

Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích
Přírodovědecká fakulta



Bakalářská práce

**Dlouhodobý vliv kalamitní těžby na populaci půdních želvušek (*Tardigrada*)
v horských smrčínách NP Šumava**

Michala Bryndová

Vedoucí práce: RNDr. Miloslav Devetter, Ph.D., Biologické centrum AVČR

České Budějovice, 2011

Bryndová M. (2011): Dlouhodobý vliv kalamitní těžby na populaci půdních želvušek (Tardigrada) v horských smrčínách NP Šumava. [Long-term effect of salvage logging on soil tardigrade population in mountain spruce forest of Šumava National Park. Bc. Thesis, in Czech.] 27 p., Faculty of Science, The University of South Bohemia, České Budějovice, Czech Republic.

Anotace:

This theses represents the grant application for project funding engaged in long term effects of salvage logging on terrestrial tardigrade's population in mouintain spruce forest soil.

Prohlašuji, že svojí bakalářskou práci jsem 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 jejich 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 6. dubna 2011

Michala Bryndová

Poděkování

Díky patří mému školiteli, Mílovi Devetterovi, který si na mě udělal čas vždy, když jsem jej potřebovala, poskytl mi zázemí pro zkoumání želvušek a volný prostor pro seberealizaci. Děkuji za pochopení některých mých ryze studentských vlastností, jako jsou nevhodné načasování, občasná zapomnětlivost a ne právě ohromující spolehlivost.

Obsah

Název projektu:.....	1
1. Literární přehled	1
1.1 Úvod	1
1.2 Disturbance	2
1.3 Účinky kalamitní těžby.....	3
1.3.1 Teplota a vlhkost	4
1.3.2 Obecné dopady na půdu	7
1.3.2.1 pH	7
1.3.2.2 Živiny	7
1.3.2.3 Determinující faktory	7
1.3.3 Dopady na složení rostlinného společenstva	8
1.3.4 Dopad na půdní organismy.....	9
1.4 Reakce želvušek na těžbu	12
2. Cíle	13
3. Hypotézy.....	13
4. Metodika.....	13
4.1 Návrh experimentu:	13
4.1.1 Charakteristika území	13
4.1.2 Uspořádání experimentu.....	14
4.1.3 Zpracování vzorků.....	14
4.2 Rozpočet.....	16
4.3 Harmonogram.....	17
5. Očekávané výsledky	18
6. Literatura	19

Název projektu:

Dlouhodobý vliv na populaci půdních želvušek (*Tardigrada*) v horských smrčínách NP Šumava.

1. Literární přehled

1.1 Úvod

V Bavorském lese došlo v letech 1983-84 po vichřicích k rozsáhlým polomům, ležící dřevo nebylo zpracováno a byly tím vytvořeny vhodné podmínky pro rozvoj kůrovce (*Ips typographus* L.), který se následně přemnožil (Skuhravý 2002). Od devadesátých let se šířil i na českém území a zapříčinil zde velkoplošný rozpad horských smrčín v cenných partiích NP Šumava (Jonášová a Prach 2004).

V hospodářských lesích je obvykle oblast napadená kůrovcem určena k vytěžení holosečným způsobem. Zůstává otázkou jaký management zvolit v chráněných územích.

V rámci projektu budu na území NP Šumava posuzovat dlouhodobý vliv poddisturbanční těžby na populaci želvušek (*Tardigrada*). Má práce bude zároveň příspěvkem ke znalostem ekologie želvušek i znalostem dlouhodobých efektů poddisturbanční těžby na půdní prostředí horských smrčín a je součástí většího výzkumu, probíhajícího na stejných plochách a zkoumajícího další půdní charakteristiky – teplotu, vlhkost, chemismus a biologické vlastnosti půdy.

Bude možno diskutovat, který faktor je pro želvušky určující a na co dalšího má tento faktor vliv v oblasti regenerace ekosystému.

Želvušky jsou považovány za samostatný kmen mikroskopických organismů, většinou 200-300 μm velkých (Bartoš 1967). Jsou kosmopolitně rozšířené, vyskytují se v mořských i vnitrozemských vodách, půdě, sedimentech, ledovcích a na povrchu rostlin (Brusca a Brusca 2003).

Nejpočetnější skupinu tvoří terestrické želvušky, které žijí ve vlhkém prostředí půdy, hrabanky a rostlin, zejména mechů (Kinchin 1994, Ramazotti a Maucci 1995).

Celosvětově čítají kolem 800 druhů (Brusca a Brusca 2003, Nelson a Marley 2000). V ČR bylo zatím zaznamenáno přes 100 druhů (Bartoš 1967).

Při nepříznivých podmínkách jsou schopné vytvářet odolná stádia – buď kviescentní cysty nebo odolnější kryptobiotická tzv. „soudečkovitá“ stádia (Brusca a Brusca 2003). Zacystováním jsou želvušky schopné redukovat svůj metabolismus bez velkých ztrát vody,

proto cysty nejsou odolné vysokým teplotám (Nelson a Marley 2000) tak jako kryptobiotická stádia, která ztrácejí většinu tělní vody a produkují navíc ochranné bílkoviny, což jim umožňuje přežít extrémní podmínky, jako jsou teploty od blízkosti absolutní nuly až nad 100°C, vakuum, ionisující záření, ponoření do alkoholu, aj. (Brusca a Brusca 2003).

Populace želvušek jsou v rámci stanoviště velmi nerovnoměrně rozptýleny (Meyer 2006, Nelson a Marley 2000, Uhía a Briones 2002). Jejich populační dynamika vykazuje sezónní změny početnosti, mnoho želvušek výrazně navyšuje své počty na jaře a na podzim (*D.rugosum*, *H.dujardini*, *H.convergens*, *M.harmsworthi*) (Hallas a Yeates 1976, Kinchin 1994), jiné kolísají v průběhu celého roku (*D.pingue*), další na základě limitujících podmínek (*M.hufelandi*) (Schuster a Greven 2007).

Početnost není zaměnitelná s biomasou želvušek, na plochách s nejnižší hustotou populace může být jejich biomasa nejvyšší a naopak (Harada a Ito 2006).

Jejich výskyt, početnost a druhové složení jsou ovlivňované mnoha proměnnými, ale především vhodnou strukturou půdy, umožňující dostatečnou aeraci, protože želvušky jsou velmi citlivé na nedostatek kyslíku, dále periodickým vysycháním a dostupností potravy (Ramazzotti a Maucci 1995).

1.2 Disturbance

Přírodní disturbance jsou v rámci různých ekosystémů po celém světě jejich přirozenou součástí a většinou i klíčovými procesy obnovy (Pahl-Wostlová 1995). Udržují heterogenitu prostředí, biodiverzitu a zajišťují jejich (Lindenmayer a Noss 2006, Platt a Connell 2003) dlouhodobou stabilitu.

Činitelem přírodních disturbance může být oheň, vichřice, sucho, masové napadení hmyzím škůdcem aj. (Marshall 2000), přičemž spouštěcím mechanismem je patrně věk stromů – s rostoucím věkem klesá stabilita porostu a roste citlivost vůči narušení (Spiecker 2003).

Přírodní události se v různých typech biomů periodicky opakují a dlouhodobě se jejich pomocí obnovují rychlostí kolem 1 % porostu za rok (Picket a White 1985).

Dynamika obnovy a disturbanční režim biomů se liší v různých klimatických pásmech. V boreálních pásmech se lesy obnovují obvykle diskontinuálně na velkých plochách (v rámci tzv. velkého cyklu) (Jonášová 2008) po velkoplošných disturbancech, které se periodicky opakují v horizontu 50-200 let (Picket a White 1985).

Temperátní lesy se obnovují spíše na menších ploškách po úhynu jednotlivých stromů, kontinuálně v průběhu let (tzv. malý cyklus lesa) (Jonášová 2008, Picket a White 1985).

Není jasné, podle kterého z uvedených modelů se obnovují horské smrčiny střední Evropy determinované vyšší nadmořskou výškou.

V Evropě se disturbance v horských lesích opakovaně vyskytují (Firm, Nagel a Diaci 2009), dá se tedy předpokládat, že se les přirozeně obnovuje jejich pomocí, nicméně jiní autoři (Main-Knorn et al. 2009, Müller a Job 2009) uvádějí, že v poslední době se disturbance vyskytují častěji a v důsledku antropického působení. Smrčiny ve střední Evropě jsou antropicky ovlivněné zejména předchozím managementem lesů, znečištěním atmosféry a globální klimatickou změnou (Jonášová a Prach 2004, Krejčí 2008, Main-Knorn et al. 2009).

Společnost vnímá přírodní disturbance jako nepřírozený proces, snaží se stav, který považuje za porušený napravit (Beschta et al. 2004, Robinson a Zappieri 1999). V lesích NP Šumava byly zvoleny dva přístupy managementu k rozpadlým smrčínám: 1. asanační (stromy jsou vytěženy a dřevní hmota odvezena z ploch, jehlice ponechány) a 2. sukcesní (v partiích, kde je předpokládán delší vývoj lesa bez zásahu člověka, je les ponechán přirozenému vývoji) (Jonášová a Prach 2004).

Nápravná opatření v podobě kalamitní těžby mají však často větší dopad na ekosystém než samotná přírodní disturbance (Lindenmayer a Noss 2006).

1.3 Účinky kalamitní těžby

Změny probíhající v horizontu 10 let následujících po kalamitní těžbě budeme pokládat pro potřeby této studie za krátkodobé. Bezprostředně po disturbanci i kalamitní těžbě se ekosystém výrazně mění, reaguje na rychlou změnu podmínek (Rykiel 1988). Těžba narušuje mikrotopografii terénu, půdní strukturu, mění hydrologický cyklus a cykly živin, mikroklima a kvalitu i kvantitu organické hmoty (Franklin et al. 2002, Lindemayer a Noss 2006, Marshall 2000).

Studií zkoumajících dlouhodobý vliv (více než 10letý) kalamitní těžby na ekosystém a jeho další vývoj je velmi málo. Je náročné zkoumat dlouhodobé efekty, protože je složité interpretovat, zda pozorované změny v ekosystému jsou důsledkem kalamitní těžby či změnami v rámci přirozeného vývoje (Marshall 2000). Většina autorů se například shoduje, že ponechání potěžebních zbytků na ploše má dlouhodobý pozitivní vliv na růst nových stromů a připisuje tento jev uvolňujícím se živinám (Helmisaari et al. 2011, Smolander et al. 2010), ale Wall a Hytönen (2010) ukazují, jak snadno se můžeme mýlit. V jejich studii vykazovala organická hmota ponechaná po těžbě na ploše také velký vliv na růst stromů, ale

pokud vzali v potaz rozdíl v nadmořské výšce obou studovaných ploch, vycházela nadmořská výška statisticky jako mnohem významnější faktor.

Je nutné si uvědomit, že dopady těžby na organismy jsou druhově specifické a závisí i na typu lesa a typu disturbance. Podle toho se bude měnit také faktor, který bude sukcesi na asanované holoseči determinovat nejvíce.

1.3.1 Teplota a vlhkost

Vlhkost a teplota jsou rozhodujícími faktory pro druhové složení a distribuci společenstev v ekosystému (Chapin et al. 1987). Vysoké teploty mohou snižovat půdní vlhkost (Geiger 1965), komplikovat regeneraci porostu (Carlson a Groot 1997) a snížit počty půdních organismů nebo způsobit jejich úplné vymizení (Uhía a Briones 2002).

Holoseče obvykle vykazují vyšší průměrné teploty oproti vzrostlému lesu a větší fluktuace jak teploty vzduchu nad porostem, tak v půdě (Chen, Franklin a Spies 1993, Geiger 1965). Teplota a její fluktuace se zvětšují s plochou holiny (Carlson a Groot 1997). Teploty půdy na holoseči oproti vzrostlému lesu se mohou v rámci rozdílu denních a nočních teplot lišit až o 14 či 17°C (Carlson a Groot 1997, Chen, Franklin a Spies 1993). Tyto extrémy jsou silně sezónní, mimo růstovou sezónu rozdíly mezi těmito dvěma typy ploch nejsou statisticky významné (Carlson a Groot 1997).

Rozdíly teplot mezi holosečí a rozpadlým lesem budou podobně výrazné jako mezi holosečí a zralým lesním porostem. Hais a Kučera (2008) referují pro oblast Šumavy velké rozdíly v kolísání teplot během dne a noci mezi asanovanými a bezzásahovými plochami, přičemž nenarušený vzrostlý les a rozpadlá smrčina se od sebe teplotou signifikantně nelišili (jejich diurnální kolísání se pohybovalo v obou případech v rozmezí 10°C), ale na plochách asanovaných se fluktuace mezi dnem a nocí pohybovaly v rozmezí 30°C. Na tomto příkladu je zřejmé, že důsledky přírodní disturbance nelze zaměňovat za důsledky těžby a těžbu vyspělého porostu nelze zaměňovat s kalamitní těžbou, neboť teploty a jejich kolísání v rozpadlé a následně vytěžené smrčině jsou mnohem větší.

Se zarůstáním půdy vegetací se teplotní rozdíly mezi vytěženou disturbovanou plochou a pouze disturbovanou plochou zmenšují (Carlson a Groot 1997), pokud nedojde k obnovení vegetačního krytu, mohou být změny teplot trvalé (Lewis 1998).

Teploty půdy jsou závislé na porušení povrchové vrstvy organické hmoty – ta působí jako izolace, takže sama se sice přehřívá, ale udržuje minerální vrstvu pod sebou stále chladnou, při jejím porušení se přehřívá i minerální vrstva (Bhatti et al. 2000).

V důsledku vyšších teplot a větších odtoků na holosečích je vlhkost nižší než v prostředí lesa (Geiger 1965). Pro udržení vlhkosti a snížení jejích fluktuací je důležité zachování vrchní organické vrstvy (Bhatti et al. 2000). Odumřelé kmeny ponechané na ploše mají pro zadržování vody velký význam, zpomalují odtok, zadržují vodu ve své biomase a stíněním povrchu snižují výpar (Jonášová 2008). Stínění povrchu je v udržení mikroklimatu jedním ze statisticky nejvýznamnějších faktorů (Ma et al. 2010).

Želvušky jsou existenčně závislé na vodě, jejich aktivita je podmíněna přítomností alespoň vodního filmu na povrchu jimi obývaného prostředí (Bertolani et al. 2004). Hydratace pro ně ale většinou není limitujícím faktorem, mnohé druhy potřebují pro úspěšné přežívání populace periodické vysychání prostředí (Ramazzotti a Maucci 1995), v porostech se stabilně vlhkým prostředím je početnost želvušek nízká (Uhía a Briones 2002). Zvýšená hydratace může mít na početnost želvušek dokonce negativní vliv (Hyvönen a Persson 1996, Jönsson

2007). Větší obsah vody může působit pozitivně na kompetitory a predátory želvušek, kteří je následně vytlačují (Morgan 1977), vlhkost může podporovat nárůst hub parazitujících na želvuškách, případně rozvoj houbových hyf vyplňujících intersticiální prostory, které želvušky obývají a tím jim konkurují (Morgan 1977). Saturace prostředí vodou může být také limitující z hlediska dostatku kyslíku (Briones, Ineson a Pearce 1997), může zapříčinit vysokou mortalitu mladých jedinců a inhibovat rozmnožovací cyklus (Morgan 1977).

Pro úspěšnost přežití kryptobiotického stavu má zásadní význam obsah vody v prostředí před vstupem do anabiózy, při nedostatku vody může stoupat mortalita kryptobiotických stádií při návratu do aktivní fáze (Wright 1991).

Dostatečná vlhkost může být důležitá také pro udržení vhodné struktury půdy, zejména je-li již narušená např. kultivací, po sušším období s vysokými teplotami mohou srážky půdní strukturu vhodnou pro želvušky narušit (Fleeger a Hummon 1975).

S rostoucími srážkami roste průměrná délka jejich těla (Morgan 1977), což nemusí být pozitivní, protože s rostoucí velikostí želvušek klesá pravděpodobnost přežití anabiózy (Bertolani et al. 2004).

Některé želvušky vykazují vyšší afinitu k vodnímu prostředí než jiné (Schuster a Greven 2007). Dají se rozdělit na druhy:

- **hydrofilní** – žijící trvale ve vodním prostředí
- **hygrofilní** - obývající periodicky vysychající habitaty (*M.hufelandi*, *H.dujardini*, většina druhů r. *Diphascon*)
- **xerofilní druhy** – přežívající ve „water stress“ habitatech (*Milnesium tardigradum* , *Hypsibius oberhauseri*)
- **euryekní** - mají vůči vlhkosti širokou valenci a vykazují indiferentní odpovědi na změnu vlhkosti (*M.richtersi*, *M.harmsworthi*, *M.hufelandi*, *M.arenolatus*, *M.frucatus*) (Ramazzotti a Maucci 1995, Wright 1991).

Zejména u euryekních druhů může být limitujícím faktorem spíše dostupnost potravy – např. pro *M. harmsworthi* je limitující počet hlístic, ne vlhkost (Hallas a Yeates 1972).

Vliv teploty je také druhově specifický, některé želvušky reagují na vyšší vlhkost pozitivně (*M.hufelandi*, *M.patients* a *M.harmsworthi*), jiné negativně (*H.dujardini*, *H.convergens*, *H.scabropygus*, *H. pallidus* a *D.rugosum*) a některé indiferentně (*M.richtersi*, *D.pingue* a *I.prosostomus*) (Morgan 1977, Schuster a Greven 2007).

Želvušky vykazují obvykle vyšší populační hustoty na sluncem ozářených plochách. (Kinchin 1994, Ramazzotti a Maucci 1995).

Druhová diverzita s nadmořskou výškou stoupá a dosahuje maxima mezi 1000 a 2000 m.n.m. (Dastyh 1988, Guil et al. 2009, Ramazzotti a Maucci 1995). Kathman a Cross (1991), kteří jako jediní použili replikativní vzorkování a parametrické testy pro vyhodnocení, nezjistili žádnou závislost početnosti či diverzity druhů na nadmořské výšce a předpokládají vyšší vliv mikropodmínek, je tedy možné, že spíše než nadmořská výška to budou faktory, které se s nadmořskou výškou mění – např. teplota, letní srážky (Guil et al. 2009) aj. Čím nižší je teplota, tím vyšší bývá druhová rozmanitost želvušek (Schuster a Greven 2007).

1.3.2 Obecné dopady na půdu

1.3.2.1 pH

Po těžbě lesního porostu se zvyšuje pH, na němž závisí struktura mikrobiální biomasy, tj. především hub a bakterií (Bååth et al. 1995), ale také abundance želvušek (Sánchez-Moreno, Ferris a Guil 2008) a jejich druhová diverzita - na nižším pH je obvykle diverzita vyšší (Dastych 1988, Guil et al. 2009). Vliv zvýšeného pH na mikrobiální společenstvo po těžbě přetrvává i po 12 letech, kdy se pH vrátí na původní nižší hodnotu (Arnebrandt, Bååth a Söderström 1990). Změny pH pravděpodobně působí nepřímo, mění nějakou vlastnost půdy, která poté ovlivňuje mikrobiální společenstvo (Bååth et al. 1995). Je možné, že vyšší hodnoty pH zpřístupňují větší množství rozložitelné organické hmoty (Persson et al. 1989), která jako zdroj potravy užívá větší množství organismů a respirace roste (Bååth et al. 1995).

1.3.2.2 Živiny

Po velkoplošném rozpadu lesa se zvyšuje dostupnost dusíku v půdě (Lovett a Ruesink 1995), po vytěžení se dusík proplavuje z půdy v ještě větší míře (Šantrůčková et al. 2010), množství ponechaných potěžebních zbytků nemá krátkodobě na obsah dusíku a jeho dostupnost vliv (Goodman a Hungate 2006).

I po mnoha letech jsou zřejmé rozdíly v chemismu a fyzikálních vlastnostech půdy mezi těženy a netěženými narušenými plochami. Po 16 letech od těžby zůstává na holoseči menší obsah dusíku a uhlíku oproti vyspělému lesu (Olsson et al. 1996). Aber, Botkin a Melillo (1978) modelováním dospěli k názoru, že po 20. roce od vytěžení porostu by měl obsah dusíku a uhlíku začít stoupat a po 60-80 letech být na úrovni vyspělého lesa.

Pokles či nárůst obsahu dusíku po těžbě bude záviset na konkrétním lesním porostu (Olsson 1996), některé lesy budou na změny dusíku náchylnější, např. v málo produktivních ekosystémech budou jeho ztráty pro organismy významnější (Bengtsson et al. 1998).

Při větším množství anorganického dusíku v půdě se populace mnoha organismů zmenšují např. *Nematoda* (Hyvönen a Persson 1996, Sohlenius 1982), ale početnost želvušek se zdá být na obsahu anorganického dusíku nezávislá (Sánchez-Moreno, Ferris a Guil 2008).

1.3.2.3 Determinující faktory

Důležitým faktorem dlouhodobých změn jsou zbytky biomasy ponechané po těžbě na místě (Powers et al. 2005), ovlivňují vlhkost, teplotu, druhové složení i produktivitu ekosystému (Bengtsson et al. 1998, Powers et al. 2005). Smolander et al. (2010) dokládají po 20 letech

sníženou mineralizaci uhlíku a dusíku bez ponechaných potěžebních zbytků a tudíž nižší mikrobiální aktivitu. Wall a Hytönen (2010) nedospěli k signifikantnímu rozdílu v obsahu půdních živin mezi plochami se zbytky a bez zbytků ani po 30 letech od kalamitní těžby, přesto ponechaná biomasa na růst stromů patrně vliv měla, Wall a Hytönen (2010) uvažují ochranu před mrazem a kompeticí.

Retence potěžebních zbytků na ploše může pufovat změny pH (Bélanger, Paré a Yamasaki 2003, Staaf a Olsson 1991), byť v jiných studiích tato presumpce byla nepotvrzena (Wall a Hytönen 2010).

Těžba dlouhodobě mění mikrotopografii terénu (Lang et al. 2009), přitom struktura prostředí má silný vliv na druhové složení, vývoj, funkce a procesy v ekosystému (Franklin et al. 2002) a ovlivňuje druhovou rozmanitost želvušek (Guil et al. 2009). Mikrotopograficky je ovlivněná také prostorová variabilita mikroklimatu (Ma et al. 2010).

1.3.3 Dopady na složení rostlinného společenstva

Rostliny v bylinném patře mohou nabývat až dvojnásobné diverzity druhů na holosečích oproti plochám vyspělého lesa (Pykälä 2004), ačkoli často jsou to rostliny charakterizovatelné spíše jako luční než lesní druhy (Lang et al. 2009). Diverzita však může být snížena úbytkem mechů, které po těžbě téměř zcela vymizí, což může výrazně snižovat také druhovou rozmanitost želvušek, které jsou na mechy vázané (Sohlenius 1982).

Změny rostlinného společenstva mohou měnit teplotu půdy, např. některé druhy trav ji mohou snižovat a oddalovat odtání sněhu (Goodman a Hungate 2006). Změny v druhovém složení rostlin mohou ovlivňovat i diverzitu jiných organismů např. *Nematoda* (Háněl 2004), a tím nepřímo měnit i složení nebo početnost populace želvušek.

Na ponechaném rozkládajícím se dřevě jako jsou odumřelé kmeny stromů, pařezy a hromady větví jsou teploty vyšší a sníh odtává rychleji, proto je ponechaná dřevní hmota vhodným mikrostanovištěm pro přirozenou obnovu semenáčků (Jonášová a Prach 2004).

Podisturbanční těžba dlouhodobě mění vzorec následné sukcese rostlinného společenstva (Cooper- Ellis et al. 1999, Foster et al. 1997). Změna společenstva v dlouhodobém měřítku může být způsobena různými faktory, a nemusí se vždy jednat o odpověď na kalamitní těžbu.

Na neasanovaných plochách zůstávají stínomilné lesní druhy dřevin, zatímco na asanovaných plochách se objevují pionýrské dřeviny (Palik a Kastendick 2009). V bylinném patře zůstávají i po několika desítkách let na kalamitně vytěžených plochách spíše druhy luční a reagující pozitivně na disturbance, zatímco na nevytěžených plochách přežívají lesní druhy bylin (Lang et al. 2009). Tyto výsledky naznačují, že plochy ponechané samovolnému vývoji zůstávají funkčním lesním ekosystémem, těžené plochy vykazují jiné podmínky, v důsledku toho jiné druhové složení a patrně i změnu funkce. V tomto případě se dá předpokládat, že změna druhového složení rostlinného společenstva je odpověď na vytěžení porostu.

Ve Wisconsinu byly tsugové lesy nahrazené na obou plochách – asanovaných i neasanovaných - širokolistými druhy listnatých stromů rodů *Ulmus*, *Tilia*, *Betula* aj. (Lang et al. 2009), což poukazuje spíše na vliv celkové nestability tohoto typu porostu na daném místě ve Wisconsinu. Schelhaas, Nabuurs a Schuck (2003) naznačují, že důvodem častějšího výskytu disturbancí a zvýšené nestability lesů může být globální klimatická změna.

Mezi želvuškami nebyla pozorována úzká specializace na jeden druh rostliny, a pokud ano, pak spíše z důvodu vhodnějších podmínek, které ta rostlina skýtala (Ramazzotti a Maucci 1995). Typ vegetační jednotky ale ovlivňuje druhovou diverzitu želvušek (Guil et al 2009).

1.3.4 Dopad na půdní organismy

Na většinu půdních organismů má holosečný způsob hospodaření krátkodobě negativní nebo neutrální vliv (Huhta 1976, Mashall 2000), většina z nich na krátkou dobu v rámci prvních deseti let po holoseči převyší počty organismů dané skupiny v kontrolu vyspělého lesa, ale pak vždy klesne (Huhta et al. 1967, Huhta 1976, Sohlenius 1982, Sundman et al. 1978). Odpověď organismů se může lišit i v rámci jedné taxonomické skupiny, např. *Oribatida* mohou během čtvrtého a pátého roku po holoseči početně narůstat nad úroveň počtů v lesní ploše (Malmström et al. 2009), ale mohou vykazovat i zcela opačný trend (Karpinen 1957). Na Šumavě jsou počty roztočů na asanovaných plochách nižší oproti lesnímu porostu i neasanovaným rozpadlým smrčinám (Šantrůčková et al. 2010).

V prvních pěti letech po těžbě lze na holosecích pozorovat náhlý nárůst biomasy a respirace (Malmström et al. 2009), za který jsou zodpovědné z větší části roupice (*Enchytraeida*) (Huhta 1976). Pozitivně nebo neutrálně na holoseč obvykle reagují také chvostoskoci (*Collembolla*) (Malmström 2009, Marshall 2000). Ale na plochách s kalamitní těžbou i chvostoskoci reagují nižší početností (Šantrůčková et al. 2010), což opět podtrhává

fakt, že výsledky studií na vliv těžby v nenarušeném porostu nelze zaměňovat s výsledky studií z kalamitní těžby.

Odpověď záleží i na typu lesa a zeměpisné šířce. Uhía a Briones (2002) ve Španělsku po holoseči zaznamenali úbytek roupic, který byl patrně vyvolaný vysokými teplotami a suchem panujícími v srpnu. Huhta (1976) pozoroval u některých organismů opačné vzorce početnosti po vytěžení porostu na severu a jihu Finska např. u pavouků, brouků a larev dvoukřídlých. Je patrné, že pro různé organismy a plochy lesa budou určující různé faktory.

Organická hmota je faktorem nejvíce determinujícím vývoj lesa následující po disturbanci. Bezprostředně po holoseči jsou negativně ovlivněny odvozem organické hmoty např. hlístice, roupice a houby (Bååth 1980). Otázkou je, zda je to její klimatizující vliv zapříčiňující stabilnější, nižší teploty a dostatek vlhkosti nebo vstup živin z rozkladu její biomasy.

Sohlenius (1982) připisuje abundance hlístic (*Nematoda*) a vírníků (*Rotifera*) na svých plochách oběma vlivům organické hmoty, zvýšení anorganického dusíku naopak vedlo k snížení početnosti *Nematoda*. Huhta (1976) klade důraz na přísun živin do ekosystému. Podobný vliv organické hmoty potvrzuje i výzkum, který sledoval abundanci různých druhů půdní fauny po deseti letech od vytěžení v produktivně chudším boru a v produktivnější smrčině. Počty mikrodetrivotorních larev dvoukřídlých (*Diptera*) a fungivorních chvostoskoků se signifikantně snížily jen v produktivně chudším boru, což naznačuje, že živiny jsou zásadním faktorem pro rozvoj fauny (Bengtsson et al. 1998).

Bååth (1980) zpochybnil předpoklad, že organická hmota ponechaná na stanovišti může mít nějaký vliv z důvodu vstupu organicky rozložitelných látek, protože v opadaných jehlicích je akumulováno 10x víc biomasy než v ročním opadu kontrolních ploch vzrostlého lesa, mnohem pravděpodobnější je podle něj, že ponechaná biomasa má vliv na udržení mikroklimatu.

Kolem 13 roku po holoseči abundance většiny skupin (*Oribatida*, *Nematoda*, *Rotatoria*, *Chilopoda*, *Protura*, larvy brouků a *Diptera*) klesají či vykazují neutrální odpověď na těžbu (Huhta 1976).

Největší negativní vliv je dlouhodobě pozorovatelný u organismů na vrcholu potravního řetězce a pohyblivějších druhů (Bengtsson et al. 1998). Podobné výsledky potvrzují studie z Britské Kolumbie, kde po 80 letech od těžby a disturbance stále nebyly přítomné některé druhy brouků (Brumwell, Craig a Scudder 1998) a také z Finska, kde nízké počty populací

vykazovali pavouci a také brouci (Huhta 1976). Zajímavé je, že odpověď brouků se lišila v závislosti na zeměpisné šířce – na severu biomasa brouků na holosečích dlouhodobě převyšovala kontrolní plochy vyspělého lesa, zatímco na jihu vykazovala dlouhodobý pokles populace. Bengtsson et al. (1998) dospěli k závěru, že závisí na produktivitě ekosystému, a že negativní dopady poddisturbanční těžby jsou zřejmější právě v méně produktivních ekosystémech. Huhta (1976) produktivitu svých pokusných ploch na severu a jihu nestanovoval, ale je možné, že rozdíl v obsahu živin zapříčinil jeho rozdílné výsledky.

Pro početnost a druhové složení želvušek je důležitá dostupnost potravy a další mezipopulační vztahy jako jsou predace, kompetice a parazitismus (Ramazzotti a Maucci 1995).

Želvušky se primárně živí detritem, bakteriemi, řasami, prvoky, vířníky, hlísticemi a jinými želvuškami (Brusca a Brusca 2003). Některé jsou karnivorní (*M.harmswothi*, *M.richtersi*), jiné herbivorní (*D.scoticum*, *H.dujardini*) a najdeme mezi nimi i potravní generalisty (*M.hufelandi*). Býložravé druhy želvušek se mohou příležitostně pro zvýšení reprodukční úspěšnosti žít také karnivorně (Higgins 1959).

Velmi silné vztahy panují obvykle mezi želvuškami, hlísticemi a vířníky, jejichž počty bývají korelovány (Harada a Ito 2006, Ramazzotti a Maucci 1995).

Želvušky mohou fungovat jako významní regulátoři *Nematoda* v půdě (Hohberg a Traunspurger 2005, Sánchez-Moreno, Ferris a Guil 2008), což vychází nejen z typicky pozorovaných pozitivních závislostí želvušek na hlísticích (Hallas Yeates 1972), ale i z množství hlístic, které jsou želvušky schopné pozřít v rámci manipulativních pokusů (Hohberg a Traunspurger 2005, Sánchez-Moreno, Ferris a Guil 2008). Rychlost predace může stoupat s hustotou kořisti, ale závisí také na velikosti kořisti i želvušky, chování kořisti, teplotě prostředí a na textuře půdy (Hohberg a Traunspurger 2005).

Sohlenius (2004) naopak pozoroval negativní závislost výskytu želvušek na počtu hlístic. Důvodem může být přítomnost dostatečného množství predátorů želvušek v půdě – omnivorních hlístic a členovců (Sánchez-Moreno, Ferris a Guil 2008), zejména členovci mají schopnost výrazně redukovat počty želvušek (Hyvönen a Persson 1996).

Želvušky mají patrně schopnost regulovat kromě hlístic také měňavky, nálevníky (Berg et al. 2001) a vířníky (Harada a Ito 2006).

Primárními predátory želvušek jsou zejména hlístice, roztoči, chvostokoci, jiné želvušky, pavouci a hmyzí larvy (Ramazzotti a Maucci 1995).

Parazitují na nich především některé houby a *Sporozoa* (Ramazzotti a Maucci 1995).

Odpovědi želvušek na změny různých faktorů po těžbě budou pravděpodobně druhově specifické.

1.4 Reakce želvušek na těžbu

Na základě již existujících výzkumů vliv těžby může být pro početnost želvušek negativní (Sohlenius 1982, Huhta 1976), ale patrně i neutrální Jönsson (2003), přičemž pozitivní vliv na jejich početnost může mít ponechání potěžebních zbytků na ploše (Sohlenius 1982). V průběhu let může jejich početnost fluktuovat a krátkodobě převýšit početnost v nenarušeném prostředí, zejména v prvních pěti letech po těžbě (Huhta 1976, Malmström et al. 2000, Sohlenius 1982).

V některých výzkumech byly želvušky početnější na odlesněných plochách kvůli stabilně nízkým počtům ve vyspělém lese (Uhía a Briones 2002) nebo díky jejich schopnosti rychle obsadit uvolněnou niku v případě vymizení jejich predátorů z řad členovců (Sánchez-Moreno, Ferris a Guil 2008).

Pokud změny vlhkosti a teplot v důsledku těžby pro ně nejsou limitující, pak je možné, že pro ně budou výhodou, protože želvušky jsou schopné nepříznivé podmínky přečkat, zatímco část jejich potencionálních predátorů a konkurentů nikoli.

Pokud by na vytěžených plochách chyběli karnivorní členovci, mohli by želvušky fungovat jako významní regulátoři hlístic.

Cílem této studie je přispět ke komplexnímu výzkumu dlouhodobého vlivu asanačního versus sukcesního přístupu na půdu srovnáním populačních parametrů želvušek (*Tardigrada*).

Má studie je součástí celostního výzkumu sledujícího různé charakteristiky půdy – teplotu, vlhkost, bylinný kryt, chemismus a biologické aspekty půdy.

2. Cíle

1. Posoudit dlouhodobý vliv kalamitní těžby na početnost, druhovou rozmanitost a biomasu želvušek.
2. Stanovit, které ze změn probíhajících po kalamitní těžbě mají největší dopad na početnost a druhové složení želvušek.
3. Stanovit rozdíly početnosti a druhové rozmanitosti želvušek mezi různými mikrostanovišti.
4. Prezentovat získaná data jako podklad pro rozhodování správy CHKO a NP Šumava při vytváření managementu.

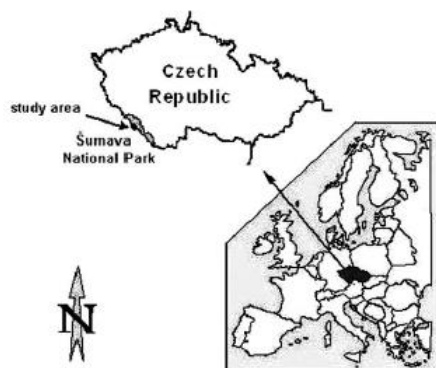
3. Hypotézy

1. Kalamitní těžba bude mít pozitivní vliv na početnost želvušek, ale sníží jejich druhovou rozmanitost.
2. Faktorem, který bude určovat změny v uvedených populačních parametrech želvušek nejvíce, bude vlhkost, ale na trvale zamokřených plochách bude počet želvušek nízký.
3. Dále očekávám, že početnost želvušek se bude lišit v závislosti na mikrostanovišti.

4. Metodika

4.1 Návrh experimentu:

4.1.1 Charakteristika území



Pro výzkum jsme přejali devět výzkumných ploch od Magdy Jonášové a Karla Pracha (2004), na nichž prováděli výzkum vlivu rozpadu lesa a kalamitní těžby na druhové složení podrostní vegetace a regeneraci smrku.

Plochy se nachází v blízkosti obce Modrava, v okolí Březníku. Jedná se o klimaxový porost horské smrčiny, kde ve stromovém patře dominuje

Obr.1: Poloha Šumavy v rámci Evropy (Jonášová a Prach 2004).

smrk ztepilý (*Picea abies*) s příměsí jeřábu ptačího (*Sorbus aucuparia*), v bylinném patře převažuje *Calamagrostis villosa*, *Avenella flexuosa* a *Vaccinium myrtillus* s výskytem dalších druhů. V podmáčených částech mohou dominanty bylinného patra tvořit spíše *Eriophorum vaginatum* a *Sphagnum* sp.

Klima je chladné s průměrnými ročními teplotami kolem 4°C a vlhké s průměrnými srážkami kolem 1500 mm/rok. Podloží je tvořeno především rulami a granodiority, převažujícím půdním typem je podzol, v podmáčených oblastech může být také histosol či glejosol.

4.1.2 Uspořádání experimentu

Jedná se o 3 typy stanovišť a na každém typu stanovišť máme celkem 3 plochy jako opakování.

1. plochy rozpadlých smrčín v bezzásahovém režimu (S3,S5,S7)
2. plochy ve vytěžených rozpadlých smrčinách (P3,P5,P7)
3. plochy v zamokřených rozpadlých smrčinách (M1,M3, M4)

Na každé ploše jsou stanoveny 3 typy mikrostanovišť, pod odlišným typem vegetace, na nichž budeme odebírat půdu - borůvčí, mech a dominující travina. A pod každým mikrostanovištěm na jedné ploše budeme odebírat tři vzorky jako opakování. Tzn. celkem 81 vzorků z jednoho odběru.

4.1.3 Zpracování vzorků

Odběr

Odběr bude prováděn dvakrát ročně na jaře a na podzim. Vzorky odebereme odběrovou sondou válcovitého tvaru o ploše 10 cm². Z vrtu uložíme prvních 10 cm do mikrotenových sáčků a do zpracování uchováme v chladu.

Extrakce

Želvušky z půdy budeme extrahovat pomocí extraktoru, konstruovaného na principu Baermannovy nálevky (Baermann 1917), v prostředí tepelného a světelného gradientu.

Z každého opakování odvážíme 20-30 g půdy. Tento vzorek umístíme na síto z gázy, přes které převrstvíme ještě jedna vrstva slabé buničiny pro větší efektivitu separace složek půdy.

Síto uložíme do vodního prostředí v trychtýři zakončeným zkumavkou a naplněným destilovanou vodou a necháme na něj působit teplo žárovek, které v části extraktoru se vzorky budeme termostaticky udržovat při teplotě do 25°C. Želvušky budou před teplem unikat, prolezou skrz námi vyhotovené síto, sklouznou po stěně trychtýře dolů do zkumavky, na jejímž dně se želvušky zakoncentrují a kde budeme udržovat teplotu do 10°C. Extrakce probíhá po dobu 24 hodin.

Preparáty

Ze zkumavek odsajeme opatrně vodu tak, abychom prostředí ve zkumavce nezvířili, kromě posledních 0,5 cm na dně, kde jsou zakoncentrovány želvušky. Tento poslední 0,5 cm vody pipetou přeneseme na podložní sklíčko. Zkumavku 2x vypláchneme malým množstvím destilované vody, kterou vždy přeneseme na podložní sklíčko se želvuškami.

Přebytečnou vodu na sklíčku pomalu odpaříme nad hořícím kahanem. Po odpaření většiny vody želvušky zafixujeme v médiu PVA (viz. níže), preparační jehlou oba roztoky promícháme, tak aby všechny želvušky byly v PVA a překryjeme krycím sklem. PVA po cca týdnu vyschne a těla želvušek zprůhlední, tehdy je možné se vzorky dále pracovat.

Příprava PVA: V kádince zahříváné ve vodní lázni rozmícháme 2 g práškového polyvinylalkoholu v 7 ml 70% acetonu, přidáme 5 ml destilované vody, 5 ml glycerinu, 5 ml kyseliny mléčné a dalších 5 ml destilované vody, pečlivě mícháme až do vyčeření.

Ve vzorcích spočteme počet želvušek a určíme jejich druhové složení a spočteme jejich biomasu. Výsledky statisticky vyhodnotíme a budeme zjišťovat závislost želvušek na dalších zjišťovaných proměnných (obsah N, C, P, respirace, přítomnost jiných organismů).

4.2 Rozpočet

Věcné náklady	Odběr vzorků	sonda, mikrotenové sáčky, popisovače	1500,-	1500,-	
	Extraktor	plexiskla, izolant, chladič, termostat 20 trychtýřů, gáza, papír, hadice, gumičky, PVC kroužky, žárovky, epruvety	20 000,-	20 000,-	
	Preparáty	váhy		3000,-	9 100,-
		kahan a příslušenství		1000,-	
		chemikálie (na PVA)		800,-	
		podložní a krycí skla, pipety, krabičky na preparáty, preparační jehla, stříčka		4300,-	
	Ochranné pomůcky do terénu a laboratoře	laboratorní plášť, jednorázové rukavice, terénní obuv a oblečení	6000,-	6000,-	
	Cestovní náklady	odběry vzorků, stravné a ubytování	3000,-	3000,-	
	Stáže a konference	Aktuality šumavského výzkumu, cestovné a ubytování		1500,-	51 000,-
		International Symposium on Tardigrada, cestovné a ubytování		25 000,-	
		stáž – Itálie, cestovné, ubytování		20 000,-	
Další náklady	kancelářské potřeby, obaly, navažovací nádoby, tácy apod.	1000,-	1000,-		
Režijní náklady	20% věcných nákladů	14 920,-	15 000,-		
	Věcné náklady celkem:		106 600,-	107 000,-	
Investiční náklady	Investiční náklady celkem:			0,-	
Osobní náklady	Mzda navrhovatele	počítaná jako 40% průměrného platu 24 740,- za 21 měsíců		207 816,-	
	Sociální a zdravotní pojištění	36% platu?		74 814,-	
	Osobní náklady celkem:		282 630,-	283 000,-	
Náklady celkem:				<u>390 000,-</u>	

4.3 Harmonogram

Datum	Odběr	Zpracování vzorků, zhotovení preparátů	Zpracování preparátů počty a druhy želvušek	Stanovení biomasy	Stáž, konference, výstupy	Statistické vyhodnocení
srpen-září	2011, 2012, 2013	2011, 2012, 2013			Aktuality šumavského výzkumu 2013	
říjen		2011, 2012, 2013				
listopad-prosinec			2011, 2012, 2013			
leden			2011, 2012, 2013		Stáž Itálie 2012	
únor			2011, 2012, 2013			
březen-duben				2011, 2012		2013
květen	2011, 2012			2011, 2012	Závěrečná práce 2013	
červen		2011, 2012	2011, 2012			
červenec			2011, 2012		Mezinárodní sympozium 2012	

5. Očekávané výsledky

Přírodní disturbance jsou v horských smrčínách běžným jevem. V mnoha horských oblastech Evropy i jinde po světě jsou lesy předmětem ochrany přírody, přesto stále nebyl určen jednotný způsob hospodaření po přírodních událostech způsobujících velkoplošný rozpad lesa.

Perioda, při níž disturbance přicházejí, se neustále zkracuje, bude-li trend pokračovat, význam této otázky bude patrně růst.

Předmětem studia je často těžba v nenarušeném porostu, ale Lindemayer a Noss (2006) upozorňují, že dopady těžby v narušeném prostředí mohou být výraznější než v prostředí nenarušeného porostu.

Menší množství výzkumů se soustřeďuje i na kalamitní těžbu, obvykle se však jedná o studium krátkodobých dopadů. Dlouhodobé vlivy je složité odlišit od přirozených změn ekosystémů a jsou mnohem méně zkoumané.

Želvušky jsou málo probádaným živočišným kmenem, přesto na základě současných znalostí lze usuzovat na některé vztahy s prostředím a ostatními organismy. Terestrické želvušky se vyskytují zejména v nestabilních prostředích, kde se střídá vlhko s dočasnými obdobími sucha, a proto by mohli být vhodným organismem ke studiu změn faktorů prostředí po rozpadu lesa a kalamitní těžbě. Jsou považovány půdní organismy s malým významem, ale výsledky některých studií naznačují, že za určitých podmínek by mohli hrát významnější roli zejm. při regulaci jiných skupin půdních organismů.

Kromě přínosu informací vedoucím k potvrzení či zamítnutí těchto možností a dalších znalostí jejich vztahů k prostředí a jiným organismům bude tato práce přínosem pro znalost dlouhodobých dopadů kalamitní těžby na ekosystém horských smrčín a poskytne tak širší informace pro správy chráněných území, které budou sloužit jako podklad pro rozhodování o tom, jaký management zvolit.

6. Literatura

Aber J.D., Botkin D.B., Melillo J.M. (1978): Predicting the effects of different harvesting regimes on forest floor dynamics in northern hardwoods. *Canadian Journal of Forest Research* 9: 10-14.

Arnebrandt K., Bååth E., Söderström B. (1990): Changes in microfungus community structure after fertilization of Scots pine forest soil with ammonium nitrate or urea. *Soil Biology and Biochemistry* 22: 309-312.

Bååth E. (1980): Soil fungal biomass after clear-cutting of a pine forest in Central Sweden. *Soil Biology and Biochemistry* 12: 495-500.

Bååth E., Frostegård Å., Pennanen T., Fritze H. (1995): Microbial community structure and pH response in relation to soil organic matter quality in wood-ash fertilized, clear-cut or burned coniferous forest soils. *Soil Biology and Biochemistry* 127 (2): 229-240.

Baermann G. (1917): Eine einfache Methode zur Auffindung von Ankylostomum (Nematoden) Larven in Erdproben. *Tijdschrift voor Geneeskunde Ned-Indie* 57: 131-137.

Bartoš E., Šlajs J. (1967): Fauna ČSSR, 17.svazek: Želvušky (Tardigrada) a jazyčnatky (Pentastomida). Academia. Praha.

Bhatti J.S., Fleming R.L., Foster N.W., Meng F-R., Burque C.P.A., Arp P.A. (2000): Simulations of pre- and post-harvest soil temperature, soil moisture, and snowpack for jack pine: comparison with field observations. *Forest Ecology and Management* 138: 413-426.

Bélanger N., Paré D., Yamasaki H. (2003): The soil acid-base status of boreal black spruce stands after whole-tree harvesting and stem-only harvesting. *Canadian Journal of Forest Research* 33: 1874-1879.

Bengtsson J., Lundkvist H., Saetre P., Sohlenius B., Solbreck B. (1998): Effect of organic matter removal on the soil food web: Forestry practices meet ecological theory. *Applied Soil Ecology* 9: 137-143.

Berg M., de Ruiter P., Didden W., Janssen M., Schouten T., Verhoef H. (2001): Community food web, decomposition and nitrogen mineralisation in a stratified Scots pine forest soil. *Oikos* 94: 130-142.

Bertolani R., Guidetti R., Jönsson K.I., Altiero T., Boschini D., Rebecchi L. (2004): Experiences with dormancy in tardigrades. *Journal of Limnology* 63 (Suppl.1): 16-25.

.

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.

Briones M.J.I, Ineson P., Pearce T.G. (1997): Effects of climate change on soil fauna; responses of enchytraeids, Diptera larvae and tardigrades in a transplant experiment. *Applied Soil Ecology* 6: 117-134.

Brumwell L.J., Craig K.G., Scudder G.G.E. (1998): Litter spiders and carabid beetles in a successional Douglas-fir forest in British Columbia (special issue). *Northwest Science* 72 (2): 94-95.

Brusca R.C., Brusca G.J. (2003): *Invertebrates, Second Edition*. Sinauer Associates. Sunderland, MA.

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.

Chapin F.S., Bloom A.J, Field C.B., Waring R.H. (1987): Plant response to multiple environmental factors. *BioScience* 37: 49-57.

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.

Cooper-Ellis S., Foster D.R., Carlton F., Lezberg A. (1999): Forest response to catastrophic wind: results from an experimental hurricane. *Ecology* 80: 2683-2696.

Dastyh H. (1988): *Monografie fauny polski 16: The Tardigrada of Poland*. Państwowe wydawnictwo naukowe. Warszawa-Kraków.

Fiala K., Tůma I., Holub P. (2007): Porosty trav na odlesněných plochách – nežádoucí buřeň?. *Živa* 5: 203-205.

Firm D., Nagel T.A., Diaci J. (2009): Disturbance history and dynamics of an old-growth mixed species mountain forest in the Slovenian Alps. *Forest Ecology and Management* 257: 1893-1901.

Fleeger J.W., Hummon W.D. (1975): Distribution and abundance of soil tardigrada in cultivated and uncultivated plots of an old field pasture. *Memorie dell'Istituto Italiano di Idrobiologia* 32 (Suppl.1): 93-112.

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.

Geiger R. (1965): *The Climate near the ground*. Harvard University Press. Cambridge MA. cited in 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.

- Goodman L.F., Hungate B.A. (2006): Managing forests infested by spruce beetles in south-central Alaska: Effects on nitrogen availability, understory biomass, and spruce regeneration. *Forest Ecology and Management* 227: 267-274.
- Guil N., Hortal J., Sánchez-Moreno S., Machordom A. (2009): Effects of macro and micro-environmental factors on the species richness of terrestrial tardigrade assemblages in an Iberian mountain environment. *Landscape Ecology* 24: 375-390.
- 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.
- Hallas T.E., Yeates G.W. (1972): Tardigrada of the soil and litter of a Danish beech forest. *Pedobiologia* 12: 287-304.
- Háněl L. (2004): Response of soil nematodes inhabiting spruce forests in the Šumava Mountains to disturbance by bark-beetle and clear-cutting. *Forest Ecology and Management* 202: 209-225.
- Harada H., Ito M.T. (2006): Soil-inhabiting tardigrade communities in forests of Central Japan. *Hydrobiologia* 558: 119-127.
- Helmisaari H.-S., Hanssen K.H., Jacobson S., Kukkola M., Lairo J., Saarsalmi A., Tamminen P., Tveite B. (2011): Logging residue removal after thinning in Nordic boreal forest: Long-term impact on tree growth. *Forest Ecology and Management* (in press).
- Higgins R.P. (1959): Life history of *Macrobiotus islandicus* Richters with notes on other tardigrades from Colorado. *Transactions of the American Microscopical Society* 78: 137-157.
- Hohberg K., Traunspurger W. (2005): Predator-prey interaction in soil food web: functional response, size-dependent foraging efficiency, and the influence of soil texture. *Biology and Fertility of Soils* 41: 419-427.

Huhta V., Karpinen E., Nurminen M., Valpas A. (1967): Effect of silvicultural practices upon arthropods, annelid and nematod populations in coniferous forest soil. *Annales Zoologici Fennici* 4: 87-143.

Huhta V. (1976): Effects of clear-cutting on numbers, biomass and community respiration of soil invertebrates. *Annales Zoologici Fennici* 13: 63-80.

Hyvönen R., Persson T. (1996): Effects of fungivorous and predatory arthropods on nematodes and tardigrades in microcosms with coniferous forest soil. *Biology and Fertility of Soils* 21: 121-127.

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

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.

Jönsson K.I. (2003): Population density and species composition of moss-living tardigrades in a boreo-nemoral forest. *Ecography* 26: 356-364.

Jönsson K.I. (2007): Long-term experimental manipulation of moisture conditions and its impact on moss-living tardigrades. *Proceedings of the Tenth International Symposium on Tardigrada. Journal of Limnology* 66 (Suppl.1): 119-125.

Kathman R.D., Cross S.F. (1991): Ecological distribution of moss-dwelling tardigrades on Vancouver Island, British Columbia, Canada. *Canadian Journal of Zoology* 69: 122-129.

Karpinen E. (1957): Die Oribatiden-Fauna einiger Schlagund Brandflächen. *Annales Entomologici Fennici* 23: 181-203. cited in Huhta V. (1976): Effects of clear-cutting on numbers, biomass and community respiration of soil invertebrates. *Annales Zoologici Fennici* 13: 63-80.

Kinchin I.M. (1994): *The Biology of Tardigrades*. Portland Press. London.

- Krejčí, F. (2008): Dramatický život horských smrčín na Šumavě. *Šumava. Léto 2008*: 9-10.
- 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.
- Lewis T. (1998): The effect of deforestation on ground surface temperatures. *Global and planetary changes* 18: 1-13.
- Lindenmayer D.B., Noss R.F. (2006): Salvage logging, ecosystem processes, and biodiversity conservation. *Conservation Biology* 4: 949-958.
- Lovett G.M., Ruesink A.E. (1995): Carbon and nitrogen mineralization from decomposing gypsy moth frass. *Oecologia* 104: 133-138.
- Ma S., Concilio A., Oakly B., North M., Chen J. (2010): Spatial variability in microclimate in a mixed-conifer forest before and after thinning and burning treatments. *Forest Ecology and Management* 259: 904-915.
- Main-Knorn M., Hostert P., Kozak J., Kuemmerle T. (2009): How pollution legacies and land use histories shape post-communist forest cover trends in the Western Carpathians. *Forest Ecology and Management* 258: 60-70.
- Malmström A., Persson T., Ahlström K., Gongalsky K., Bengtsson J. (2009): Dynamics of soil meso- and macrofauna during a 5-year period after clear-cut burning in a boreal forest. *Applied Soil Ecology* 43: 61-74.
- Marshall V.G. (2000): Impact of forest harvesting on biological processes in northern forest soil. *Forest Ecology and Management* 133: 43-60.
- Meyer H.A. (2006): Small-scale spatial distribution variability in terrestrial tardigrade population. *Hydrobiologia* 558: 133-139.

Morgan C.I. (1977): Population dynamics of two species of tardigrada, *Macrobiotus hufelandi* (Schultze) and *Echiniscus (Echiniscus) testudo* (Doyère), in roof moss from Swansea. *Journal of Animal Ecology* 46: 263-279.

Müller M., Job H. (2009): Managing natural disturbance in protected area: Tourists' attitude towards the bark beetle in a German national park. *Biological Conservation* 142: 375-383.

Nelson D.R., Marley N.J. (2000): The biology and ecology of lotic Tardigrada. *Freshwater Biology* 44: 93-108.

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.

Pahl-Wostl C. (1995): *The dynamic nature of ecosystems: chaos and order entwined*. Wiley. New York. cited in Lindenmayer D.B., Noss R.F.(2006): Salvage logging, ecosystem processes, and biodiversity conservation. *Conservation Biology* 4: 949-958.

Palik B., Kastendick D. (2009): Woody plant regeneration after blowdown, salvage logging and prescribed fire in a northern Minnesota forest. *Forest Ecology and Management* 258: 1323-1330.

Persson T., Lundkvist H., Wirén A., Hyvönen R., Wessén B. (1989): Effects of acidification and liming on carbon and nitrogen mineralisation and soil organisms in mor humus. *Water, Air and Soil Pollution* 45: 77-96.

Pickett S.T.A., White P.S. (1985): *The ecology of natural disturbance and patch dynamics*. Academic Press. London.

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

Powers D.F., Scott D.A., Sanchez F.G., Voldseth R.A., Page-Dumroese D., Elioff J.D., Stone D.M. (2005): The North American long-term soil productivity experiment: findings of the first decade of research. *Forest Ecology and Management* 220: 31-50.

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

Ramazzotti G., Maucci W.(1995): The phylum Tardigrada – english translation of 3rd edition published in Italian as *Memorie dell’Istituto Italiano di Igrubiologia* Dott. Marco de Marci 41.

Robinson G., Zappieri J. (1999): Conservation policy in time and space: lessons from divergent approaches to salvage logging on public lands. *Conservation Biology* 3: Available from the internet URL: <http://www.consecol.org/vol3/iss1/art3>

Rykiel E.J.Jr., Coulson R.N., Sharpe P.J.H., Allen T.F.H., Flamm R.O. (1988): Disturbance propagation by bark-beetles as an episodic landscape phenomenon. *Landscape Ecology* 3: 129-139.

Sánchez-Moreno S., Ferris H., Guil N. (2008): Role of tardigrades in the suppressive service of a soil food web. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 124: 187-192.

Schelhaas M-J., Nabuurs G-J., Schuck A. (2003): Natural disturbances in the European forests in the 19th and 20th centuries. *Global Change Biology* 9 (11): 1620-1633.

Schuster R., Greven H. (2007): A long-term study of population dynamics of tardigrades in the moss *Rhytidiadelphus squarrosus* (Hedw.) Warnst. *Proceedings of the Tenth International Symposium on Tardigrada. Journal of Limnology* 66 (Suppl.1): 141-151.

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

Smolander A., Kitunen V., Tamminen P., Kukkola M. (2010): Removal of logging residues in Norway spruce thinning stands: Long-term changes in organic layer properties. *Soil Biology and Biochemistry* 42: 1222-1228.

Sohlenius B. (1982): Short-term influence of clear-cutting on abundance of soil-mikrofauna (*Nematoda*, *Rotatoria* and *Tardigrada*) in swedish pine forest soil. *Journal of Applied Ecology* 19: 349-359.

Spiecker H. (2003): Silvicultural management in maintaining biodiversity and resistance of forests in Europe – temperate zone. *Journal of Environmental Management* 67: 55-65.

Staaf H., Olsson B. (1991): Acidity in four coniferous forest soils after different harvesting regimes of logging slash. *Scandinavian Journal of Forest Research* 6: 19-29

Sundman V., Huhta V., Niemelä S. (1978): Biological changes in northern spruce forest soil after clear-cutting. *Soil Biology nad Biochemistry* 10: 393-397.

Šantrůčková H. et al. (2010): Co vyprávějí šumavské smrčiny: Průvodce lesními ekosystémy. Správa NP a CHKO Šumava, Přírodovědecká fakulta Jihočeské univerzity v Českých Budějovicích a Česká společnost pro ekologii. Vimperk.

Uhía E., Briones M.J.I. (2002): Population dynamics and vertical distribution of enchytraeids and tardigrades in response to deforestation. *Acta Oecologica* 23: 349-359.

Wall A., Hytönen J. (2010): The long-term effects of logging residue removal on forest floor nutrient capital, foliar chemistry and growth of a Norway spruce stand. *Biomass and Bioenergy*: 1-7 (in press).

Wright J.C. (1991): The significance of four xeric parameters in the ecology of terrestrial Tardigrada. *Journal of Zoology* 224: 59-77.