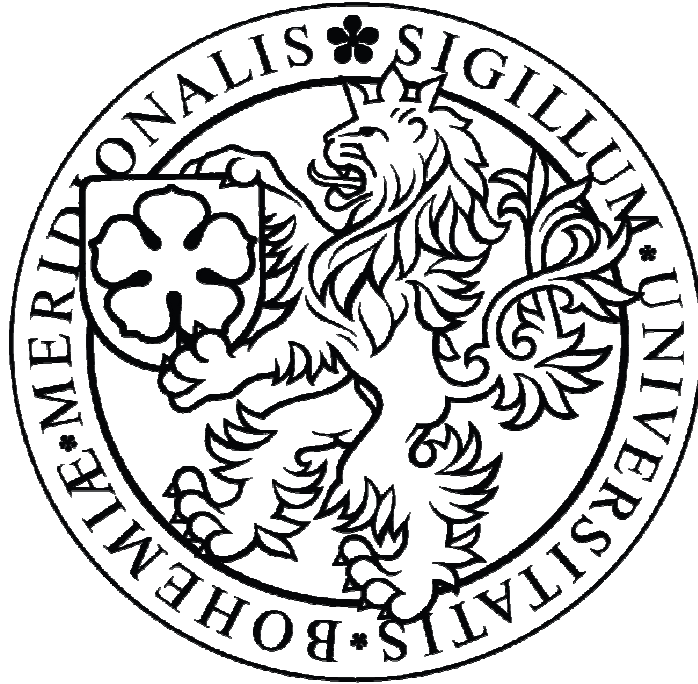


Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích
Přírodovědecká fakulta



**Vliv odumírání smrku na společenstva pancířníků (*Acari:*
Oribatida) horských lesů na Šumavě**

Bakalářská práce

Petra Kokořová

Vedoucí práce: RNDr. Josef Starý CSc., BC AVČR v.v.i., Ústav půdní biologie
České Budějovice 2012

Kokořová P. (2012): Vliv odumírání smrku na společenstva pancířníků (*Acari: Oribatida*) horských lesů na Šumavě [The influence of spruce dieback on the oribatid mite communities (*Acari: Oribatida*) of mountain spruce forests in the Šumava Mts. Bc. Thesis, in Czech] - 37p., Faculty of Science, University of South Bohemia, České Budějovice, Czech Republic.

Anotace:

Tato práce je koncipována jako grantová žádost na financování projektu, jehož cílem je popsat společenstva půdních pancířníků a porovnat jejich biodiverzitu na plochách s různým managementem po kůrovcové kalamitě v oblasti kolem Březníku v NP Šumava. Do výzkumu jsou zařazeny plochy asanované a plochy ponechané samovolnému vývoji.

Annotation:

This thesis is conceived as a grant application for project funding, which aim is to describe communities and biodiversity of oribatid mites on plots selected in the area near Březník in the Šumava National Park, where different management was applied after a bark beetle outbreak. The monitored plots were assanated or left to natural development.

Prohlašuji, že jsem svoji bakalářskou práci vypracovala samostatně pouze s použitím pramenů a literatury uvedených v seznamu citované literatury.

Prohlašuji, že v souladu s § 47b zákona č.111/1998 Sb. v platném znění souhlasím se zveřejněním své bakalářské práce, a to v nezkrácené podobě, elektronickou cestou ve veřejně přístupné části databáze STAG provozované Jihočeskou univerzitou v Českých Budějovicích na jejích internetových stránkách, a to se zachováním mého autorského práva k odevzdanému textu této kvalifikační práce.

Souhlasím dále s tím, aby toutéž elektronickou cestou byly v souladu s uvedeným ustanovením zákona č.111/1998 Sb. zveřejněny posudky školitele a oponentů práce i záznam o průběhu a výsledku obhajoby kvalifikační práce. Rovněž souhlasím s porovnáním textu mé kvalifikační práce s databází kvalifikačních prací Theses.cz provozovanou Národním registrem vysokoškolských kvalifikačních prací a systémem na odhalování plagiátů.

V Českých Budějovicích, dne 7.12. 2012

Podpis:

Abstrakt:

NP Šumava byl vytvořen na ochranu nejcennějších partií Šumavského pohoří. V průběhu posledních dvou desetiletí se tudy prohnalo několik vichřic, které způsobily disturbance porostů horských smrčín, ve kterých následně došlo k přemnožení lýkožrouta smrkového a také k velkoplošnému rozpadu stromového patra. Na to, zda do této situace v rámci I. zón NP Šumava aktivně zasahovat nebo porosty ponechat samovolnému vývoji existují rozdílné názory.

Hlavním cílem této studie, lokalizované v oblasti Březníku, je popsat a porovnat populace půdních roztočů - pancířníků, jedné z hlavních součástí půdní mesofauny, na plochách, kde byla po rozpadu lesa provedena kalamitní těžba, a na plochách bezzásahových. Naší hypotézou je, že na plochách ponechaných samovolnému vývoji bude vyšší abundance a druhová diversita pancířníků i dalších zástupců půdní mesofauny než na plochách zatížených těžbou.

Hlavním přínosem této studie by mohlo být přispění k vyřešení otázky, jak nakládat s lesními ekosystémy narušenými přírodními disturbancemi v rámci chráněných území.

Abstract:

Šumava National Park was established to protect the most valuable parts of the Šumava Mts. During last two decades a plenty of windstorms caused disturbances of mountain spruce forests in this locality, which were followed with bark beetle outbreaks and dieback of spruce forests on the large area. There are two different attitudes to this situation – should we actively intervene or just let the forests to natural development in the I. zones of Šumava National Park?

The main aim of this study, which is located near Březník, is to describe and compare populations of soil oribatid mites, the main compound of soil mesofauna, on the localities, where the salvage logging was applied, and on localities with natural development. Our hypothesis is that the abundance and biodiversity of oribatid mites and other mesofauna species will be higher on the areas left to spontaneous development.

The main contribution of this study could be the help with solving of the question, how to treat with forest ecosystems in the protected areas after natural disturbances.

Poděkování:

Na tomto místě bych ráda poděkovala mému školiteli RNDr. Josefu Starému CSc. za odborné vedení mé bakalářské práce, za cenné rady, ochotu, trpělivost a čas, který mi věnoval. Děkuji také za financování mé dosavadní i budoucí práce z grantu GAČR P504/12/1218. V neposlední řadě bych také ráda poděkovala svým rodičům, kteří mi studium na vysoké škole umožnili.

Obsah:

Název projektu	1
1. ÚVOD	1
2. LITERÁRNÍ PŘEHLED	2
2.1 Šumava	2
2.1.1 Vývoj přirozené vegetace a vliv člověka	3
2.1.2 Přirozené disturbance lesních ekosystémů	5
2.1.3 Následky kalamitní těžby	8
2.2 Charakteristika pancířníků	9
2.2.1 Abiotické faktory	11
2.2.1.1 Vlhkost	11
2.2.1.2 Teplota	12
2.2.1.3 Obsah organické hmoty, pH prostředí	12
2.2.2 Biotické faktory	13
2.2.3 Ontogenetický cyklus	14
2.2.4 Potravní biologie	15
2.2.5 Možnosti šíření	17
2.2.6 Pancířníci lesních ekosystémů	18
2.2.6.1 Vliv disturbancí a kalamitní těžby	19
3. CÍLE PROJEKTU	21
4. HYPOTÉZY	21
5. NÁVRH EXPERIMENTU	22
5.1 Metodika	22
5.1.1 Studijní plochy	22
5.1.2 Odběr půdních vzorků	23
5.1.3 Extrakce půdních roztočů a determinace pancířníků	23
5.2 Rozpočet experimentu	25
5.3 Časový harmonogram	26
6. ZÁVĚRY	27
7. POUŽITÁ LITERATURA	28
7.1 Internetové zdroje	37

Název projektu: Vliv odumírání smrku na společenstva pancířníků (*Acari: Oribatida*) horských lesů na Šumavě.

1. ÚVOD

Narušení a následný rozpad horských smrkových lesů v Národním parku Šumava je v poslední době často diskutovaným problémem mezi odbornou i laickou veřejností. Názory na to, jak současnou situaci řešit se různí, jsou zdrojem konfliktů a jednoznačná odpověď na otázku, co na Šumavě dělat a co nedělat, neexistuje.

Za významné události, které dovedly šumavské smrčiny do současného stavu, můžeme označit vichřici ze srpna roku 1983, která způsobila polomy v Národním parku Bavorský les v oblasti pod Roklanem, a následné rozhodnutí bavorského ministra zemědělství ponechat tyto polomy nezpracované (Skuhravý 2002). Právě ležící stromy po této události vytvořily v dalších letech ideální podmínky pro vývoj lýkožrouta smrkového (*Ips typographus L.*), který se následně přemnožil a rozšířil i do okolního zdravého lesa. V průběhu devadesátých let se začal objevovat i na české straně Šumavy (Skuhravý 2002).

V hospodářském lese by napadané smrky byly za použití těžké mechanizace vytěženy holosečným způsobem, ale lesy v národních parcích potřebují „citlivější“ přístup. Otázkou však zůstává, jaký management je pro národní parky a další chráněná území nejvhodnější.

Lesní ekosystém je komplexní systém, ve kterém má každá jeho složka své nenahraditelné místo – tedy i odumřelé stromy a tlející dřevo. Vytěžením a odvezením stromů dojde k výraznému ochuzení ekosystému o živiny, neboť právě tlející dřevo je v horských ekosystémech, kde půda bývá chudá, významným zdrojem živin pro novou generaci stromů i veškeré půdní organismy (Šantrůčková a kol. 2010).

V tomto projektu se budu zabývat studiem společenstev pancířníků (*Acari: Oribatida*) na stacionárních plochách v NP Šumava, na kterých byl po odumření stromového patra v důsledku napadení kůrovcem aplikován rozdílný management. Tyto plochy jsou součástí většího výzkumného projektu zaměřeného zejména na charakteristiky půdy. Má práce tak vhodně doplní již získané výsledky.

Po zpracování získaných dat bude možné porovnat biodiverzitu společenstev pancířníků s biotickými a abiotickými faktory sledovaných ploch a bude možné diskutovat, který z faktorů je pro pancířníky určující. Zároveň by výsledky tohoto projektu mohly přispět k navržení vhodného managementu podporujícího vývoj půd a tím i obnovu ekosystému pro studovanou oblast.

Pancířníci, půdní roztoči o velikosti asi 0,15 – 2 mm (Daniel a Černý 1971), jsou jednou z nejvýznamnějších a nejpočetnějších skupin půdní mesofauny (Starý 2008, Starý a Matějka 2009). Vyskytují se prakticky ve všech typech půd od tropů po polární oblasti a můžeme je nalézt i v nárostech lišejníků na stromech či skalách. Nejvýznamnější podíl na složení mesofauny mají především v lesních půdách, kde dosahují dominance 70-90% (Starý 2008). V jehličnatých lesích mají pancířníci vyšší abundanci než v lesích listnatých (Wallwork 1983, Siira-Pietikäinen a kol. 2008).

Společenstva pancířníků jsou nejvíce ovlivněna vlhkostí a teplotou půdy. Obecně jsou lépe přizpůsobeni vyšší vlhkosti, ve vysychající půdě přežívají jen omezenou dobu. Také na nižší teploty jsou lépe adaptovaní než na teploty vysoké. Teplotní optima pro druhy mírného pásu se pohybují mezi 10-21 °C (Wallwork 1960).

V České republice bylo prozatím zaznamenáno přes 600 druhů pancířníků, z toho se na území Šumavy vyskytuje necelých 200 druhů (Starý 2000 a, b).

2. LITERÁRNÍ PŘEHLED

2.1 Šumava

Šumava, která je součástí Českého masivu, je jedním z nejstarších a zároveň nejrozsáhlejších pohoří ve střední Evropě. Je tvořena horninami moldanubika, jejichž stáří je odhadováno na více než 600 milionů let. Geomorfologii Šumavy ovlivnilo zejména prvohorní variské vrásnění a alpínské vrásnění ve třetihorách.

Šumava společně s Bavorským lesem tvoří nejrozlehlejší a nejzachovalejší komplex horských lesních ekosystémů ve střední Evropě. Ačkoli zde lidé po staletí žili a hospodařili, díky poměrně drsným klimatickým podmínkám nebyl jejich vliv na vzhled krajiny tak výrazný, jako v jiných oblastech střední Evropy.

V roce 1963 zde byla vyhlášena chráněná krajinná oblast, jejíž dnešní rozloha je 99 624 ha a tvoří ochrannou zónu národního parku. NP Šumava o rozloze 68 064 ha byl vyhlášen v roce 1991 a nachází se v nejcennějších partiích pohoří podél hranice s Německem a Rakouskem. Lesy zabírají 80% rozlohy parku, z toho 95,6 % tvoří horské smrčiny (Vacek a Podrázský 2003).

2.1.1 Vývoj přirozené vegetace a vliv člověka

Současná podoba šumavské krajiny byla po tisíciletí formována přírodními a následně usměrňována i kulturními vlivy, ale ani tato podoba není konečná a stále se dynamicky mění.

V průběhu pleistocénu se vystřídalo několik glaciálů a interglaciálů, což mělo vliv i na šumavskou vegetaci. V chladnějších obdobích zde převládala stepní a tundrová vegetace s nízkými keříky vrb (*Salix*), bříz (*Betula*) a jalovců (*Juniperus*). S příchodem teplejšího období se vytvářela krajina parkovitého vzhledu s břízou a borovicí (*Pinus*) (Chocholoušková a Gutzerová 2003).

Pro vývoj přirozených šumavských lesů je nejvýznamnější období před 10 000 lety, kdy odeznívala poslední doba ledová a začínal holocén. Šumavskou krajinu od středních poloh až do vrcholových partií tehdy tvořila bezlesá kamenitá tundra (Šantrůčková a kol. 2010).

Lesy na Šumavě vznikaly až v preboreálu na začátku holocénu, kdy se postupně oteplovalo a zvlhčovalo klima a ve středních polohách se začaly objevovat odolnější listnáče (vrba, bříza) a z jehličnanů zejména borovice, které vytvářely lesotundru. Tundra se přesunula do nejvyšších poloh Šumavy. V tomto období se také na Šumavu začal z Alp šířit smrk ztepilý (*Picea abies*) (Svobodová 1992).

V období boreálu se dále oteplovalo a vegetace se opět změnila, na místo břízy a borovice se začala šířit líska (*Corylus*) a objevovaly se souvislé lesy tvořené dubem (*Quercus*). Na vlhčí stanoviště a do vyšších poloh postupně pronikal smrk.

Před 8 000 až 5 000 lety v období atlantiku, kdy byly teploty o 3°C vyšší a srážky o 60-70% intenzivnější než dnes (Šantrůčková a kol. 2010), souvislé zalesnění Šumavy dále postupovalo – šířil se dub, objevil se jilm (*Ulmus*), jasan (*Fraxinus*), lípa (*Tilia*) a později také ve značné míře buk lesní (*Fagus sylvatica*) (Chocholoušková a Gutzerová 2003). Jako poslední se začala sporadicky šířit jedle bělokorá (*Abies alba*) (Svobodová a kol. 2001). Smrk se stal dominantní dřevinou v nejvyšších polohách a na zamokřených plochách nižších poloh.

V dalším období se začalo klima opět měnit a postupně se ochlazovalo. Před 2 500 lety v subatlantiku dosáhlo ochlazování vrcholu a smrk společně s bukem a jedlí vytlačil teplomilné doubravy do nižších poloh.

Přirozené horské smrčiny se na území Šumavy vyskytují v polohách vyšších než 1200 m n.m. (Chocholoušková a Gutzerová 2003). Horní hranice lesa se na Šumavě ustálila zhruba na úrovni jejich nejvyšších vrcholů (kolem 1400 m n.m.). Pro horský smrkový les jsou tedy

typické extrémní klimatické i stanovištní podmínky, které mají vliv na jeho strukturu i nepravidelnou obnovu smrčků rostoucích v hloučcích na tlejícím dřevě (Svoboda 2005).

Smrčiny ve vrcholových partiích Šumavy byly člověkem ovlivněny pravděpodobně až v posledních několika stoletích, do té doby se lidé objevovali jen v nižších polohách a zejména v podhůří. Od kolonizace vyšších partií je odrazovalo nepříznivé klima mající za následek obtížné zemědělské hospodaření.

Šumava byla hraničním hvozdem, dá se tedy předpokládat, že byla protkána sítí obchodních stezek, které vedly průsmyky a kolem vodních toků a můžeme je chápat jako první větší antropický zásah do přirozené vegetace (Řezníčková 2003).

Lidská sídla se začala v šumavském podhůří ve větší míře objevovat až v 11. století n.l. (Chocholoušková a Gutzerová 2003) a postupně se kolem stezek a vodních toků rozšiřovala do vyšších poloh centrální části pohoří. Ve 13. století se začala rozvíjet těžba zlata a železných rud a docházelo k odlesňování i ve vyšších polohách. V oblastech osad se postupně šířila i pastva dobytka v lesích. Krajinný ráz ve vrcholových partiích Šumavy však zůstával i nadále nedotčený.

S rozvojem zejména sklářství, ale i hutnictví a dřevařství v 16. století souvisí osídlení a odlesňování v nejvyšších těžce dostupných oblastech Šumavy¹. Zničeny byly zejména bukové porosty. Odlesněné plochy byly ponechány samovolnému vývoji nebo byly využívány zemědělsky (Průša 1990).

Jak spotřeba dřeva stoupala, rozšiřovaly se i osady do stále vyšších poloh. Svého vrcholu tato kolonizace dosáhla v 18. století, kdy se v horských smrččinách vrcholových poloh již prováděla toulavá těžba a praktikovala lesní pastva.

Až do roku 1774, kdy byla vyhlášena tereziánská reforma lesnictví, byly vykácené plochy ponechávány přirozené obnově (Šantrůčková a kol. 2010). Cílené zalesňování vytěžených ploch probíhalo až od 19. století a to výhradně smrkem i v nižších, pro smrk již nevhodných polohách. Smrk byl zvolen pro svůj poměrně rychlý růst a schopnost adaptace na různé klimatické a stanovištní podmínky, což podporovalo snahu o co největší ekonomické výnosy. Vytěžení a následné vysázení smrkových monokultur bylo urychleno i výstavbou plavebních kanálů pro snadnou dopravu dřeva do lépe přístupných oblastí. Tak vznikly na Šumavě stejnověké lesy s převahou smrku.

S rozvojem průmyslu ve 20. století souvisí i další změny globálního charakteru, kterými byly šumavské lesy poznamenány. Spalování fosilních paliv způsobilo obrovský nárůst emisí oxidů síry a dusíku do atmosféry a díky intezifikaci zemědělství došlo ke zvýšení produkce amoniaku. Tyto sloučeniny reagují s vodní párou obsaženou v atmosféře a vrací se

zpět na Zemi ve formě kyselých deponí, která mohou být mokrá (sníh, déšť, mlha, rosa) i suchá (prachové částice) (Driscoll a kol. 2003). Svůj podíl mají tyto molekuly i na klimatických změnách.

Kyselý spad způsobuje změny ve vodních i terestrických ekosystémech. Ve vodním ekosystému dochází ke snižování pH a zvyšování koncentrace anorganického hliníku a díky těmto změnám dochází k redukci biologické diversity (Driscoll a kol. 2001). V terestrickém ekosystému se vliv kyselých dešťů projeví zejména v půdě a na vegetaci. Mění se chemické složení půd a snižuje se obsah živin (Lawrence a kol. 1999, Driscoll a kol. 2001). Kyselá srážka jsou závažným ekologickým problémem a ovlivnily celou řadu ekosystémů v Evropě, Asii a Severní Americe (Driscoll a kol. 2003).

Půdy na Šumavě jsou samy o sobě kyselé a chudé na živiny, spad kyselých dešťů je tak připravil o další významnou část dostupných živin (Šantrůčková a kol. 2010).

V posledních několika málo stoletích prodělaly tedy šumavské lesy značné změny, které se podepsaly zejména na změně druhové skladby. V původní přirozené druhové skladbě převládaly jehličnaté stromy (smrk 51%, jedle 13%, borovice 4% a v příměsích i další jehličnany) a zbytek tvořily listnaté stromy (buk 21%, javor klen (*Acer pseudoplatanus*) 2% a pionýrské listnáče 9%)². Dnešní šumavské lesy jsou tvořeny z 81% smrkem ztepilým a ostatní dřeviny jsou zastoupeny jen velmi málo².

Všechny výše uvedené skutečnosti zapříčinily větší náchylnost zbytků původních horských smrčín na větrné a kůrovcové kalamity, které se na Šumavě opakovaně vyskytují přibližně každých 200 let (Svobodová a kol. 2001).

2.1.2 Přirozené disturbance lesních ekosystémů

Přirozené disturbance jsou definovány jako ničivé relativně přechodné události, které narušují strukturu funkčního ekosystému, mění podmínky prostředí a dostupnost zdrojů (Pickett a White 1985).

Takovéto události - jako oheň, záplavy, zemětřesení, vítr, přemnožení hmyzích škůdců a další (Lindenmayer a Noss 2006), jsou přirozenou součástí většiny ekosystémů po celém světě a většinou i klíčovými procesy jejich obnovy (Franklin a kol. 2002). Svým působením udržují v ekosystémech prostorovou heterogenitu, biodiverzitu a zajišťují jejich dlouhodobou stabilitu (Platt a Connell 2003).

V různých studiích (Runkle 1985, Bunnell 1995, Bradstock a kol. 2002) se objevuje stále více důkazů, že mnoho druhů organismů a ekosystémů se vyvíjelo za přítomnosti rozmanitých typů disturbancí a je jim tedy přizpůsobeno.

Podle Runkleho (1985) je hlavním spouštěcím mechanismem disturbancí v lesních ekosystémech především věk stromů. Autor uvádí, že s rostoucím věkem narůstá biomasa stromu, fotosyntetizující tkáň musí zásobovat stále větší množství tkáně, která nefotosyntetizuje, a kořeny musí zajistit živiny pro stále se zvětšující biomasu v nadzemní části. Tyto faktory snižují stabilitu vzrostlejšího porostu a činí ho náchylnějším i k méně intenzivním formám disturbancí.

Disturbanční režim a dynamika obnovy narušených ekosystémů se v jednotlivých klimatických pásech liší, obecně lze však říct, že stromy v daném ekosystému existují jako dominantní forma 100 – 1000 let (v temperátních lesích je to průměrně 300 let), než dojde k jejich odumření (Runkle 1985). V dlouhodobém měřítku se ročně díky periodicky se opakujícím malým i velkoplošným disturbancím obnovuje celosvětově asi 1% plochy porostů (Pickett a White 1985).

Horské smrčiny rostoucí v extrémních podmínkách představují ve střední Evropě zvláštní typ lesa, který se svou dynamikou podobá spíše lesům boreálním než temperátním (Jonášová 2008). Proto je pro ně také typický velký vývojový cyklus, který začíná po velkoplošném rozpadu stromového patra způsobeného nejčastěji větrem nebo kůrovcem (Jonášová 2008, Šantrůčková a kol. 2010) a který se periodicky opakuje v rozmezí 50 – 200 let (Runkle 1985).

Ačkoli je v současné době stále nedostatek studií zabývajících se spontánní přirozenou obnovou horských smrčin v centrální Evropě po větrných a kůrovcových kalamitách (Jonášová a Matějková 2007), způsobený pravděpodobně poměrně malou rozlohou a ostrůvkovitým rozmístěním přirozených, člověkem málo ovlivněných lesů tohoto typu, potvrzují pylové analýzy provedené na vzorcích odebraných ve Vltavském luhu (Svobodová a kol. 2001), že i horské smrčiny na území NP Šumava se svou dynamikou podobají velkému vývojovému cyklu. Svobodová a kol. (2001) uvádí, že za poslední 3 000 let docházelo na Šumavě k opakovanému rozpadu smrkového lesa s periodou přibližně 180 let.

Pro oblast Šumavy jsou k dispozici rekonstrukce výskytu disturbancí, většinou silných vichřic, od 16. století (Brázdil a kol. 2005). Autoři dále uvádějí, že v průběhu posledních 500 let se zde v každém století objevily silné vichřice, jejichž následkem bylo velkoplošné narušení smrkových porostů.

S výskytem vichřic má podle Oklanda a Bjonstarda (2006) souvislost přemnožení lýkožrouta smrkového, kterému slouží poškozené stromy jako potrava. V důsledku přebytku potravních zdrojů dojde k rychlému namnožení lýkožrouta a jeho šíření do okolních porostů.

Za normálních podmínek napadá lýkožrout smrkový pouze přestárlé a jinak oslabené smrky, zdraví jedinci jsou schopni mu do určité míry odolávat. Ale v případě přemnožení jsou masivně napadeny i stromy zdravé a dojde ke zničení smrkových porostů na rozsáhlých plochách (Šantrůčková a kol. 2010).

Nicméně ani takováto událost není pro daný lesní ekosystém fatální a nepřírozená, v podrostu je již díky přirozené obnově přítomno mnoho nových různě starých semenáčků, které rostly v zástínu pomaleji a čekaly na příležitost (Runkle 1985, Franklin a kol. 2002, Šantrůčková a kol. 2010). Tlející dřevo odumřelých stromů je nejvýznamnějším zdrojem živin, postupně padající větve či celé kmeny vytváří mozaiku rozmanitých mikrostanovišť, která jsou ideální pro udržení biodiversity i pro ochranu rostoucích smrčků (Jonášová 2001). Více jak polovina přirozeného smrkového zmlazení se v horských ekosystémech nachází na rozkládajícím se dřevě (Bače a kol. 2009).

Ačkoli recentní studie (Jonášová 2001, Jonášová a Prach 2004, Jonášová a Matějková 2007, Svoboda a Pouska 2008) prováděné v oblasti NP Šumava dokazují, že samovolná regenerace lesa po velkoplošných větrných a kůrovcových kalamitách probíhá dobře, vnímá společnost tyto přirozené procesy stále jako něco nepřijatelného a snaží se je napravovat (Beschta a kol. 2004, Svoboda a Pouska 2008).

V rámci NP Šumava jsou v rozpadlých smrččinách aplikovány dva zcela odlišné postupy. Zatímco cennější partie, u kterých se předpokládá, že se dlouhodobě vyvíjely bez větších antropických zásahů, jsou ponechány přirozené sukcesi, probíhá na ostatních plochách asanační těžba, kdy jsou napadené stromy vytěženy a odvezeny (Jonášová a Prach 2004).

Jonášová (2001) ve své práci porovnávala stav zmlazení dřevin na lokalitách s různým typem managementu. V uschlých smrččinách ponechaných samovolnému vývoji bylo napočítáno až 40 000 ks.ha⁻¹ různě starých smrčků, na holinách byly tyto počty výrazně nižší (kolísaly mezi několika sty až tisíci ks.ha⁻¹), protože část semenáčků byla zničena při těžbě napadených stromů. Také příměs jeřábu ptačího (*Sorbus aucuparia*) byla výrazně větší v uschlých smrččinách – kolem 300 ks.ha⁻¹ oproti 100 ks.ha⁻¹ na holinách.

Následky kalamitní těžby mají v mnohých případech na ekosystém větší dopad než samotná přírodní disturbance (Lindenmayer a Noss 2006, Svoboda 2007).

2.1.3 Následky kalamitní těžby

Kalamitní těžba obvykle probíhá v ekosystémech narušených disturbací, kde se člověk snaží napravit, co způsobila příroda (Beschta a kol. 2004). Bezprostředně po disturbanci dochází k rychlé a výrazné změně ekosystému, půda je obvykle už narušená, může být odhalena minerální vrstva nebo zničen organický materiál. Toto narušení se následnou kalamitní těžbou ještě dále prohlubuje – dochází ke změně mikrotopografie terénu, půdní struktury, ovlivněn je hydrologický cyklus i cykly živin a také mikroklima stanoviště (Marshall 2000, Lindenmayer a Noss 2006).

K nejextrémnějším změnám dochází u teploty a vlhkosti, což jsou rozhodující faktory pro druhové složení nově vznikajících společenstev a regeneraci lesa (Carlson a Groot 1997).

Na holosečích obvykle teploty dosahují vyšších průměrných hodnot a fluktuace teplot nad povrchem i v půdě jsou větší než ve zdravém lese (Chen a kol. 1993). Teplotní rozdíly mezi holinou a lesem se průměrně pohybují kolem 2 °C (ve dne je vzduch nad povrchem holiny teplejší, v noci naopak je tepleji v lese), nicméně během nejteplejších dnů byl zaznamenán rozdíl v teplotách na obou místech až 17 °C, teploty v povrchové vrstvě půdy fluktovaly obdobně (Carlson a Groot 1997). Tyto změny významně ovlivní zejména strukturu populací půdních organismů, které žijí nejčastěji ve svrchních vrstvách půdy, kde jsou rozdíly největší (Setälä a kol. 2000), v extrémním případě může dojít až k jejich úplnému vymizení.

Hais a Kučera (2008) porovnávali kolísání teplot během dne a noci v rozpadlém smrkovém lese, vzrostlém lese a na holinách na Šumavě. Teplotní fluktuace v nenarušeném smrkovém lese a v uschlé smrčině se signifikantně nelišily (kolísání se v obou případech pohybovalo během dne a noci v rozmezí 10 °C), ale asanované plochy vykazovaly rozdíly mezi dnem a nocí až 30 °C.

Zvýšená teplota na holoseči i větší odtok vody, způsobený utužením půdy pojezdem těžební mechanizace a narušením organické vrstvy, má za následek snížení vlhkosti oproti zdravému lesu. V uschlé smrčině pomáhají udržení dostatečné vlhkosti především padlé odumřelé kmeny, které zadržují vodu ve své biomase a stíněním snižují výpar (Jonášová 2008). Ponechání odumřelých stromů na plochách po disturbancích může tedy pozitivně ovlivnit mikroklima daného stanoviště.

Rozdíly v chemismu a fyzikálních vlastnostech půdy vytěžených a samovolně se vyvíjejících ploch jsou patrné ještě po mnoha letech. Olsson a kol. (1996) uvádí, že i po 16

letech od vytěžení je obsah dusíku a uhlíku na těchto plochách výrazně nižší. Obecně lze říci, že pokud z ekosystému odstraníme odumřelé stromy, způsobíme jeho ochuzení o živiny, zejména o vápník a hořčík (Šantrůčková a kol. 2010).

Kalamitní těžba mění dlouhodobě podmínky pro sukcesi na dané lokalitě, ačkoli celková změna společenstva v dlouhodobém pohledu může být způsobena různými faktory, které nemusí být následkem kalamitní těžby (Foster a kol. 1997). Ihned po vytěžení dochází na asanovaných plochách k významnému rozvoji bylinného patra, jehož diversita může dosáhnout až dvojnásobku druhů oproti narušenému lesu, ale často jsou mezi nimi i druhy luční. Hojný je výskyt rostlin rodu *Poa*, *Viola* a *Solidago*, jejichž postupná dominance v podrostu může způsobit až úplné zastavení regenerace lesa (Pykälä 2004, Drábek a kol. 2007, Lang a kol. 2009).

Vytěžené plochy často zarůstají pionýrskými dřevinami – zejména břízou, které jsou typické pro holiny hospodářských lesů a které jsou jako jediné schopné regenerace v půdě poškozené těžbou (Fischer a kol. 2002). Ve studii se dále uvádí, že podle simulace vývoje bude bříza na vytěžených plochách přítomna i po 100 letech, ačkoli dominantní již bude smrk. Naproti tomu se společenstva vyvíjející se v uschlých smrčinách liší od zdravého lesa jen minimálně.

Změny ve složení rostlinného společenstva mohou způsobit změny mikroklimatických podmínek a tím i struktury a diversity jiných organismů (Marshall 2000).

Z ekologického hlediska lze tedy na přirozenou dynamiku lesního ekosystému po distrubanci pohlížet jako na příležitost spíše než na katastrofu, což je pravdou zejména v národních parcích centrální Evropy, kde se lesy stále ještě přeměňují z dlouhodobě ovlivněných lidskou činností na přirozené (Fischer a kol. 2002).

2.2 Charakteristika pancířníků

Pancířníci (*Acari: Oribatida*) jsou součástí půdní mesofauny, ve které tvoří jednu z nejpočetnějších skupin, většinou dosahují dominance 50% a více (Starý 2008). V současnosti je popsáno více než 10 000 druhů tohoto podřádu roztočů a očekává se, že mnoho dalších bude ještě objeveno především v subtropech a tropech (Walter a Proctor 1999).

Jsou významnou součástí detritového potravního řetězce a v půdě se podílejí na všech důležitých procesech ať už přímo či nepřímo. Svou úlohu plní při dekompozici a koloběhu

živin, obojí přímo konzumací detritu a následným uvolňováním živin a nepřímo regulací populací mikroorganismů (Walter a Proctor 1999). Půdní mesofauna má v případě environmentálních změn velký potenciál kompletně změnit terestrické ekosystémy (Harte a kol. 1996).

Pancířníci jsou mikroskopičtí roztoči, jejichž tělo je obvykle silně sklerotizované a rozdělené sejugální rýhou na propodosoma a hysterosoma.

Propodosoma je přední část těla se dvěma páry nohou a jamkou na břišní straně (camerostom), v níž se nachází ústní ústrojí. Prodorsum – hřbetní část propodosomatu – je u některých čeledí (např. *Oribotritiidae*, *Mesoplophoridae*) kryta štítem aspis (Daniel a Černý 1971). Charakteristický je jeden pár sensilů, specializovaných chemoreceptorů vyrůstajících z číškovité bothridie, který se u jednotlivých druhů liší tvarem (může být chlupovitý, kyjovitý, lístkovitý aj.), a u některých druhů se objevují rozmanité lamelly, pedotekta sloužící k ochraně končetin.

Hysterosoma je obvykle oválné a je kryto kutikulou rozdělenou na hřbetní notogaster a epimerální a ventrální pole. Primitivnější skupiny pancířníků mívají notogaster rozdělen ještě na hřbetní štít (notaspis) a boční kryt (pleuraspis). U jednotlivých druhů se však objevuje další sekundární rozdělení na menší štítky, porosty chlupů či pórovitá políčka.

Spojení obou částí těla je pevné, pouze zástupci několika málo skupin s ptychoidní artikulací (např. *Phthiracaridae*, *Oribotritiidae*) mohou složit propodosoma na břišní stranu hysterosomatu (Daniel a Černý 1971).

Pancířníci jsou kosmopolitně rozšířenou skupinou a můžeme je nalézt prakticky ve všech typech habitatů od nížin až po velehory – všechny druhy půd, nárosty mechů a lišejníků na stromech i kamenech, v kůře stromů, epigeicky na povrchu půdy či na rostlinách a dokonce i ve vodním prostředí rašelinišť či v peří ptáků a srsti malých savců (Gergócs a Hufnagel 2009). Jedinou podmínkou pro jejich výskyt je alespoň minimální vlhkost a obsah organické hmoty v substrátu, najdeme je tedy i v těch nejchudších pouštních a polopouštních biotopech, i když v menších počtech (Luxton 1981).

Hlavním životním prostředím pancířníků je půda, ve které na ně působí komplex abiotických a biotických faktorů ovlivňujících různé morfologické či ekologické adaptace druhů i celých společenstev a jejich vývoj (Starý 1990).

2.2.1 Abiotické faktory

2.2.1.1 Vlhkost

Vlhkost půdy a půdního vzduchu je jedním z řídicích faktorů života pancířníků. Tato skupina roztočů je k vysychání půdy velice citlivá a dokáže ho snášet jen omezenou dobu. V průběhu evoluce se u nich vyvinuly různé adaptace bránící vysychání. Nejdůležitější z nich je sklerotizace kutikuly a silná vrstva cerotegumentu (Starý 1990).

Klíčovým faktorem ovlivňujícím diversitu pancířníků je půdní vlhkost (Noti a kol. 2003). Tsiafouli a kol. (2005) ve své studii uvádí, že pravidelné zavlažování studijních ploch mělo za následek rozšíření vzácných druhů a tím i zvýšení diversity. S vyšší půdní vlhkostí stoupá také abundance jedinců v půdě (Lindberg a kol. 2002, Lindo a Winchester 2006, Melamud a kol. 2007). Pravidelně zavlažované plochy sice vykazují menší diversitu mikrohabitátů, ale stabilní a předpovědatelné podmínky dovolující pancířníkům specializaci a následně také zvýšení diversity (Lindberg a kol. 2002).

Dospělci jsou schopni tolerovat poměrně velké výkyvy v obsahu vody, ale méně sklerotizovaná vývojová stadia jsou velice citlivá (Lindberg a kol. 2002). Tito autoři také uvádí, že větší druhy nemohou v případě sucha migrovat do hlubších částí půdního profilu kvůli špatné disperzní schopnosti a jsou tedy více ohroženy. Druhy rozmnožující se sexuálně a méně časté druhy vykazují větší toleranci k suchu, než druhy běžné a rozmnožující se partenogeneticky (Lindberg a Bengtsson 2006).

Dalším problémem v případě suchého období je pokles biomasy a diversity hub a mikroorganismů, kteří slouží mnoha druhům jako zdroj potravy (Gergócs a Hufnagel 2009).

Taylor a Wolters (2005) studovali rozdíly mezi tolerancí k suchu u druhů žijících v opadu jehličnatých a bukových lesů. Pancířníci z jehličnatého lesa byly k suchu mnohem citlivější než druhy z bukového lesa, protože omezení potravních zdrojů a zhoršení dostupnosti živin se projeví dříve v jehličnatém opadu. Z této studie vyplývá, že sucho nemusí ovlivňovat populace pancířníků přímo, ale působí skrze omezení potravních zdrojů.

Současná změna klimatu, s níž pravděpodobně souvisejí i stále častěji se objevující suchá období, bude mít významné následky pro strukturu i funkci ekosystémů (Haimi a kol. 2005). Po takovéto disturbanci vykazují pancířníci největší změny v diversitě i abundanci a potřebují delší dobu pro plné zotavení než ostatní skupiny mikroartropodů (Lindberg a Bengtsson 2006), což může souviset s jejich omezenou schopností aktivního šíření (Ojala a Huhta 2001). Takovéto události mohou vyústit až v permanentní změně ve složení půdní mesofauny (Lindberg a Bengtsson 2006).

2.2.1.2 Teplota

Účinky zvyšující se teploty na pancířníky jsou podobné jako při vysychání půdy. Obecně lze říci, že jsou pancířníci lépe adaptováni na nízké teploty.

Pancířníci velmi dobře snáší teploty hluboko pod nulou či kolísání teplot i v případě, že v zimě chybí sněhová pokrývka (Sulkava a Huhta 2003). Autoři uvádějí, že teplota -16 °C sice způsobila pokles abundance i druhové diversity, ale již v následujícím létě nebyly v populacích mikroartropodů zaznamenány žádné rozdíly. Kolísání teplot kolem bodu mrazu mělo na tyto populace dokonce pozitivní dopad a způsobilo nárůst počtu jedinců (Sulkava a Huhta 2003, Sjursen a kol. 2005). Zajímavé také je, že juvenilní stádia přežívají zimní období ve větší míře než dospělci (Sovik 2004).

Zvýšení teploty ovlivňuje pancířníky zřejmě v závislosti na místě výskytu. Zatímco v jehličnatém lese ve Finsku nebyl zaznamenán po experimentálním zvýšení teploty žádný významný rozdíl (Haimi a kol. 2005), v extrémních podmínkách polárních oblastí byl pozorován nárůst populačních hustot roztočů (Kennedy 1994). Harte a kol. (1996) ovšem upozorňuje, že změny ve struktuře populací půdních živočichů závisely na mikroklimatických podmínkách studovaných ploch – nárůst biomasy i diversity půdní fauny proběhl pouze za teplejších a vlhkých podmínek, efekt vyšší teploty v kombinaci se suchem byl spíše opačný.

Fluktuace teplot má výrazný vliv na životní cykly pancířníků. Sovik a kol. (2003) uvádí, že délka života dospělého pancířníka *Ameronothrus lineatus* žijícího v Arktidě byla výrazně kratší při teplotách kolem 20 °C, zatímco při teplotách kolem 5 °C žily některé samice 4-5 let.

Teplotou je ovlivněna zejména intenzita metabolismu pancířníků, kdy se s rostoucí teplotou zvyšuje především úroveň respirace (Starý 1990, Stamou a kol. 1994). Při zvýšení respirace dochází k rychlejšímu spotřebování zásobní energie. Naproti tomu v případě poklesu teplot dochází ke snížení metabolismu na minimum a pancířníci upadají do stavu strnulosti. Teplotní optimum se pro jednotlivé druhy liší a je dáno dlouhodobou adaptací na podmínky prostředí (Starý 1990).

2.2.1.3 Obsah organické hmoty, pH prostředí

Na organickou hmotu a humus v půdě je vázána většina druhů půdních pancířníků, proto půdy s velmi nízkým obsahem organické hmoty vykazují nižší abundanci i diversitu druhů (Starý 1990). Nicméně obohacení půdy o organickou hmotu (např. hnojením kejdou)

způsobilo pokles jak druhové diversity tak abundance pancířníků, ačkoli se předpokládal trend spíše opačný (Arroyo a kol. 2006).

Podle studie Oslera a Murphyho (2005) nemá obsah organické hmoty na společenstva pancířníků téměř žádný vliv. To může být dáno tím, že potravní vztahy v půdě nejsou významně ovlivněny menšími změnami v obsahu organické hmoty (Coleman 2008). Nárůst abundance a druhové diversity pancířníků byl pozorován po zvýšení obsahu C v půdě (Salmon a kol. 2006).

Změny půdního pH nemají na společenstva pancířníků přímý vliv (Starý 1990), ale pro mnoho druhů je typická preference určitého pH, a proto slouží jako dobré bioindikátory kyselých dešťů i jiných polutantů (Walter a Proctor 1999).

2.2.2 Biotické faktory

Vztahy pancířníků k ostatním živým organismům jsou komplikované a působí obvykle společně s dalšími faktory prostředí (Starý 1990).

Mohlo by se zdát, že pro složení společenstev pancířníků v půdě je určující složení rostlinného společenstva, ale není tomu tak. Pancířníci nejsou primárně phytofágní, a nejsou tedy vázáni na určitý rostlinný druh (Luxton 1972).

Rostliny a jejich odumřelé části jsou hlavní součástí půdní organické hmoty (Starý 1990). Složení fytoocenóz působí na pancířníky nepřímo prostřednictvím mikroorganismů, které se účastní dekompozice organické hmoty v půdě a které slouží pancířníkům jako hlavní součást potravy.

Lesní ekosystémy jsou obvykle tvořeny mnoha druhy dřevin a bylin, proto je velmi nepravděpodobné, že by došlo k akumulaci pouze jednoho typu opadu. Naopak se obvykle jedná o dobře promíchanou vrstvu odumřelých částí mnoha druhů, ve které vzniká množství mikrohabitátů, které pozitivně koreluje s diversitou pancířníků (Kaneko a kol. 2005).

Pancířníci jsou vyhledávanou složkou potravy pro mnoho druhů dalších půdních živočichů, ačkoli jejich sklerotizovaná kutikula se silnou vrstvou cerotegumentu slouží jako dobrá ochrana před predátory, kteří si proto za svou kořist obvykle vybírají menší druhy či méně sklerotizovaná vývojová stadia (Walter a Proctor 1999). Významnými predátory pancířníků a jejich vývojových stadií jsou draví roztoči ze skupiny Gamasida, ale existují i specialisté. Pro roztoče *Cyta latirostris* z řádu Actinedida jsou pancířníci hlavním zdrojem potravy a je schopný proniknout i kutikulou větších druhů (Walter a Proctor 1999).

Pancířníci jsou také oblíbenou kořistí některých druhů brouků a mravenců (Matsuko 1994), kteří přizpůsobili techniku lovu silně sklerotizovaným roztočům. Za běžné konzumenty pancířníků jsou také považováni obojživelníci a plazi a některé druhy menších ptáků (Walter a Proctor 1999). Bylo prokázáno, že pancířníci z čeledi *Schleroribatidae* jsou zdrojem alkaloidů v kůži toxických druhů žab (Raspotnig a kol. 2011).

Asi 127 druhů pancířníků slouží jako významní mezihostitelé cysticerkoidů tasemnic čeledi Anoplocephalidae, které běžně parazitují hospodářská zvířata a mohou být nebezpečné i pro člověka (Denegri a kol. 1998). Tyto druhy pancířníků v půdě aktivně požírají vajíčka pancířníků a následně jsou pozřeni společně s vegetací pasoucím se dobyt看em (Starý 1990).

Společenstva pancířníků jsou také významně ovlivňována antropickou činností. Orba, kultivace, monokulturní společenstva, aplikace pesticidů a další zemědělské praktiky, mají na populace půdních roztočů negativní dopad. Nejdříve dojde k vymizení druhů citlivých na poškození a změnu mikrohabitatů, zejména těch s životními cykly delšími než 1 rok (Behan-Pelletier 1999). Osler a Murphy (2005) zjistili na zemědělské půdě v Austrálii o polovinu méně druhů než na kontrolních místech s přirozenou vegetací. K podobným výsledkům dospěli také Arroyo a Iturrondobeitia (2006), kteří zkoumali diversitu pancířníků na zemědělských půdách ve Španělsku.

Na zemědělských půdách jsou nejčastěji nalézány eurytopní a eryvalentní druhy typické pro půdy silně disturbované nebo v časných sukcesních stádiích jako např. *Tectocephus velatus* a *Oppiella nova* (Behan-Pelletier 1999).

2.2.3 Ontogenetický cyklus

Pancířníci mají 7 vývojových stádií: ovum, prelarva, larva, protonymfa, deutonymfa, tritonymfa a dospělec. Narozdíl od jiných mikroartropodů je jejich vývojový cyklus poměrně dlouhý a často rozdělený do několika let (Coleman a kol. 2004). Charakteristická pro ně je také poměrně nízká plodnost, kdy jedna samice snáší za život jen 20-30 vajíček (Norton 1994).

Pro druhy temperátních lesů je obvyklý životní cyklus v délce několika měsíců až dvou let (Cianciolo a Norton 2006), ale u druhů žijících v polárních oblastech či ve vysokých nadmořských výškách může trvat vývoj v dospělce 3-5 let (Sovik 2004).

Právě díky relativně dlouhé době vývoje jsou pancířníci považováni za K-stratégy (Coleman a kol. 2004), kteří reagují na náhlé změny prostředí pomaleji.

Délka generace je významně ovlivněna teplotou - u druhů rozšířených v několika klimatických zónách se může značně lišit. Například životní cyklus *Ameronothrus lineatus* v temperátní zóně trvá 1 rok, zatímco generační doba stejného druhu na Svalbardu je až 5 let, což je způsobeno nejspíš krátkou vegetační sezónou a nízkými teplotami (Sovik 2004).

V laboratorních experimentech, kde byla udržována stálá teplota substrátu 20-30 °C, trval vývoj temperátních druhů 3-5 týdnů (Walter a Proctor 1999). Například *Oppiella nova* za takovýchto podmínek prodělá vývoj za 3 týdny, ale v přirozených podmínkách má pouze jednu generaci ročně (Norton 1994).

Jednotlivá juvenilní stádia bývají, zvláště u fylogeneticky pokročilých pancířníků, velice často morfologicky zcela odlišná od dospělců a je obtížné určit, o který druh se jedná (Norton 1994).

Rozmnožování je většinou pohlavní s nepřímým oplozením. Samec produkuje spermatofor, který zanechá volně v půdě a který následně láká samice. Přímé oplození nebylo zatím potvrzeno u žádného druhu (Walter a Proctor 1999). Přibližně 10% druhů je partenogenetických (Norton 1994).

2.2.4 Potravní biologie

Pancířníci jsou podle svých potravních preferencí rozdělováni do 4 kategorií, které byly vytvořeny na základě analýzy obsahů jejich trávicí soustavy (Luxton 1972, Behan-Pelletier 1999):

- 1) makrofytofágové – druhy živící se odumřelými tkáněmi vyšších rostlin jsou dále rozděleny na xylofágy, živící se odumřelým dřevem, a phylofágy, živící se listovým opadem
- 2) mikrofytofágové – tyto druhy přijímají výhradně živou mikrofloru a podle převládající složky potravy se dále dělí na mykofágy, bakteriofágy a algofágy
- 3) panfytofágové – do této skupiny patří většina pancířníků, kombinují předchozí způsoby výživy, časté jsou potravní preference a teprve v případě nedostatku přechází pancířník na jiný typ potravy
- 4) ostatní způsoby – náhradní zdroje potravy jsou obvykle až na výjimky využívány v době nedostatku potravy, nejčastější je koprofagie, zoofagie není příliš častá, ale

některé druhy čeledi *Galumnidae* jsou aktivními predátory nematodů (Behan-Pelletier 1999)

Výše uvedené rozdělení je pouze základní a pro současné studie se jeví jako málo specifické, zvláště pokud přihlédneme k tomu, že se pancířníci podílejí na dekompozici organické hmoty tím, že se živí houbami a bakteriemi (Siepel a Maaskamp 1994). Siepel a Ruiters-Dijkman (1993) proto vytvořili novou potravní klasifikaci pancířníků založenou na aktivitě enzymů využívaných při trávení potravy. Pancířníci jsou v tomto systému rozděleni na 2 základní skupiny: „*grazers*“, kteří jsou schopni trávit buněčné stěny i obsahy buněk, a „*browsers*“, kteří umí strávit jen obsah buněk. Na základě schopnosti či neschopnosti pancířníků trávit tkáň vyšších rostlin a hub, tedy celulózu v buněčných stěnách zelených rostlin, chitin v buněčných stěnách hub a trehalózu v buněčném obsahu hub, vzniklo 5 hlavních (druhově bohatých) a 2 menší kategorie.

Mezi 5 hlavních skupin patří „*herbivorous grazers*“ (vykazují aktivitu celulózy a živí se živými tkáněmi i opadem zelených rostlin včetně řas), „*herbivorous browsers*“ (nevykazují aktivitu ani jednoho z analyzovaných enzymů, patří sem predátoři, bakteriofágové), „*fungivorous grazers*“ (vykazují aktivitu trehalázy i chitinázy a živí se houbovými mycelii), „*fungivorous browsers*“ (vykazují aktivitu pouze trehalázy), „*herbo-fungivorous grazers*“ (umí trávit jak zelené rostliny tak houby, asi největší skupina). Méně početné jsou skupiny „*opportunistic herbo-fungivores*“ (umí strávit celulózu v opadu a buněčné stěny živých zelených rostlin a hub, primárně požírají zelené rostliny, mohou se žít také lišejníky) a „*omnivores*“ (vykazují aktivitu celulózy a chitinázy, živí se rostlinami a artropody, kteří obsahují chitin) (Siepel a Ruiters-Dijkman 1993).

U druhů žijících se rozkládajícím se dřevem a opadem bylo zjištěno, že ho konzumují až od určitého stupně rozkladu, čerstvému opadu či dřevu se striktně vyhýbají (Luxton 1972). Například druh *Steganacarus magnus* dává přednost listnatému opadu před jehličnatým, ale zatímco v listnatém opadu si vybírá konkrétní druhy, mezi jehličnany nedělá rozdíly (Spencer 1951).

Podle novějších analýz (laboratorní experimenty, chemické analýzy aj.) se ukazuje, že i když existuje několik výjimek, jsou pancířníci obecně primárně konzumenty hub a řas (Coleman a kol. 2004). Ve studii ze severoamerické Arktidy se uvádí, že 50% z 25 tamějších druhů bylo panfytofágních (živilo se mikroby nebo rozkládajícím se opadem), ale u všech druhů byly ve střevě nalezeny zbytky houbových hyf nebo spor (Coleman a kol. 2004).

Pancířníci se tedy skrze své potravní návyky podílejí nejen na frangmentaci rostlinného materiálu, ale ovlivňují i decompozici a tím i stabilitu celého ekosystému (Siepel a Ruiterdijkman 1993, Maraum a kol. 1998). Regenerace mikrobiální komunity po silné disturbanci byla významně urychlena přítomností pancířníků v systému. Maraum a kol. (1998) uvádějí pozitivní vliv pancířníků na vývoj společenstev hub tím, že rozšiřují spory či hyfy hub půdním profilem a spásáním podporují energetický metabolismus i růst hub. Stimulace mikrobiálního růstu pancířníky minimalizuje vyplavování živin z opadu i ekosystému.

2.2.5 Možnosti šíření

Půdní mesofauna není obecně schopna účinné aktivní migrace, ale během primární sukcese dochází k postupné kolonizaci mladých půd chvostoskoky a půdními roztoči ze skupiny Acaridida během několika málo měsíců, pancířníci a další skupiny roztočů se objevují o něco později a postupem času se počet druhů zvyšuje (Lehmitz a kol. 2011), takže k migraci z okolních biotopů musí docházet.

Aktivní migrace půdních roztočů je limitována jejich poměrně malými rozměry a podmínkami panujícími v okolním půdním prostředí. Pro aktivní migraci pancířníků je limitující zejména vlhkost půdního prostředí. Aktivní migrace probíhá především u dospělých jedinců, kteří jsou lépe připraveni na změny podmínek během migrace než juvenilní stádia (Norton 1994).

Ojala a Huhta (2001) studovali disperzní schopnosti pancířníků v půdě doubrav ve Finsku a zjistili, že v závislosti na druhu urazí dospělci během týdne pouze 5 – 20 cm. Nejvyšší schopnost aktivní migrace prokázali navzdory své malé velikosti zástupci rodu *Oppiella*.

Horizontální aktivní migrace je prozkoumána zejména u epigeických druhů pohybujících se po povrchu půdy, uplatňuje se při osidlování nových biotopů druhy z okolních ekosystémů a je v regionálním měřítku na krátké vzdálenosti poměrně účinná (Hågvar a kol. 2009, Lehmitz a kol. 2012). Na proti tomu je toho o migraci půdních druhů známo jen velice málo (Lehmitz a kol. 2012).

Poměrně častá je vertikální migrace půdou, kdy se společenstva pancířníků přesouvají hlouběji do půdy za vyšší vlhkostí či naopak blíže k povrchu za potravou. Pancířníci ale nejsou schopni aktivního průniku půdou a jsou tedy při pohybu půdou odkázáni na velikost půdních pórů či na chodby jiných živočichů (Starý 1990). Abundance a diversita pancířníků

je nejvyšší v horních vrstvách půdy – v opadu a humusové vrstvě, v hlubších půdních vrstvách silně klesají jejich populační hustoty (Walter a Proctor 1999, Erdmann a kol. 2012).

Disperse jednotlivých druhů na delší vzdálenosti mezi různými ekosystémy či při kolonizaci mladých půd probíhá především prostřednictvím pasivní migrace.

Velmi častá je zoochorie, kdy jsou pancířníci přenášeni na velké vzdálenosti v peří ptáků (Lebedeva a Lebedev 2008) či v srsti drobných savců (Miko a Stanko 1991). Tento druh transportu je typický hlavně pro velké druhy pancířníků žijící na stromech, na povrchu půdy a v opadové vrstvě. Pro kolonizaci Antarktidy a okolních subantarktických ostrovů pancířníky se jako jedna z možností transportu jeví právě dálkový přenos v peří mořských ptáků (Starý a Block 1998).

Anemochorie je další možností pasivního transportu pancířníků. Lehmitz a kol. (2011) ve své studii zjistili, že 90% druhů pancířníků přenášených větrem je arborikolních a tyto druhy se také dostávají do větších výšek a jsou transportovány na delší vzdálenosti. Zbýlých 10% edafických druhů většinou žilo v horních vrstvách půdy nebo na jejím povrchu a autoři předpokládají, že tyto druhy mohou být přenášeny větrem i několikrát po sobě, ale jen na krátkou vzdálenost. Nicméně limitujícím faktorem pro tento způsob transportu je nízká rezistence pancířníků proti vysychání, a proto funguje spíše jen na krátké vzdálenosti (Starý a Block 1998).

Jednou z možností přenosu pancířníků na velké vzdálenosti je hydrochorie, která se objevuje převážně u druhů žijících na mořském pobřeží adaptovaných na slanou vodu, které jsou unášeny na velké transkontinentální vzdálenosti mořskými proudy (Starý a Block 1998).

2.2.6 Pancířníci lesních ekosystémů

V půdách temperátních lesních ekosystémů s dobře vyvinutými povrchovými vrstvami organického materiálu, kde je dekompozice závislá hlavně na saprofytických houbách a ne na bakteriích, dosahují hustoty populací pancířníků svého maxima (Huhta a kol. 1998, Skubala a Kafel 2004). Ve svrchní opadové vrstvě půdy může být nalezeno více než 500 000 jedinců na metr čtvereční (Coleman a kol. 2004, Schatz a Behan-Pelletier 2007), kteří obvykle reprezentují více než 100 druhů pancířníků (Schatz a Behan-Pelletier 2007).

Nejvyšších abundancí a největší druhové diversity pancířníci dosahují v opadu jehličnatých lesů, následují lesy listnaté, luční ekosystémy, pouště a nejnižší počty bývají obvykle nacházeny v tundře (Coleman a kol. 2004). V půdách jehličnatých lesů mohou být

počty pancířníků až trojnásobně vyšší v porovnání s půdami listnatých lesů (Siira-Pietikäinen a kol. 2008). Nejen v Evropě je pozorován nárůst diversity v přirozených temperátních a boreálních lesích v porovnání s lesy hospodářskými (Erdmann a kol. 2012).

Pancířníci díky vysoké abundanci i druhové diversitě tvoří spolu s chvostoskoky dominantní složku půdních mikroartropodů (Wallwork 1983), výjimečně je mohou v arktických ekosystémech převýšit prostigmátní roztoči (Coleman a kol. 2004).

Možných vysvětlení, jak může tolik druhů půdní mesofauny koexistovat v půdě v tak velkých populačních hustotách, je hned několik. Nejpravděpodobnější bude rozdíl v preferovaných mikrohabitátech jednotlivých druhů, půda v lesním ekosystému je značně heterogenní a nabízí takovýchto mikrostanovišť dostatek (Siira-Pietikäinen a kol. 2008).

Diversita může být udržována také díky specializaci druhů na konkrétní zdroj potravy v případě výskytu konkurenčního druhu. Anderson (1975) studoval potravní kompetici mezi druhy *Hermanniella granulata* a *Nothrus silvestris*. Dokud byli zástupci těchto druhů drženi izolovaně, konzumovali téměř stejnou potravu, ale jakmile byli spojeni, změnili své potravní návyky a došlo k rozdělení preferovaných mikrohabitátů.

Struktura společenstva a druhová diversita pancířníků se liší více mezi jednotlivými regiony spíše než mezi typy lesů v rámci jednoho regionu, je tedy pravděpodobné, že regionální faktory (jako srážky, teplota aj.) jsou důležitější než rozdíly mezi lesními ekosystémy (Erdmann a kol. 2012). Typem lesního ekosystému byly v uvedené studii významně ovlivněny pouze abundance pancířníků.

2.2.6.1 Vliv disturbancí a kalamitní těžby

Různé typy disturbancí jsou běžnou součástí lesních ekosystémů a vyskytují se v různých periodách (viz. kapitola 2.1.2). Při obnovení populací půdních roztočů po disturbancích jsou pozorovány dva hlavní jevy – pokles abundancí jednotlivých druhů a vymizení druhů citlivých na změny (Siepel 1996). Mnoho především eurytopních druhů pancířníků má vysokou toleranci k výkyvům hlavních abiotických faktorů (především vlhkosti) (Starý 2008), a proto jsou schopni méně intenzivní disturbance tolerovat (Siepel 1996).

Díky omezeným disperzním schopnostem a poměrně dlouhým životním cyklům je reakce pancířníků na silnou disturbance opožděná a trvá dlouho, než se druhové složení společenstev vrátí do stavu před disturbance (Zaitsev a kol. 2002). Behan-Pelletier (1999) uvádí, že eurytopní druhy pancířníků *Tectocepheus velatus* a *Oppiella nova* slouží jako dobří indikátoři disturbancí v životním prostředí, protože okamžitě po disturbance dojde

k markantnímu zvýšení jejich populačních hustot v důsledku vymizení stenotopních druhů a jejich konkurence.

Kalamitní holosečná těžba může být považována za extrémní případ disturbance ekosystému, která má nepochybně dopad na druhové složení i abundance půdních roztočů (Siepel 1996). O tom, jak velký bude vliv těžby dřeva na populace pancířníků, rozhoduje zejména velikost vytěžené plochy, použitá mechanizace a stupeň narušení svrchních vrstev půdy (Huhta a kol. 1969). Starý (2008) uvádí, že malý rozsah těžební plochy nemá na druhové složení pancířníků významný vliv, protože nedojde k velkým změnám mikroklimatických faktorů.

Nicméně v NP Šumava došlo k velkoplošnému rozpadu lesa a vznikly velké plochy, kde proběhla kalamitní těžba za použití těžké mechanizace, která způsobila i výrazné změny stanovištních podmínek. Na takovýchto plochách dochází k významným změnám populací půdních pancířníků, dochází k poklesům abundance i druhové diversity. Nejvíce jsou ovlivněny velké stenotopní druhy pancířníků, kteří nejsou schopni migrovat do větší hloubky a vyskytují se v opadové vrstvě půdy, která bývá utužena a narušena pojezdem těžké mechanizace a navíc zde dojde ke zvýšení teploty a vysychání (Abbott a kol. 1980). Vykácené plochy navíc vykazují změny v druhovém složení, mnohem častěji se zde vyskytují druhy s širší ekologickou valencí tolerující zvýšené vysychání opadové vrstvy (Siepel 1996).

3. CÍLE PROJEKTU

- popis druhového složení a struktury společenstev pancířníků studovaných stacionárních ploch
- srovnání biodiversity společenstev pancířníků a biotických a abiotických parametrů studovaných ploch
- na základě získaných dat vypracování návrhu managementu podporujícího vývoj půd a společenstev pancířníků na studovaných plochách

4. HYPOTÉZY

- v důsledku asanace a jí způsobených disturbancí očekávám na plochách s tímto managementem snížení průměrné abundance a diversity pancířníků, které budou nejvyšší na plochách bezzásahových
- čím vyšší bude intenzita disturbancí způsobených rozpadem lesa a následnou asanací, tím více budou negativně ovlivněny mikroklimatické podmínky ploch a společenstva pancířníků
- pro optimální vývoj půd i společenstev pancířníků předpokládám ponechání ploch v bezzásahovém režimu

5. NÁVRH EXPERIMENTU

5.1 Metodika

5.1.1 Studijní plochy

Pro tuto studii bylo vybráno území v oblasti Březníku, který se nachází v centrální části Šumavy nedaleko od obce Modrava a kde se také nachází plochy dlouhodobého výzkumu Ústavu půdní biologie BCAV ČR. Na těchto plochách byl také studován vývoj regenerace lesa po kůrovcové kalamitě a následné asanaci (Jonášová a Prach 2004, 2008).

Studované plochy se nachází v pásmu klimaxových acidofilních horských smrčín mezi vrcholy Luzný a Rachel a pohybují se v nadmořských výškách mezi 1181 – 1288 m. V těchto porostech dominuje ve stromovém patře smrk ztepilý (*Picea abies*) s příměsí jeřábu ptačího (*Sorbus aucuparia*), buku lesního (*Fagus sylvatica*), jedle bělokoré (*Abies alba*) a břízy pýřité (*Betula pubescens*) (Jonášová a Prach 2004). Bylinný podrost je tvořen zejména travinami s dominantní třtinou chloupkatou (*Calamagrostis villosa*), metličkou křivolakou (*Deschamptia flexuosa*) a brusnicí borůvkou (*Vaccinium myrtillus*), objevují se i další příměsi a v podmáčených smrčínách někdy dominují mechy rašelíník (*Sphagnum sp.*) a dvouhrotec chvostnatý (*Dicratum scoparium*) (Jonášová a Prach 2004).

Pro místní relativně chladné klima jsou charakteristická krátká chladná a vlhká léta a dlouhé mrazivé zimy s dlouhotrvající sněhovou pokrývkou. Průměrné roční srážky se pohybují kolem 1500 mm a průměrná roční teplota kolem 4 °C.

V horninovém podloží převažuje rula v částečné kombinaci s granodioritem. Zdejší dominantním půdním typem jsou podzoly a kambizoly, v podmáčených smrčínách pak glejové půdy.

Pro účely této studie byly vybrány 3 typy stanovišť tak, aby se dal porovnat vývoj společenstev pancířníků v závislosti na různém způsobu managementu a vývoje lesa po disturbanci lýkožroutem. Pro každé stanoviště byly zvoleny 3 plochy jako opakování, takže celkem máme 9 lokalit.

První 3 lokality (S3, S5, S7) se nacházejí ve smrkovém lese napadeném lýkožroutem smrkovým v letech 1996 – 1997, kde následně došlo k úplnému rozpadu stromového patra a lokality byly ponechány samovolnému vývoji. Další 3 lokality (P2, P3, P5) se nacházejí na pasekách, kde v roce 1997 proběhla asanace smrčín napadených kůrovcem. Kmeny byly vytěženy za pomoci těžké mechanizace, větve byly ponechány na místě ve formě štěpky. Poslední 3 lokality (M1, M4, M5) jsou lokalizovány v zamokřených smrčínách, kde les

přežil, nicméně se postupně vliv kůrovce projevil i zde a stromové patro částečně odumřelo. Zeměpisné souřadnice všech lokalit včetně nadmořské výšky jsou zaznamenány v tabulce I.

Tab. I: GPS souřadnice a nadmořská výška studovaných lokalit.

	N	E	nadm. výška
S3	48° 59' 03.42''	13° 25' 26.08''	1215m
S5	48° 58' 42.65''	13° 27' 45.30''	1283m
S7	48° 59' 00.79''	13° 25' 54.62''	1183m
P2	48° 59' 06.78''	13° 27' 27.16''	1214m
P3	48° 59' 14.45''	13° 26' 10.67''	1197m
P5	48° 58' 39.04''	13° 27' 55.99''	1288m
M1	48° 59' 07.06''	13° 25' 35.44''	1181m
M4	48° 59' 19.08''	13° 27' 06.38''	1185m
M5	48° 59' 02.11''	13° 26' 54.81''	1237m

Tento výzkum je zapojen do řešení 5ti letého komplexního grantu Grantové agentury – GAČR P504/12/1218: Vliv přirozeného rozpadu smrkových porostů na mikroklima, chemismus a biodiverzitu terestrických a vodních ekosystémů (odpovědný řešitel Prof. Ing. Jiří Kopáček Ph.D.), na kterém spolupracuje také Ústav půdní biologie BCAV ČR v.v.i. a Katedra biologie ekosystémů PřF JU v Českých Budějovicích.

5.1.2 Odběr půdních vzorků

Na každé lokalitě je prováděn odběr vzorků dvakrát ročně – na jaře a na podzim. Vzorky jsou na dané lokalitě odebírány v náhodném rozmístění v 5 opakováních, takže celkem se při jednom odběru získá 45 půdních vzorků.

K odběru používáme válcovou půdní sondu o pracovní ploše 10 cm² do hloubky 10 cm. Po odebrání jsou půdní vzorky uloženy do mikrotenových sáčků, řádně označeny a převezeny do laboratoře Ústavu půdní biologie BC AV ČR, kde jsou dále zpracovány.

Odběry proběhly již v letech 2010, 2011 a 2012, další jsou plánovány na roky 2013 a 2014.

5.1.3 Extrakce půdních roztočů a determinace pancířníků

K extrakci půdních roztočů z půdních vzorků bude použit modifikovaný „high gradient“ extraktor podle Marshalla (1972). Extrakce bude probíhat 4 dny – první den při povrchové teplotě vzorků 27 °C, druhý den při 30 °C, třetí den bude teplota zvýšena na 33 °C a čtvrtý

den na 40 °C. Za těchto teplotních podmínek byla průměrná účinnost extraktoru pro půdní roztoče experimentálně určena na 93% (Starý 1990).

V podstavných nádobách, do kterých propadávají roztoči a ostatní půdní mesofauna, bude jako fixační medium použit nasycený vodný roztok kyseliny pikrové, ze kterého budou vyextrahováni zástupci půdní mesofauny odfiltrováni fritou a následně převedeni do 96% etanolu.

Třídění a počítání půdní mesofauny bude provedeno pod preparačním mikroskopem. Pancířníci budou po vytřídění od ostatních roztočů prosvětleni v 80% kyselině mléčné a následně budou určováni na podložním skle s jamkou tak, aby bylo možné je otáčet a pozorovat z různých stran a úhlů. Pro determinaci budu používat souborné klíče Daniel a Černý (1971), Ghiljarov a kol. (1975), Balogh a Mahunka (1983) a Weigmann (2006).

Veškerý determinovaný materiál pancířníků bude uložen v glycerolu v Tsurusakiho mikrotitračních destičkách ve sbírkách autora na Ústavu půdní biologie AVČR v Českých Budějovicích.

5.2 Rozpočet experimentu

Tab. II: Finanční náročnost projektu navrženého na dobu 2 let.

	blíže specifikace	2013	2014	celkem
Odběry vzorků	sonda, mikrotenové sáčky, popisovače	1 000,-	1 000,-	2 000,-
Cestovní náklady	benzín, strava	5 000,-	5 000,-	10 000,-
Ochranné pomůcky do laboratoře a terénu	laboratorní plášť, jednorázové rukavice, oblečení a boty do terénu	7 000,-	500,-	7 500,-
Chemikálie	etanol, kyselina mléčná, kanadský balzám aj.	20 000,-	2 000,-	22 000,-
Laboratorní pomůcky	podložní a krycí skla, mikropipety, Tsurasakiho destičky	4 000,-	1 000,-	5 000,-
Mikroskop	typ: B 816 PC	80 000,-	0,-	80 000,-
GPS Garmin	typ: Oregon 550	8 000,-	0,-	8 000,-
Software STATISTICA	-	4 000,-	0,-	4 000,-
Osobní ohodnocení	-	50 000,-	50 000,-	100 000,-
Celkové náklady		179 000,-	59 500,-	238 500,-

5.3 Časový harmonogram

Tab. III: Časový harmonogram projektu.

	květen – červen 2013	léto 2013	říjen 2013	zima 2013/2014	květen – červen 2014	říjen 2014	zima 2014/2015	leden 2015
Odběry vzorků								
Zpracování vzorků								
Determinace pancířníků								
Statistické vyhodnocení								
Závěrečná zpráva								

6. ZÁVĚR

NP Šumava vytváří společně s NP Bavorský les nejrozsáhlejší souvislé území s přírodními horskými smrčiny ve střední Evropě, přesto, pokud dojde k narušení a následnému rozpadu smrčiny, jsou v obou parcích aplikovány rozdílné způsoby managementu. Úzká spolupráce správ obou národních parků by jistě zvýšila přírodní hodnotu zmíněného území.

Horské smrčiny jsou předmětem ochrany přírody v mnoha zemích po celém světě a přírodní disturbance následované velkoplošným rozpadem stromového patra jsou poměrně častým jevem. Navíc se perioda mezi jednotlivými ničivými událostmi bude patrně zkracovat vlivem měnícího se klimatu. Proto výzkum zaměřený na změny probíhající po disturbancích a vliv následného managementu lokalit nabývá stále většího významu a je potřeba odpovědět na otázku, který management je pro chráněná území nejvhodnější.

V současnosti se o půdních pancířnicích stále častěji mluví v souvislosti s bioindikací, pro kterou by mohli být významní zejména při identifikaci dlouhodobých disturbancí, ale dosavadní znalosti nejsou dostačující (Gergócs a Hufnagel 2009). Tato studie zaměřená na studium populací pancířníků na lokalitách, kde proběhl velkoplošný rozpad smrčiny v letech 1996 - 1997 a následně byly aplikovány dva rozdílné postupy (asanace a ponechání přirozenému vývoji), by mohla přispět k rozšíření znalostí o reakcích pancířníků na tyto disturbance z dlouhodobého hlediska.

Na studovaných lokalitách probíhá také další výzkum zaměřený na měření chemismu půd (pH, obsah živin), teploty a vlhkosti a je sledována biologická aktivita půd. Také zde probíhá výzkum půdní makrofauny. Výsledky navrhovaného projektu budou porovnány s ostatními získanými daty a tato práce bude tedy jistě přínosem pro znalost dlouhodobých dopadů kalamitní těžby na ekosystémy horských smrčiny. Získané výsledky by také mohly posloužit správám chráněných území při rozhodování, jaký typ managementu zvolit v případě disturbancí.

7. POUŽITÁ LITERATURA

Abbott D.T., Seastedt T.R., Crossley D.A. jr. (1980): Abundance, distribution and effects of clearcutting on Cryptostigmata in the Southern Appalachians. *Environmental Entomology* 9: 618 – 623.

Anderson J.M. (1975): Succession, diversity and trophic relationships of some soil animals in decomposing leaf litter. *Journal of Animal Ecology* 44: 475 – 495.

Arroyo J., Iturrondobeitia J.C. (2006): Differences in the diversity of oribatid mite communities in forest and agrosystems lands. *European Journal of Soil Biology* 42: 259 – 269.

Bače R., Janda P., Svoboda M. (2009): Vliv mikrostanoviště a horního stromového patra na stav přirozené obnovy v horském smrkovém lese na Trojmezné. *Silva Gabreta* 15 (1): 67-84.

Balogh J., Mahunka S. (1983): Primitive oribatids of the Palaearctic Region. Akadémia Kiadó, Budapest. 372 s.

Behan-Pelletier V.M. (1999): Oribatid mite biodiversity in agroecosystems: role for bioindication. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 74: 411 – 423.

Beschta R., Rhodes J.J., Kauffman J.B., Gresswell R.E., Minshall G.W., Karr J.R., Perry D.A., Hauer F.R., Frissell C.A. (2004): Postfire management on forested public lands of the Western United States. *Conservation Biology* 18: 957 - 967.

Bradstock R. A., Williams J. E., Gill A. M. (2002): Flammable Australia. The fire regimes and biodiversity of a continent. Cambridge University Press, Melbourne. 462 s.

Brázdil R., Dobrovolný P., Štekl J., Kotyza O., Valášek H., Jež J. (2005): History of weather and climate in the Czech lands VI: strong winds. Masaryk University, Brno. 378 s.

Bunnell F. (1995): Forest-dwelling fauna and natural fire regimes in British Columbia: patterns and implications for conservation. *Conservation Biology* 9: 636 – 644.

Carlson D.W., Groot A. (1997): Microclimate of clear-cut, forest interior and small openings in trembling aspen forest. *Agricultural and Forest Meteorology* 87: 313 - 329.

Cianciolo J.M., Norton R.A. (2006): The ecological distribution of reproductive mode in oribatid mites, as related to biological complexity. *Experimental and Applied Acarology* 40 (1): 1 – 25.

Coleman D.C. (2008): From peds to paradoxes: Linkages between soil biota and their influences on ecological processes. *Soil Biology and Biochemistry* 40: 271 – 289.

Coleman D.C., Crossley D.A. jr., Hendrix P.F. (2004): *Foundamentals of Soil Ecology*. Academic Press Inc., second edition, San Diego. 404 s.

Daniel M., Černý V. (edis) (1971): *Klíč zvířeny ČSSR, díl IV. Československá akademie věd, Praha*. 604 s.

Denegri G., Bernadina W., Perez-Serrano J., Rodriguez-Caabeiro F. (1998): Anoplocephalid cestodes of veterinary and medical significance: review. *Folia Parasitologica* 45: 1 – 8.

Drábek O., Borůvka L., Pavlů L., Nikodem A., Pírková I., Vacek O. (2007): Grass cover on forest clear-cut areas ameliorates some soil chemical properties. *Journal of Inorganic Biochemistry* 101: 1224 – 1233.

Driscoll C.T., Driscoll K.M., Mitchell M.J., Raynal D.J. (2003): Effects of acidic deposition on forest and aquatic ecosystems in New York State. *Environmental Pollution* 123: 327 – 336.

Driscoll C.T., Lawrence G.B., Bulger A.J., Butler T.J., Cronan C.S., Eagar C., Lambert K.F., Likens G.E., Stoddard J.L., Weathers K.C. (2001): Acidic deposition in the Northeastern United States: Sources and inputs, ecosystem effects and management strategies. *BioScience* 51: 180 – 198.

Erdmann G., Scheu S., Maraum M. (2012): Regional factors rather than forest type drive the community structure of soil living oribatid mites (Acari, Oribatida). *Experimental and Applied Acarology* 57: 157 – 169.

Fischer A., Lindner M., Abs C., Lasch P. (2002): Vegetation dynamics in Central European forest ecosystems (near-naturals as well as managed) after storm events. *Folia Geobotanica* 37: 17-32.

Foster D.R., Aber J.D., Melillo J.M., Bowden R.D., Bazzaz F.A. (1997): Forest response to disturbance and anthropogenic stress. *BioScience* 47: 437 – 445.

Franklin J.F., Spies T.A., Van Pelt R., Carey A.B., Thornburgh D.A., Rae Berg D., Lindenmayer D.B., Harmon M.E., Keeton W.S., Shaw D.C., Bible K., Chen J. (2002): Disturbances and structural development of natural forest ecosystems with silvicultural implications, using Douglas-fir forest as an example. *Forest Ecology and Management* 155: 399-423.

Gergócs V., Hufnagel L. (2009): Application of oribatid mites as indicators (review). *Applied Ecology and Environmental Research* 7: 79 – 98.

Ghiljarov a kol. (1975): A key to the soil-inhabiting mites, Sarcoptiformes. Nauka, Moskva. 491 s.

Haimi J., Laamanen J., Penttinen R., Rätty M., Kopponen S., Kellomäki S., Niemelä P. (2005): Impacts of elevated CO₂ and temperature on the soil fauna of boreal forests. *Applied Soil Ecology* 30: 104 – 112.

Hais M., Kučera T. (2008): Surface temperature change of spruce forest as a result of bark beetle attack: Remote sensing and GIS approach. *European Journal of Forest Research* 127: 327 - 336.

Hågvar S., Solhøy T., Mong C.E. (2009): Primary succession of soil mites (Acari) in a Norwegian glacier foreland, with emphasis on oribatid species. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research* 41 (2): 219 – 227.

Harte J., Rawa A., Price V. (1996): Effects of manipulated soil microclimate on mesofaunal biomass and diversity. *Soil Biology and Biochemistry* 28 (3): 313 – 322.

Huhta V., Nurminen M., Valpas A. (1969): Further note on the effect of silvicultural practices upon the fauna of coniferous forest soil. *Annales Zoologici Fennici* 6: 327-334.

Huhta V., Persson T., Setälä H. (1998): Functional implications of soil fauna diversity in boreal forests. *Applied Soil Ecology* 10: 277 – 288.

Chen J., Franklin J.F., Spies T.A. (1993): Contrasting microclimates among clearcut, edge and interior of old-growth Douglas-fir forest. *Agricultural and Forest Meteorology* 63: 219 - 237.

Chocholoušková Z., Gutzerová N. (2003): Lesy na Šumavě. In: Dudák V. (ed.), Šumava – příroda, historie a život. Praha, Baset: 167 – 170.

Jonášová M. (2001): Regenerace horských smrčín po kůrovcové kalamitě. *Silva Gabreta* 6: 241 – 248.

Jonášová, M. (2008): Vítr a kůrovec obnovují horské smrčiny. *Šumava, léto 2008*: 4 - 7.

Jonášová M., Matějková I. (2007): Natural regeneration and vegetation changes in wet spruce forests after natural and artificial disturbances. *Canadian Journal of Forest Research* 37: 1907 – 1914.

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.

Jonášová M., Prach K. (2008): The influence of bark beetle outbreak vs. salvage logging on ground layer vegetation in Central European mountain spruce forests. *Biological Conservation* 141: 1525 – 1535.

Kaneko N., Sugawara Y., Miyamoto T., Hasegawa M., Hiura T. (2005): Oribatid mite community structure and tree species diversity: A link? *Pedobiologia* 49 (6): 521 – 528.

Kennedy A.D. (1994): Simulated climate change: a field manipulation study of polar microarthropod community response to global warming. *Ecography* 17: 131 – 140.

Lang K.D., Schulte L.A., Guntenspergen G.R. (2009): Windthrow and salvage logging in an old-growth hemlock-northern hardwoods forest. *Forest Ecology and Management* 259: 56 - 64.

Lawrence G.B., David M.B., Lovett G.M., Murdoch P.S., Burns P.A., Baldigo B.P., Thompson A.W., Porter J.H., Stoddard J.L. (1999): Soil calcium status and the response of stream chemistry to changing acidic deposition rates in the Catskill Mountains of New York. *Ecological Applications* 9: 1059 – 1072.

Lebedeva N.V., Lebedev V.D. (2008): Transport of oribatid mites to the polar areas by birds. *Interactive Acarology , Proceedings of the 6th European congress of Acarology, Montpellier*: 359 – 367.

Lehmitz R., Russell D., Hohberg K., Christian A., Xylander W.E.R. (2011): Wind dispersal of oribatid mites as mode of migration. *Pedobiologia* 54: 201 – 207.

Lehmitz R., Russell D., Hohberg K., Christian A., Xylander W.E.R. (2012): Active dispersal of oribatid mites into young soils. *Applied Soil Ecology* 55: 10 – 19.

Lindberg N., Engtsson J.B., Persson T. (2002): Effects of experimental irrigation and drought on the composition and diversity of soil fauna in a coniferous stand. *Journal of Applied Ecology* 39: 924 – 936.

Lindberg N., Bengtsson J. (2006): Recovery of forest soil fauna diversity and composition after repeated summer droughts. *Oikos* 114: 494 – 506.

Lindenmayer D.B., Noss R.F. (2006): Salvage logging, ecosystem processes, and biodiversity conservation. *Conservation Biology* 4: 949 - 958.

Lindo Z., Winchester N.N. (2006): A comparison of microarthropod assemblages with emphasis on oribatid mites in canopy suspended soils and forest floors associated with ancient western redcedar trees. *Pedobiologia* 50: 31 – 41.

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

Luxton M. (1981): Studies on the oribatid mites of a Danish beech wood soil, III. Introduction to the field populations. *Pedobiologia* 21: 301 – 311.

Maraun M., Migge S., Schaefer M., Scheu S. (1998): Selection of microfungus food by six oribatid species (Oribatida, Acari) from two different beech forest. *Pedobiologia* 42: 232 – 240.

Marshall V.G. (1972): Comparison of two methods of estimating efficiency of funnel extractors for soil microarthropods. *Soil Biology and Biochemistry* 4: 417 – 426.

Marshall V.G. (2000): Impact of forest harvesting on biological processes in northern forest soil. *Forest Ecology and Management* 133: 43 - 60.

Matsuko K. (1994): Specialized predation on oribatid mites by two species of the ant genus *Myrmecina* (Hymenoptera: Formicidae). *Psyche* 101: 159 – 173.

Melamud V., Beharav A., Pavlicek T., Nevo E. (2007): Biodiversity interslope divergence of oribatid mites at „EVOLUTION CANYON“ Mount Carmel, Israel. *Acta Zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae* 53 (4): 381 – 396.

Miko L., Stanko M. (1991): Small mammals as carriers of non-parasitic mites (Oribatida, Uropodina). In: Dusbábek F., Bukva V. (editors): *Modern Acarology*. Academia, Prague and SPB Academic Publishing: 395 – 402.

Norton R.A. (1994): Evolutionary aspects of oribatid mite life histories and consequences for the origin of Astigmata. In: Houck M.A. (ed.): *Mites: Ecological and Evolutionary Analyses of Life-History Patterns*. Chapman and Hall, New York: 99 – 135.

Noti M., André H.M., Ducarme X., Lebrun P. (2003): Diversity of soil oribatid mites (Acari: Oribatida) from High Catanga (Democratic Republic of Congo): a multiscale and multifactor approach. *Biodiversity and Conservation* 12: 767 – 785.

Ojala R., Huhta V. (2001): Dispersal of microarthropods in forest soil. *Pedobiologia* 45: 443 – 450.

Okland B., Bjornstad O.N. (2006): A resource-depletion model of forest insect outbreaks. *Ecology* 87 (2): 283 – 290.

Olsson B.A., Staaf H., Lundkvist H., Bengtsson J., Rosén K. (1996): Carbon and nitrogen in coniferous forest soil after clear-felling and harvest of different intensity. *Forest Ecology and Management* 82: 19 - 32.

Osler G.H.R., Murphy D.V. (2005): Oribatid mite species richness and soil organic matter fractions in agricultural and native vegetation soils in Western Australia. *Applied Soil Ecology* 29 (1): 93 – 98.

Pickett S.T.A., White P.S. (1985): *The ecology of natural disturbance and patch dynamics*. Academic Press Inc., San Diego. 475 s.

Platt W.J., Conell J.H. (2003): Natural disturbances and directional replacement of species. *Ecological Monographs* 73: 507-522.

Průša E. (1990): *Přirozené lesy České republiky*. Státní zemědělské nakladatelství, Praha. 248 s.

Pykälä J. (2004): Immediate increase in plant species richness after clear-cutting of boreal herb-rich forests. *Applied Vegetation Science* 7: 29 - 34.

Raspotnig G., Norton R.A., Heethoff M. (2011): Oribatid mites and skin alkaloids in poison frogs. *Biology Letters* 7: 555 – 556.

Runkle J.R. (1985): Disturbance regimes in temperate forests. In: Pickett S.T.A., White P.S. (editors): *The ecology of natural disturbance and patch dynamics*. Academic Press Inc., San Diego: 17 – 33.

Řezníčková Z. (2003): Osídlení Šumavy. In: Dudák, V. (ed.), *Šumava – příroda, historie a život*. Praha, Baset: 355 – 358.

Salmon S., Mantel J., Frizzera L., Zanella A. (2006): Changes in humus forms and soil animal communities in two developmental phases of Norway spruce forest on an acidic substrate. *Forest Ecology and Management* 237: 47 – 56.

Setälä H., Haimi J., Siira-Pietikäinen A. (2000): Sensitivity of soil processes in northern forest soils: are management practises a threat? *Forest Ecology and Management* 133: 5 – 11.

Schatz H., Behan-Pelletier V. (2007): Global diversity of oribatids (Oribatida: Acari: Arachnida). *Hydrobiologia* 595: 323 – 328.

Siepel H. (1996): The importance of unpredictable and short-term environmental extremes for biodiversity in oribatid mites. *Biodiversity Letters* 3: 26 – 34.

Siepel H., Maaskamp F. (1994): Mites of different feeding guilds affect decomposition of organic matter. *Soil Biology and Biochemistry* 26 (10): 1389 – 1394.

Siepel H., Rüter-Dijkman E.M. (1993): Feeding guilds of oribatid mites based on their carbohydrase activities. *Soil Biology and Biochemistry* 25 (11): 1491 – 1497.

Siira-Pietikäinen A., Penttinen R., Huhta V. (2008): Oribatid mites (Acari: Oribatida) in boreal forest floor and decaying wood. *Pedobiologia* 52 (2): 111 – 118.

Sjursen H., Michelsen A., Holmstrup M. (2005): Effects of freeze-thaw cycles on microarthropods and nutrient availability in a sub-Arctic soil. *Applied Soil Ecology* 28 (1): 79 – 93.

Skubala P., Kafel A. (2004): Oribatid mite communities and metal bioaccumulation in oribatid species (Acari, Oribatida) along the heavy metal gradient in forest ecosystems. *Environmental Pollution* 132: 51 – 60.

Skuhrový V. (2002): Lýkožrout smrkový v Bavorském lese a na Šumavě. *Živa* 5: 220-222.

Sovik G., Leinaas H.P., Ims R.A., Solhoy T. (2003): Population dynamics and life history of the oribatid mite *Ameronothrus lineatus* (Acari, Oribatida) on the high arctic archipelago of Svalbard. *Pedobiologia* 47: 257 – 271.

Sovik G. (2004): The biology and life history of arctic populations of the littoral mite *Ameronothrus lineatus* (Acari, Oribatida). *Experimental and Applied Acarology* 34: 3 – 20.

Spencer J.A. (1951): The role of Acari in the decomposition of forest litter. Unpublished special subject report. Department of forestry, University of Oxford.

Stamou G.P., Asikidis M.D., Argyropoulou M.D., Iatrou G.D. (1994): Respiratory responses of oribatid mites to temperature changes. *Journal of Insect Physiology* 41 (3): 229 – 233.

Starý J. (1990): Ekologie pancířníků (Acari: Oribatida) v sukcesní řadě půd. Kandidátská disertační práce, ÚPB ČSAV České Budějovice. 179 s.

Starý J. (2000a): List of oribatid mites (Acari: Oribatida) of the Bohemia, Czech Republic. *Sborník Přírodovědného klubu v Uherském Hradišti*, 5: 129-154.

Starý J. (2000b): List of oribatid mites (Acari: Oribatida) of the Moravia, Czech Republic. *Sborník Přírodovědného klubu v Uherském Hradišti*, 5: 155-173.

Starý J. (2008): Pancířníci (Acari: Oribatida) Šumavy a Krkonoš. Průběžná zpráva za řešení projektu 2B06012 *Management biodiversity v Krkonoších a na Šumavě v roce 2007*. 16 s.

Starý J., Block W. (1998): Distribution a biogeography of oribatid mites (Acari: Oribatida) in Antarctica, sub-Antarctic islands and nearby land areas. *Journal of Natural History* 32: 861 – 894.

- Starý J., Matějka K.** (2009): Společenstva pancířníků (Acari: Oribatida) ve výškovém gradientu v horských lesích postižených kůrovcem na Šumavě. Průběžná zpráva za řešení projektu 2B06012 *Management biodiversity v Krkonoších a na Šumavě* v roce 2008. 18 s.
- Sulkava P., Huhta V.** (2003): Effects of hard frost and freeze-thaw cycles on decomposer communities and N mineralisation in boreal forest soil. *Applied Soil Ecology* 22: 225 – 239.
- Svoboda, M.** (2005): Struktura horského smrkového lesa v oblasti Trojmezí ve vztahu k historickému vývoji a stanovištním podmínkám. *Silva Gabreta* 11 (1): 43 – 62.
- Svoboda M.** (2007): Efekt disturbance a hospodářských zásahů na stav lesního ekosystému - případová studie z oblasti tzv. Kalamitní svážnice na Trojmezí. In: *Aktuality šumavského výzkumu III*, Srní. 4. – 5.10.07. Správa NP a CHKO Šumava: 109 – 114.
- Svoboda M., Pouska V.** (2008): Structure of a Central-European mountain spruce old-growth forest with respect to historical development. *Forest Ecology and Management* 255: 2177 – 2188.
- Svobodová H.** (1992): Vývoj vegetace pleistocénu. In: Svoboda, J. (Ed.), *Paleolit Moravy a Slezska*. AÚ ČSAV, Brno. 63 – 67.
- Svobodová H., Reille M., Goeury C.** (2001): Past vegetation dynamics of Vltavský luh, upper Vltava river valley in the Šumava mountains, Czech Republic. *Vegetation History and Archeobotany* (2001) 10: 185 – 199.
- Šantrůčková H., Vrba J., Křenová Z., Svoboda M., Benčoková A., Edwards M., Fuchs R., Hais M., Hruška J., Kopáček J., Matějka K., Rusek J.** (2010): *Co vyprávějí šumavské smrčiny*. Správa NP a CHKO Šumava, Vimperk. 153 s.
- Taylor A.R., Wolters V.** (2005): Responses of oribatid mite communities to summer drought: The influence of litter type and quality. *Soil Biology and Biochemistry* 37: 2117 – 2130.
- Tsiafouli M.A., Kallimanis A.S., Katana E., Stamou G.P., Sgardelis S.P.** (2005): Responses of soil microarthropods to experimental short-term manipulations of soil moisture. *Applied Soil Ecology* 29: 17 – 26.
- Vacek, S., Podrázský, V.** (2003): Forest ecosystems of the Šumava Mts. and their management. *Journal of Forest Science* 49 (7): 291 – 301.

Wallwork J. A. (1960): Observations on the behaviour of some oribatid mites in experimentally controlled temperature gradients. *Proceedings of Zoological Society London* 135: 619-629.

Wallwork J. A. (1983): Oribatids in forest ecosystems. *Annual Review of Entomology* 28: 109 – 130.

Walter D., Proctor H. (1999): *Mites: ecology, evolution, and behaviour*. CABI Publishing, New York. 322 s.

Weigmann G. (2006): *Die Tierwelt Deutschlands, Teil 76: Hornmilben (Oribatida)*. Goecke and Evers, Keltern. 520 s.

Zaitsev A.S., Chauvat M., Pflug A., Wolters V. (2002): Oribatid mite diversity and community dynamics in a spruce chronosequence. *Soil Biology and Biochemistry* 34: 1919 – 1927.

7.1 Internetové zdroje

1 – <http://www.npsumava.cz/cz/1287/sekce/historie-krajiny/> (3.12. 2012)

2 - <http://www.npsumava.cz/cz/1291/sekce/druhova-skladba-lesu/> (3.12. 2012)