests with accumulation of decaying wood, diverse clear cuts and fragments of former spruce growths serve suitable conditions for further development of these soil invertebrates.

Úvod

Nedílnou a zároveň významnou součástí všech suchozemských ekosystémů je půda. Půda je velmi důležitou a proměnlivou složkou prostředí. Půda je svrchní zvětralá vrstva zemské kůry, pozměněná klimatickými a chemickými vlivy a činností širokého spektra

přítomných organismů. Je rovněž definována jako komplikovaný oživený systém se specifickými znaky a vlastnostmi a bývá dokonce označována jako významný a specifický biologický útvar. Její vlastnosti závisí na délce jejího vývoje, horninovém podloží, terénu, podnebí a organismech, které jsou s ní spojeny svými životními cykly a které významně k jejímu vzniku a proměnám přispívají. V půdě jsou ukotveny rostliny, které z ní čerpají vodu a živiny pro svůj růst. Půda je prostředím, ve kterém probíhá recyklace mrtvé organické hmoty za přispění nejrozmanitějších půdních mikroorganismů a bezobratlých živočichů.

Lesní půdy jsou součástí lesních ekosystémů a na rozdíl od otevřených nelesních stanovišť včetně zemědělsky využívaných ploch jsou dlouhodobě a většinou trvale ovlivňovány přítomným rostlinným společenstvem ve všech jeho vývojových stádiích. Lesní půdy si dlouhodobě zachovávají svoje přirozené vlastnosti včetně přítomnosti půdních organismů, jejichž skladba se v procesu vývoje zformovala určitým, pro lesní půdy charakteristickým způsobem. Od velké rozmanitosti nebo naopak jednoduchosti či uniformnosti lesních porostů se odvozují velmi rozmanité ale i naopak někdy uniformní stanovištní, mikroklimatické a strukturní poměry na povrchu i v jednotlivých svrchních vrstvách půdy.

Vrstvy postupně se rozkládajícího opadu dřevin a bylin (lesní hrabanka) a jednotlivé nejsvrchnější vrstvy půdy jsou životním prostředím půdních bezobratlých živočichů. V půdách lesních ekosystémů jsou půdní živočichové zastoupeni velmi širokou škálou skupin lišících se tělesnými rozměry, biologickými a funkčními projevy, životními strategiemi, aktivitou, vztahem k půdnímu prostředí a dalšími vlastnostmi. Čím rozmanitější jsou poměry v půdním prostředí spolu s optimálními teplotními, vlhkostními a potravními podmínkami, tím rozmanitější a širší je spektrum přítomných živočichů. Na jedné straně tedy stanovištní podmínky významně ovlivňují přítomnost a rozvoj půdních živočichů, na druhé straně se přítomní živočichové zpětně významně podílejí na formování těchto stanovištních podmínek. Z ekologického hlediska zaujímají nejvýznamnější místo ty skupiny půdních bezobratlých živočichů, které se bezprostředně podílejí na rozkladu odumřelé organické hmoty (listový opad dřevin a bylin, travní opad, tlející dřevo apod.), kterou rozmělňují, tedy mechanicky zpracovávají, částečně natravují a tedy i chemicky pozměňují ve svých trávicích traktech, promíchávají s ostatními složkami půdy včetně minerálních částic a v různé míře zapracovávají (přemísťují) do půdy. Tento proces, vedoucí k tvorbě svrchních humusových horizontů je jedním z hlavních pilířů tvorby půd. Z hlediska půdní biologie mají tyto humusové horizonty největší význam. Souvisí to s významem mrtvé organické hmoty jako zdroje energie pro přítomné půdní organismy. Přeměna organické hmoty vede ke vzniku rozdílného prostředí, toto rozdílné prostředí je osídlováno rozdílnou skladbou půdních organismů.

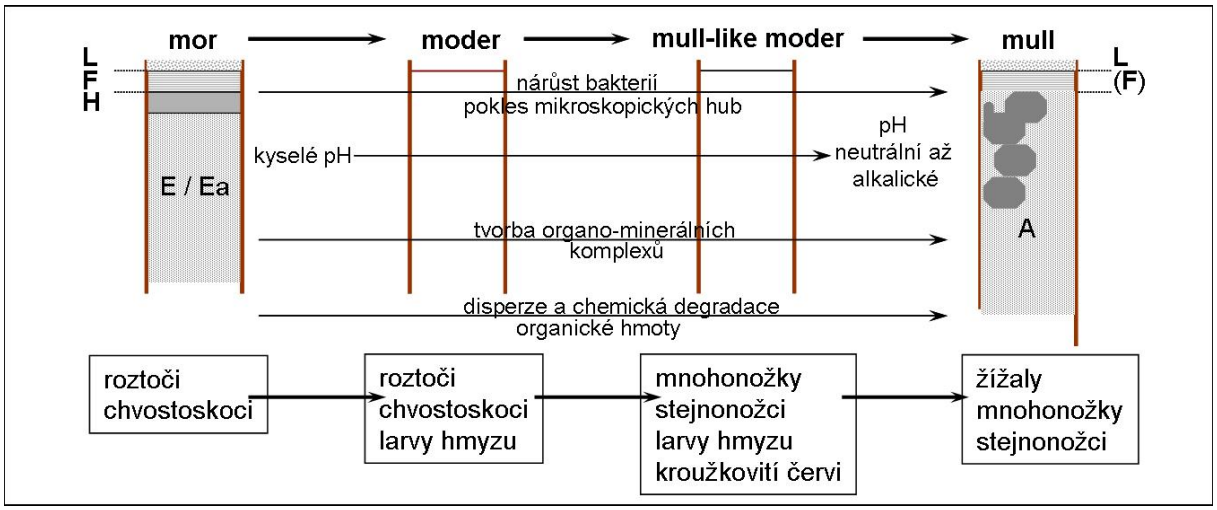
Na humusové vrstvy (humus) je nutné nahlížet nejen jako na produkt rozkladných procesů, ale také jako výsledek syntéz, zprostředkovaných půdními organismy, tj. mikroorganismy a bezobratlými živočichy. Podle podmínek vzniku a podle skupin organismů, které se na tvorbě humusu podílejí, rozlišujeme zpravidla tři základní typy humusu:

V kyselém prostředí (např. opad jehličnatých lesů) s nedostatkem dusíku a vysokým obsahem ligninu a současně často za chladnějších klimatických podmínek vzniká za aktivní přítomnosti drobných půdních bezobratlých (roztoči, chvostoskoci, roupice) tzv. surový, nebo také kyselý humus, označovaný jako **mor**.

V prostředí s dostatečnými zdroji přístupného dusíku, s vyšším obsahem snáz rozložitelných organických látek a příznivými vlhkostními i teplotními poměry dochází ke vzniku humusu s vysokým obsahem huminových kyselin. Tento typ humusu, na jehož vzniku

se významně podílí větší půdní saprofágní členovci (mnohonožky, stejnonožci, larvy dvoukřídlého hmyzu) a především žížaly se označuje jako **mul**.

Jako přechodná forma humusu mezi těmito dvěma výše uvedenými variantami je humus typu **moder**, představující přechodný, smíšený typ humusu. Na jeho tvorbě se významně podílejí především zástupci půdních členovců (*Arthropoda*), proto se také setkáváme s označením arthropodový moder. Na rozdíl od humusové formy typu mul je pro tento moder charakteristická hrudkovitá struktura jejíž vznik souvisí s přítomností vysokého podílu hrudkovitých strukturních exkrementů, produktů metabolismu přítomných saprofágních členovců (= koprogenní humus).



Obr. 1. Schematické znázornění forem humusu včetně jejich základních charakteristik a nejvýznamnějších saprofágních skupin půdních bezobratlých, kteří se na jejich vzniku aktivně podílejí. L – opadová vrstva,m F – fermentační vrstva, H – humusová vrstva, E, Ea – podložní (vybělené) horizonty, A – minerální podložní horizont. Upraveno podle různých autorů.

Půdy šumavských smrčin, obdobně jako půdy mnohých jiných horských poloh jsou z hlediska chemické reakce půdy kyselé, vyznačují se nízkým pH zpravidla v rozmezí hodnot 3 až 4. Kyselý charakter souvisí s přísunem především opadu jehličnanů, konkrétně jehličí smrku. V podmínkách chladnějšího klimatu s dostatkem srážek a tedy i dostatečnými vlhkostními poměry převažuje v těchto půdách humusová forma typu mor. Jen v menší míře v polohách s přítomností listnatých dřevin, v teplejších exponovaných místech apod. tato humusová forma může přecházet v jiné humusové formy typu moder. Pro půdy horských smrčin je tedy charakteristický pomalý rozklad organické hmoty, převažuje její hromadění na povrchu v dobře rozlišitelných horizontech a zapracovávání organických zbytků do půdního profilu je velmi pomalé.

V těchto podmínkách převažují mezi rozkladači odumřelé organické hmoty (bývají také označováni jako saprofágové nebo dekompozitoři) zejména chvostoskoci (*Collembola*) a roztoči – pancířníci (*Acari – Oribatida*). Zástupci obou těchto taxonomicky sice rozdílných skupin (chvostoskoci reprezentují starobylý řád z podkmene šestinozí – *Hexapoda*, dříve byli řazeni mezi bezkřídlý hmyz; pancířníci jako samostatný podřád patří do řádu roztočů – *Acarina*, který je součástí třídy pavoukovci – *Arachnida*) ač často potravně velmi diversifikovaní, představují dvě nejvýznamnější a rovněž nejpočetněji zastoupené skupiny tzv. půdní mesofauny (= skupina s tělesnými rozměry resp. s průměrem těla řádově od 0,2 do 2 mm).

Z hlediska rozkladných a půdotvorných procesů zaujímají v těchto půdách menší význam larvy dvoukřídlého hmyzu (*Diptera*), mnohonožky (*Diplopoda*) a žížaly (*Lumbricidae*). Další významnou součástí společenstev půdní fauny v horských smrkových porostech jsou rovněž skupiny predátorů, kteří se živí ostatními půdními bezobratlými, ovlivňují či regulují jejich početní stavy a skladbu jejich společenstev. Jsou důležitou součástí potravních řetězců. Ve smrčinách to jsou zejména stonožky (*Chilopoda*), střevlíkovití brouci (*Coleoptera – Carabidae*), pavouci (*Aranea*), a mravenci (*Formicidae*). Všechny tyto další jmenované skupiny bezobratlých mají tělesné rozměry větší než zástupci mesofauny a jsou proto pracovně označovány jako půdní makrofauna (průměr těla od 2 do 20 mm).

Uvedený výčet zoologických skupin osídlujících půdy horských smrčin v žádném případě není konečný. Připočteme-li k tomuto stručnému přehledu např. další skupiny s ještě menšími tělesnými rozměry (průměr těla menší než 0,2 mm; zejména zástupci půdních prvoků, volně žijící hlístice – *Nematoda* atd.) pohybujeme se ve spektru řádově stovek druhů v hustotách řádově několika set tisíců jedinců na metr čtvereční s hmotností desítek až stovek gramů. Při studiu půd není reálné obsáhnout najednou celé toto spektrum druhů a jedinců obývajících půdní prostředí. Celá řada specialistů se ve svých výzkumech proto věnuje jen určité skupině nebo skupinám a získané výsledky postupně dobudovávají mozaiku našich poznatků o oživení půdního prostředí, např. právě v podmínkách horských smrkových lesů na Šumavě.

V dalších odstavcích bude věnována pozornost pouze dvěma skupinám bezobratlých, a to mnohonožkám a stonožkám. Na jejich příkladu bude přiblížen obraz o jejich výskytu, vývoji a změnách jejich společenstev v podmínkách horských smrkových porostů vrcholové části Šumavy.

Proč souběžně studovat mnohonožky a stonožky

V následujícím oddílu jsou jen ve stručnosti uvedeny některé hlavní společné ale také rozdílné parametry přibližující důvody, které nás vedou ke společnému studiu těchto dvou skupin bezobratlých živočichů.

Společné znaky:

- obě tyto skupiny reprezentují dvě třídy bezobratlých živočichů, které zahrnujeme do společného podkmene nazývaného jako mnohonozí nebo stonožkovci (*Myriapoda*); zástupci stonožkovců (patří sem ještě malí až velmi drobní živočichové z třídy stonoženky – *Symphyla* a drobnušky – *Pauropoda*) mají tělo tvořené hlavou s tykadly a trupem, který se sestává z většího počtu článků s větším počtem párů kráčivých nohou (tj. více než 3 páry u hmyzu nebo 4 páry u pavoukovců);
- obě tyto skupiny jsou zástupci půdní fauny, zástupci makrofauny;
- obě tyto skupiny jsou typičtí obyvatelé opadových a svrchních půdních vrstev;
- obě tyto skupiny sdílejí tatáž nebo podobná mikrostanoviště i v podmínkách horských smrčin;
- a konečně k jejich studiu v terénu (i experimentálně v laboratoři) lze používat shodné nebo velmi podobné metodické postupy (např. metody odběru půdních vzorků, metoda zemních pastí, individuální sběry).

Rozdílné znaky:

- zatímco mnohonožky jsou výhradně nebo převážně saprofágní (živí se odumřelou organickou hmotou), stonožky jsou predátoři (loví aktivně kořist, kterou jsou ostatní drobní bezobratlí živočichové);
- v půdotvorných procesech mnohonožky působí přímo svojí rozkladnou aktivitou, stonožky nepřímo regulací či ovlivňováním ostatních skupin půdní fauny;

- mnohonožky mohou aktivně měnit půdní prostředí (včetně vytváření chodeb), stonožky pasivně využívají existující prostůrky, jsou však pohybově aktivnější atd.;
- odezva na změny prostředí může být proto odlišná u obou skupin.

Při souběžném studiu obou těchto skupin bezobratlých živočichů v ekologických výzkumech s použitím týchž metodik můžeme získat větší objem informací o dvou ekologicky rozdílných skupinách, což nabízí možnost interpretace výsledků v širších souvislostech.

Stručné charakteristiky a význam mnohonožek a stonožek

Mnohonožky (třída *Diplopoda*) obývají svrchní vrstvy půdy, rostlinný opad, tlející dřevní hmotu, mohou být nalézány i pod kůrou, některé druhy pronikají i do hlubších strukturních minerálních vrstev půdy. Patří tedy k typickým zástupcům půdní a epigeické (povrchové) fauny; jsou charakteristické především pro lesní půdy, nevyhýbají se však ani travnatým biotopům, orným půdám a jiným člověkem pozměněným nebo uměle vytvořeným stanovištím. Délka jejich těla (od několika milimetrů do 3-4 cm) je druhově specifická a zvyšuje se během vývoje jedince od nejmladších stádií do dospělosti. Živí se převážně mrtvým organickým materiálem rostlinného původu, tj. opadem bylin, travin a dřevin, nebo rozkládajícím se dřevem. Mohou selektivně spásat např. nárosty mikroskopických hub, živí se i dalšími půdními mikroorganismy. Některé druhy požírají i zbytky živočišných těl nebo živé tkáně rostlin. Mnohonožky takto významně přispívají k rozkladu odumřelé organické hmoty, především rostlinného opadu v lesních ale i v lučních ekosystémech. Tento materiál především rozmělňují a částečně tráví a napomáhají jeho přemísťování v nejsvrchnějších vrstvách půdy. Do značné míry využívají jako potravu přítomné mikroorganismy a svojí aktivitou stimulují mikrobiální procesy v opadu a půdě. Tím jsou mnohonožky významné v rozkladných a půdotvorných procesech. Jejich přítomnost z hlediska kvalitativních i kvantitativních parametrů proto může dobře indikovat celkový stav půdního prostředí. Úbytek nebo absence některých stenotopních (ekologicky úzce vyhraněných) druhů mnohonožek, nebo naopak výskyt nebo nárůst početnosti některých eurytopních nebo synantropně se šířících zástupců vypovídají o změnách či narušenosti prostředí.

Stonožky (třída *Chilopoda*) patří rovněž k typickým obyvatelům půdního prostředí nejrůznějších terestrických ekosystémů. Zejména zástupci řádu různočlenek (*Lithobiomorpha*, tělo v dospělosti 1–3 cm dlouhé) žijí v rostlinném opadu, pod kameny, kládami, v trouchnivějícím dřevě, pod kůrou pařezů a větví. Do hlubších vrstev opadu, humusu ale i do minerálních vrstev lesních půd pronikají především tzv. zemivky (řád *Geophilomorpha*, dlouhé tělo s krátkými končetinami, u některých druhů v dospělosti až 6–7 cm), které jsou k pohybu v takovémto prostředí velmi dobře uzpůsobeny. Zemivky lze běžně nalézat také v strukturních minerálních vrstvách půd lučních ekosystémů, v orných půdách, v zahradách a podobně, přičemž není výjimkou je zastihnout i pod kameny a v opadových vrstvách. Stonožky jsou nespecifičtí predátoři, živí se ostatními drobnými půdními bezobratlými jako např. půdními larvami hmyzu, drobnými členovci apod. V případě zemivek jsou jako možný zdroj potravy uváděny také žížaly, roupice a rovněž materiál rostlinného původu. Stonožky jsou hojně zastoupeny především v lesních půdách a dobře vyvinutých půdách přirozených travnatých biotopů. Jejich výskyt je do značné míry závislý nejen na příznivých stanovištních podmínkách ale také na dostatečných potravních zdrojích. Důležité jsou vhodné strukturní parametry substrátů, ve kterých se pohybují. Schopnost vytvářet vlastní chodby je u stonožek omezená, proto využívají existující prostůrky a koridory vzniklé mechanickou cestou nebo aktivitou jiných půdních bezobratlých živočichů.

Bioindikační význam mnohonožek a stonožek

Ekologické studie zaměřené na rozšíření mnohonožek a vliv nejrůznějších faktorů prostředí ukázaly, že jejich distribuce je významně ovlivňována edafickými a klimatickými faktory (KIME et al. 1992). Jako nejvýznamnější byly hodnoceny půdní struktura, obsah vody v půdě, teplota, minerální složení půdy (zejména obsah vápníku a hořčíku), dále vlhkost a typ humusu (KIME 1992). Ukazuje se, že jednotlivé druhy reagují na podněty prostředí odlišně na okraji a uvnitř areálů svého rozšíření. Přitom jednotlivé druhy mohou být svým výskytem vázány na určité, specifické mikrostanoviště, jako jsou např. nejrůznější akumulace vlhkého tlejícího listí, přítomnost ležících rozkládajících se větví a kmenů dřevin, trouchnivějící dřevo pařezů, dutiny stromů atd. Rozmanitost mikrohabitatů na stanovišti vytváří příznivé podmínky pro úkryt, potravní zdroje, místa pro kladení vajíček a další vývoj juvenilních jedinců apod. V zásadě platí, že s úbytkem těchto mikrohabitatů nebo s degradací a ruderalizací celých stanovišť dochází k úbytku druhové rozmanitosti společenstev mnohonožek. Přirozené nebo polopřirozené původní biotopy se vyznačují vyššími počty druhů, přičemž bývají často početněji zastoupeny všechny hlavní ekomorfologické typy mnohonožek a to bez ohledu, zda se jedná o lesní stanoviště nebo různé otevřené nelesní biotopy. Specifické biotopy jako např. xerotermní stanoviště, mokřadní biotopy včetně zaplavovaných luk a lesů, nebo horské lesy apod. jsou provázeny sice chudým společenstvem mnohonožek; často se však jedná o druhy charakteristické, úzce vázané nebo i do určité míry adaptované na extrémní stanovištní nebo mikroklimatické poměry.

Stonožky jako predátoři tvoří významnou součást terestrické půdní fauny. Osídlují nejrůznější biotopy od litorální zóny až po vysokohorské ekosystémy. Jsou známy jak z extrémních suchých habitatů (včetně pouští), tak ze zaplavovaných lužních lesů a luk. Aktivně osídlují nové biotopy. Protože kromě abiotických faktorů prostředí jsou závislí na dostatečných potravních zdrojích, jejich přítomnost v dostatečném počtu druhů i jedinců zpravidla indikuje vysokou diversitu ostatních bezobratlých živočichů (= zdroje potravy) a tedy i zachovalost poměrů prostředí, ve kterém se vyskytují. Přirozené lesní biotopy se mohou vyznačovat jak vysokými hustotami jedinců, tak poměrně vysokým počtem druhů, které si v rozmanitosti mikrohabitatů vzájemně nekonkurují. Obdobně jako u mnohonožek, mohou rovněž stonožky akumulovat ve svém těle některé polutanty a bývají proto používány také k indikaci stavu znečištění prostředí.

V podmínkách vyšších poloh střední Evropy není nadmořská výška jediným faktorem, který rozhoduje o kvalitativních i kvantitativních parametrech společenstev těchto půdních bezobratlých. Více studií zaměřených na vlivy stanovištních podmínek se týkají především mnohonožek. Významný vliv má vedle geologického podloží a půdně chemických poměrů rovněž skladba vegetace. Středoevropská hercynská pohoří, často s pozměněnými lesními společenstvy (časté smrkové porosty a smrkové monokultury i v nižších nadmořských výškách) na méně výživném horninovém podloží vykazují proto daleko nižší druhovou diversitu než některá výše položená pohoří v sousedních Alpách nebo v Karpatech. Tomu odpovídají i známé poměry v oblasti Šumavy. Zde ve vrcholových částech pokrytých většinou smrčinami, ať už se jedná o zbytky původních porostů, nebo obnovené smrkové porosty, jsou mnohonožky zastoupeny malým počtem druhů v poměrně nízkých densitách. Na živiny chudší geologické podloží Šumavy a malá rozmanitost v konečné potravní nabídce pro tyto půdní saprofágy v kontextu porostů smrčin vyústily v specifickou druhovou skladbu, kterou lze označit jako charakteristickou pro dané území. Specifická druhová skladba a rovněž často nižší hustoty populací byly zjištěny rovněž v případě stonožek.

Historie studia půdní fauny na Šumavě se zřetelem na myriapodní členovce

Na rozdíl od jiných územních celků u nás i v širším měřítku ve střední Evropě, nebyla v případě Šumavy až na několik málo výjimek poměrně dlouhou dobu půdní fauně a tedy i myriapodním členovcům věnována významnější pozornost. Pomineme-li různé dílčí nebo jednotlivé faunistické údaje, které postupně zveřejňovali čeští a německy píšící zoologové již na konci devatenáctého století, podrobnější výzkum fauny mnohonožek a stonožek v horských oblastech Šumavy započal až teprve v nedávné době.

Nejstarší údaje o fauně mnohonožek z území Šumavy pocházejí z konce devatenáctého století (ROSICKÝ 1876). Počátkem dvacátého století zkoumal faunu mnohonožek v komplexu Bavorského lesa a Šumavy německý zoolog K. W. VERHOEFF (1901, 1927, 1934). Na základě vlastních průzkumů poukázal na význačnost fauny mnohonožek Bavorského lesa a Šumavy, především na její odlišnost od fauny ostatních středoevropských pohoří. SCHUBART (1934) a ATTEMS (1949) vedle rekapitulace již publikovaných Verhoeffových údajů doplnili faunu mnohonožek Šumavy o nálezy dalších dvou druhů. Z našich autorů LANG (1933, 1954, 1959) v podstatě zopakoval údaje publikované již dříve ROSICKÝM (1876) a SCHUBARTEM (1934). Nálezy dvou nových faunisticky význačných druhů v Boubínském pralese publikoval GULIČKA (1985) a o dalším novém druhu se subalpínským rozšířením referovali RŮŽIČKA (1988) a TAJOVSKÝ (1992). Shrnutí dosavadních poznatků o fauně mnohonožek včetně nových nálezů pak obsahuje údaje celkem o 26 druzích (TAJOVSKÝ 2002, TAJOVSKÝ v tisku), což představuje 33 % fauny mnohonožek známé z území ČR.

Co se týče fauny stonožek, existuje jen několik literárních údajů dokládajících výskyt jednotlivých druhů na území Šumavy. První údaje publikoval opět ROSICKÝ (1876). FOLKMANOVÁ (1928, 1959) uvedla pro Šumavu další čtyři stonožky. Shrnutí těchto historických údajů spolu s nálezy dalších druhů v rámci cenologických studií započatých v devadesátých letech minulého století poskytlo údaje o celkem 20 druzích stonožek (TAJOVSKÝ 2001), pokračující výzkumy pak doplňují recentní stav poznání na 29 druhů, které tak představují 41 % fauny ČR (TAJOVSKÝ v tisku).

Zvýšená pozornost výzkumu půdní fauny a tedy i mnohonožkám a stonožkám na území Šumavy a v některých bezprostředně přiléhajících regionech je věnována od osmdesátých let minulého století. Vedle čistě faunistických průzkumů zaměřených na některé oblasti či specifické biotopy postupně začaly přibývat i údaje o kvantitativních parametrech společenstev těchto půdních bezobratlých živočichů získávaných v rámci několika cenologických a ekologických studií.

Výsledky výzkumu

Vedle individuálních sběrů živočichů na příhodných stanovištích v terénu byly používány tzv. dlouhodobě exponované padací zemní pasti, a to jak v přirozených lesních biotopech, tak v suťových polích a kamenných mořích. Cenologická sledování, při kterých byly prováděny odběry půdních vzorků s následnou tepelnou extrakcí živočichů a rovněž použita metoda dlouhodobě exponovaných zemních pastí, byla realizována Ústavem půdní biologie BC AV ČR v několika víceletých studiích v rámci kterých byly zkoumány některé dílčí oblasti převážně ve vrcholových částech Šumavy. Krátkodobý monitoring stavu a změny společenstev myriapodních členovců v podmínkách postupné defoliace smrkových porostů probíhal v oblasti vrcholu Boubína (1992–1993), monitoring epigeické aktivity mnohonožek a stonožek v bukových a smrkových porostech byl realizován na Smrčině (1997–1999). Různé přístupy k řešení kůrovcem napadených smrků od odkorňování odumřelých stromů až po jejich vytěžení a odstraňování z napadených ploch a jeho možné dopady na půdní faunu byly sledovány v blízkosti NPR Prameny Vltavy (2004–2006), vliv rozdílného managementu

na smrkové porosty vrcholové části Šumavy v podmínkách kůrovcové a větrných kalamit byly dlouhodoběji monitorovány v oblasti Březníku a Studené hory (1999-2013). V současnosti (od roku 2012) probíhá výzkum těchto půdních bezobratlých v povodí Plešného a Čertova jezera.

Skladba společenstev mnohonožek a stonožek v horských smrčinách Šumavy

Jak ukazují dlouhodobá sledování a soustavné průzkumy z celkového počtu 26 dnes pro Šumavu známých druhů (TAJOVSKÝ 2002, TAJOVSKÝ v tisku) se pouze několik z nich velmi pravidelně vyskytuje v půdách horských smrčin (Tajovský 2007). Můžeme proto hovořit o přítomnosti zcela konkrétní charakteristické druhové kombinace, kterou tvoří druhy *Haasea germanica* – *Haasea flavescens* – *Mycogona germanica*. K nim pak přistupují, avšak již v menším podílu, některé další druhy jako *Polydesmus denticulatus*, *Nemasoma varicorne*, případně *Polydesmus complanatus* a *Leptoiulus noricus*. Takováto nebo obdobná druhová skladba není z jiných středoevropských pohoří známa. První tři jmenované druhy jsou zástupci z řádu *Chordeumatida*. Nepatří k primárním rozkladačům opadu, jejich potravou jsou již více rozložené organické zbytky, ze kterých pak zřejmě jako zdroj výživy využívají především přítomné mikroorganismy a mikroskopické houby. To odpovídá poměrům horských smrčin, kde v půdách převažuje hůře a pomalu se rozkládající jehličí smrku. Kromě toho právě tyto druhy jsou charakteristické pro chladnější a vlhčí biotopy s aktivitou dospělců v pozdně podzimních ale i časně jarních měsících roku. Jejich vývoj do dospělosti přitom trvá minimálně dva roky.

Haasea germanica (délka těla 9,5 mm)

Mycogona germanica (15 mm)

Juvenilní (nedospělí) jedinci rodu *Haasea*

Listrocheiritium septentrionale (12 mm)

Obr. 2. Příklady mnohonožek šumavských horských smrčin.

Mezi faunisticky významné, často méně hojné nebo méně v Evropě rozšířené druhy mnohonožek, které byly na Šumavě zaznamenány, patří např. *Listrocheiritium septentrionale*, endemit Hercynských pohoří téměř výhradně vázaný na území Čech a částečně i Moravy, zjištěný např. v chladných kamenných mořích nebo ve svazích kolem Plešného jezera, nebo druh *Leptoiulus montivagus* známý nejen v ČR ale i v alpském podhůří jen z několika lokalit. Do nižších poloh pak pronikají jako faunisticky význačné např. druhy *Pachypodoiulus eurypus* (zjištěn v pralese na Boubíně) nebo *Mastigona mutabilis* typická více pro české i bavorské podhůří Šumavy a Alp. Ostatní běžné druhy zasahují prakticky do podhůří či nižších poloh Šumavy a do vrcholových částí Šumavy již nepronikají. Druhy podhůří, nižších poloh, sporadicky pronikající do vyšších poloh s převahou smrkových porostů.

Zemivky *Geophilus alpinus a G. oligopus*
(délka těl 11 až 25 mm)

Lithobius forficatus (30 mm; foto F.Trnka)

Zemivka *Strigamia acuminata* (25 mm)

Obr. 3. Příklady stonožek šumavských horských smrčin.

Podobně jako v případě mnohonožek i u stonožek můžeme hovořit o existenci specifické fauny opět zejména ve vrcholových částech šumavského pohoří. Z 29 dosud zaznamenaných druhů (TAJOVSKÝ v tisku) lze vyčlenit skupinu druhů tvořící velmi často zaspoupenou druhovou kombinaci zahrnující *Lithobius pelidnus* – *Lithobius piceus* – *Lithobius punctulatus* – *Strigamia acuminata*. K nim se často pak připojují druhy *Lithobius nodulipes* a lokálně i *Lithobius tenebrosus*. Druhy *Lithobius piceus* a *Lithobius punctulatus* patří k velikostně největším zástupcům této skupiny (až 3 cm dlouhé tělo) a představují tedy význačné predátory z řad bezobratlých. Blízce příbuzný a stejně velký druh, který je tradičně uváděn v literatuře i učebnicích jako naše nejhojnější stonožka *Lithobius forficatus* (stonožka škvorová) naopak v nejvyšších polohách Šumavy chybí. Její přítomnost byla doložena z nižší

pohorských poloh a jedinou dosavadní výjimkou s vyššími nadmořskými výškami jsou lokality v blízkosti Železné Rudy a Čertova jezera. Cenologické výzkumy na plochách nad 1000–1200 m nad mořem pak ukázaly, že v hlubších horizontech půd zdejších smrčin jsou velmi početně zastoupeny dvě drobné stonožky z řádu zemivek (*Geophilomorpha*), *Geophilus oligopus* a *Geophilus alpinus* Meinetr, 1870.

Dopady změn v lesních společenstvech a vliv managementu lesních porostů na společenstva mnohonožek a stonožek

Jako příklad stavu a dlouhodobých změn ve skladbě a zastoupení společenstev mnohonožek a stonožek ve vrcholových částech Šumavy jsou v následujícím oddílu uvedeny výsledky, které byly získány v rámci dlouhodobých sledování půdní fauny v oblasti Březníku a Studené hory v centrální části Šumavy. Jedná se o území, kde došlo k výraznému poškození horských smrčin v souvislosti s kůrovcovou kalamitou a to již koncem devadesátých let minulého století.

Celé toto území se nachází v centrální části Šumavy poblíž hranic s Německem, přibližně mezi vrcholy Luzný a Rachel v nadmořských výškách 1175–1280 m n. m. Tato oblast je charakteristická relativně chladným klimatem s typickým krátkým a chladným létem a dlouhou a mrazivou zimou. Průměrné úhrny ročních srážek jsou okolo 1500 mm a průměrná roční teplota se pohybuje okolo 4 °C. Horninové podloží tvoří převážně rula s kombinací granodioritu. Převažujícím půdním typem typické podzoly a kambisol, glejové půdy jsou typické pro lokálně zastoupené podmáčené smrčiny. Území spadá do pásma přirozených horských smrčin, kde stromové patro je tvořeno převážně smrkem (*Picea abies*) s příměsí jeřábu (*Sorbus aucuparia*), buku (*Fagus sylvatica*), jedle (*Abies alba*) a břízy (*Betula pubescens*) (JONÁŠOVÁ et PRACH 2004). V podrostu vznikly travní porosty, ze kterých převažuje třtina chloupkatá (*Calamagrostis villosa*), metlička křivolaká (*Deschampsia flexuosa*), brusnice borůvka (*Vaccinium myrtillus*) a mechy s dominancí ploníku (*Polytrichum formosum*), dvouhrotce (*Dicranum scoparium*) a rašeliníku (*Sphagnum*).

Výzkumy probíhaly jak v porostech smrčin, které nebyly zasaženy kůrovcovou kalamitou nebo vliv kůrovce se začal v nich projevovat až v průběhu studia (pracovní označení ploch: A0, E0, 0), dále byly zkoumány porosty, které byly silně postiženy kůrovcovou kalamitou a odumřely a následně byly ponechány samovolnému sukcesnímu vývoji (plochy AL1, EL1, EL2, AL2; doba po napadení kůrovcem s následným samovolným vývojem byla v roce 2010 11, 13, 14 a 16 roků). Třetí skupinu pak reprezentovaly plochy, na nichž po kůrovcové kalamitě došlo k odtěžení napadených stromů a osázení smrkem. Jednalo se tedy o paseky v různém stáři (plochy A0-P, P2, AP2, EP2; stáří pasek v roce 2010 bylo 10, 13, 21 a 23 let). Podrobný popis ploch viz MATĚJKA (2008).

Na všech plochách byly mnohonožky a stonožky studovány metodou půdních vzorků (5 vzorků bylo odebíráno na každé ploše v červnu a v říjnu) s následnou tepelnou extrakcí živočichů v extrakčních zařízeních typu Kempson. Souběžně byly na všech plochách exponovány padací zemní pasti a jejich obsah (odchycení živočichové) byl pravidelně odebírán. Výzkumy probíhaly v letech 1999 až 2001 a opětovně v letech 2007 až 2010. Z velkého souboru dat jsou zde vybrány jen některé s cílem přiblížit strukturní parametry společenstev těchto živočichů a jejich změny v podmínkách nenarušených (nebo minimálně narušených) smrčin, v polohách s odumřelými porosty a následnou spontánní regenerací a na pasekách vzniklých po odtěžení kalamitních stavů.

Mnohonožky byly v tomto výzkumu zastoupeny 6 druhy (Tabulka 1). Dlouhodobé vzorkování ukázalo, že v regenerujících porostech ponechaných samovolnému vývoji bylo postupně zjištěno všech 6 druhů, paseky a kůrovcem nezasažené porosty měly druhů méně.

V druhovém spektru stonožek (zastoupené celkově 14 druhy) byly rozdíly v jednotlivých typech porostů více patrné, nicméně původní porosty a rovněž paseky byly na druhy bohatší než odumřelé a regenerující porosty (Tabulka 2). Rozdílné řešení kalamitního stavu, tj. asanace porostů a tvorba pasek nebo ponechání porostů spontánní regeneraci neznamená z dlouhodobého hlediska (data o prezenci / absenci druhů se vztahují k celému sledovanému období) nezbytně ochuzení fauny obou skupin bezobratlých. Druhy mnohonožek i stonožek, které byly uvedeny jako charakteristické pro horské smrčiny Šumavy, zůstávají i na pasekách i v regenerujících porostech.

Tabulka 1. Druhové zastoupení mnohonožek v horských smrčinách se zřetelem na stav porostů.

Druh / plocha	živé porosty	paseky	odumřelé porosty
Haasea germanica (Verhoeff, 1901)	+	+	+
Haasea flavescens (Latzel, 1884)	+	+	+
Leptoiulus noricus Verhoeff, 1913	-	-	+
Mycogona germanica (Verhoeff, 1892)	+	+	+
Polydesmus denticulatus C.L.Koch, 1847	+	+	+
Polydesmus complanatus (Linnaeus, 1761)	-	+	+
Celkem:	4	5	6

Tabulka 2. Druhové zastoupení stonožek v horských smrčinách se zřetelem na stav porostů.

Druh / plocha	živé porosty	paseky	odumřelé porosty
Geophilus flavus (De Geer, 1778)			+
Geophilus oligopus (Attems, 1895)	+	+	+
Lamyctes emarginatus (Newport, 1844)	-	+	-
Lithobius dentatus C.L.Koch, 1844	+	+	-
Lithobius macilentus L.Koch, 1862	+	-	-
Lithobius muticus C.L.Koch, 1847	+	-	-
Lithobius nodulipes Latzel, 1880	+	+	+
Lithobius pelidnus Haase, 1880	+	+	+
Lithobius piceus L.Koch, 1862	+	+	+
Lithobius punctulatus C.L.Koch, 1847	+	+	+
Lithobius tenebrosus Meinert, 1872	-	+	+
Schendyla nemorensis (C.L.Koch, 1836)	-	+	+
Strigamia acuminata (Leach, 1814)	+	+	+
Strigamia crassipes (C.L.Koch, 1835)	+	-	-
Celkem:	10	10	8

Pro posouzení kvantitativních změn ve společenstvech mnohonožek i stonožek jsou uvedeny v tabulkách 3 a 4 průměrné roční abundance v počátečních letech výzkumu (1999 a 2000) a následně na týchž plochách po 9-10 letech (2008 a 2009). Je patrné, že v případě mnohonožek jejich zastoupení v půdě v průběhu sledovaných let klesalo, často velmi výrazně a to bez ohledu na stav porostu nebo charakter uplatňovaného managementu. Detailnější příklady znázorněné graficky na obrázku 4 dokreslují změny, které ukázaly dlouhodobé odběry. Stonožky v půdních vzorcích naopak vykazovaly opačný, tedy vzestupný trend. V půdních vzorcích byly zastoupeny především zemivky, tj. druhy vázané na hlubší horizonty. Jejich abundance skutečně stoupala, jak ukazují i detailnější údaje na obrázku 4. Hodnoty abundancí pohybující se řádově v desítkách až sto i více jedinců na metr čtvereční jsou přitom v celku srovnatelné s hodnotami ze smíšených lesů nižších poloh.

Tabulka 3. Roční průměrné abundance mnohonožek (počty jedinců přepočtené na m^2) na jednotlivých sledovaných plochách ve vybraných letech. ND – nestanovováno.

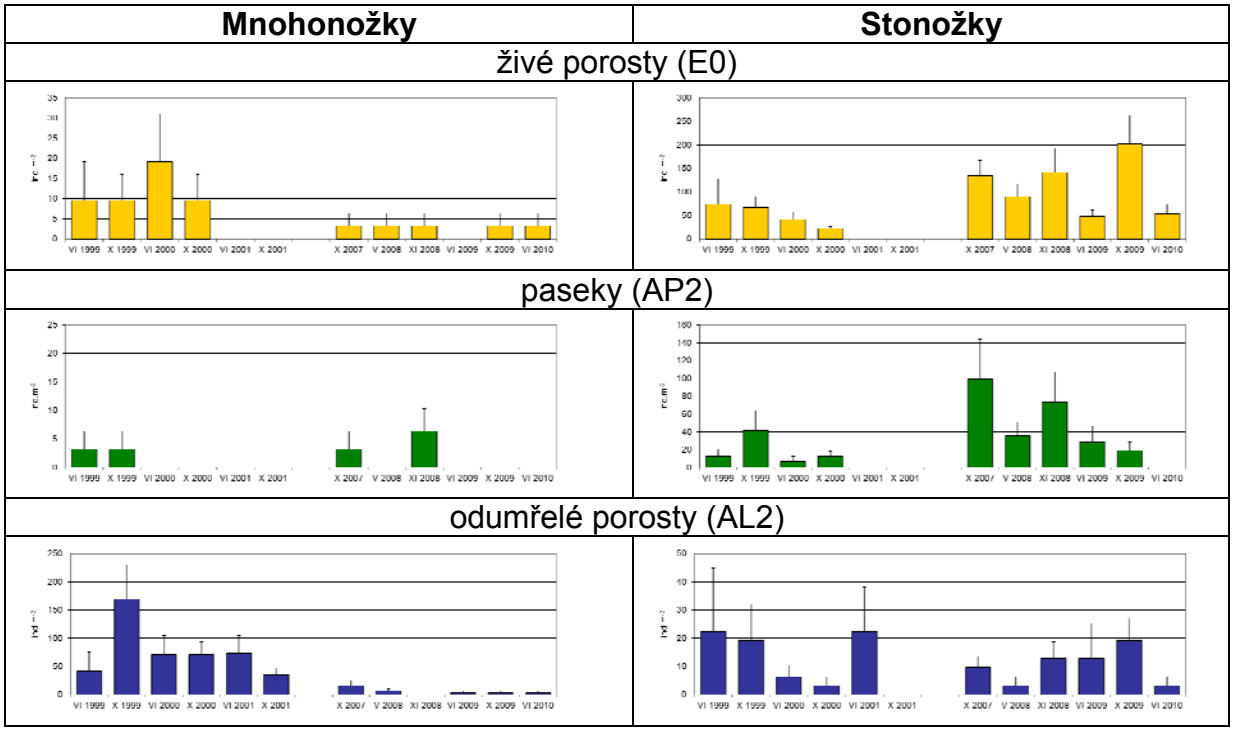
Mnohonožky		1999	2000	2008	2009
	A0	38,4	ND	ND	
živé porosty	**E0**	9,6	12,8	3,2	1,6
	0	4,8	2,1	ND	
	A0-P	ND	1,2	0	0
paseky	**P2**	14,2	3,2	0	0
	AP2	3,2	0	3,2	0
	EP2	1,6	ND	1,6	1,6
	EL1	ND		1,6	1,6
odumřelé porosty	**EL2**	137,6	89,6	1,6	6,4
	AL2	105,6	70,4	3,2	3,2

Tabulka 4. Roční průměrné abundance mnohonožek (počty jedinců přepočtené na m^2) na jednotlivých sledovaných plochách ve vybraných letech. ND – nestanovováno.

Stonožky		1999	2000	2008	2009
	A0	14,4	ND	ND	
živé porosty	**E0**	73,6	30,4	115,2	124,8
	0	40,0	19,2	ND	
	A0-P	ND	17,6	27,2	8,0
paseky	**P2**	8,0	6,4	36,8	25,6
	AP2	27,2	9,6	54,4	24,0
	EP2	27,2	ND	24,0	11,2
	EL1	ND		4,8	35,2
odumřelé porosty	**EL2**	52,8	25,6	60,8	62,4
	AL2	20,8	4,8	8,0	17,6

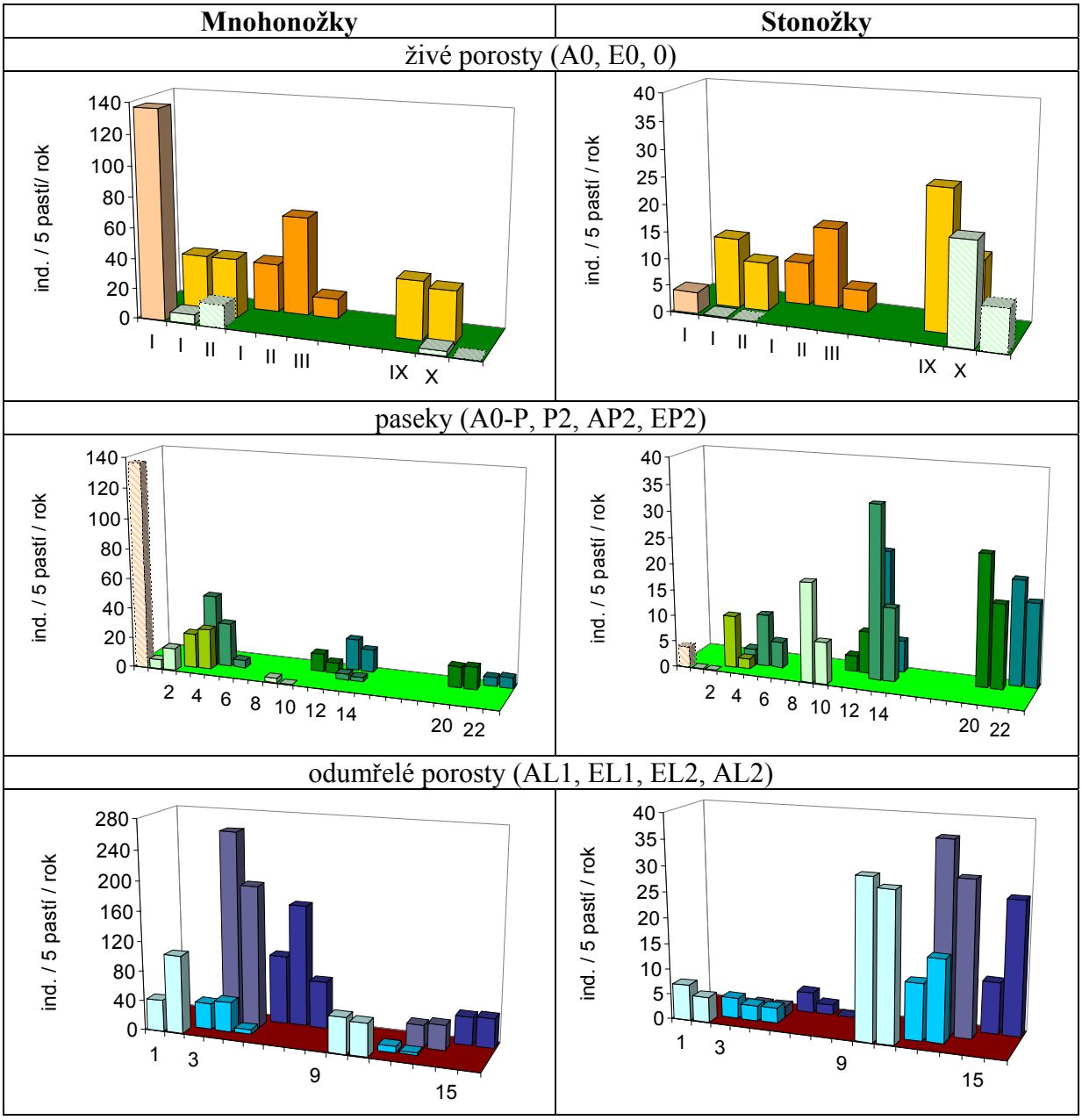
Výsledky ze zemních pastí (obr. 5), dokumentující povrchovou aktivitu těchto živočichů, ukázaly poněkud odlišný obraz. Zatímco u mnohonožek i v případě epigeické aktivity byl v průběhu let patrný pokles, stonožky (v pastech zastoupeny různočlenkami) vykazovaly nárůst.

Zatímco u mnohonožek se v půdě i na povrchu jednalo prakticky o ty samé druhy, u stonožek byl tedy patrný rozdíl v tzv. ekomorfologických skupinách. Dominující mnohonožky (*Haasea germanica*, *Haasea flavescens*, *Mycogona germanica*) vykazují úzkou vazbu na chladnější stanovištní poměry a zaznamenané změny velmi pravděpodobně nesouvisejí s různým managementem a tedy stavem ploch. Je pravděpodobné, že pozvolné změny klimatu, které se nevyhýbají ani vrcholovým polohám Šumavy, mají negativní dopad pro tyto chladnomilné a vlhkomilné druhy. Výkyvy počasí (nerovnoměrné rozložení srážek v průběhu roku, odchylky od dlouhodobých normálů atd.) mohou dramaticky ovlivňovat tyto druhy právě v období rozmnožování či období aktivity juvenilních stádií, která jsou daleko více náchylná na vysychání či jiné změny stanovištních podmínek. Odlišný management kalamitních porostů se tedy nejeví jako faktor, který by významně diverzifikoval či eliminoval populace mnohonožek.



Obr. 4. Průměrné abundance (počty jedinců na m^2 ± SE) mnohonožek a stonožek v jednotlivých odběrech na třech vybraných plochách v letech 1999-2001 a 2007-2010.

Dopady klimatický změn naopak zjevně nemají vliv na populace stonožek, a to jak zemivek vázaných na hlubší minerálnější vrstvy, tak různočlenek reprezentující velmi pohyblivé povrchové predátory. Stonožky dovedou daleko aktivněji měnit svoje stanoviště a v nepříznivých podmínkách se mnohem rychleji přesouvají. Jejich nárůst by nebyl možný bez dostatečných potravních zdrojů, které zjevně ať už v původních porostech, tak na pasekách či spontánně regenerujících plochách jsou stále k dispozici. Výhodou stonožek je, že se živí rozmanitou potravou a tudíž při absenci některých potravních zdrojů (druhů či skupin bezobratlých) jsou schopny lovit jinou přítomnou kořist.



Obr. 5. Epigeická aktivita (počty odchycených jedinců v zemních pastech za jeden rok) mnohonožek a stonožek v jednotlivých odběrech ve třech sledovaných typech ploch. Graficky jsou znázorněny údaje ze všech ploch v řadách za sebou. Orientační údaje na ose x vyjadřují pořadí odběrů od roku 1999 do roku 2010 (římské číslice u živých porostů) nebo stáří pasek a odumřelých porostů (arabské číslice).

Závěr

Podrobné a detailní studium dvou skupin půdních bezobratlých živočichů, saprofágních mnohonožek a dravých stonožek v podmínkách horských smrčin ukazuje, že tyto ekosystémy jsou charakterizovány sice relativně chudou faunou, avšak se specifickou až unikátní druhovou kombinací.

Zdá se, že kvantitativní změny ve společenstvech těchto zástupců půdní fauny nesouvisí s rozdílnými způsoby hospodaření, které bylo v minulých letech uplatňováno v těchto kůrovcem postižených polohách.

Obě skupiny živočichů jsou schopné existovat dále i v podmínkách razantních změn, které provázejí odumírání porostů ale i těžbu a přeměnu ploch na paseky.

Mozaikovitý charakter celé oblasti v okolí Březníku a Studené hory s přežívajícími zbytky původních porostů smrku, odumřelé a v současnosti již intenzivně zarůstající plochy s množstvím mrtvého dřeva na povrchu půdy jakož i paseky ve starším a pokročilejším rozvoji poskytuje velkou škálu stanovišť a mikrostanovišť, ve kterých se populace těchto půdních živočichů úspěšně rozvíjejí. Vážnější zásah do jejich přítomnosti mohou mít jiné faktory, jako měnící se klima, což však přesahuje měřítko horských smrčin vrcholové části Šumavy.

Poděkování
Výsledky z výzkumů, které byly v tomto příspěvku použity, byly realizovány za podpory projektů GA ČR reg. č. 206/99/1416 a P504-12-1218 a projektů MŽP SM/6/1/04 a SP/2d2/58/07.

Literatura

ATTEMS C. (1949): Die Myriopodenfauna der Ostalpen. Sitz.ber. - Österr. Akad. Wiss., math.-naturw. Kl. (I), 158: 79–153.

FOLKMANOVÁ B. (1928): Chilopoda Republiky Československé, Díl I. Chilopoda Čech. - Fauna et Flora Čechoslovenica, Praha, 3: 1-131.

FOLKMANOVÁ B. (1959): Třída Stonožky - Chilopoda. In: Kratochvíl, J. (Ed.), Klíč zvířeny ČSR, Díl III. - NČSAV, Praha, pp. 49-66.

GULIČKA J. (1985): Kritisches Verzeichnis der Diplopoden der ČSR (Böhmen/Čechy, Mähren/Morava, Schlesien/Slezsko) (Myriapoda). - Faun. Abh. Staat. Mus. Tierk. Dresden, 12: 107-123.

JONÁŠOVÁ M., PRACH K. (2004): Central-European mountain spruce (*Picea abies* (L.) Karst.) forests: regeneration of tree species after a bark beetle outbreak. - Ecological Engineering, 23: 15-27.

KIME R.D. (1992): On abundance of West-European millipedes (Diplopoda). - Ber. nat.-med. Verein Innsbruck, Suppl. 10: 393-399.

KIME R.D., WAUTHY G., DELECOUR F., DUFRENE M., DRUGMAND D. (1992): Spatial distribution and ecological preference of soil Diplopoda species. - Mém. Soc. Roy. Belge Entomol., 35: 661-670.

LANG J. (1933): Příspěvek k poznání československých diplopodů. - Věst. Král. Čes. Spol. Nauk, Tř. II, 1933: 1-32.

LANG J. (1954): Mnohonožky - Diplopoda. Fauna ČSR, Vol. 2. - NČSAV, Prague, 188p.

LANG J. (1959): Mnohonožky (Diplopoda). In: Kratochvíl J. (Ed.): Klíč zvířeny ČSR. Díl III. - NČSAV, Praha: 27-48.

MATĚJKA K. (2008): Základní charakteristiky trvalých výzkumných ploch v oblasti Šumavy. - URL: http://www.infodatasys.cz/sumava/tvp.pdf

ROSICKÝ (1876): Stonožky země české. - Archiv pro přírodovědecké prozkoumání Čech, III. díl, IV. oddělení, Praha, pp. 1-40.

RŮŽIČKA V. (1988): The longtimely exposed rock debris pitfalls. - Věst. čs. Společ. zool., 52: 238-240.

SCHUBART O. (1934): Diplopoda. In: Die Tierwelt Deutschlands, Teil 28. - Jena, 318p.

TAJOVSKÝ K. (1992): First record of *Leptoiulus braueri weberi* (Diplopoda) from Czechoslovakia. - Acta Soc. Zool. Bohemoslov., 56: 69-71.

TAJOVSKÝ K. (2001): Dosavadní poznatky o mnohonožkách (Diplopoda) a stonožkách (Chilopoda) na území Šumavy. In: Mánek, J. (Ed.): Aktuality šumavského výzkumu. Sborník z konference, Srní 2.-4. dubna 2001. - Správa NP a CHKO Šumava, Vimperk, pp. 173-175.

TAJOVSKÝ K. (2002): Contribution to the knowledge of the millipede fauna (Diplopoda) of the Bohemian Forest, Czech Republic. - Silva Gabreta, 8: 149-156.

TAJOVSKÝ K. (2007): Fauna mnohonožek (Diplopoda) a stonožek (Chilopoda) smrkových porostů vrcholových částí Šumavy postižených kůrovcovou kalamitou. Millipede (Diplopoda) and centipede (Chilopoda) faunas in the spruce forests of the Bohemian Forest affected by bark beetle outbreak. In: Dvořák, L., Šustr, P., Braun, V. (Eds.): Aktuality šumavského výzkumu III, Aktuelles aus der Forschung in den Nationalparken Böhmerwald / Bayerischer Wald, Research Actualities in Bohemian/Bawarian Forest. Sborník z konference, Tagungsband / Abstract book. Srní 4.-5.10.2007. - Správa NP a CHKO Šumava, Vimperk, pp. 59-60.

TAJOVSKÝ K., v tisku: Millipede (Diplopoda) and centipede (Chilopoda) assemblages of the mountain spruce forests of the Bohemian Forest. History and actual knowledge. - Acta Societatis Zoologicae Bohemicae, 79 (2015).

VERHOEFF K. W. (1901): Über Diplopoden aud Süddeutschland und Tirol. - Jahresh. Ver. Naturkd. Stuttgart, 57: 81-111.

VERHOEFF K. W. (1927): Über Diplopoden des bayrischen Waldes. - Zool. Jb. Syst., 53: 147-174.

VERHOEFF K. W. (1934): Diplopoda. In: Brohmer, P., Ehrmann, P., Ulmer, G. (Eds.), Die Tierwelt Mitteleuropas, Bd. 2, Lief. 3: 1-79.

Příspěvek byl publikován na semináři Lesník 21. století, který se konal 26. 2. 2015 na Šumavě ve Stachách.