

Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích
Přírodovědecká fakulta

**Vliv kalamitní těžby na populaci želvušek (*Tardigrada*)
v horských smrččinách NP Šumava**

Diplomová práce

Bc. Michala Bryndová

Školitel: RNDr. Miloslav Devetter, Ph.D., Biologické centrum AVČR

České Budějovice 2013

Bryndová M. (2013): Vliv kalamitní těžby na populaci půdních želvušek (*Tardigrada*) v horských smrčínách NP Šumava po 16 letech od vytěžení. [Effect of salvage logging on soil tardigrade population in mountain spruce forest of the Šumava National Park after 16 years from treatment. Mgr. Thesis, in Czech.] 43p., Faculty of Science, University of South Bohemia, České Budějovice, Czech Republic.

Anotace: Práce se zabývá rozdíly mezi dvěma přístupy k managementu horských smrčín napadených kůrovcem po 16 a více letech od počátku managementu. Posuzuje je podle abundancí a druhového složení želvušek (*Tardigrada*). První přístup je asanace porostu vytěžením a odvozem dřevní hmoty, druhý přístup ponechává les samovolné regeneraci. Zároveň jsou abundancie a druhové složení posuzovány z hlediska typu nadzemní vegetace, ročního období a vlhkosti. Vegetace měla na abundanci i druhové složení větší vliv než management.

Annotation: Abundances and species composition of *Tardigrada* are used to assess differences between two managements applied on mountain spruce forests attacked by bark-beetle after 16 years from the treatment. Managements used are salvage logging with removal of dead wood and natural succesion. At the same time abundances and species composition are compared under different types of vegetation cover, seasons and humidity. Vegetation cover was more important as a predictor for abundances and species composition of *Tardigrada* than the type of management.

Prohlašuji, že svoji diplomovou 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 diplomové 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, 13.12.2013

.....

Bc. Michala Bryndová

Poděkování: Děkuji svému školiteli Mílovi Devetterovi, nikoli proto, že to bývá zvykem, ale protože si to zaslouží. Dále vřele děkuji Janu Lepšovi a Petrovi Šmilauerovi za pomoc se statistikou a také za to, že nikdy nedají znát, že byste snad mohli vypadat, jakože jste na kurzech statistiky nikdy nebyli. Díky také Terce Kušnírové, za pomoc s formátováním.

Obsah

1 ÚVOD.....	1
2 REŠERŠE.....	2
2.1 Želvušky – život v extrému	2
2.1.1 Cysty	2
2.1.2 Kryptobióza	3
2.2 Prostorová distribuce a sezónní dynamika	5
2.2.1 Faktory působící na distribuci želvušek v prostoru i čase	5
2.3 Antropogenní ovlivnění	11
3 METODIKA.....	14
3.1 Charakteristika území	14
3.2 Design experimentu	14
3.3 Zpracování vzorků	16
3.3.1 Odběr	16
3.3.2 Extrakce	16
3.3.3 Preparáty.....	16
3.4 Stanovení vlhkosti	17
3.5 Statistické zpracování dat.....	17
4 VÝSLEDKY	19
4.1 Společenstvo želvušek.....	19
4.2 Vliv nadzemní vegetace.....	20
4.3 Vliv managementu	21
4.4 Vliv ročního období	24
4.5 Aktuální vlhkost.....	25
5 DISKUZE.....	26
5.1 Typ plochy a management	26
5.2 Nadzemní vegetace	27
5.3 Roční období	28
5.4 Druhová diverzita a vztahy mezi jednotlivými druhy.....	29
5.5 Vlhkost	31
6 ZÁVĚR.....	31
7 SEZNAM POUŽITÉ LITERATURY.....	32

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.

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.

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).

V rámci této práce budu na území NP Šumava posuzovat dlouhodobý vliv poddisturbanční těžby na populaci želvušek (*Tardigrada*). Želvušky jsou vhodným objektem pro studium narušení ekosystému, protože mají schopnost přežít extrémní výkyvy abiotických podmínek prostředí, které mohou při disturbancích nastávat (Ramazzotti a Maucci 1995). Má práce bude příspěvkem ke znalostem ekologie želvušek, o níž existuje málo dostupných informací. A přispěje i ke znalostem dlouhodobých efektů poddisturbanční těžby na půdní prostředí horských smrčín. Je součástí většího výzkumu, probíhajícího na stejných plochách a zkoumajícího další půdní charakteristiky – teplotu, vlhkost, chemismus

a biologické vlastnosti půdy. Díky tomu bude později možno dopady kalamitní těžby posuzovat z hlediska mnoha měřitelných proměnných a v širších souvislostech.

2 REŠERŠE

2.1 Želvušky – život v extrému

Želvušky (*Tardigrada*) jsou živočišný kmen čítající v současnosti přes 1000 druhů (Degma a kol. 2013). Jsou kosmopolitně rozšířené a vyskytují se v půdě, mechu, mořských i vnitrozemských vodách a na površích rostlin, kde nacházejí potravní zdroje a vhodné životní prostředí (Brusca a Brusca 2003). Na obrázku Obr.1 je vyobrazen průměrný jedinec.



Obr. 1. Typický vzhled želvušky.

Převzato od Ramazzotti a Maucci 1995.

Známé jsou zejména díky schopnosti přežívat extrémní podmínky. V aktivním stadiu jsou obligátně závislé na přítomnosti alespoň vodního filmu, ale vytváří i stadia odolná velkým ztrátám vody a dalším extrémním výkyvům prostředí (Kinchin 1994, Bertolani a kol. 2004).

Želvušky odolávají některým nepříznivým podmínkám i v hydratovaném stavu např. vydrží velmi nízké či vysoké teploty sahající od -196°C k $+70^{\circ}\text{C}$ nebo radioaktivní záření (Sømme a Meier 1995, Ramløv a Westh 2001, Jónsson a kol. 2005). Také mohou v aktivním stadiu snést vyšší rozmezí salinity (Halberg a kol. 2009). Pokud dojde k rychlé změně podmínek, přejdou do tzv. asfyxie, v níž přežívají až 5 dní zcela bezvládné do zlepšení podmínek prostředí (Bartoš 1967). V případě pomalejších změn vytváří dva typy klidových forem, cysty a kryptobiotická stadia (Ramazzotti a Maucci 1995).

2.1.1 Cysty

Některé mořské, sladkovodní a mechové druhy želvušek přechází v nepříznivých podmínkách do stadia cysty. Jedná se o diapauzní stadium, kdy želvuška zmenší povrch těla a obsah vody a omezí metabolismus na minimum, ale k jeho vytvoření je potřeba i mnohých anatomických přestaveb, proto je zahajováno v předstihu na základě nějakého indukčního faktoru (Bertolani a kol. 2004, Guidetti a kol. 2006). Krom želvušek vytváří cysty také mnoho jiných druhů organismů, např. hlístice (*Nematoda*) a hmyz (*Insecta*), u nich bývá

diapauza indukována nejčastěji změnami teplot, fotoperiody, dehydratací či měnicí se kvantitou a kvalitou potravy (Denliger a Tanaka 1999, Sommerville a Davey 2002, Košťál 2006). U želvušek není způsob indukce vytvoření cysty přesně znám, různé studie potvrzují, že stadium cysty je svázané se spotřebou zásob, nedostatkem kyslíku, změnou pH, teploty či celkovým zhoršením podmínek (Węglarska 1957, Westh a Kristensen 1992, Szymańska 1995, McInnes a Pugh 1999, Hansen a Katholm 2002). Ze známých prací však často není jasné, zda se jedná o indukční faktor nebo jen podmínky, které se zhoršují a kvůli nimž želvuška cystu vytváří. Guidetti a kol. (2008) zvolili takové uspořádání pokusů, aby byli schopni teplotu potvrdit jako indukční faktor a fotoperiodu naopak vyloučit. Je pravděpodobné, že induktorů bude více, Košťál (2012) se domnívá že důležitým indukčním faktorem je změna vlhkosti.

Cysty jsou vytvářeny obvykle periodicky jako reakce na sezónní změny podmínek (Halberg a kol. 2009). Některé druhy želvušek vytvářejí dokonce dva typy cyst (Hansen a Katholm 2002). Přičemž jeden z typů se chová spíše jako podzimní a druhý jako jarní cysta (Guidetti a kol. 2008). Alespoň některé želvušky tedy prochází během roku cyklomorfózou tj. cyklickým střídáním morfologického a fyziologického stavu, který jim pomáhá překonat periodicky nevhodné podmínky v různých částech roku (Kristensen 1982, Møbjerg a kol. 2007, Guidetti a kol. 2008, Halberg a kol. 2009).

2.1.2 Kryptobióza

Zejména terestrické želvušky upadají do stavu kryptobiózy, která je naopak okamžitou a poměrně rychlou reakcí na změnu podmínek a spočívá ve vyschnutí jedince (ztráta více než 95% vody) (Westh a Ramløv 1991). Kryptobióza může být vyvolána různými faktory - nedostatkem vody (anhydrobiosis), limitně nízkými teplotami (cryobiosis), nedostatkem kyslíku (anoxybiosis) či nevhodně koncentrovaným prostředím (osmobiosis) (Keilin 1959). Během kryptobiózy se krom vyschnutí těla, výrazně zmenší jeho povrch podobně jako při encystaci a metabolismus je omezen natolik, že žádný přístroj nedokáže zaznamenat jeho aktivitu (Keilin 1959). Kinchin (1994) mluví o kryptobióze jako o úplném zastavení metabolismu (ametabolismus), čímž se pak toto stadium v klasickém pojetí liší od kviescence (zpomalení metabolismu) i diapauzy (endogenně řízená změna metabolismu vyvolaná vnějšími změnami).

Želvušky jsou v tomto stadiu extrémně odolné. Neuškodí jim ani podmínky, se kterými se v přírodě běžně nesetkávají – velmi nízké i vysoké teploty (-253°C až +151°C),

radioaktivní (6000 Gy) i UV záření, vakuum či vysoký hydrostatický tlak (až 1,2GPa) (Kinchin 1994, Ramløv a Westh 2001, Schill 2004, Jónsson a kol. 2005, Horikawa a kol. 2006, Jónsson a Schill 2007, Horikawa a kol. 2009, Hengherr 2009, Halberg a kol. 2009).

Délka jejich života se může vstupem do kryptobiózy prodloužit z několika měsíců až na několik let (Guidetti a Jónsson 2002). Franceschi (1948) publikovala přežití želvušek po více než 120 letech od vyschnutí, ale její studie byla kritizována Bertolaním a Jónssonem (2001) pro pozorování jediného jedince, který navíc provedl jediný pohyb, než zemřel. Více prací od té doby provedených dokládá přežití želvušek v kryptobiotickém stavu kolem 4 let (nejvíce snad 8) u vajíček pak 9 let (Sømme a Meier 1995, Guidetti a Jónsson 2002, Newsham a kol. 2006, Rebecchi a kol. 2006).

Pro úspěšné přežití kryptobiózy je stěžejní pomalé vysychání prostředí (Jónsson a kol. 2001). Vyšší toleranci vůči rychlosti vysychání prostředí mají xerotermní druhy, které zároveň kryptobiózu přežívají nejvíce let (Wright 1989). Při vstupu do kryptobiózy je důležitá také velikost těla množství zásobních buněk v těle, čím větší je jedinec či méně zásobních buněk v těle má, tím menší má šanci na rehydrataci (Jónsson a Rebecchi 2002). V průběhu kryptobiózy tkáň želvušek poškozuje zejména oxidativní stres, proto větší šanci na přežití mohou mít želvušky, které zamrznou v ledu, kde se k nim kyslík dostává jen v omezené míře (Sømme a Meier 1995, Rebecchi a kol. 2009).

Kryptobiózu jsou schopné podstoupit i hlístice a vířníci a také některá životní stadia korýšů, prvoků, spory některých hub a bakterií a dokonce semena některých vyšších rostlin (Keilin 1959, Kinchin 1994, Shen a kol. 1995, Vreeland 2000). Želvušky, podobně jako vířníci a hlístice, mohou do kryptobiózy vstupovat ve všech stádiích svého životního cyklu a nikoli jen v rámci jednoho a to včetně cyst (Bertolani a kol. 2004, Rebecchi a kol. 2006, Guidetti a kol. 2008). Vajíčka želvušek vykazují schopnost přežít kryptobiózu delší dobu než dospělci, zatímco vajíčka vířníků a hlístic jsou oproti adultním jedincům méně trvanlivá (Guidetti a Jónsson 2002). Dospělci hlístic jsou schopni přežít v anhydrobióze až 39 let (Steiner a Albin 1946, Townshend 1964) vířníci kolem 9 let (Guidetti a Jónsson 2002).

Schopnost kryptobiózy dává želvuškám konkurenční výhodu oproti jiným druhům půdních organismů, kteří jsou na ztráty vody a výkyvy podmínek hůře adaptovaní jako jsou chvostoskoci, roztoči a další členovci, v jejichž řadách jsou předpokládání predátoři želvušek (Sánchez-Moreno a kol. 2008). Tato schopnost z nich činí vhodný objekt ke zkoumání vlivu disturbancí.

2.2 Prostorová distribuce a sezónní dynamika

Studium želvušek znesnadňuje nerovnoměrná prostorová distribuce jedinců. Frekvence jejich výskytu a druhové složení se mění na velmi malých ploškách (Nelson a Marley 2000, Uhía a Briones 2002). V mechových společenstvech je tato situace nejlépe popsána – lišit se může početnost a diverzita želvušek v mechu dvou stromů, které rostou vedle sebe, ale i v rámci dvou polštářků mechů, které se nachází kousek od sebe na témže stromu (Meyer 2006). Větší podíl variability pak může vysvětlovat variabilita jednotlivých odběrových míst nebo jednotlivé odběry v čase než měřené environmentální faktory, je proto nutné odebírat dostatečné množství vzorků (Romano III a kol. 2001, Meyer 2006, Kaczmarek 2010).

Velikost populace jednotlivých druhů želvušek není v průběhu roku vyrovnaná. Mnoho druhů prodělává sezónní změny početnosti. Některé druhy želvušek navyšují své počty na jaře a na podzim (*Hypsibius convergens*, *Macrobiotus harmsworthi*), další kolísají v průběhu celého roku např. na základě limitujících podmínek prostředí a u mnoha druhů není průběh sezónní dynamiky znám (*Diphascion pingue*) (Hallas a Yeates 1976, Kinchin 1994, Schuster a Greven 2007). Na druhou stranu dvě různé populace 1 druhu se nemusí v průběhu sezónní dynamiky shodovat, Morgan (1977) zaznamenal jarní nárůst ze dvou populací *Macrobiotus hufelandi* jen u jedné z nich. Nerovnoměrné frekvence mohou vést k špatné interpretaci výsledků, je proto třeba želvušky vzorkovat se zřetelem na sezónní dynamiku.

Sezónní dynamika může být důležitá i pro posuzování diverzity. Přestože mnoho želvušek své počty přes zimu snižuje (*M.hufelandi*, *D.pingue* a *Paramacrobiotus richtersi*), objevují se chladnomilné druhy, které v létě nacházíme málo (*H.convergens*, *Diphascion rugosum*) (Schuster a Greven 2007).

2.2.1 Faktory působící na distribuci želvušek v prostoru i čase

Proměnných, které určují podobu společenstva želvušek je celá řada. Mezi nejvýznamnějšími figurují nestabilní vlhkost, predaně-kompetiční vztahy a struktura půdy (Ramazzotti a Maucci 1995, Harada a Ito 2006, Hallas a kol. 1978). Ale odpovědi na jednotlivé faktory jsou druhově specifické. Meininger a kol. (1985) uvažovali z těchto důvodů o využití želvušek jako indikátorových organismů.

2.2.1.1 Nadmořská výška

Kathman a Cross (1991), kteří jako jedni z mála použili pro zjištění významu nadmořské výšky pro želvušky replikativní vzorkování a parametrické testy, nenašli žádnou souvislost mezi nadmořskou výškou a jejich početností či diverzitou. Jiní autoři nejen že našli jisté závislosti některých druhů na nadmořské výšce, ale dokonce se pokusili rozdělit druhy do kategorií podél gradientu nadmořské výšky (Ramazzotti a Maucci 1995, Dastych 1988). V rámci několika kategorizací podle různých autorů byl pak jeden druh, *M.harmsworthi*, řazen mezi nížinné (Ramazzotti a Maucci 1995), vysokohorské (Beasley 1988) i tychoalpinní typy (tj. žijící ve všech nadmořských výškách) (Dastych 1988). Lze předpokládat, že nalezené závislosti na nadmořské výšce jsou výsledkem působení faktorů v daných nadmořských výškách.

Spolu s nadmořskou výškou a zeměpisnou šířkou se mění klima (průběh teplot a vlhkosti) i typ vegetace, které se při modelování početnosti a druhové bohatosti želvušek ve větším geografickém měřítku ukazují být spolu s nadmořskou výškou jejich stejně dobrými prediktory (Guil a kol. 2009, Kaczmarek 2010).

2.2.1.2 Teplota, vlhkost, oslunění

Želvušky jsou v aktivním stavu existenčně závislé na přítomnosti alespoň malé vrstvičky vody (Brusca a Brusca 2003). Existuje mnoho studií popisujících vztah želvušek a vlhkosti, ale nemají jednotný závěr. Někdy početnost želvušek závisí na vlhkosti pozitivně, jindy negativně, někdy korelována není (Morgan 1977, Beasley 1988, Hyvönen a Persson 1996, Briones a kol. 1997, Jónsson a Schill 2007). Mnohoznačné výsledky spočívají zřejmě v několika faktech:

a, Spíše než na absolutní hodnotě vlhkosti jsou želvušky závislé na její nestabilitě tj. periodické vysychavosti prostředí, která jim dává výhodu (Ramazzotti a Maucci 1995).

b, Odpověď želvušek na vlhkost je druhově specifická. Ramazzotti a Maucci (1995) dělí želvušky podle jejich afinity k vlhkosti na:

hydrofilní – žijící trvale ve vodním prostředí

(rody *Dactylobiotus*, *Pseudobiotus* a *Isohypsibius granulifer*)

hygrofilní – obývající periodicky vysychající habitaty

(většina rodu *Diphascion*, *Minibiotus intermedius*, *Hypsibius dujardini*, *H. convergens*)

xerofilní – žijící v rychle a často vysychajících habitatech

(většina rodu *Echiniscus*, *Hypsibius oberhauseri*, *Adorybiotus coronifer*)

euryhydrické – mající vůči vlhkosti širokou toleranci a vykazující indiferentní odpovědi na vlhkost (*Macrobiotus hufelandi*, *M.harmsworthi*, *P.richtersi*, *Isohypsibius prosostomus*)

Stabilní vlhkost terestriálním želvuškám nesvědčí (Ramazzotti a Maucci 1995, Uhía a Briones 2002, Avdonina 2006). Stabilní vlhkost dává relativní výhodu jejich predátorům a kompetitorům, kteří nejsou schopni přečkat vyschnutí tak efektivně jako želvušky (Sánchez Moreno a kol. 2008). Všechny želvušky jsou zejména v měsících s mohutnými srážkami náchylné na napadení parazitickými houbami, zároveň se rozrůstají vláknité houby, které vyplňují intersticiální otvory, kde se želvušky pohybují a tím jim konkurují (Morgan 1977). Saturace prostředí vodou může být zároveň limitující z hlediska obsahu kyslíku, neboť želvušky postrádají dýchací soustavu a kyslík přijímají povrchem celého těla (Briones a kol. 1997). Se stoupajícími srážkami roste délka těla želvušek (Morgan 1977), což snižuje pravděpodobnost přežití kryptobiózy (Bertolani a kol. 2004).

Podle Wrighta (1991) je vlhkost pro želvušky limitující právě z hlediska kryptobiózy, proto by se měly měřit proměnné jako jsou rychlost vysychání prostředí a hydratační kapacita a nikoli průměrná vlhkost prostředí, protože úspěšnost přežití kryptobiózy závisí na dostatečně pomalém vysychání při přechodu do ní (Crowe 1975) a toleranci vůči vysychání a jeho rychlosti, která není u všech druhů stejná (Wright 1989). Např. populační hustota *M.hufelandi*, *P. richtersi* a *Milnesium tardigradum* se zvyšuje s rychlostí vysychání mechů a naopak se snižuje s klesající hydratační kapacitou mechů (Morgan 1977, Wright 1991).

Vliv teploty je také druhově specifický – na vyšší teploty reagují některé želvušky pozitivně (*M.hufelandi*, *M.harmsworthi*), jiné negativně (*H.convergens*, *H.pallidus*) a další indiferentně (*P.richtersi*, *D.pingue*) (Morgan 1977, Avdonina 2006, Schuster a Greven 2007).

Podle některých autorů vykazují želvušky obvykle vyšší hustoty na sluncem ozářených plochách (Kinchin 1994, Ramazzotti a Maucci 1995). Ale např. Kaczmarek (2010) nacházel želvušky v Costa Rice s větší frekvencí v humidnějších podmínkách, které jsou podle něj zajišťovány zapojeným korunovým patrem, které brání průniku slunce a tím i vysušování substrátu. Podobné výsledky má i Meininger a kol. (1985) a Romano III a kol.

(2001). Podle Wrighta (1991) je insolace jako faktor pozitivní zejm. u mechových druhů a obecně u druhů žijících v méně stabilním vysychavém prostředí.

Teplota a vlhkost může být důležitá také pro udržení vhodné struktury půdy, zejm. jeli již narušená např. kultivací, pak po sušším období s vysokými teplotami mohou srážky zničit půdní strukturu vhodnou pro želvušky (Fleeger a Hummon 1975).

2.2.1.3 Chemismus půdy

Disturbance, přírodní i antropogenní, mění cykly živin. Po odumření stromového patra se až 6x zvýší přísun opadu do půdy a sníží se množství živin odebrané rostlinami (Kaňa a kol. 2013). Zároveň se zrychlí proces mineralizace a v důsledku toho se mění obsah zejména rozpustných forem živin (Weis a kol. 2006). Těžba a odvoz dřeva prohlubuje tyto trendy, ale v některých případech působí i opačně.

Např. obsah celkového uhlíku se první 4 roky po disturbanci nemění, ale zvýší se obsah rozpuštěného organického uhlíku (Kaňa a kol. 2013, Morehouse a kol. 2008). Po asanační těžbě je množství potenciálně rozložitelného uhlíku v půdě naopak redukováno (až o polovinu), podobně je redukován uhlík v mikrobiální biomase (LeDuc a Rothstein 2007) a čím větší je intenzita těžby, tím menší je jeho akumulace v důsledku rychlejší mineralizace (Vesterdal a kol. 1995).

Přísunem opadu se sníží C/N, takže podstatně více je ovlivněn cyklus dusíku (Morehouse a kol. 2008). Po rozpadu lesa se zvýší množství dostupného dusíku v půdě (NH_4^+ , NO_3^- , org.N) (Morehouse a kol. 2008, Kaňa a kol. 2013, Weis a kol. 2006), po těžbě je zvýšení ještě větší a i po desítkách let od těžby je rozdíl v chemismu půdy mezi přírodně disturbovaným a těžebním porostem znatelný (Lovett a Ruesink 1995, Olsson a kol. 1996, Šantrůčková a kol. 2010).

V prvních 3 letech po napadení kůrovcem narůstá také množství rozpustného fosforu v půdě (Kaňa a kol. 2013). V okamžiku, kdy fosfor začínají z půdy odčerpávat rostliny, zpomaluje se činnost saprofytů a mineralizace (Vesterdal a kol. 1995). Obsah bazických kationtů v půdě po disturbanci je proměnlivý v závislosti na lokálních podmínkách (Weis a kol. 2006, Kaňa a kol. 2013, LeDuc a Rothstein 2007). Na Šumavě, která byla v minulosti zatížena kyselými dešti a která má kyselé podloží, však obsah bazických iontů může být limitující faktor (Šantrůčková a kol. 2010).

Rychlost mineralizace a obsah různých forem živin po disturbanci a těžbě závisí na stavu půdy a obsahu živin před událostí – v produktivnějších lesích s vyšším obsahem živin nemá těžba na zvýšení obsahu dusíku tak silný vliv jako v lesích méně produktivních, N,C a P se výrazněji akumulují na méně úživných místech (Smolander a kol. 2010, Vesterdal a kol. 1995). Vlastnosti půdy, vegetace a edafon mají na mineralizaci větší vliv než management (Vesterdal a kol. 1995).

Při stoupajícím množství anorganického dusíku, početnost mnoha organismů, např. hlístic, klesá (Sohlenius 1982, Hyvönen a Persson 1996). U roztočů a chvostoskoků jsou výsledky různých studií nekonkluzivní, někdy reagují zvýšením početnosti po hnojení, jindy se mění jen zastoupení jednotlivých druhů, někdy reagují na zvýšené depozice dusíku negativně (Bird a kol. 2004, Lindberg a Persson 2004, Xu a kol. 2009). Populace želvušek se zdá být na obsahu dusíku v půdě nezávislá (Sánchez-Moreno a kol. 2008), ale závisí např. na počtu hlístic, které dusíkem ovlivněné být mohou.

2.2.1.4 Struktura půdy a prostředí

Těžba dlouhodobě mění mikrotopografii terénu a strukturu půdy (Lang a kol. 2009), přitom struktura prostředí má silný vliv na druhové složení, vývoj, funkce a procesy v ekosystému (Franklin a kol. 2002) a ovlivňuje i druhovou rozmanitost želvušek (Guil a kol. 2009). Významná struktura, kterou se liší těžené plochy od přírodně disturbovaných jsou odumřelé kmeny, které mění prostorovou variabilitu mikroklimatu (Ma a kol. 2010) a rozložení živin v terénu (Spielvogel a kol. 2009). Odumřelá dřevní hmota prokazatelně stíněním snižuje evapotranspiraci a udržuje vyšší stabilitu mikroklimatu oproti vytěženým plochám (Jonášová 2008, Šantrůčková a kol. 2010).

Ponechání dřevní hmoty nemusí mít vliv na obsah základních živin v půdě, jakým je např. dusík (Goodman a Hungate 2006, Wall a Hytönen 2010). Ve dřevě však mohou být v prostředí zachovány jiné zejména alkalizující prvky a ovlivňovat pH půdy (Staaf a Olsson 1991, Bélanger a kol. 2003, Šantrůčková a kol. 2010). Některé studie vliv dřevní hmoty na pH zpochybňují (Wall a Hytönen 2010). Na Šumavě, kde je podloží kyselé a navíc zde během minulého století byly lesy poškozovány spadem kyselých dešťů, je obsah zásaditých kationtů limitující i bez vytěžení dřevní hmoty, alkalizující vliv ponechaného dřeva může být tak mnohem vyšší než v případě jiných lesů bez starých ekologických zátěží či na zásaditém podloží (Jonášová a Prach 2004, Šantrůčková a kol. 2010). pH ovlivňuje abundanci želvušek (Sánchez-Moreno a kol. 2008) a na úrovni vegetačních jednotek i jejich druhovou

diverzitu - na nižším pH je obvykle diverzita vyšší (Dastych 1988, Guil a kol. 2009). Druhy želvušek můžeme rozdělit podle jejich afinity k pH na (podle Dastycha 1988):

eukalcifilní výskyt pouze na vápenci či alkalických substrátech

(*Echiniscus granulatus*, *E.testudo*, *Isohypsibius elegans*, *Richtersius coronifer*)

polykalcifilní obvykle na vápenci či alkalických substrátech

(*Macrobiotus areolatus*, *Ramazottius oberhauseri*)

mesokalcifilní bez preferencí

(*M. harmsworthi*, *M. hufelandi*, *Minibiotus intermedius*, *Hybsibius dujardini*)

oligokalcifilní většinou na acidních horninách

(*Diphascon scoticum*, *Calohypsibius ornatus*)

akalcifilní jen na kyselých podložích

(*Platicrista angustata*, *Macrobiotus spectabilis*, *Hebesuncus conjugens*)

Struktura půdy má vliv na pohyblivost želvušek a zachování vlhkosti v jejich životním prostředí (Fleeger a Hummon 1975). Z 23 environmentálních faktorů sledovaných v centrálním Japonsku byly statisticky významné jen vlivy frekvence hlístic a poréznost půdy (Harada a Ito 2006). Poréznost může u dravých druhů želvušek určovat množství ulovené kořisti (Hohberg a Traunspurger 2005). Důležitější než chemismus půdy může být pro želvušky tedy její fyzikální stav, který je však těžbou dlouhodobě pozměněn (Lindenmayer a Noss 2006).

2.2.1.5 Vztahy s ostatními organismy

Obecný úbytek mechů po těžbě může ovlivňovat celkové početnosti mechových želvušek (Sohlenius 1982). Mechové želvušky nejsou vázané na určitý druh mechů, ale podle jejich hydratační kapacity a rychlosti vysychání jsou v některých růstových formách mechů častější a početnější než v jiných (Wright 1991).

Vegetace také vysvětluje část druhové diverzity želvušek – kdyby se jehličnatý les po těžbě změnil na listnatý nebo v bezlesí, lze předpokládat i možnou změnu druhového spektra želvušek (Guil a kol. 2009, Kaczmarek 2010).

Na druhové složení půdních želvušek nemá druh nadzemní vegetace přímý vliv (Romano III a kol. 2001), nepřímo mohou změny rostlinného společenstva na želvušky působit. Některé druhy trav mohou snižovat teplotu půdy a oddalovat tak tání sněhu

(Goodman a Hungate 2006) nebo mohou ovlivňovat složení společenstva jiných organismů, které jsou se želvuškami korelovány (Háněl 2004).

Výskyt želvušek je často korelován s výskytem vířníků a hlístic, přičemž to zda jsou spolu korelovány negativně či pozitivně závisí na druzích, které se na daném místě vyskytují (Ramazzotti a Maucci 1995). Druhy rodu *Macrobiotus* se např. vyskytují častěji tam, kde jsou hustoty populace hlístic nízké, zatímco rod *Diphascoen* je velmi častý tam, kde jsou vysoké (Harada a Ito 2006). Je to tím, že mezi hlísticemi i želvuškami existují potravní specialisté. Želvušky se živí detritem, bakteriemi, řasami, prvoky, vířníky, hlísticemi a jinými želvuškami, ale některé druhy jsou čistě masožravé (*M.harmswothi*, *P.richtersi*), jiné býložravé (*D.scoticum*, *H.dujardini*) a další jsou potravními generalisty (*M.hufelandi*) (Brusca a Brusca 2003). I býložravé druhy se mohou pro zvýšení reprodukční úspěšnosti krátkodobě živit karnivorně (Higgins 1959).

Želvušky mohou fungovat jako významní regulátoři hlístic v půdě (Hohberg a Traunspurger 2005, Sánchez-Moreno a kol. 2008), což vychází nejen z typicky pozorovaných pozitivních závislostí želvušek na hlísticích (Hallas Yeates 1972), ale i z množství hlístic, které jsou želvušky schopné požívat v rámci manipulativních experimentů (Hohberg a Traunspurger 2005, Sánchez-Moreno a kol. 2008). Rychlost predace může stoupat s hustotou kořisti, ale závisí také na velikosti kořisti i želvušky, 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 (Hyvönen a Persson 1996, Sánchez-Moreno a kol. 2008).

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, chvostoskoci, jiné želvušky, pavouci a hmyzí larvy (Ramazzotti a Maucci 1995).

2.3 Antropogenní ovlivnění

Bartoš (1967) se domníval, že jsou želvušky nejhojnější v horských oblastech kvůli čistšímu prostředí. Kaczmarek (2010) naopak našel větší počet pozitivních vzorků želvušek v urbánních a zemědělských oblastech oproti přírodním. Zjevně nelze mluvit o

antropogenním ovlivnění jako takovém, ale spíše o jednotlivých faktorech, které se po zásahu člověka do krajiny mění a mají na želvušky vliv.

Přírodní disturbance lesa i těžba mají často za následek změny v zapojení porostu, které způsobují rychlejší vysychání prostředí, jež mohou být pro některé želvušky příliš rychlé na to, aby dokázaly volně přecházet do kryptobiózy (*Minibiotus intermedius*), zatímco jiné jsou na rychlé změny vlhkosti dobře adaptované (*Diphascon scoticum*) (Meininger a kol. 1985). Rychlejší vysychání může snížit výskyt případných predátorů želvušek a naopak zvýšit růst řas, které mohou favorizovat býložravé druhy želvušek (Meininger a kol. 1985). V případě přírodní disturbance se průběh teplot a vlhkosti v půdě oproti vzrostlému lesu nezmění, mezi přirozeně rozpadlou a vytěženou smrčinou najdeme ale markantní rozdíl (Hais a Kučera 2008).

Schuster a Greven (2007) se domnívali, že podobně by mohlo zrychlovat vysychání půdního prostředí pravidelné kosení lučních společenstev, ale vliv kosení na početnost želvušek ani jejich druhové složení nebyl prokázán.

Vliv těžby je proměnlivý v čase, krátce po ní může následovat pokles početnosti organismů, který bývá dřív či později následován náhlým nárůstem (Huhta 1976). 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 a kol. 1998). Odpověď organismů může být však různá v závislosti na místě - zeměpisné šířce a výšce, klimatu a původní produktivitě lesa a zásobách živin v půdě na počátku disturbance a intenzitě a síle disturbance (Bengtsson a kol. 1998).

Na základě již existujících výzkumů těžba může mít na početnost želvušek negativní vliv (Huhta 1976, Sohlenius 1982), ale může být 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, Sohlenius 1982, Malmström a kol. 2009).

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 a kol. 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 přežít, zatímco část jejich potencionálních predátorů a konkurentů nikoli.

Cíle mé diplomové práce jsou:

1. Posoudit vliv kalamitní těžby na abundanci a diverzitu želvušek.
2. Posoudit vliv druhu nadzemní vegetace a ročního období na abundanci a diverzitu želvušek.
3. Posoudit nakolik je vlhkost schopná vysvětlit vlivy výše uvedených faktorů.

Předpokládám, že:

1. Vliv těžby se projeví i po 16 letech od těžby. Vyšší abundance želvušek budou zaznamenány na pasekách, ale jednotlivé druhy budou reagovat na těžbu různě.
2. Druh nadzemní vegetace nebude mít vliv na abundance ani diverzitu želvušek. Vyšší početnosti želvušek předpokládám na podzim.
3. Vlhkost bude dobrým prediktorem výskytu želvušek v rámci výše uvedených faktorů.

3 METODIKA

3.1 Charakteristika území

Pro výzkum změn druhového složení a abundance želvušek po asanační těžbě v horských smrčínách jsem přešla 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.

Zkoumané území se nachází v centrální části Národního parku Šumava, v okolí vrcholu Březník. Jedná se o porost horské smrčiny, kde ve stromovém patře dominuje smrk ztepilý (*Picea abies*) s příměsí jeřábu ptačího (*Sorbus aucuparia*), v bylinném patře převažují *Calamagrostis villosa*, *Avenella flexuosa* a *Vaccinium myrtillus* s výskytem dalších druhů. V podmáčených částech, které přechází do rašelinišť mohou dominanty bylinného patra tvořit spíše *Eriophorum vaginatum* a *Sphagnum sp.* Od napadení kůrovce resp. vykáčení porostu uplynulo v době prvního měření 16 let.

Nadmořská výška ploch se pohybuje kolem 1200 m.n.m. 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.

3.2 Design experimentu

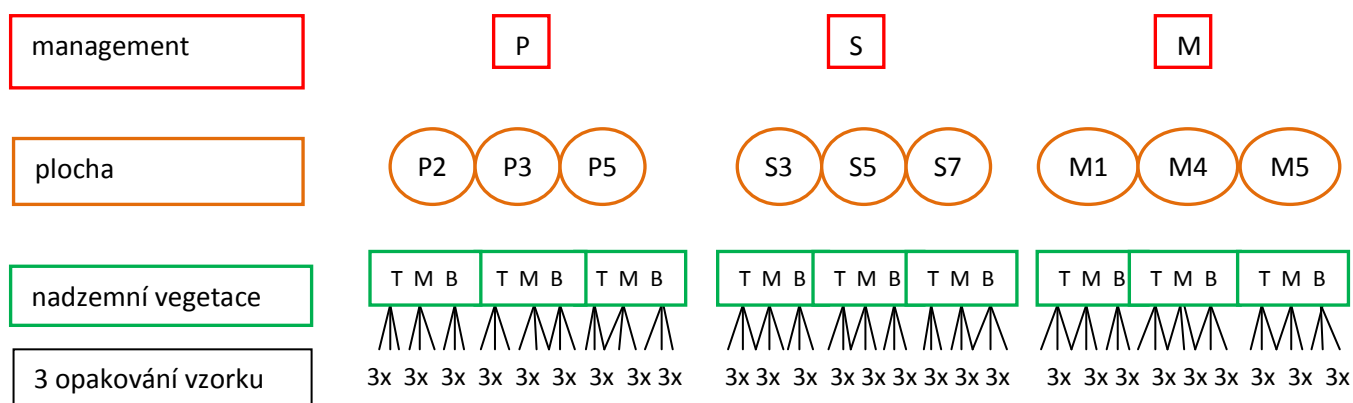
Jedná se o 3 typy stanovišť a od každého typu byly vytyčeny celkem 3 plochy jako opakování.

1. plochy rozpadlých smrčín vytěžených (P3,P5,P7)
 2. plochy rozpadlých smrčín v bezzásahovém režimu (S3,S5,S7)
 3. plochy rozpadlých smrčín v zamokřených místech v bezzásahovém režimu (M1,M3, M4)
- Všechny 3 typy ploch můžeme vidět na následujícím obrázku (Obr.2.)



Obr.2. Sledované typy ploch, v pořadí zleva: paseka, les napadený kůrovcem, zamokřená smrčina napadená kůrovcem .

Na každé ploše byly stanoveny 3 typy mikrostanovišť, pod odlišným typem vegetace, na nichž jsem půdu odebírala - borůvčí, mech a tráva. A pod každým typem vegetace na jedné ploše jsem odebírala tři vzorky jako opakování. Tzn. celkem 81 vzorků z jednoho odběru. Odběr byl prováděn po dobu tří let, dvakrát ročně - na jaře a na podzim. Na obrázku Obr.3 vidíte schéma designu, ve kterém odběry probíhaly.



Obr.3: Schéma odběru vzorků.

3.3 Zpracování vzorků

3.3.1 Odběr

Vzorky jsem odebírala kovovou sondou válcovitého tvaru o ploše 10 cm². Z vrtu jsem uložila prvních 10 cm do mikrotenových sáčků a do zpracování uchovávala v chladu.

3.3.2 Extrakce

Želvušky z půdy jsem extrahovala pomocí extraktoru, konstruovaného na principu Baermannovy nálevky (Baermann 1917), ve vodním prostředí tepelného a světelného gradientu.

Z každého vzorku jsem navážila 20-30 g půdy. Tento vzorek jsem umístila na síto z gázy, které jsem převrstvila ještě jednou vrstvou slabé buničiny pro větší efektivitu separace půdy. Síto jsem vložila do vodního prostředí v trychtýři zakončeným zkumavkou a naplněným destilovanou vodou a nechala na něj působit teplo a světlo žárovek. Termostaticky jsem udržovala stálou teplotu do 25°C. Želvušky prolezly skrz síto, sklouzly po stěně trychtýře dolů do zkumavky, na jejímž dně se zakoncentrovaly a kde byla teplota udržována do 10°C. Extrakce probíhala vždy po dobu 24 hod.

3.3.3 Preparáty

Ze zkumavek jsem opatrně odsála vodu tak, abych prostředí ve zkumavce nezvířila, kromě posledních 0,5 cm na dně, kde zůstaly zakoncentrované želvušky. Tento poslední 0,5 cm vody jsem pipetou přenesla na podložní sklíčko. Zkumavku jsem vždy ještě 2x vypláchla malým množstvím destilované vody, kterou jsem také přenesla na podložní sklíčko se želvuškami.

Přebytečnou vodu na sklíčku jsem pomalu odpařila nad hořícím kahanem. Po odpaření jsem želvušky zafixovala v médiu PVA (viz. níže), preparační jehlou oba roztoky promíchala, tak aby všechny želvušky byly v PVA a překryla je krycím sklem. PVA po cca týdně vyschlo a těla želvušek zprůhledněla, tehdy bylo 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 jsem spočetla počet želvušek a určila jejich druhové složení. Taxonomie želvušek je komplikovaná. Některé druhy jsou rozpoznatelné od jiných jen podle morfologických struktur na vajíčkách. Vajíčka se ovšem z půdy nedají kvantitativně extrahovat a tak byly skupiny podobných druhů rozeznatelných jen podle vajíček rozřazeny do taxonomických jednotek s příponou group (*M.hufelandi-group*, *M.harsworthi-group*).

3.4 Stanovení vlhkosti

V každém vzorku jsem stanovila sušinu jako podíl hmotnosti suché frakce půdy vysušené do konstantní hmotnosti a hmotnosti této půdy před vysušením. Spočítala jsem kolik % hmotnosti sušina v navážce zabírala a dopočetla jsem z toho jsem dopočítala, kolik % připadlo na hmotnost vody.

3.5 Statistické zpracování dat

Rozdíly v početnosti želvušek mezi jednotlivými typy ploch byly vyhodnoceny v GLM (General Linear Models) v programu Statistica 7.0. Vysvětlovanou proměnou byl log transformovaný počet jedinců/m². Typ plochy (management), vegetační kryt a sezóna byli použité jako kategoriální prediktory a rok odběru jako časový prediktor. Plocha byla hierarchicky zakotvena v typu plochy (managementu) a označena jako faktor s náhodnými efekty. Testovány byly také interakce mezi jednotlivými faktory.

Pomocí Principal Component Analysis (PCA) byla stanovena celková variabilita potenciálně vysvětlitelná pomocí ordinačního modelu. V rámci PCA byla též posouzena podobnost mezi jednotlivými druhy. Vztah mezi druhovým složením společenstva a environmentálních proměnných byl popsán přímou ordinační metodou Partial Redundancy analysis (RDA). Vysvětlovanou proměnnou byl log transformovaný počet jedinců každého druhu na m², každá vysvětlující proměnná (management, typ nadzemní vegetace, roční období) byla testovaná zvlášť s použitím zbylých proměnných jako kovariátů a s použitím split-plot hierarchického designu při permutování, detaily o uspořádání permutací jednotlivých testů jsou uvedeny v tabulce Tab.1. Kvůli různým permutačním designům použitým pro každý faktor byla navíc provedena analýza rozkladu variancí (Variation partitioning) k porovnání velikosti jednotlivých vlivů na druhové složení společenstva. K vyhodnocení ordinačních metod byl použit Monte Carlo permutační test v programu CANOCO 5.0 s počtem permutací stanoveným na 499. Vysvětlovanou proměnnou byli

počty jednotlivých druhů na m². Použité kovariáty, úpravy vysvětlované proměnné a uspořádání permutací jsou uvedeny v tabulce Tab.1.

Test	Testovaný faktor	Kovariáty	Permutace	Úpravy vysvětlované proměnné
Partial RDA	management	nadzemní vegetace, roční období, rok	v rámci stejných ploch	log transformace, centrováno, standardizováno
	nadzemní vegetace	plocha, roční období, rok	v rámci stejných ploch	
	roční období	plocha, rok, nadzemní vegetace	v rámci stejných ploch a bloků s nadzemní vegetací	
Variation Partitioning	management nadzemní vegetace roční období		v rámci stejných ploch	log transformace, centrováno

Tab.1: Permutační uspořádání ordinačních analýz a úpravy závislé proměnné.

Signifikance působení faktorů na jednotlivé druhy byla stanovena tvořením Van Dobenových kruhů pro jednotlivé hladiny všech faktorů.

4 VÝSLEDKY

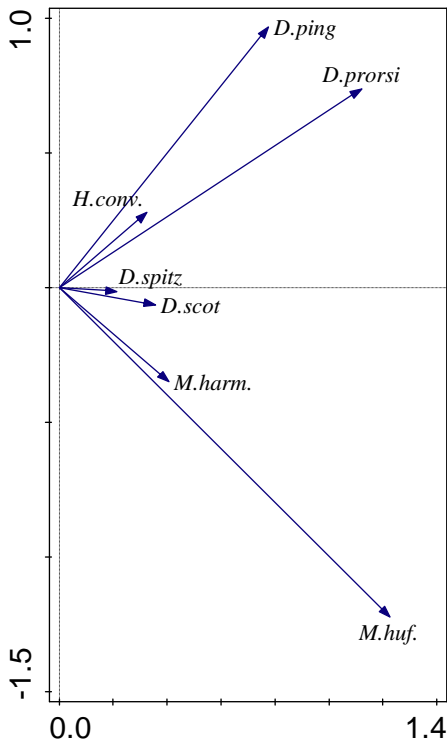
4.1 Společenstvo želvušek

Abundance želvušek se pohybovala od 70 jedinců/ m² do 29 000 jedinců/m², s průměrnou hodnotou 1845 jedinců/m². Ze 486 zpracovaných vzorků bylo pouhých 20 zcela bez želvušek. Bylo nalezeno celkem 7 druhů, jejichž seznam je uveden v tabulce Tab.2., kde najdeme také průměrné četnosti jedinců/ m² vč. směrodatných odchylek v rámci různých faktorů.

		D.	M.	M.	D.	M.	H.		
		Plocha	scoticum	hufelandi	spitzbergense	prorsirostre	D. pingue	harmsworthi	convergens
Dominance	Plocha	40%	25%	25%	3%	3%	2%	2%	
Jaro	P	378 ± 116	106 ± 86	368 ± 69	88 ± 115	114 ± 143	86 ± 106	7 ± 12	
	S	314 ± 91	273 ± 79	491 ± 90	46 ± 21	47 ± 52	2 ± 2	7 ± 7	
	M	682 ± 185	397 ± 212	707 ± 57	25 ± 12	20 ± 30	14 ± 16	13 ± 12	
Podzim	P	1293 ± 78	1457 ± 962	309 ± 78	38 ± 8	20 ± 35	101 ± 70	60 ± 42	
	S	730 ± 535	201 ± 148	207 ± 98	38 ± 48	18 ± 10	8 ± 7	21 ± 19	
	M	864 ± 256	157 ± 176	430 ± 48	56 ± 7	33 ± 51	7 ± 6	53 ± 51	
Travní drn	P	893 ± 1031	1437 ± 2671	247 ± 195	158 ± 190	153 ± 374	135 ± 287	52 ± 131	
	S	293 ± 225	200 ± 374	225 ± 241	76 ± 99	29 ± 60	0	5 ± 13	
	M	621 ± 469	430 ± 561	459 ± 523	80 ± 98	22 ± 58	21 ± 70	16 ± 40	
Borůvka	P	1370 ± 1520	260 ± 461	601 ± 318	38 ± 62	58 ± 117	96 ± 210	52 ± 103	
	S	993 ± 2005	114 ± 131	390 ± 340	40 ± 65	52 ± 55	8 ± 33	25 ± 42	
	M	989 ± 1001	233 ± 333	749 ± 660	23 ± 49	50 ± 98	12 ± 35	78 ± 197	
Mech	P	395 ± 426	785 ± 1475	215 ± 209	5 ± 12	3 ± 13	66 ± 112	1 ± 5	
	S	375 ± 392	438 ± 668	494 ± 23	17 ± 49	23 ± 64	8 ± 25	15 ± 40	
	M	709 ± 686	167 ± 306	497 ± 510	20 ± 60	8 ± 25	0	6 ± 24	

Tab.2: Seznam druhů a jejich dominance, průměrné početnosti v rámci různých faktorů.

Všechny druhy byly nalezeny ve všech letech, na všech typech ploch i pod všemi typy nadzemní vegetace, kromě skupiny druhů *Macrobotus harmsworthi*, která nebyla v létě 2012 nalezena v žádném vzorku. Přestože celkový počet jedinců vykazuje určité vztahy měřenými faktory, jednotlivé druhy mají různé preference.



Na PCA ordinačním diagramu (Obr.4) jsou zobrazeny vztahy mezi jednotlivými druhy želvušek. Je možné na něm rozlišit tři skupiny pozitivně korelovaných druhů, které se častěji vyskytují společně.

Abundance jednotlivých druhů byly vysvětlovány několika faktory: typem managementu (plochy), typem nadzemní vegetace a ročním obdobím. Tyto tři faktory vysvětlují dohromady 13,2% celkové variability v druhovém složení želvušek ($F=3,9$; $p=0,02$).

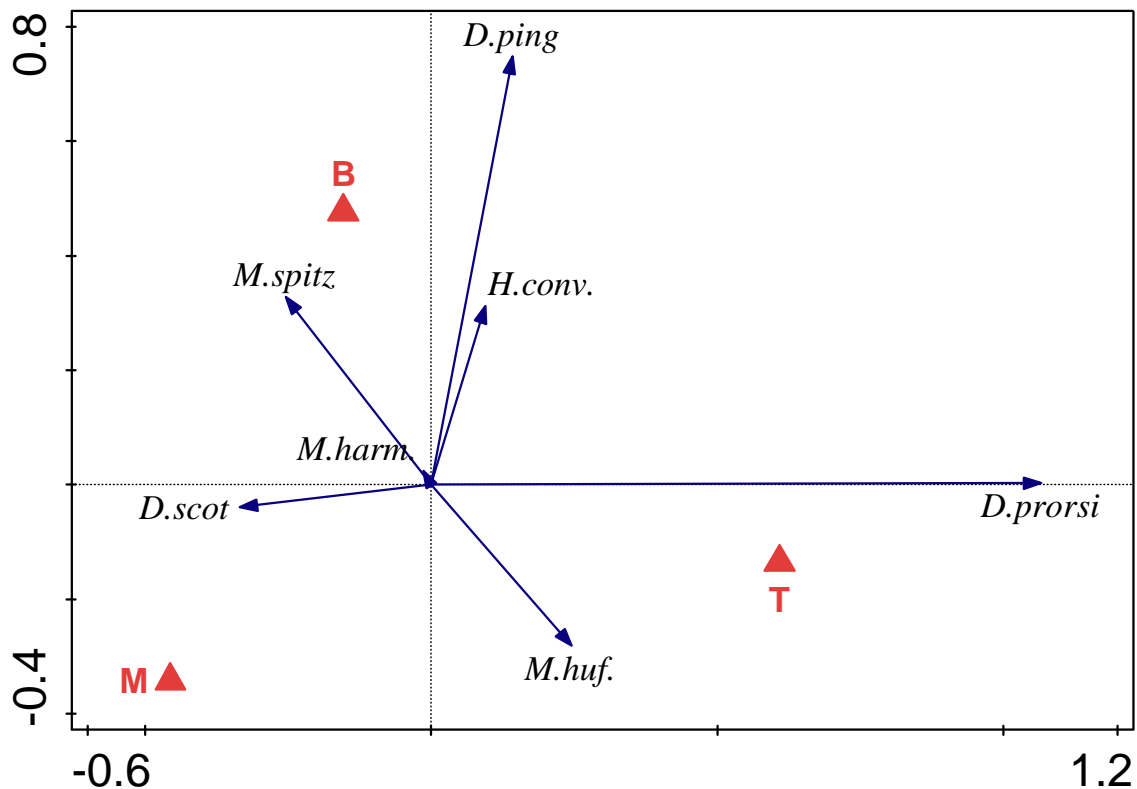
Obr.4: PCA diagram druhového složení společenstva želvušek.

4.2 Vliv nadzemní vegetace

Nadzemní vegetace ovlivňuje celkovou abundanci želvušek ($F=3,49$; $p=0,034$) i druhové složení společenstva ($F=5,8$; $p=0,002$). Signifikantně se od sebe lišili borůvka, kde bylo dosaženo nejvyšších celkových abundancí a mech, kde bylo naopak dosaženo nejnižších abundancí. Střední hodnoty abundancí byly nalézány pod travním drnem a nebyly průkazně odlišné od celkových abundancí pod borůvkou, ani pod mechem.

Z celkové variability v druhovém složení vysvětluje typ nadzemní vegetace 6,9%. Na obrázku Obr.5. je možné vidět vztahy jednotlivých druhů k různým typům nadzemní vegetace. Přestože pod mechy byly nalezeny obvykle nejnižší abundance želvušek, *D.scoticum* má pod mechem největší četnosti. Signifikantní rozdíly však obvykle najdeme jen mezi dvěma typy vegetačních krytů. Pro *D.scoticum* je průkazná vyšší abundance pod mechy proti abundancím pod travním drnem, ale četnosti pod borůvkou se od mechů a travního drnu neliší. *Mesocrista spitzbergense* preferuje půdu pod borůvkou oproti travnímu drnu, půda pod mechy se v abundanci neliší od zbylých dvou vegetačních krytů. *Hypsibius convergens* má také tendence k vyšším početnostem pod borůvkou, ale tento trend je nesignifikantní. *Diphascon prorsirostre* i *D.pingue* dosahují průkazně nejvyšších abundancí pod travním drnem oproti mechu, ale *D.pingue* dosahuje průkazně vyšších abundancí než

pod mechem také v půdě pod borůvkou. *Diphascon prorsirostre* se mechu i borůvce vyhýbá a průkazné rozdíly najdeme mezi všemi třemi typy vegetačních krytů. Zbylé dva druhy, *M.hufelandi-group* a *M.harmsworthi-group*, nemají mezi různými vegetačními typy své preference.

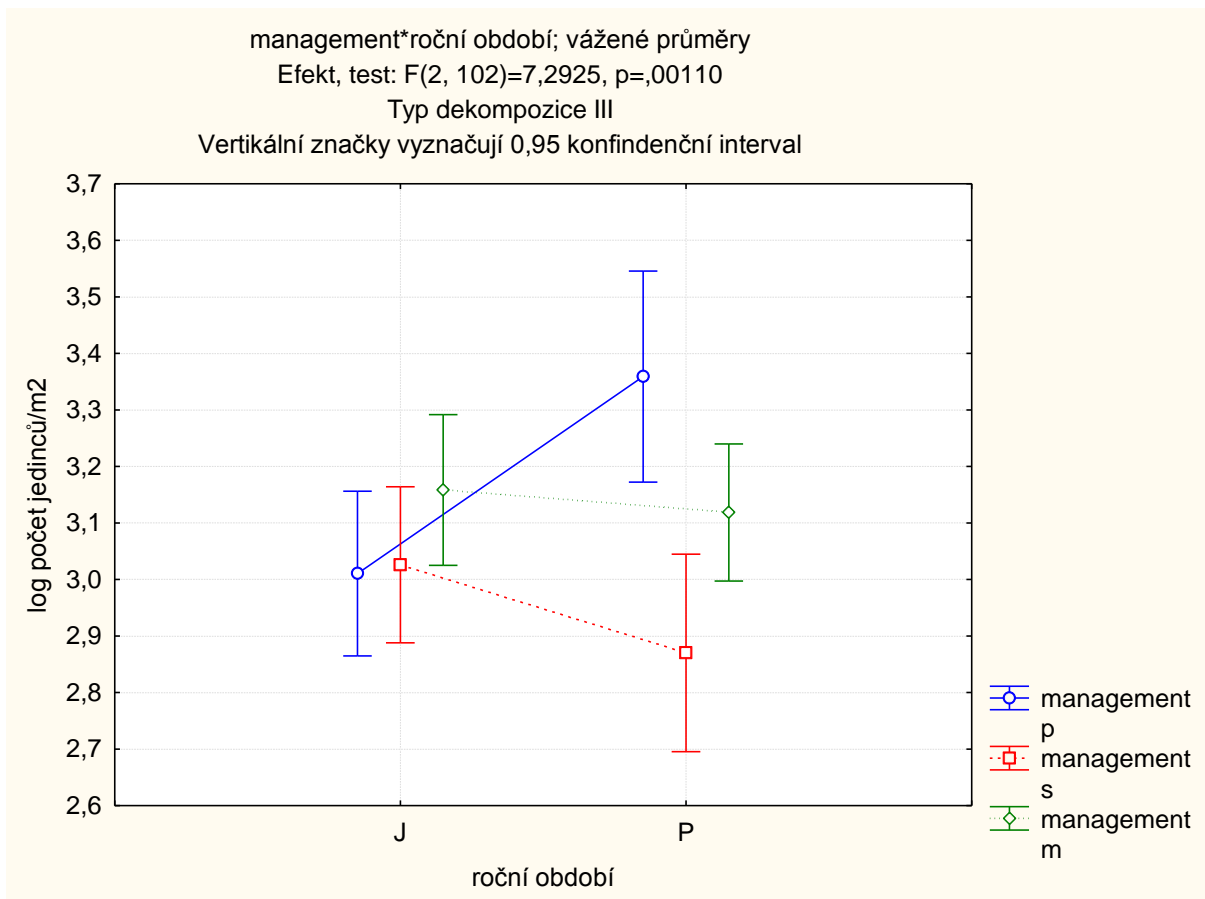


Obr.5: Partial RDA, vliv nadzemní vegetace na druhové rozložení želvušek. Vysvětlivky: T = třtina, B = borůvka, M = mech.

4.3 Vliv managementu

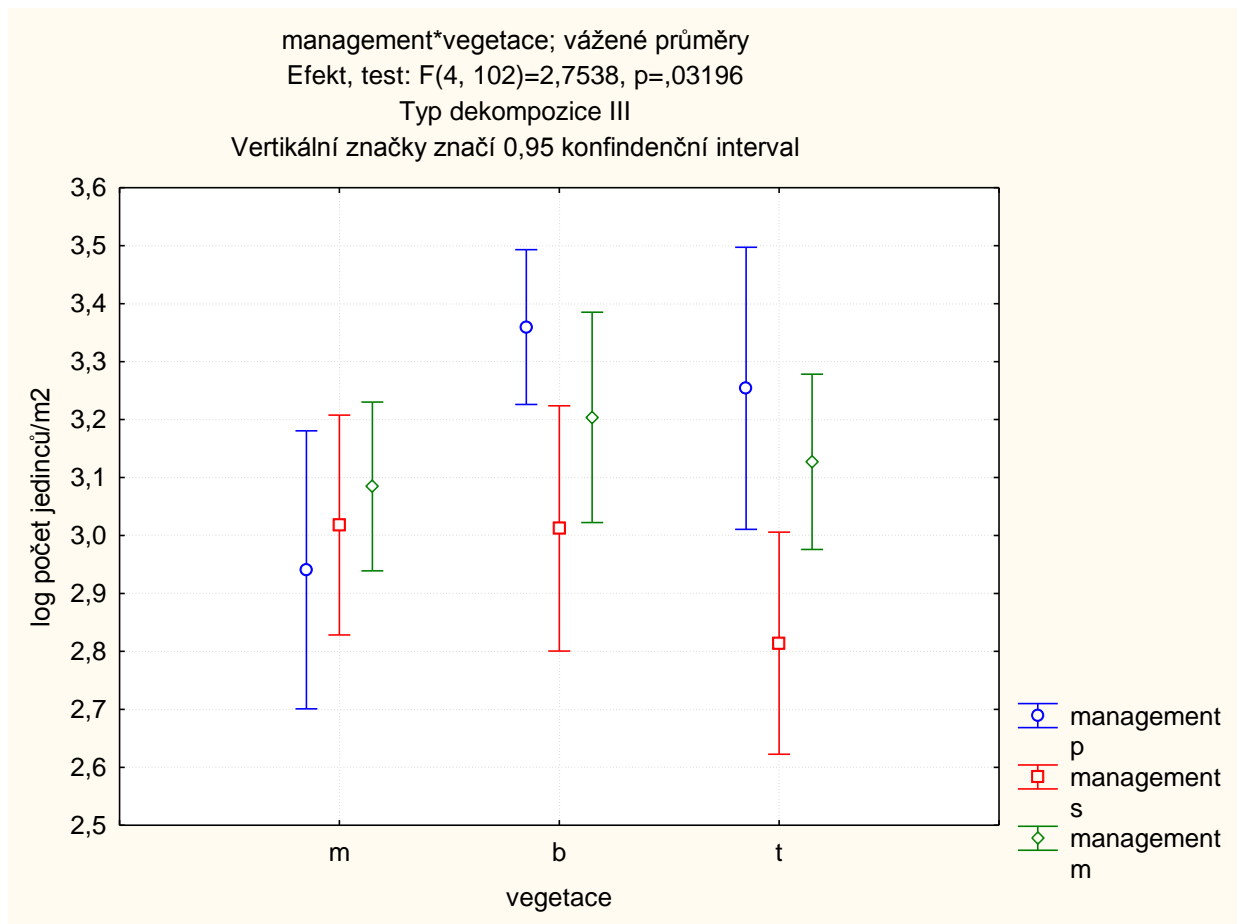
Aktivní management měl na celkovou abundanci želvušek vliv jen v kombinaci s dalšími faktory.

Prvním faktorem podmiňujícím působení managementu je roční období. Po celou dobu experimentu byly na těžných plochách každý podzim signifikantně vyšší celkové abundance želvušek než na plochách ponechaných samovolnému vývoji ($F=7,29$; $p=0,001$). Zamokřené samovolně se vyvíjející plochy se v celkových abundancích průkazně nelišili od pasek, ani neasanovaných ploch bez zvýšeného zamokření. Na jaře nebyl pozorován žádný rozdíl mezi jednotlivými typy ploch (viz. Obr.6.).



Obr.6: Změny abundance v průběhu ročních období na plochách s různými typy managementu. Vysvětlivky: J = jaro, P = podzim; p = paseky, s = plochy ponechané samovolnému vývoji, m = mokré plochy ponechané samovolnému vývoji.

Dále je vliv typu plochy patrný jen pod některými typy nadzemní vegetace. Pokud srovnáme rozdíly pod různými typy vegetace v rámci různých typů ploch, největší rozdíly najdeme pod travním drnem, kdy na pasekách (plochy P) je pod travním drnem průkazně vyšší abundance želvušek než na samovolně se vyvíjejících plochách (plochy S) ($F=2,75; p=0,032$). Podobný, již neprůkazný trend lze pozorovat i pod borůvkou. Pod mechem není rozdíl mezi jednotlivými typy managementu. Zamokřené plochy se od pasek ani bezzásahových ploch nelišili ani pod jedním typem vegetace (viz.Obr.7.).

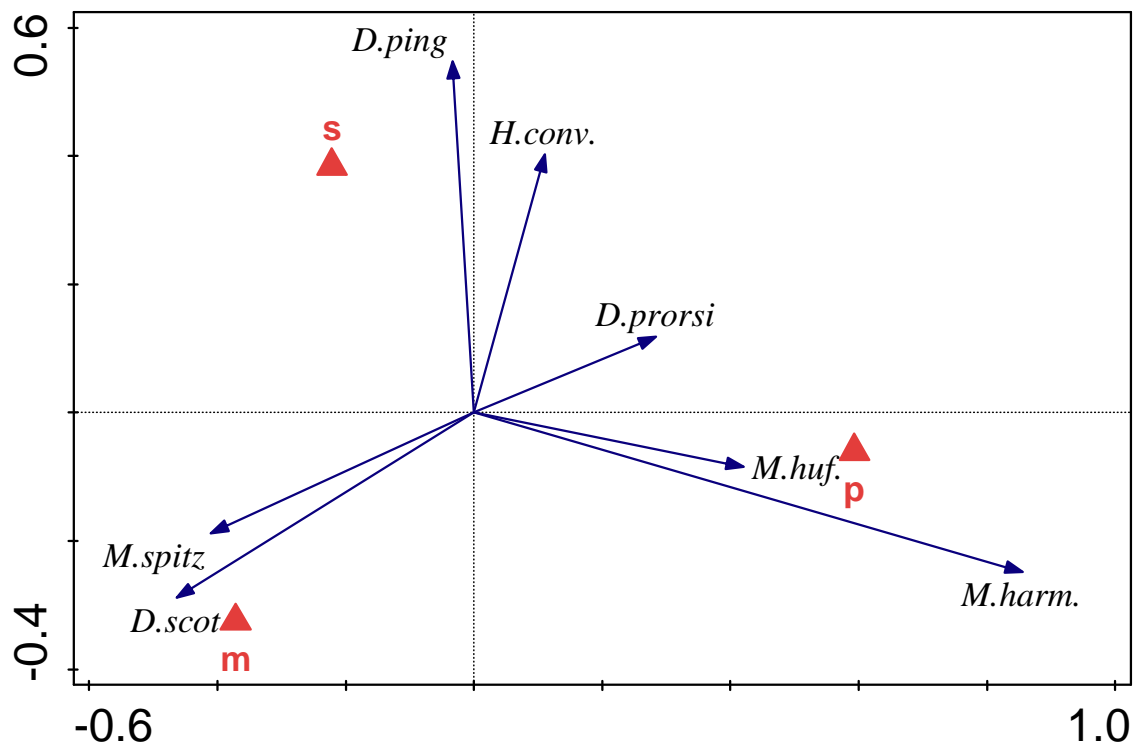


Obr.7: Vliv typu nadzemní vegetace a typu plochy na abundanci želvušek. Vysvětlivky: m = mech, b = borůvka, t = třtina; p = paseka, s = plochy ponechané samovolnému vývoji, m = mokré plochy ponechané samovolnému vývoji.

Typ plochy vysvětluje 4,6% celkové variability v druhovém složení želvušek ($F=4,7; p=0,014$). Průkazně vyšší abundance na pasekách má jen *M.harmsworthi-group*, která ale v podzimních odběrech tvoří jen 2 %. Zvýšení celkové podzimní abundance na těžných plochách působí *M.hufelandi-group*, který má průkazně vyšší abundance na pasekách také jen na podzim.

Mesocrista spitbergense a *D.scoticum* jsou průkazně početnější na zamokřených plochách oproti těžným plochám, ale početnost se na samovolně se vyvíjejících plochách a samovolně se vyvíjejících zamokřených plochách neliší.

Ostatní druhy nevykazují vůči typu ploch žádné preference. Samovolně se vyvíjející plochy nejsou charakterizované zvýšenou afinitou žádného z druhů. Preference jednotlivých druhů z hlediska typu ploch jsou zobrazeny na následujícím digramu (viz.Obr.8.).

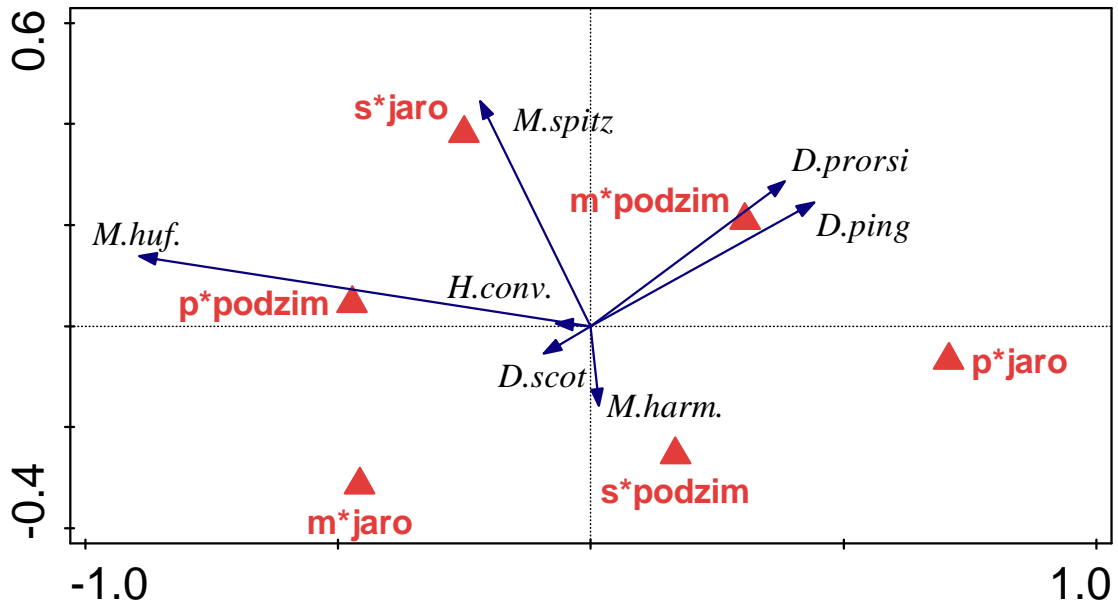


Obr.8: Partial RDA, vliv managementu a zamokření na druhové rozložení želvušek. Vysvětlivky: p = paseky, s = plochy ponechané samovolnému vývoji, m = mokré plochy ponechané samovolnému vývoji.

4.4 Vliv ročního období

Některé druhy se vyskytovaly ve větší míře v jednom ročním období než v druhém. Většina druhů má vyšší četnosti na podzim. Na podzim narůstá početnost *D.scoticum*, *D.prorsirostre* a *H. convergens*, u všech třech druhů se ale jedná o neprůkazné trendy. Sezónní výkyvy početnosti jednotlivých druhů se často projevily jen v kombinaci s určitým typem ploch. *Macrobiotus hufelandi-group* je častější na podzim, ale k průkaznému navýšení jeho počtů dochází jen na těžných plochách ($F=8,7992$; $p=0,0004$). Mimo těžené plochy měl větší abundance na jaře.

Dalšími druhy s vyšší jarní abundancí jsou *D.pingue* a *M. spitzbergense*. *Mesocrista spitzbergense* tento trend ale průkazně vykazoval jen na bezzásahových plochách. Skupina *M.harmswothi* neměla odlišné početnosti na jaře a na podzim. Na obrázku Obr.9. je zobrazené rozložení druhů pro interakci faktorů typ plochy a roční období.



Obr.9: RDA ordinace interakcí faktorů typ plochy*roční období a její vliv na druhové rozložení želvušek. Vysvětlivky: p = paseka, s = plochy ponechané samovolnému vývoji, m = mokré plochy ponechané samovolnému vývoji.

4.5 Aktuální vlhkost

Počet jedinců na metru čtverečním je pozitivně korelován s vlhkostí ($F=67,43$; $p=0,000$), (viz.Obr.10.).



Obr.10: Regresní model vlhkosti a celkového počtu jedinců/m².

Mesocrista spitzbergense a *D. scoticum* měli ze všech druhů nejtěsnější průkazné korelace s vlhkostí ($r=0.14$ a $r =0,09$). Těsnost vztahu však byla výrazně snížena velkým počtem vzorků, v nichž se daný druh nevyskytoval. Většinu druhů nebylo možné korelovat s vlhkostí pro velké množství vzorků v nichž zcela chyběly a jejich absence ve vzorku zároveň neměla souvislost s obsahem vody v půdě.

5 DISKUZE

5.1 Typ plochy a management

I po 16 a více letech od těžby má asanační management průkazný vliv na celkovou abundanci i druhové složení společenstva želvušek. Pro většinu druhů želvušek nastávají nejvhodnější podmínky pro aktivní život na podzim, kdy mají nejvyšší populační hustoty a proto je patrně efekt managementu na zvýšení abundancí průkazný jen na podzim. Předchozí studie věnující se vlivům těžby, nikoli však asanační těžby, naznačovaly v prvních letech po těžbě tendence k nižším početnostem želvušek (Sohlenius a kol. 1982, Malmström a kol. 2009). Huhta (1976) naopak zaznamenal v prvním roce po těžbě nárůst abundance želvušek na pasekách, ale v následujících letech pak pokles. V rámci méj diplomové práce jsem zaznamenala i po 16 a více letech od těžby vyšší početnosti želvušek na pasekách.

Průměrná hodnota abundancí (1845 jedinců/m²) je poměrně nízká, ale nijak neobvyklá. Želvušky se však často vyskytují v desetitisících jedinců/m² (Hallas a Yeates 1972, Harada a Ito 2006).

Vliv těžby i jakékoli jiné disturbance závisí na intenzitě zásahu (Marshall 2000). Asanační těžba prohlubuje změny, které se dějí při těžení nenarušeného porostu (Lindenmayer a Noss 2006). Takže zatímco některé skupiny, jako jsou *Collembola*, zůstávají obvykle těžbou neovlivněné nebo dokonce může dojít k jejich nárůstu (Marshall 2000, Malmström 2009), při intenzivní těžbě či asanační těžbě mohou jejich abundance naopak klesat (Šantrůčková a kol. 2010). Změny zesílené vyšší intenzitou těžby mohly vést i ke změnám v populacích želvušek.

Velmi těsné vztahy mívají želvušky s hlísticemi, pro dravé druhy želvušek mohou být jako zdroj potravy hlavním limitujícím faktorem (Hallas a Yeates 1972, Harada a Ito 2006). Hlístice mění po narušení lesa druhové složení, Háněl (2004) zaznamenal nárůst rodů *Aglenchus* a *Acrobeloides* na Šumavě na disturbovaných plochách. Zejména rod

Acrobeloides je považován za druh, jehož početnost po disturbancích obvykle narůstá (Wasilewska 1997). Právě tyto rody mohou být pro želvušky vhodnou potravou, Hohbergová a Traunspurger (2005) ve svých experimentech zjistili, že se rod *Pelodera* brání želvuškám mrskavými pohyby a skutečně tím snižuje úspěšnost jejich lovu. Rod *Acrobeloides* proti tomu, žádné obranné chování nevykazuje a pro želvušky je snadnou kořistí (Hohberg a Traunspurger 2005).

Pokud by na pasekách byly namnožené také hlístice z řad predátorů želvušek, vysvětlovalo by to, proč *M.spitzbergense* ani *D.scoticum* nemají k pasekám vazbu, protože jsou častou kořistí těchto hlístic (Harada a Ito 2006).

Překvapivě by želvušky mohli skrze tyto změny indikovat dostatečně velké narušení ekosystému i v dlouhodobějším měřítku, kdy se další proměnné jako jsou obsah živin nebo složení rostlinného společenstva již vrací k normálu.

5.2 Nadzemní vegetace

Volbou hladin jednotlivých faktorů byla snaha vytvořit vlhkostní gradient. V případě managementu byly plochy P (paseky, asanační těžba) považovány za nejsušší (Šantrůčková a kol. 2010), plochy S (plochy se samovolným vývojem po kůrovci) se střední hodnotou vlhkosti a plochy M (zamokřené plochy po kůrovcovém rozpadu lesa se samovolným vývojem) byly zvoleny v rámci podmáčených smrčín nebo na okrajích rašelinišť a jsou klasifikovány jako nejvlhčí. V rámci různých vegetačních krytů je podobný gradient vytvořen v linii borůvky (*Vaccinium myrtillus*) (nejsušší místa), travní drn a mech (nejvlhčí místa).

Faktor nadzemní vegetace byl lepším prediktorem celkové abundance a druhového složení želvušek než management. Půda pod mechem se vyznačovala nejnižšími četnostmi želvušek. Mech představuje na mnou vytyčeném vlhkostním gradientu v rámci typů vegetačního krytu stabilně nejvlhčí místa, což je dáno vyššími nároky mechů na vlhkost a zároveň hustotou a výškou mechového polštáře, který půdu izoluje více než ostatní dva typy nadzemní vegetace. Stabilně vysoká vlhkost většiny želvušek nenasvědčí zejm. kvůli přežívání většího množství jejich konkurentů a predátorů a proto zde zřejmě byly zaznamenány jejich nejnižší abundance (Ramazzotti a Maucci 1995, Uhiá a Briones 2002). Nižší abundance želvušek pod mechovými polštáři však může být zapříčiněná též vybraným druhem odebíraného mechu. Jónsson (2003) ve své studii nacházel ze široké škály mechových druhů

nejnižší početnosti právě v mechu *Polytrichum formosum*, pod nímž byla půda odebírána. Naopak nejvyšší počty želvušek byly zaznamenány pod borůvkou, která reprezentuje místa s většími výkyvy teplot i vlhkosti, protože často vyrůstá na kamenech, pařezech či při kořenových náběžích, kde sníh odtává nejdříve a půda zároveň v létě více prosychá. Abundance druhů *D.prorsirostre* a *D.pingue* nejstředněji stoupají v půdě pod travním drnem, což je za současného stavu dostupných informací o jejich ekologických nárocích velmi těžké interpretovat.

Procento variability v druhovém složení, které jsou typ plochy a typ nadzemní vegetace schopné vysvětlit je poměrně nízké (11,5%). Je nutné si uvědomit, že oba tyto faktory jsou nepřímé, že jen odráží vliv nám neznámých konkrétních faktorů, které se spolu s nimi mění. Mezi konkrétními faktory by mohli figurovat zejména struktura půdy, míra konkurence a predace a rychlost vysychání prostředí (Fleegera Hummon 1975, Wright 1991, Harada a Ito 2006).

5.3 Roční období

Během roku se prokazatelně měnilo zastoupení jednotlivých druhů želvušek. Některé druhy byly početnější na podzim, jiné na jaře. Ačkoli jen pro některé druhy byly tyto výkyvy v abundanci průkazné, stabilní tendence k vyšším četnostem v jednom z ročních období vykazovaly téměř všechny druhy (kromě *M.harmsworthi-group*). Odpověď jednoho druhu na roční období se může lišit i u jeho různých populací v závislosti na lokálních podmínkách (Schuster a Greven 2007). Na zamokřených lokalitách nebude mít přísun podzimních srážek velký vliv, ale bude mít vliv na suchých lokalitách, kde jsou želvušky limitované nedostatkem vlhkosti.

Mesocrista spitzbergense se projevoval jako jarní druh, ale průkazně byly jeho počty vyšší na jaře jen na samovolně se vyvíjejících plochách, což pravděpodobně odráží fakt, že se jedná o hygrofilní druh. Na pasekách, které prosychají nejvíce, ho bylo vždy méně než na samovolně se vyvíjejících plochách. Jaro i podzim jsou vlhká roční období, ale na jaře je vlhkost v půdě stabilnější než na podzim, protože je půda postupně dosycována z tající sněhové pokrývky. Na zamokřených plochách zůstávala jeho početnost přibližně konstantní, protože nástup jara ani podzimu nezpůsobil dostatečný výkyv ve vlhkosti. *Mesocrista spitzbergense* měl zároveň ze všech pozorovaných druhů s vlhkostním gradientem nejtěsnější vazbu ($r=0,14$; $p=0,039$). Vlhkost je pro něj poměrně dobrým prediktorem

výskytu. U ostatních druhů nebyl jejich vztah k vlhkosti tak transparentní jako v případě *M.spitzbergense*.

Většina ostatních druhů preferuje podzimní období. *Macrobiotus hufelandi*-group zvyšoval na pasekách průkazně své počty na podzim. Nejspíš proto, že je druhem, který velmi dobře snáší vyšší teploty půdy a rychlé vysychání při výkyvech (Morgan 1977), které mohou na pasekách nastávat i po 16 letech během léta (Pavlas 2013), takže se po podzimním zvýšení vlhkosti namnoží rychleji a lépe než druhy, které hůře přečkávají teplotní výkyvy. Navíc se jako partenogenetický druh rozmnožuje poměrně snáze než např. *M. harmsworthi*-group, který má podobné preference a na pasekách se vyskytuje také signifikantně více než na jiných plochách, ale má mnohem nižší abundance než skupina *M.hufelandi*, nejspíš právě proto, že se rozmnožuje sexuálně.

Početnosti *D.prorsirostre* a *D.pingue* jsou na vlhkostních gradientech zřejmě nezávislé, nejstrměji stoupají jejich abundance v opačném směru od zamokřených ploch a mají nejnižší počty pod mechem, nejedná se však o průkazné jevy, na druhou stranu jsou na podzim nejpočetnější právě na zamokřených plochách.

5.4 Druhá diverzita a vztahy mezi jednotlivými druhy

Druhy byly rozřazeny do 7 druhů či taxonomických jednotek. Během jiných studií v podobných biotopech byl obvykle zaznamenán vyšší počet druhů (Romano III. a kol. 2001, Jónsson 2003, Harada a Ito 2006). Ale mnoho druhů se vyskytovalo jen v jednom či několika málo vzorcích tj. poměrně vzácně.

V této studii bylo určité procento želvušek ve vzorcích neidentifikovatelných, neboť se jednalo o příliš malé jedince, patrně juvenilní stádia nebo se je nepodařilo vhodně fixovat (byly zafixovány v nevhodné poloze pro určení nebo překryté půdními částicemi), přitom v několika případech bylo zřejmé, že se jedná o nový druh, který ale zastoupen jediným exemplářem, nebylo možné určit.

Na zodpovězení otázek kladených v této práci nebude mít vynechání vzácných druhů z analýz vliv, neboť nám jde zejména o zachycení statisticky průkazných ekologických trendů, pro něž velmi vzácní jedinci nebudou určující.

Podle výsledků PCA je zřejmé, že druhy formují tři skupiny korelovaných jednotek, které se vyskytují častěji společně. První takovou skupinu tvoří *M.spitzbergense* a *D.scoticum*, které spojuje afinita k stabilně vlhkému prostředí. Druhou skupinou jsou *M.hufelandi-group* a *M.harmsworthi-group*, které naopak spojuje vyšší odolnost proti vyšším teplotám a kolísání vlhkosti. Třetí skupinu tvoří *D.pingue*, *D.prorsirostre* a *H.convergens*, které se nedají sjednotit na základě stejných preferencí pro vlhkost. *Diphascon pingue* a *D.prorsirostre* se vyskytují často pod travním drnem. Ze třetí skupiny vyčnívá *H.convergens*, který mezi zbylé dva druhy nezapadá převládajícími abundancemi na travním drnu, ani vyššími abundancemi na jaře.

Druhy je však možné rozřadit i jinak, podle stavby ústního ústrojí. První skupina zahrnující *M.spitzbergense* a *D.scoticum* má protáhlou úzkou hltanovou trubici zakončenou velkým, protáhlým savým hltanem a ústa směřující dopředu, druhá skupina s *M.hufelandi* a *M.harmsworthi* má krátkou a širokou hltanovou trubici s širokým ústním otvorem ústícím také anteriorně, třetí skupina zahrnující *D.prorsirostre*, *D.pingue* a *H.convergens* má úzké delší trubice (ale ne tak dlouhé jako zástupci první skupiny) zakončené poměrně malým savým hltanem a ústní otvor ústí anterio-ventrálně. Je tedy možné, že korelace mezi druhy jsou dány spíše potravními preferencemi než afinitou k vlhkosti. Druhy s krátkou a širokou hltanovou trubicí jsou primárně dravé (Hallas a Yeates 1972). Druhy s dlouhou ústní trubicí, malým savým hltanem a ústním otvorem na spodní straně těla se živí býložravě, obvykle řasami (Kinchin 1994). Třetí skupina je často pokládána za býložravou, ale Hallas a Yeates (1972) usuzují, že prodloužená a ohebná hltanová trubice by mohla být používána k ohybu těla při seškrabávání bakteriálních filmů. Informace o dietě je želvušek je v tomto směru však stále nekompletní.

Je tedy možné, že spíše než vlhkostní gradient by bylo třeba sledovat například dostupnost potravních zdrojů nebo stavy konkurentů (Harada a Ito 2006, Sánchez-Moreno a kol. 2008). Takový přístup by však byl značně časově náročný. Pro zachycení podobných vztahů by možná bylo jednodušší sledovat nikoli druhové složení populace želvušek, ale jejich funkční diverzitu. Bylo by však potřeba hledat vhodné funkční znaky nebo příslušné rozřazení funkčních skupin, podle nichž by bylo možné usuzovat na predikční faktory tohoto typu. V současné době nejsou znalosti o ekologických nárocích želvušek dostatečně probádané. Mezi zajímavými funkčními znaky by však mohli být již zmiňované potravní skupiny založené na morfologii ústního ústrojí nebo typ rozmnožování. Stanovování funkční

diverzity místo druhové pro účely ekologických studií by také odstranilo problémy s určováním želvušek do druhů.

5.5 Vlhkost

Vlhkost obecně není příliš dobrým prediktorem abundancí, ani druhového složení želvušek. Celková abundance želvušek je s vlhkostí půdy v době odběru korelována jen slabě ($r=0,39$). Vlhkost patrně vysvětluje zčásti abundance *M.spitzbergense*, *D. scoticum*, *M.hufelandi-group* i *M.harmsworthi-group*, ale abundance zbylých druhů v rámci různých vegetačních krytů ani ročních období a ploch nelze dát do souvislosti s vlhkostí. Porovnání naměřených dat nelze s vlhkostí porovnávat protože, byla měřena buď nepřímo (nastavením vlhkostního gradientu v rámci kategoriálních prediktorů) nebo přímo v podobě jediné proměnné –poměru suché hmotnosti půdy a půdy v mokřém stavu v době odběru půdy. Bylo by třeba data porovnávat s průměrnými, maximálními a minimálními teplotami za určité období či se srážkami. Většinu druhů nebylo možné korelovat přímo s naměřenou aktuální vlhkostí půdy, protože mnoho vzorků neobsahovalo daný druh a tato absence zřejmě s vlhkostí nesouvisela.

6 ZÁVĚR

Tato práce ukazuje, že i po 16 a více letech může mít kalamitní těžba stále vliv na společenstvo organismů. Potvrzuje tak předpoklad, že vliv těžby na organismy závisí na intenzitě těžby. Na pasekách byla v některých případech vyšší abundance želvušek než na samovolně regenerujících plochách. Vliv managementu byl zvláště výrazný v rámci některých mikrostanovišť daných nadzemní vegetací či dočasnou změnou podmínek v rámci ročních období. Nárůst želvušek po těžbě byl průkazně znatelný zejména v půdě pod travním drnem a na podzim.

Druhové složení se mezi plochami ani typy vegetačních krytů nelišilo, diverzita byla ovlivněná jen ve smyslu relativního zastoupení jednotlivých druhů. Průkazně vyšly tyto vztahy:

Skupiny *M.harmsworthi* a *M.hufelandi* byly četnější na pasekách, *M.hufelandi* jen na podzim. *Diphascon scoticum* a *M.spitzbergense* se vyskytovaly ve vyšších abundancích na zamokřených sukcesních plochách oproti pasekám. *Diphascon scoticum* preferuje mechový vegetační kryt před travním drnem. *Mesocrista spitzbergense* preferuje borůvku před travním drnem. *Diphascon pingue* má vyšší abundance oproti travnímu drnu pod mechem i

borůvkou. *Diphascon prorsirostre* upřednostňuje travní drn před oběma zbylými typy vegetačního krytu.

Oproti předpokladům typ nadzemní vegetace měl na celkovou abundanci i druhové složení želvušek větší vliv než management. Ovlivnil i celkové abundance želvušek, průkazně se od sebe lišili půdy odebrané pod mech, kde bylo nalezeno nejméně jedinců a půdy odebrané pod borůvkou, kde naopak byly počty želvušek nejvyšší. Typ plochy (managementu) a nadzemní vegetace jsou faktory s nepřímým vlivem na želvušky, skrývají se za nimi konkrétní podmínky půdy. Otázkou zůstává, které konkrétní faktory jsou pro želvušky skutečně určující. Vlhkost půdy stanovená v době odběru nebyla pro želvušky dostatečně dobře vysvětlujícím faktorem.

7 SEZNAM POUŽITÉ LITERATURY

Avdonina A. M. (2006): Tardigrade fauna in the region between Oka and Volga rivers (Russia) and patterns of their distribution in substrates and habitats. *Hydrobiologia* 558: 105-109.

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

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

Bird S.B., Coulson R.N., Fisher R.F. (2004): Changes in soil and litter arthropod abundance following tree harvesting and site preparation in a loblolly pine (*Pinus taeda L.*) plantation. *Forest Ecology and Management* 202: 195-208.

Beasley C.W. (1988): Altitudinal distribution of *Tardigrada* of New Mexico with the description of a new species. *The American Midland Naturalist* 120(2): 426-440.

Bélangier 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.

Jönsson K.I., Bertolani R. (2001): Facts and fiction about long-term survival in tardigrades. *London Journal of Zoology* 25: 121-123.

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.

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

Crowe J.H. (1975): The physiology of tardigrades in cryptobiosis. *Memorie dell'Istituto Italiano di Idrobiologia* 32 (Suppl.1): 37-59.

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

Degma P., Bertolani R., Guidetti R. (2009-2013): Actual checklist of Tardigrada species [online]. Poslední aktualizace 15-07-2013. Dostupné na: <http://www.tardigrada.modena.unimo.it/miscellanea/Actual%20checklist%20of%20Tardigrada.pdf>

Denlinger D.L., Tanaka S. (1999): Diapause. In: Encyclopedia of reproduction. Ed. Knobil E. a Neill J.D. Academic press. San Diego.

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.

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.

Franceschi T. (1948): Anabiosi nei tardigradi. *Bolletino dei Musei e degli Istituti Biologici dell'Università di Genova* 22: 47-49.

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.

Guidetti R., Jónsson K.I. (2002): Long-term anhydrobiotic survival in semi-terrestrial micrometazoans. *J.Zool.Lond* 257: 181-187.

Guidetti R., Boschini D., Renecchi L., Bertolani R. (2006): Encystment processes and the „Matrioshka like stage“ in a moss-dwelling and limnic species of eutardigrades (Tardigrada). *Hydrobiologia* 558: 9-21.

Guidetti R., Boschini D., Altiero T., Bertolani R., Rebecchi L. (2008): Diapause in tardigrades: a study of factors involved in encystment. *The Journal of Experimental Biology* 211: 2296-2302.

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.

Halberg K.A., Persson D., Ramløv H., Westh P., Kristensen R.M., Møbjerg N. (2009): Cyclomorphosis in Tardigrada: adaptation to environmental constraints. *The Journal of Experimental Biology* 212: 2803-2811.

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.

Hansen J.G., Katholm A.K. (2002): A Study of the Genus *Amphibolus* from Disko Island with Special Attention on the Life Cycle of *Amphibolus nebulosus* (Eutardigrada: Eohypsibiidae). In: Hansen, J. G. (ed), Arctic Biology Field Course, Qeqertarsuaq 2002.

Harada H., Ito M.T. (2006): Soil-inhabiting tardigrade communities in forests of Central Japan. *Hydrobiologia* 558: 119-127.

Hengherr S., Worland M.R., Reuner A., Brümer F., Schill R.O. (2009): Freeze tolerance, supercooling points and ice formation: comparative studies on the subzero temperature survival of limno-terrestrial tardigrades. *The Journal of Experimental Biology* 212: 802-807.

Higgins R.P. (1959): Life history of *Macrobotus 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.

Horikawa D.D., Iwata K.I., Kawai K., Koseki S., Okuda T., Yamamoto K. (2009): High hydrostatic pressure tolerance of four different anhydrobiotic animal species. *Zoological Science* 26(3): 238-242.

Horikawa D.D., Sakashita T., Katagiri C., Watanabe M., Kikawada T., Nakahara Y., Hamada N., Wada S., Funayama T., Higashi S., Kobayashi Y., Okuda T., Kuwabara M. (2006): Radiation tolerance in the tardigrade *Milnesium tardigradum*. *International Journal of Radiation Biology* 82(12): 843-848.

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., Harms-Ringdahl M., Torrud J. (2005): Radiation tolerance in the eutardigrade *Richtersius coronifer*. *Int.J.Radiant.Biol* 81(9): 649-656.

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.

Jönsson K.I., Schill R.O. (2007): Induction of Hsp70 by desiccation, ionising radiation and heat-shock in the eutardigrade *Richtersius coronifer*. *Comparative biochemistry and physiology, Part B* 146: 456-460

Kaczmarek L., Gołdyn B., Welnicz W., Michalczyk Ł. (2010): Ecological factors determining Tardigrada distribution in Costa Rica. *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research* 49 (Suppl.1): 78-83.

Kaňa J., Tahovská K., Kopáček J. (2013): response of soil chemistry to forest dieback after bark beetle infestation. *Biogeochemistry* 113: 369-383.

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.

Keilin D. (1959): The Leeuwenhoek Lecture: The problem of anabiosis or latent life: History and current concept. *Proceeding of the royal society of London* B150.

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

Košťál V. (2006): Eco-physiological phases of insect diapause. *Journal of Insect Physiology* 52: 113-127.

Košťál, Vladimír (2013) Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích, Přírodovědecká fakulta, Katedra fyziologie živočichů, Branišovská 31, České Budějovice 370 05. Sděleno ústně na přednášce dne 2013-04-05.

Kristensen R.M. (1982): The first record of cyclomorphosis in Tardigrada based on a new genus and species from Arctic meiobenthos. *Zeitschrift fuer Zoologische Systematic und Evolutionforschung* 20: 249-270.

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.

LeDuc S.D., Rothstein D.E. (2007): Initial recovery of soil carbon and nitrogen pools and dynamics following disturbance in jack pine forests: A comparison of wildfire and clearcut harvesting. *Soil Biology and Biochemistry* 39: 2865-2876.

Lindberg N., Persson T. (2004): Effect of long-term nutrient fertilization and irrigation on the microarthropod community in a boreal Norway spruce stand. *Forest Ecology and Management* 188: 125-135.

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.

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.

- McInnes S.J., Pugh P.J.A (1999): Zonation in Antarctic lake-dwelling benthic meiofauna with emphasis on the *Tardigrada*. *Zoologischer Anzeiger* 238: 283-288.
- Meininger C.A., Uetz G.W., Snider J.A. (1985): Variation in epiphytic microcommunities (tardigrade-lichen-bryophyte assemblages) of the Cincinnati Ohio area. *Urban Ecology* 9: 45-61.
- Meyer H.A. (2006): Small-scale spatial distribution variability in terrestrial tardigrade population. *Hydrobiologia* 558: 133-139.
- Møbjerg N., Jørgensen A., Eibye-Jacobsen J., Halberg A.G., Persson D., Kristensen M.R. (2007): New records on cyclomorphosis in the marine eutardigrade *Halobiotus crispae* (Eutardigrada:Hypsibiidae). *Journal of Limnology* 66 (Suppl.1): 132-140.
- Morehouse K., Johns T., Kaye J., Kaye M. (2008): Carbon and nitrogen cycling immediately following bark beetle outbreaks in southwestern ponderosa pine forest. *Forest ecology and management* 255: 2698-2708.
- 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.
- Nelson D.R., Marley N.J. (2000): The biology and ecology of lotic Tardigrada. *Freshwater Biology* 44: 93-108.
- Newsham K.K., Maslen N.R., McInnes S.J. (2006): Survival of antarctic soil metazoans at -80°C for six years. *CryoLetters* 27(5): 269-280.
- 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.

Pavlas, Jiří (2013): Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích, Přírodovědecká fakulta, Katedra biologie ekosytémů, Branišovská 31, České Budějovice 370 05. Sděleno dne 2013-10-12.

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

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

Ramlø H., Westh P. (2001): Cryptobiosis in the eutardigrade *Adorybiotus (Richtersius) coronifer*: Tolerance to alcohols, temperature and *de novo* protein synthesis. *Zoologischer Anzeiger* 240: 517-523.

Rebecchi L., Guidetti R., Borsari S., Altiero T., Bertolani R. (2006): Dynamics of lon-term anhydrobiotic survivalof lichen-dwelling tardigrades. *Hydrobiologia* 558: 23-30.

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>

Romano III. F.A., Barreras-Borrero B., Nelson D.R. (2001): Ecological distribution and analysis of tardigrada from Choccolocco Creek, Alabama. *Zoologischer Anzeiger* 240: 535-541.

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.

Shen M.J., Mudgett M.B., Schopf J.W., Clarke S., Berger R. (1995): Exceptional seed longevity and robust growth: ancient sacred lotus from China. *American Journal of Botany* 82: 1367-1380.

Schill R.O., Steinbrück G.H.B., Köhler H.R. (2004): Stress gene (hsp70) sequences and quantitative expression in *Milnesium tardigradum* (*Tardigrada*) during active and cryptobiotic stages. *Journal of Experimental Biology* 207: 1605-1611.

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.

Sohlenius B., Boström S., Jónsson K.I. (2004): Occurrence of nematodes, tardigrades and rotifers on ice-free areas in East Antarctica. *Pedobiologia* 48: 395-408.

Sømme L., Meier T. (1995): Cold tolerance in tardigrada from Dronning Maud Land, Antarctica. *Polar Biology* 15: 221-224.

Sommerville R.I., Davey K.G. (2002): Diapause in parasitic nematodes: a review. *Canadian Journal of Zoology* 80: 1817 -1840.

Spielvogel S., Prietzel J., Auerswald K., Kögel-Knabner I. (2009): Site-specific spatial patterns of soil organic carbon stocks in different landscape units of a high-elevation forest including a site with forest dieback. *Geoderma* 152: 218-230.

- 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
- Steiner, G., Albin F.E. (1946): Resuscitation of the nematode *Tylenchus polyhypnus* n. sp. after almost 39 years' dormancy. *Journal of Washington Academy of Sciences* 36: 97-99.
- Szymańska B. (1995): Encystment in the tardigrade *Dactylobiotus dispar* (Murray, 1907) (Tardigrada:Eutardigrada). *Zoologica Poloniae* 40/1-4: 91-102.
- 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.
- Townshend J.L. (1964): Anhydrobiosis in *Pratylenchus penetrans*. *Journal of Nematology* 16: 282-289.
- 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.
- Vesterdal L., Dalsgaard M., Felby C., Raulund-Rasmussen K., Jørgensen B. (1995): Effects of thinning and soil properties on accumulation of carbon, nitrogen and phosphorus in the forest floor of Norway spruce stands. *Forest Ecology and management* 77: 1-10.
- Vreeland R.H. (2000): Isolation of a 250 million-year-old bacterium from a primary salt crystal. *Nature* 407: 897-900.
- 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.

Wasilewska L. (1996): The influence of acid rain on soil nematode communities: a comparison of contaminated habitats in the belt of the Karkonosze and Izerskie Mountains (South-West Poland) with uncontaminated areas in the other regions of Poland. *Polish Journal of Ecology* 44: 73-110.

Węglarska B. (1957): On the encystation in *Tardigrada*. *Zoology of Poland* 8: 315-325.

Weis W., Rotter V., Göttlein A. (2006): Water and element fluxes during the regeneration of Norway spruce and European beech: Effects of shelterwood-cut and clear-cut. *Forest Ecology and Management* 224: 304-317.

Westh P., Kristensen R.M. (1992): Ice formation in the freeze-tolerant eutardigrades *Adorybiotus coronifer* and *Amphibolos nebulosus* studied by differential scanning calorimetry. *Polar Biology* 12: 693-699.

Westh P., Ramløv H. (1991): Trehalose accumulation in the tardigrade *Adorybiotus coronifer* during anhydrobiosis. *Journal of Experimental Zoology* 258: 303-311.

Wright J.C. (1989): Desiccation tolerance and water-retentive mechanisms in tardigrades. *Journal of Experimental Biology* 142: 267-292.

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

Xu G.-L., Schleppi P., Mai-He L., Sheng-Lei F. (2009): Negative responses of *Collembola* in a forest (Alptal, Switzerland) under experimentally increased N deposition. *Environmental Pollution* 157: 2030-2036.

