

Univerzita Palackého v Olomouci
Přírodovědecká fakulta
Katedra ekologie a životního prostředí



Společenstva stonožek v měnících se podmínkách
alpinského prostředí

Aneta Pavelcová

Diplomová práce

předložená na Katedře ekologie a životního prostředí
Přírodovědecké fakulty Univerzity Palackého v Olomouci

jako součást požadavků
na získání titulu Mgr. v oboru
Ochrana a tvorba krajiny

Vedoucí práce: doc. RNDr. Mgr. Ivan Hadrián Tuf, Ph.D.

Olomouc 2020

Pavelcová A. (2020): Společenstva stonožek v měnicích se podmínkách alpinského prostředí [diplomová práce]. Olomouc: Katedra ekologie a ŽP PřF UP v Olomouci. 51 stran, 2 přílohy. Česky.

Abstrakt

Globální změny klimatu jsou v poslední době často diskutovaným tématem. Mohou se projevit i v horském prostředí, které skýtá množství gradientů, na které živočichové náležitě reagují. Studium půdní fauny může sloužit k odhalení složitých vztahů mezi živočichy a jejich prostředím a sledování změn nám může prozradit mnohé o dynamice společenstev. Výzkum proběhl v oblasti Tatranského národního parku, jehož příroda není přímo antropogenně ovlivněna. Materiál byl sbírán pomocí dlouhodobě exponovaných zemních pastí, půdních vzorků a individuálním sběrem. Odběry vzorků proběhly ve třech obdobích v rozmezí let 1992 až 2016. Byl hodnocen výskyt druhů s ohledem na environmentální proměnné (nadmořská výška, podloží, teplota a pH půdy). Celkem 1610 jedinců bylo odloveno a zařazeno do 16 druhů. Většina těchto stonožek je považována za eurytopní druhy, například nejhojnější stonožka *Lithobius mutabilis* má poměrně širokou ekologickou valenci. Při srovnání dvou období výzkumu byla zřejmá proměna v rámci společenstva a změna jeho druhového složení. Další analýzy poukázaly na korelaci druhu *Lithobius cyrtopus* s nadmořskou výškou, tento druh byl zaznamenán spíše ve vyšších polohách. V nižších polohách dominoval druh *Lithobius mutabilis* a *Lithobius curtipes*. Co se týče podloží, více druhů se vyskytovalo spíše na vápenatém podkladu než na žulovém. Několik druhů však bylo schopno přežít i v kyselějších půdních substrátech. Bylo zjištěno, že úhrn srážek negativně ovlivnil výskyt dvou druhů.

Klíčová slova: Chilopoda, globální změna klimatu, nadmořská výška, zemní pasti, půdní vzorky, Tatry

Pavelcová A. (2020): Centipede communities in the changing conditions of alpine environment [diploma thesis]. Olomouc: Department of Ecology and Environmental Sciences, Faculty of Science, Palacký University Olomouc. 51 pages. Czech.

Abstract

Global climate changes have been frequently discussed topic. It can take place also in mountain environment which provides number of gradients to which animals respond appropriately. Study of soil fauna could be used to reveal complex relationships among animals and their environment and tracking the changes can tell us a lot about the dynamics of communities. The research was carried out in the area of Tatra National Park where the nature should not be anthropogenically affected. The material was collected using long-term exposed soil traps, soil samples and individual collection. Sampling took place in three periods between 1992 and 2016. The occurrence of species was evaluated with respect to environmental variables (altitude, bedrock, temperature and soil pH). Altogether, 1610 centipedes of 16 species were obtained. Most of these centipedes are considered eurytopic species, for example the most abundant centipede *Lithobius mutabilis* has a relatively wide ecological valency. A comparison of the two research periods revealed a change within the community and a change in its species composition. Further analyses pointed out a correlation of *Lithobius cyrtopus* with altitude; this species was found rather at higher altitudes. At lower altitudes, the species *Lithobius mutabilis* and *Lithobius curtipes* dominated. Concerning the bedrock, more species were found on limestone rather than granite. However, several species were able to survive in more acidic soil substrates. The precipitation was found to have a negative effect on the occurrence of two species.

Key words: Chilopoda, global climate change, altitude, soil traps, soil samples, Tatra mountains

Prohlašuji, že jsem zadanou diplomovou práci vypracovala samostatně pod vedením doc. RNDr.
Mgr. Ivana H. Tufa, Ph.D. a použila jsem jen prameny uvedené v seznamu literatury.

V Olomouci dne

.....

Podpis

Obsah

| | |
|---|----|
| 1 Úvod..... | 1 |
| 1.1 Globální změna klimatu | 2 |
| 1.2 Acidifikace a eutrofizace krajiny | 2 |
| 1.3 Faktory ovlivňující půdní faunu..... | 3 |
| 1.3.1 Teplota | 4 |
| 1.3.2 Voda..... | 5 |
| 1.3.3 Půda..... | 6 |
| 1.3.4 Dostupnost živin | 7 |
| 1.3.5 Vegetace a topografie..... | 7 |
| 1.3.6 Životní cyklus | 8 |
| 1.3.7 Migrace stonožek | 8 |
| 1.3.8 Nadmořská výška..... | 8 |
| 2 Cíle práce | 10 |
| 3 Materiál a metody | 11 |
| 3.1 Lokality | 11 |
| 3.2 Charakteristika rostlinných společenstev | 11 |
| 3.2.1 Vaccinietum myrtili subalpinum (lokalita 5) | 11 |
| 3.2.2 Luzuletum spadiceae (lokalita 5A) | 12 |
| 3.2.3 Festucetum pictae (lokalita 6, 12) | 12 |
| 3.2.4 Athyrio-Pinetum mughi (lokalita 7, 54)..... | 12 |
| 3.2.5 Juncetum trifidi tatrense (lokalita 8) | 13 |
| 3.2.6 Cetrario-Vaccinietum uliginosi (lokalita 8A) | 13 |
| 3.2.7 Oreochloetum distichae (lokalita 9) | 13 |
| 3.2.8 Calamagrostidetum villosae (lokalita 10) | 13 |
| 3.2.9 Festucetum carpaticae (Sesleria tatrae-Carex tartrorum) (lokalita 13) | 14 |
| 3.2.10 Geranio-Alchemilletum crinitae (lokalita 15)..... | 14 |
| 3.2.11 Saxifrageto perdurantis (lokalita 16A, 21)..... | 14 |
| 3.2.12 Anthoxanto-Agrostietum (lokalita 18)..... | 14 |
| 3.2.13 Festucetum tatrae-Carex tartrorum (lokalita 14A, 20) | 14 |
| 3.2.14 Caricetum firmae (lokalita 22)..... | 15 |
| 3.2.15 Adenostyletum alliariae (lokalita 24)..... | 15 |
| 3.2.16 Festucetum tatrae (lokalita 20A, 20B, 25)..... | 15 |

| | |
|---|----|
| 3.2.17 Pinetum mughii (lokalita 26) | 15 |
| 3.2.18 Salicetum reticulatae (lokalita 42) | 16 |
| 3.2.19 Adenostylo-Piceetum excelsae (lokalita 43) | 16 |
| 3.3 Design studie | 16 |
| 3.3.1 Statistické metody | 18 |
| 4 Výsledky | 19 |
| 4.1 Celkový přehled materiálu | 19 |
| 4.2 Porovnání v čase | 20 |
| 4.3 Porovnání lokalit | 22 |
| 4.4 Analýza výběru | 24 |
| 4.5 Analýza stonožek z Furkotské a Velké Studené doliny | 27 |
| 4.6 Celková analýza vzorků z Tomanovy doliny | 30 |
| 5 Diskuse | 34 |
| 5.1 Přehled druhů, areály a ekologie | 34 |
| 5.1.1 Geophilomorpha | 34 |
| 5.1.2 Lithobiomorpha | 35 |
| 5.1.3 Scolopendromorpha | 37 |
| 5.2 Druhová bohatost | 37 |
| 5.3 Vybrané lokality | 38 |
| 5.4 Furkotská a Velká Studená dolina | 39 |
| 5.5 Tomanova dolina | 39 |
| 5.6 Stonožky a vliv nadmořské výšky | 40 |
| 6 Závěr | 43 |
| 7 Literatura | 44 |
| 8 Přílohy | 50 |

Seznam tabulek

| | |
|---|----|
| Tabulka 1: Celkový přehled studovaných lokalit..... | 17 |
| Tabulka 2: Celkový přehled odchyleného materiálu..... | 20 |
| Tabulka 3: Srovnání dvou období výzkumu pomocí dat presence/absence..... | 22 |
| Tabulka 4: Zobrazení přítomnosti druhů na lokalitách v Tomanově dolině pomocí dat presence/absence..... | 23 |
| Tabulka 5: Zobrazení přítomnosti druhů získaných z půdních vzorků na lokalitách | 23 |
| Tabulka 6: Zobrazení přítomnosti druhů, které byly získány na lokalitách s transfery půdních monolitů..... | 24 |
| Tabulka 7: Výsledky analýzy environmentálních proměnných ro stonožky z vybraných lokalit. | 24 |
| Tabulka 8: Výsledky analýzy RDA faktorů prostředí pro stonožky z lokalit ve Furkotské a Velké Studené dolině..... | 27 |
| Tabulka 9: Výsledky CCA analýzy všech vzorků z Tomanovy doliny | 31 |

Seznam obrázků

| | |
|--|----|
| Obrázek 1: Srovnání dvou období výzkumu..... | 21 |
| Obrázek 2: RDA analýza druhů a environmentálních proměnných na vybraných lokalitách | 25 |
| Obrázek 3: RDA analýza počtu druhů na lokalitách..... | 26 |
| Obrázek 4: GLM vytvořený pro množství srážek (vlevo), GLM vytvořený pro hodnoty pH půdy (vpravo)..... | 27 |
| Obrázek 5: Ordinační diagram znázorňující korelaci druhů a environmentálních faktorů prostředí pro společenstva stonožek z Furkotské a Velké Studené doliny..... | 28 |
| Obrázek 6: RDA analýza počtu druhů na lokalitách ve Furkotské a Velké Studené dolině..... | 29 |
| Obrázek 7: GAM závislosti početnosti jednotlivých druhů stonožek na nadmořské výšce | 30 |
| Obrázek 8: Ordinační diagram znázorňující korelaci druhů a faktorů..... | 32 |
| Obrázek 9: Generalizovaný lineární model zobrazující korelaci druhů a roku výskytu | 32 |
| Obrázek 10: GAM pro vztah druhů k nadmořské výšce..... | 33 |
| Obrázek 11: Mapa všech lokalit v Tatrách. | 50 |
| Obrázek 12: Detailní mapa lokalit Tomanovy doliny..... | 51 |

Poděkování

Děkuji především mému vedoucímu diplomové práce Ivanu H. Tufovi za odborné vedení této práce, cenné rady, za pomoc s určováním i se statistickým zpracováním, a hlavně za trpělivost, ochotu a vstřícnost. Mé díky patří též RNDr. Karlu Tajovskému, CSc. za poskytnutí materiálu a dat a za možnost navštívit lokality ve Vysokých Tatrách v roce 2016.

Výzkumy byly realizovány za podpory Grantové agentury České republiky (GA ČR), projekt č. 14-09231S „Rozlišení vlivů změn v chemismu a klimatu na biogeochemické procesy a biodiverzitu přírodních půd a vod alpského pásma“. Terénní výzkumy probíhaly v rámci projektů koordinovaných prof. P. Bitušikem, Univerzita Mateja Bela v Banskej Bystrici (projekty VEGA No. 1/0180/12 a No. 2/0081/13), a prof. J. Kopáčkem, Biologické centrum AV ČR, v. v. i., České Budějovice, (projekt GAČR 14-09231S). Poděkování patří rovněž Správě Tatranského národního parku (Štátne lesy TANAPu) pro administrativní a logistickou podporu projektů.

1 Úvod

Přes zvyšující se ochrannářské aktivity se biodiverzita neustále snižuje. Mezi hlavní příčiny tohoto úbytku se řadí klimatické změny, degradace stanovišť, fragmentace, destrukce, nadměrné využívání zdrojů či ovlivnění prostředí invazivními druhy. Schopnost odezvy na změny klimatu v podobě změny rozsahu výskytu druhu bude omezená hlavně ve vysokých nadmořských výškách a na ostrovech. Současně bude omezena možnost druhů migrovat za lepšími podmínkami, hlavně kvůli využívání půdy, fragmentaci krajiny a tvorbě bariér (Beaumont et al. 2011). Podle Agendy 21, která je programovým dokumentem OSN, jsou hory významným zdrojem vody, energie, minerálů, lesních i zemědělských produktů a slouží k rekreaci. Kromě těchto ekonomických aspektů slouží i jako zdroje biologické diverzity a jsou stanovištěm ohrožených druhů. Kvalita tohoto prostředí se však v současnosti zhoršuje (UN 1992). Hory jsou vhodným prostředím ke studiu klimatických změn, jelikož klima se zde s výškou mění poměrně výrazně na krátké vzdálenosti, stejně jako hydrologické poměry. Díky této rozmanitosti se zde nachází relativně vysoká biodiverzita a je zde množství ekotonů, současně se zde vyskytuje díky izolaci mnoho endemických taxonů (Beniston 2003).

Areály druhů se s během času měnily, posunovaly se, rozšiřovaly, zmenšovaly, anebo se neměnily a zůstaly shodné s dnešními. Je proto důležité znát odpovědi druhů na klimatické změny, jejich vliv na citlivost druhů ke změnám, a zda resilience těch druhů, které zatím na oteplování nijak nereagovaly, bude pokračovat i s dalším zvyšováním teplot (Doak a Morris 2010). Jako důsledky těchto změn se uvádí například posun fenologie, změny týkající se interakcí mezi druhy, distribuce druhů, morfologie a čisté primární produkce (Beaumont et al. 2011).

Vzájemné působení mezi druhy a další síly vytváří často složitou strukturu společenstev a klimatická změna může ovlivnit téměř každou takovou interakci. Je dlužno podotknout, že soubor druhů může reagovat na změny teploty jinak než jednotlivé druhy (Davis 1998). I zdánlivě malé rozdíly na úrovni organismu nebo populace mohou ovlivnit mezidruhové vztahy, například změna rychlosti růstu může pozměnit velikost těla a ovlivnit tak výsledek druhových interakcí (Gilman 2010). Reakce jednotlivých populací či druhů však lze předem jen těžko odhadnout. Například po experimentálním zvýšení objemu jarní srážky na pastvinách byly nejdříve zvýhodněny původní druhy rostlin nad invazivními, avšak tyto původní druhy později vytvořily vhodnější prostředí pro druhy invazivní. Naproti tomu diverzita herbivorů s přibývajícím původními druhy nejprve vzrostla, a poté se zvýšeným výskytem invazivních druhů klesala. Je tedy zřetelné, že abiotické změny mohou měnit vztahy mezi druhy nečekanými způsoby (Suttle et al. 2007).

1.1 Globální změna klimatu

V současnosti jedním z nejdiskutovanějších jevů týkajících se globální změny je skleníkový efekt. Tento jev je založený na pohlcování konkrétních částí světelného spektra, kdy po dopadu slunečního paprsku na povrch země se světlo odráží zpět a krátkovlnné záření je propouštěno z atmosféry pryč. Naproti tomu dlouhovlnné záření je pohlcováno tzv. skleníkovými plyny, mezi které se řadí vodní pára, CO₂, freony, metan, oxid dusný a ozon, což má za důsledek oteplování atmosféry, podobně jako ve skleníku.

Zdrojem CO₂ je sopečná činnost, dekompozice, spalování fosilních paliv a vypalování lesů. Koncentrace CO₂ v dobách meziledových byla asi 280 ppm, ale v poslední době se toto množství zvýšilo asi o čtvrtinu, na 353 ppm. Toto množství ale nejspíše není to nejvyšší, jaké Země zažila, jak dokládají geologické výzkumy. Ovšem za úplné absence oxidu uhličitého by byla teplota Země asi o více než 30 °C nižší (Legget 1992).

Není zcela jasné, jak velkou mírou k tomuto jevu přispívá člověk. Mnoho odborníků se však domnívá, že svůj podíl přináší v podobě produkce CO₂ a dalších skleníkových plynů a aerosolů a zvyšujícím se tepelným znečištěním (např. Vysoudil 2013). Jako důkaz lze uvést například to, že během 130letého sledovacího období Německou národní meteorologickou službou bylo zaznamenáno pět nejteplejších roků právě během posledních 30 let. V nižších a středních nadmořských výškách se zkrátila délka trvání sněhové pokrývky (Marx et al. 2012). Teplotní fluktuace v geologické historii Země však nejsou žádnou výjimkou. Problémem, kterému v současnosti čelíme, je rychlost, se kterou se tak děje. Nyní tyto změny probíhají na škále desítek let, což je vysoká rychlost, na kterou většina organismů není adaptovaná. Mnoho vědců před klimatickou změnou varuje a jsou vytvářeny rozličné modely průběhu vývoje klimatu a často jsou doporučována různá opatření (Svoboda et al. 2003).

1.2 Acidifikace a eutrofizace krajiny

Dalším problémem, se kterým se v současnosti životní prostředí potýká, je okyselování srážek. Přírodní atmosférické srážky mají pH 5-6, zatímco kyselé deště v průmyslových oblastech mohou dosahovat pH 3,5-4,5. Největší význam má kyselina dusičná a kyselina sírová, které vznikají přeměnami oxidu siřičitého a oxidů dusíku. Přírodně vznikají emise SO₂ sopečnou činností, antropogenně vznikají emise spalováním fosilních paliv, zejména hnědého uhlí, v minulosti to bylo i zpracování síry a sirmých rud. Emise síry se v ovzduší zdrží i několik dní a mohou být vlivem povětrnostních podmínek přemístěny až stovky kilometrů od zdroje vzniku. Emise NO_x vznikají spalováním motorových paliv, jsou produkovány hlavně v průmyslových centrech. Přírodně vznikají jako produkt mikrobiálních činností, při požárech a během bouřek (Hruška a Kopáček 2005). Za nebezpečný lze označit i oxid uhličitý CO₂. Přestože není považován za znečišťující složku ovzduší, mluví se o něm jako o skleníkovém plynu.

Tyto emise mohou napáchat přímé škody, jako byla například katastrofa v Krušných horách, kdy nebezpečné látky v ovzduší poškodily hektary lesa. Tyto škodliviny mohou působit i zpožděně či nepřímo, například pokud se díky kyselým dešťům dostanou do půdy, kde mohou působit toxicky či ovlivnit trofii substrátu, čímž můžou být následně ovlivněny i půdní organismy.

Například v polovině 19. století byly ještě emise S a N poměrně nízké, ovšem během 2. světové války se vlivem prudkého rozvoje těžkého průmyslu úroveň emisí síry zvýšila až trojnásobně. Významný pokles nastal až po roce 1989, který v menší míře pokračuje až do současnosti. Množství emitovaného dusíku ze začátku také klesalo, ale díky rozvoji dopravy se tento pokles zastavil a v budoucnu nejspíše bude znovu narůstat (Hruška a Kopáček 2005).

Díky hnojení se během posledních desetiletí změnilo druhové složení luk, které sice byly živinově chudé, ale zároveň byly druhově bohaté. Z takových luk se nyní stala spíše druhově méně pestrá a vysoce produkční společenstva. Co se týče vegetace, obnova takových stanovišť je do určité míry možná, ale náročná. Kromě přerušení hnojení je třeba zavést vhodný management, jako je seč následovaná odstraněním biomasy, což může vést k nutričnímu ochuzení a návratu k druhově bohatším typům společenstev. Tato sekundární sukcese může nepřímo ovlivnit i půdní faunu skrze změnu vlastností opadu nebo změnu mikroklimatických podmínek. Tato hypotéza byla testována a po přerušení dodávky hnojiva a zahájení managementu bylo pozorováno zvýšení abundancí bezobratlých. Zvýšení objemu uhlíku a dodání organického substrátu vede ke zvýšení početnosti půdních bezobratlých, tzv. „bottom-up control“. Spočívá v tom, že vyšší objem uhlíku zvyšuje tvorbu vrstvy opadu a tím navyšuje možnosti úkrytů. Zároveň vyšší podíl organické hmoty zlepšuje retenci vody a tím chrání bezobratlé před vysycháním. Byl ale pozorován trend, kdy po delší době udržování managementu se počet bezobratlých snížil. Autoři to vysvětlují nepříznivým vlivem nízkého pH, nízkého obsahu živin, zvýšeného obsahu nerozložitelné organické hmoty (který je jako potrava pro půdní faunu méně vhodná) a změně složení vegetace. Zároveň ale nebyly pozorovány prudké změny ve složení společenstev půdních bezobratlých během této sekundární sukcese (Berg a Hemerik 2004).

1.3 Faktory ovlivňující půdní faunu

Je třeba zdůraznit, že zřejmě žádný z faktorů nepůsobí individuálně, nýbrž jsou provázány. Například spolu souvisí teplota a půdní vlhkost, kdy vyšší teplota vede k vyššímu výparu a tím vyšší míře vysušování půdy, což může mít negativní vliv na půdní organismy (Frouz et al. 2004).

Stonožky (konkrétně řád Lithobiomorpha) jsou charakteristické konstantní velikostí populace. To se netýká přímo počtu jedinců, ale spíše jejich biomasy a metabolismu. V rámci dravých bezobratlých je lze zařadit mezi druhy ekvilibriální, navíc jsou poměrně dlouhověké a díky tomu hrají významnou roli v ekosystémech (Albert 1979).

Stonožky, protože jsou poměrně univerzálními predátory, nejsou výrazně ovlivněny dostupností konkrétní kořisti, jak by se mohlo zdát. Jsou schopny se živit jakýmikoliv

bezobratlými, které jsou schopny ulovit, nebo těmi, kteří nevylučují škodlivé či jedovaté sekrety (Lewis 1967). Spíše než přístupností specifické potravy jsou jejich distribuce a abundance ovlivňovány okolními podmínkami, jako je například teplota či vlhkost vzduchu (Blackburn et al. 2002). Kromě těchto lokálních podmínek může být půdní fauna ovlivněna i vlivy působícími ve větším měřítku, například antropogenně podmíněnými globálními změnami. Důsledky těchto změn pro ekosystémové fungování však ještě nejsou dobře prozkoumány.

1.3.1 Teplota

Terestriční živočichové jsou vystaveni měnícím se teplotám, na které reagují přemístěním nebo aklimací. Avšak přizpůsobení na rychle se měnící podmínky může být pro organismy stresující, a proto mohou preferovat prostředí s minimálními výkyvy (Jabin 2008). Teplota může přímo způsobit vyhynutí taxonu či posun jeho areálu, zároveň ale může způsobovat jen jemné změny na úrovni organismu nebo populace. Tyto změny mohou ovlivnit členy jiných společenstev prostřednictvím mezidruhových vztahů a mohou být významnější než přímé účinky klimatické změny (Gilman 2010).

Vliv teploty na různé skupiny již byl několikrát zkoumán. Například v experimentu ve Skotsku bylo manipulováno s teplotou, ta byla zvýšena o 3,5 °C. Následkem této změny se snížil počet pavouků a hmyzu, došlo k redukci diverzity žížal a k celkové změně funkční struktury. Dále zmizely všechny epigeické druhy žížal, což by mohlo vést na mikro-lokální úrovni ke změnám cyklu uhlíku, neboť žížaly žijící na povrchu produkují hromádky, které jsou bohatší na uhlík než ty, které jsou vytvářeny endogeickými druhy (Briones et al. 2009).

Změny v teplotě mohou u zvířat podněcovat i behaviorální změny. Je tomu tak například u suchozemských stejnonožců, kdy snížení relativní vlhkosti nebo zvýšení teploty indukovalo častější shlukování. Shloučením se sníží celkový poměr povrch ku objemu, čímž se také sníží výpar vody ve srovnání se stavem, kdy by jedinec zůstal samostatně. Jelikož se suchozemští stejnonožci rozmnožují právě v létě, kdy je teplota nejvyšší, je pravděpodobné, že stráví více času ve shlucích a o to méně času budou věnovat reprodukci (Hassall et al. 2010). Jakožto jedna ze složek potravy stonožek by mohly snížené stavy suchozemských stejnonožců ovlivnit i denzity stonožek.

Každý organismus má určité teplotní vymezení, například s ohledem na nejnižší teploty jsou zemivky (řád Geophilomorpha) schopné v přirozeném prostředí přežít teploty -22 až -26 °C. Oproti tomu Lithobiomorpha přežijí -4 až -6 °C, a to jen po krátkou dobu expozice (Lewis 1981). Nezvratné poškození nastává i při teplotách vyšších 35 °C (Voigtländer 2011).

Situace je složitější při určení konkrétní preferované teploty. Není zcela jasné, jaké konkrétní teplotě dávají stonožky přednost, navíc se optima nejspíše mírně liší pro samce a samice, které upřednostňují mírně vyšší teploty obzvláště v době rozmnožování. Pro druh *Lithobius forficatus* (stonožka škvorová) jsou údaje o preferenci 27 °C a také 7 °C, v terénu

8-16 °C, v jiném experimentu upřednostnili jedinci teplotu 21,9 °C a po přidání savého papíru byla jimi preferovaná teplota 17,3 °C. Také může mít vliv teplota, ve které byla zvířata předtím udržována – pokud byla aklimatizována na nižší teploty, preferovala i během experimentu teploty nižší než zvířata zvyklá na teploty vyšší (Lewis 1981). Jiné zdroje proto upouštějí od udání konkrétní teploty a uvádí, že tento druh je v temperátní zóně schopen přežít bez poškození rozpětí teplot 0-32 °C (Jabin 2008). Protože teplota je na různých mikrohabitatech odlišná, je pro stonožky důležité najít ten vhodný. Teplota se liší v humusové vrstvě a v opadu, v blízkosti klád či pod kůrou stromu (Lewis 1981).

Přestože jsou známy xerofilní druhy, v podmínkách středoevropských lesů stonožky preferují stanoviště s vysokou humiditou (Jabin 2008).

V podmínkách Norska byly nejvýznamnějšími faktory průměrná teplota nejteplejšího a nejchladnějšího čtvrtletí. Z toho vyplývá, že srážky málokdy pro stonožky představují limitující faktor. Jelikož jejich embryogeneze probíhá od konce května do konce června, je teplota hlavním limitujícím činitelem pro vývoj. Obdobnou hranicí mohou být pro nejnižší teploty, kdy stonožky dosahují svých fyziologických limitů. Navíc přítomnost ledovců a dlouhotrvající sněhová pokrývka, které doprovázejí nízké teploty a špatnou přístupnost k půdě, jsou podmínky, ve kterých stonožky nemohou přežít (Georgopoulou et al. 2016).

1.3.2 Voda

Od půdní vlhkosti po výskyt záplav, voda má velký vliv na distribuci půdních živočichů. Zvláště půdní vlhkost je důležitá, neboť většina půdních bezobratlých má omezené možnosti zabránit vysychání. V pozorování situovaném na gradientu od pobřeží do pahorkatin se nejvíce půdních bezobratlých vyskytovalo v oblastech se středními hodnotami vlhkosti (Frouz et al. 2004).

Průduchy, skrze které může docházet ke ztrátám vody, jsou u Geophilomorpha na všech segmentech, na kterých jsou i nohy, kromě posledního. U Scolopendromorpha jsou průduchy na 3., 5., 8., 10., 12., 14., 16., 18., 20. a někdy na 7. segmentu a druhy s 23 páry nohou jsou průduchy i na 22. segmentu. Většina druhů řádu Lithobiomorpha má průduchy na 3., 5., 8., 10., 12. a 14. segmentu (Lewis 1981).

Stonožky mají jednovrstevnou pokožku, která vylučuje vícevrstevnou kutikulu. Je důležitou bariérou mezi vnitřním a vnějším prostředím a poskytuje jak ochranu před vypařováním, tak zároveň příjem tekutin do těla (Rosenberg et al. 2011).

Přestože se řády Lithobiomorpha a Geophilomorpha významně neliší svou odolností vůči vysychání, druhý jmenovaný řád je o něco odolnější, existují tedy určité rozdíly jsou na úrovni řádu i druhů. Například propustnost kutikul obou řádů je odlišná. Řád Geophilomorpha zahrnuje druhy nejrezistentnější. Rozdíly mezi jednotlivými druhy lze demonstrovat na příkladu, kde v rámci řádu Lithobiomorpha mají robustnější *Lithobius forficatus* a *L. variegatus* delší dobu přežití sucha než mnohem menší druh *L. microps* (Lewis 2003). Dále například druh *Lithobius*

mutabilis, který je v Anglii běžný v sušších lesích, toleruje delší vystavení suchu než menší druh *Lithobius microps*, který je na sucho nejcitlivější (Lewis 1981). Zároveň se uvádí, že větší jedinci v rámci téhož druhu ztrácejí vodu pomaleji než menší jedinci. Stonožky při nízkých vlhkostech ztrácejí vodu rychle. Příkladem je řád Lithobiomorpha, kdy druhy upřednostňují až 100% vlhkost a jsou poměrně citlivé na vysychání, dokonce se vyhýbají místům, kde je vlhkost nižší než 80 % (Albert 1983).

1.3.3 Půda

Jakožto životní prostředí stonožek má půda obrovský význam, probíhá zde například rozklad a recyklace živin. Má své charakteristické vlastnosti, které se liší vlivem různé délky vývoje, podkladu, terénu, podnebí a také půdních organismů (Tajovský 2015b). Úkryt v půdě může mít různé důvody, ať už je to vhodnější mikroklima během období sucha či chladu nebo jako únik před predací (Lewis 2003). Jelikož stonožky spíše využívají již existující prostory, než by tvořily vlastní, je pro ně důležitá i struktura substrátu, ve kterém se pohybují (Tajovský 2015b).

Různé skupiny obývají různá stanoviště. Většina druhů řádu Geophilomorpha se vyskytuje pod povrchem, rod *Strigamia* obývá spíše opad, stejně jako celý řád Lithobiomorpha kromě druhu *L. microps*, a dalších drobných druhů, které pronikají až do humusových vrstev (Lewis 2003).

Rozdíly v abundanci a druhové bohatosti společenstev stonožek mohou být způsobeny nepřímými vlivy, jako jsou například množství produkované biomasy, humusová forma či textura půdy. Stonožky se nevyskytují v půdách kompaktních či jílovitých, kde nemají prostor k pohybu. Často také využívají chodby vytvořené žížalami či prostory vzniklé po odumření kořenů. Tyto mikrohabitaty využívají i za nepříznivých podmínek, jako je například sucho, kdy migrují do větších hloubek (Jabin 2008). Význam pro bezobratlé mohou mít i trhliny v půdě, které mohou poskytovat úkryt některým taxonům. Tyto štěrbinové mikroklímata mohou být svým mikroklimatem příznivá i co se týče obsahu vodních par (Antunes et al. 2008).

Většina členovců, která žije v opadu či v půdě, je závislá na chemických a fyzikálních vlastnostech substrátu. Jak bylo zjištěno, antropogenní acidifikace mění strukturu společenstev půdní fauny, konkrétně mnohonožek (Myriapoda: Diplopoda) a suchozemských stejnonožců (Crustacea: Isopoda: Oniscidea) (Zimmer et al. 2000). Tyto změny se mohou odrazit i ve strukturách společenstev jejich predátorů. V jiné studii bylo zjištěno, že acidifikace sice zvýšila abundanci mezofauny v lesních půdách, ale stalo se tak jen díky zvýšenému počtu jedinců malého počtu dominantních druhů. Naopak obohacení půdy vápencem, fosforem a dusičnanem amonným vedlo ke snížení abundance mezofauny a také k posunu ve struktuře dominance (Jandl et al. 2003).

Zdá se, že jeden z řádů v rámci Chilopoda (Geophilomorpha) by mohla být odolnější vůči těžkým kovům díky endogeickému způsobu života. Tohle neplatí pro řád Lithobiomorpha, který

žije epigeicky, a je tedy více exponován těmto látkám. Zároveň je jejich kutikula oproti například hmyzím druhům méně chráněná voskem, což může také přispívat k rychlejšímu vstřebávání nebezpečných látek do těla. Druhy, které byly nalezeny v silně znečištěných půdách, byly *Lithobius pilicornis* a *Lithobius forficatus* (Grelle et al. 2000). Proti tomu Jabin (2008) konstatoval, že společenstva stonožek normálně nejsou ovlivněna půdním chemismem, a že jejich distribuce spíše závisí na mikroklimatických podmínkách.

1.3.4 Dostupnost živin

Co se týče iontů, tak při omezení dostupnosti živin a prvků (Ca, Mg, K) vyhledávají stejnonožci a mnohonožky kvůli svému vápenatému exoskeletu místa s vyšším obsahem živin a mikrobiální aktivitou a svým výskytem přitahují i stonožky (Jabin 2008). Dalším experimentem s přidáváním zdrojů uhlíku, dusíku a fosforu, bylo zjištěno, že se počet stonožek na ploše s přidaným dusíkem zdvojnásobil a že na ostatních plochách zůstaly počty stejné (Scheu a Schaefer 1998).

Dostupnost potravy patří mezi hlavní faktory výskytu stonožek. Vysoká diverzita či početnost této skupiny může poukazovat na vysokou diverzitu i jejich kořisti (Tajovský 2015b). Například na návětrných místech, kde se hromadí opad, jsou i optimální podmínky pro výskyt chvostoskoků a jiné kořisti, již jsou stonožky přitahovány a vyskytují se zde ve zvýšených počtech. Bylo zjištěno, že během experimentálního zvýšení potravinové základny pro dekompoziční složku vedlo ke zvýšení denzity různých predátorů včetně stonožek (Chen a Wise 1999).

Lithobiomorpha mají velmi široké spektrum potravy, například chvostoskoky, mšice, larvy i dospělce hmyzu, žížaly, slimáky, mnohonožky a další, také je běžný kanibalismus. Podobně širokou potravní základnu mají i Scolopendromorpha. Geophilomorpha, které se vyskytují spíše v půdě, mají proti předchozím skupinám potravní spektrum užší a je preferována pomaleji se pohybující kořist. Strategie lovu se liší, Lithobiomorpha spíše útočí z úkrytu, zatímco Geophilomorpha aktivně kořit vyhledávají (Voigtländer 2011).

1.3.5 Vegetace a topografie

Vegetace ovlivňuje půdní biotu na úrovni fyzikální a chemické (obsah živin, soudržnost a kompaktnost půdy), i na úrovni biologické – složením půdního opadu či tloušťkou jeho vrstvy, která skýtá různé stanovištní možnosti, nebo regulací teploty a vlhkosti v přízemní vrstvě (Antunes et al. 2008).

Doak a Morris (2010) prokázali, že u dvou druhů rostlin (*Silene acaulis*, *Polygonum viviparum*) došlo během sledovaného období k populačním změnám, které se dotýkaly například přežívání, růstu či reprodukční rychlosti, a jsou ovlivněny trváním období bez sněhu a průměrnou teplotou v červnu. Většinou se životní tempo zrychluje při přechodu od nízkých teplot ke středním hodnotám a s dalším nárůstem se toto tempo snižuje, z čehož se dá vyvodit, že životní prostředí pro většinu druhů bude zhoršeno a může dojít k populačnímu poklesu. Zvýšená teplota indukuje

růst rhizosféry, což může následně změnit složení společenstev skrze ztrátu druhů či nárůst dominance více resilientních druhů organismů a spolu s dalšími faktory (posun funkční a trofické struktury směrem k potravnímu řetězci založeném na houbových organismech) může vést až ke zvýšené mineralizaci dusíku a pomalejší inkorporaci uhlíku a upravit tak jejich cykly (Briones et al. 2009). To vše může přímo či nepřímo ovlivnit společenstva stonožek ve vyšších nadmořských výškách, ať už z hlediska stanovištních možností a příležitostí pro úkryt, nebo skrze změnu potravní nabídky.

Nejen bylinná vegetace, ale i hrubé dřevité úlomky či kusy dřeva a klád mohou zlepšovat mikroklima pro stonožky. Větrm přinesené listí se akumuluje poblíž klád a poskytuje tak úkryt a zlepšuje teplotní a vlhkostní podmínky (Jabin 2008).

Významným vliv na společenstva půdní fauny má i topografie terénu. Ta ovlivňuje společenstva prostřednictvím expozice svahu, která určuje míru oslunění a vystavení větrným podmínkám. Na více exponovaných svazích se vyskytují druhy spíše generalistické, zatím co na méně exponovaných je prostor pro specialisty (Antunes et al. 2008).

1.3.6 Životní cyklus

Ontogeneze se může řadit mezi faktory, které mohou být dotčeny nenadálými změnami. Hlavní období kladení vajíček u Lithobiomorpha je na jaře a další minoritní období je na podzim. Mohou však klást celoročně, v laboratořích se tak dělo za konstantní teploty 15 °C. Doba vývoje je v řádech měsíců až let a liší se u jednotlivých druhů. Například pro *Lithobius mutabilis* bylo zjištěno, že trvá 117-150 dní, než se vejce vylíhnou, pak prochází několika instary asi dva roky, než dosáhne pohlavní dospělosti a celkově se dožívá asi 5-6 let. Vzhledem k dalším vlastnostem Lithobiomorpha a Geophilomorpha, jako jsou pomalý vývoj, vyšší délka života, nízká mortalita, nízký reprodukční potenciál a ochrana potomstva, patří tyto řády spíše ke K-stratégu (Albert 1983).

1.3.7 Migrace stonožek

Imigrace a ustálení společenstev stonožek jsou ovlivněny okolní faunou, kapacitou invaze, dispersními schopnostmi druhu a konkrétními životními strategiemi. Při výzkumu osidlování bývalých těžebních oblastí bylo zjištěno, že stonožky a mnohonožky se na tato místa z okolí dostávají jen pomalu, a dokonce i po 50 letech od opuštění nebylo druhové složení stejné jako v okolních referenčních „přirozených“ stanovištích (Dunger a Voigtländer 2009).

1.3.8 Nadmořská výška

V polském výzkumu půdní fauny horských slatin bylo prokázáno, že hlavním faktorem, který měl vliv na společenstva mnohonožek a suchozemských stejnonožců, byla nadmořská výška. Při porovnání tří typů slatiných ploch s drenáží, s dlouhodobě opuštěnou drenáží a přírodních lokalit zjistili, že i v polopřirozených podmínkách opuštěných drenáží bylo složení společenstev

stejnonožců jiné než v přírodních plochách, což dokazuje jejich chabou schopnost návratu a nízkou resilienci k disturbancím, oproti tomu mnohonožky takovouto odpověď nevykazovaly. Přestože obě skupiny živočichů jsou si podobné svými nároky a náleží do stejné gildy, jejich reakce na disturbance jsou zjevně odlišné. Z toho plyne, že odezvy organismů na změny či disturbance se dají jen těžko předpovídat a je vhodné se zaobírat každou skupinou zvlášť, dokonce i v rámci gild (Sterzyńska et al. 2015).

Anetunes et al. (2008) zaznamenali ve svém výzkumu nejvíce členovců v letním období a v oblastech více exponovaných větru a slunečnímu záření, což vysvětlují evolučními adaptacemi u některých taxonů, které se týkají resistance na vysychání. Domnívají se, že významným evolučním mechanismem zde mohla být izolace, jelikož jejich výzkum byl prováděn na ostrově, což by mohlo být analogií „ostrova“ vysokohorského masivu Západních Tater s omezenými možnostmi migrace z okolních horských soustav.

Ze závěru jiného výzkumu vychází najevo, že stonožky vyskytující se ve vyšších zeměpisných šířkách mají širokou ekologickou toleranci a schopnost kolonizovat nová prostředí (Georgopoulou 2016).

2 Cíle práce

Cílem mé práce je determinovat materiál nasbíraný pracovníky Biologického centra AV ČR. Dalším cílem je popsat společenstva na různých lokalitách se zaměřením na změny v čase a dále analyzovat distribuci stonožek na jednotlivých lokalitách s ohledem na měřené environmentální proměnné, jako jsou nadmořská výška, podloží, teplota a pH půdy.

3 Materiál a metody

3.1 Lokality

Tatry celkem zaujímají plochu 715 km². Řadí se do provincie Karpat, subprovincie Západních Karpat. Vysoké Tatry jsou nejvyšší částí celého Karpatského oblouku (Správa TANAP 2012). Sněžná čára leží ve výšce asi 2300-2450 m n. m., srážkový úhrn je 2030 mm (Beron 2008), ten se ale liší v rámci konkrétních lokalit. Průměrné srážkové úhrny zjištěné ve srážkoměrné stanici Štrbské pleso se pro období 1961–2006 pohybovaly okolo 1010 mm (Majerčáková et al. 2007).

Z dat Slovenského hydrometeorologického ústavu lze vyčíst, že průměrné roční teploty vzduchu na Lomnickém štítu se v druhé polovině 20. století pohybovaly od -3 °C do -5 °C a jen výjimečně tuto hranici přesáhly. Zato od roku 2000 se tyto teploty pohybují převážně v rozmezí od -1 °C do -3 °C (SHMÚ 2019).

Pohoří Tater je tvořeno především krystalickým jádrem z granitoidů a krystalických břidlic. V okrajových částech leží druhohorní sedimenty, které jsou tvořeny z křemenců, vápenců a jílovitých břidlic (Správa TANAP 2012). Všechny studované lokality se nachází na území Tatranského národního parku, kterému zároveň náleží status Biosferické rezervace Tatry a je součástí soustavy NATURA 2000. Výzkum probíhal ve třech tatranských dolinách, a to Tomanově dolině, ve Furkotské dolině u Wahlenbergových ples a ve Velké Studené dolině. Nadmořská výška, ve které byly pasti uloženy, se pohybovala v rozpětí od 1570 do 2200 m n. m. Tomanova dolina sousedí na východě s Tichou dolinou a na severu skrz státní hranici pokračuje do Polska. Lokality měly různé expozice, ale většina žulových lokalit má severní expozici, zatímco lokality s vápencovými podklady, které se nacházely v severní části doliny, mají jižní až jihovýchodní expozici. Hranice těchto dvou podloží probíhá přibližně dnem Tomanovské doliny, kudy protéká Tomanův potok, a obě horniny se zde na směsných morénách míchají (Tajovský 2015a).

3.2 Charakteristika rostlinných společenstev

Záznamy, které nám byly poskytnuty pracovníky Biologického centra AV ČR jsou bohužel zastaralé a v některých případech nebylo možné dohledat konkrétní jednotky a jejich popis. Kde nebylo možno použít charakteristiku společenstva, byla pro demonstrování využita alespoň charakteristika výskytu druhu. Soupis vegetace a nadmořských výšek je uveden v Tabulce 1.

3.2.1 *Vaccinietum myrtilli subalpinum* (lokalita 5)

Tuto jednotku lze nejspíš ztotožnit s asociací TEF03: *Festuco supinae-Vaccinietum myrtilli* Šmarda 1950, Subalpínská borůvková vegetace. Jsou to zapojené porosty s dominantní borůvkou (*Vaccinium myrtillus*) kolem horní hranice lesa, případně v porostních mezerách mezi

kosodřevinou. Tato vegetace je rozšířena v sudetských pohořích, převážně v nadmořských výškách 1200–1400 m, vzácněji i níže na světlínách horských smrčín a v karech. Průměrné roční teploty se pohybují v rozmezí 1–4 °C a roční srážkové úhrny jsou 1000–1600 mm. V zimě jsou tato místa kryta mocnou sněhovou pokrývkou. Půdy jsou většinou mělké kamenité rankery se silně kyselou půdní reakcí. V chladném horském klimatu je omezen rozklad opadu a stařiny, a tak se vytváří mocná vrstva surového humusu (Chytrý 2010).

3.2.2 Luzuletum spadiceae (lokalita 5A)

Tuto asociaci nebylo možné dohledat, neboť druh *Luzula spadicea* DC. byl synonymizován s druhem *Luzula alpinopilosa* (Chaix) Breistr. Ze Slovenska je popsán taxon *Luzula alpinopilosa* subsp. *obscura* S. E. Fröhner, konkrétně z Velké Studené doliny. Tento druh roste na vlhkých sutinách, na prameništích, mokvavých skalách ve sněhových výležiskách v subalpínském až subniválním stupni. Vyžaduje vlhké, nevápenaté, kyselé, humózní, kamenito-hlinité půdy s dlouho trvající sněhovou pokrývkou (Botany.cz 2019a).

3.2.3 Festucetum pictae (lokalita 6, 12)

Druh *Festuca picta* J.F.Gmel. je synonymem pro *Festuca varia* Haenke, též se udává *Festuca versicolor* Tausch – kostřava peřestá. Druh je rozšířen ve vysokohorských polohách Vysokých Sudet, Karpat a vápencových Alp, na Slovensku ve vyšších Karpatech (Chočské vrchy, Fatra, Tatry). Roste na horských holích a skalnatých a travnatých svazích. Často roste na vápencích (Botany.cz 2019b). Tato tráva se vyskytuje také v asociaci *Saxifraga aizoidis-Festucetum versicoloris* v Nízkých Tatrách. Je to mechovo-travninobylinné společenstvo, které osidluje příkré skalnaté hřebeny a skalní stěny převážně se severní orientací, ve výškovém rozpětí 1 570 až 1 720 m n. m. Geologický podklad tvoří guttensteinské vápence. Je zde většinou jen malá vrstva humózní jemnozeme, která se zachytila pod trsy rostlin, ve štěrbinách skal a na skalních stěnách (Petřík 2005).

Podobným společenstvem je *Festucetum versicoloris calcicolum* Szaf J. et al. 1923 (lokalita 12), o kterém se zmiňuje Rusek (1993) z jižního svahu Hvížd'alky (1750 m n. m.), pod příčným skalním hřebenem.

3.2.4 Athyrio-Pinetum mughi (lokality 7, 54)

Tuto skupinu by šlo nejspíše připodobnit k asociaci KCA02 *Adenostylo alliariae-Pinetum mugo* (Sillinger 1933) Šoltésová 1974, subalpínské vysokobylinné klečové porosty. Asociace se vyskytuje zejména na lavinových drahách a v závětrných polohách, spíše na konkávních tvarech reliéfu, kde se v zimě vytváří hluboká sněhová pokrývka vytrvávající poměrně dlouho do jara. Řadí se sem porosty kleče s vysokými bylinami zaznamenané ve vyšších horských skupinách Západních, Východních i Jižních Karpat (Chytrý 2013).

3.2.5 *Juncetum trifidi tatrense* (lokalita 8)

Svaz ABA *Juncion trifidi* Krajina 1933, vyfoukávané alpínské trávníky. Patří sem porosty tvořené především nízkými trsnatými úzkolistými travinami. Vyskytují se v alpínském stupni skandinávských, západokarpatských a sudetských pohoří. Typickými stanovišti jsou exponované vrcholy a hřebeny, vystavené po většinu roku silným účinkům větru a v zimě i silných mrazů, zejména na místech s vyvátou sněhovou pokrývkou. Půdy jsou silně vysychavé, s opakovaným zamrzáváním a rozmrzáváním půdy (Chytrý 2010). *Juncus trifidus* L. – sítna trojklaná roste ve skalních štěrbinách a na kamenitých stráních, v horském a subalpínském stupni, na silikátových podkladech (Botany.cz 2019c).

3.2.6 *Cetrario-Vaccinietum uliginosi* (lokalita 8A)

Basionym *Cetrario-Vaccinietum uliginosum tatricum* Hadač 1956 je nyní možné najít pod názvem *Cetrario nivalis-Vaccinietum gaultherioidis* (Hadač 1956) Hadač ex Šibík et al. hoc loco. Hustá vrstva rostlin a lišejníků poskytuje ochranu před výkyvy teploty, vlivy mrazu a větru. Tato fytoocenóza porůstá žulová podloží subalpínského a alpínského vegetačního stupně, ale společenstvo vyskytující se v Západních Tatrách se vyskytuje i na silikátovém podloží. Půdy jsou mělké s bohatým obsahem skeletu a nízkým pH. Tato místa jsou exponovaná větrným podmínkám a sněhová pokrývka je buď malá nebo žádná (Šibík et al. 2006).

3.2.7 *Oreochloetum distichae* (lokalita 9)

Druh *Oreochloa disticha* (Wulfen) Link, holnice dvouřadá, se vyskytuje poměrně hojně ve vyšších polohách Západních, Vysokých a Nízkých Tater. Roste na horských holích, skalách a kamenitých svazích, často na vyfoukávaných stanovištích, na vlhkých, vysychavých, kamenitých i písčitých mělkých půdách na silikátovém podkladu, od subalpínského po subnivální vegetační stupeň (Botany.cz 2019d). Asociace s tímto druhem *Festuco versicoloris-Oreochloetum distichae* roste na bazickém substrátu, nejčastěji se vyskytuje na slínech, velmi zřídka na vápencích a dolomitech v alpínském stupni. Průměrná hloubka půdy je 35 (5–60) cm. Porosty se vyvíjí na silně vyfoukávaných plochých místech s malým sklonem, na hřebenu nebo v polohách pod hřebeny (Petrík 2010).

3.2.8 *Calamagrostidetum villosae* (lokalita 10)

Nejspíše by šlo připodobnit k asociaci ADA02 *Crepido conyzifoliae-Calamagrostietum villosae* (Zlatník 1925) Jeník 1961, subalpínské trávníky s třtinou chloupkatou. Typickými stanovišti třtinových niv jsou závětrné svahy východní až jihovýchodní orientace, zpravidla v karech. Společenstvo se vyskytuje v supramontánním a subalpínském stupni, nejčastěji v nadmořských výškách 1200–1400 m. Stanoviště jsou díky ukládání sněhu na závětrných místech v zimě kryta mocnou sněhovou pokrývkou, která dlouho vytrvá. Půdy jsou podzoly hluboké kolem 30 cm,

vysychavé, s dostatečným množstvím živin a humusu. Výskyt popsán i v Karpatech (Chytrý 2010).

3.2.9 Festucetum carpaticeae (Sesleria tatrae-Carex tartrorum) (lokalita 13)

Druh *Sesleria tatrae* (Degen) Deyl – pěchava tatranská má alpsko-karpatské rozšíření. Podle novějších údajů se vyskytuje pouze v Západních Karpatech, v Nízkých Tatrách a ve vápencových oblastech polských Tater. Roste ve společenstvech subalpínského až alpínského stupně, vzácně na bezlesých plochách v horském stupni. Tento druh je charakteristický pro společenstva *Seslerion tatrae*, *Festucion carpaticeae* či pro horské typy vysokobylinných niv svazu *Calamagrostion variae* (Botany.cz 2019e).

3.2.10 Geranio-Alchemilletum crinitae (lokalita 15)

Toto společenstvo *Geranio-Alchemilletum crinitae* Hadač et al. 1969 bylo zmíněno na jižním svahu Hvízd'alky (1750 m n. m) v severní mělké rokli (Rusek 1993) a nejspíše patří mezi biotopy horských kosených luk (SBS SAV 2019a) či alpínských trávníků na bazickém podloží.

3.2.11 Saxifrageto perdurantis (lokalita 16A, 21)

Druh *Saxifraga perdurans* Kit. je v současnosti pravděpodobně synonymem k taxonu *Saxifraga wahlenbergii* Ball. Tento druh je endemitem Západních Karpat, vyskytuje se jen v Polsku a na Slovensku – Malá Fatra, Chočské vrchy, Tatry a Muránská planina. Roste na sněhových výležiskách, vlhkých skalách a sutích, častěji na vápenci, v pásmu od subalpínského do alpínského stupně (Botany.cz 2019f). Vyskytuje se ve společenstvu A14 Alpínská sněhová výležiska na vápniťem podkladu, které roste na vápencovém podloží a na svahu severní expozice (SBS SAV 2019b).

3.2.12 Anthoxanto-Agrostietum (lokalita 18)

Zřejmě se jedná o asociaci TDC02 *Anthoxantho odorati-Agrostietum tenuis* Sillinger 1933, Karpatské psinečkové pastviny. Společenstvo má optimum výskytu v podhorském stupni, ale vyskytuje se od pahorkatin do hor. Půdním typem jsou nejčastěji kambizemě s mírným obsahem vápníku. Areál této asociace zahrnuje celé Západní Karpaty a rovněž východní Karpaty na Ukrajině a v Rumunsku (Chytrý 2010).

3.2.13 Festucetum tatrae-Carex tatrorum (lokalita 14A, 20)

Druh *Carex sempervirens* ssp. *tatrorum* je nejspíše synonymem *Carex sempervirens*. Je považován za endemitem Západních Karpat. Vyskytuje se v Malé a Velké Fatře, Chočských vrších, Nízkých, Západních (i v Polsku) a Belianských Tatrách. Tento druh lze nalézt od (pod)horského až do alpínského vegetačního stupně, na vápencovém podloží, na horských loukách a pastvinách, na kamenitých holích, na světlinách kolem horní hranice lesa a v kosodřevině. Vyžaduje vlhké, vápenaté, zásadité, kamenité i hlinité půdy (Botany.cz 2019g).

3.2.14 *Caricetum firmae* (lokalita 22)

Carex firma Host, ostřice pevná, je alpsko-karpatský druh, který zasahuje až do Apenin. Na Slovensku je tato ostřice hojně ve vápencových pohořích Západních Karpat včetně Tater. Roste na vysokohorských kamenitých holích a skalách. Vyžaduje vysychavé, vápenaté, skeletnaté půdy v (podhorském) subalpínském a alpínském stupni (Botany.cz 2019h).

3.2.15 *Adenostyletum alliariae* (lokalita 24)

Toto společenstvo nejspíše spadá do asociace ADD01 *Ranunculo platanifolii-Adenostyletum alliariae* (Krajina 1933) Dúbravcová et Hadač ex Kočí 2001, subalpínské havezové nivy, které se vyskytují většinou na svazích mírnějších sklonů (5–25°) s převažující severovýchodní orientací. Zpravidla jde o konkávní tvary reliéfu, terénní sníženiny, potoční zářezy a další vlhká a stinná místa v rozpětí nadmořských výšek přibližně od 1100 do 1400 m. Běžné jsou tyto porosty v nivách potoků nad horní hranicí, lesa. V průběhu celého roku je půda vlhká díky akumulaci sněhu v zimě a jeho pozvolnému odtávání na jaře. Mocná vrstva sněhu účinně ochraňuje půdu před zimním promrzáním. Půdy jsou živinami bohaté, většinou kamenité podzoly nebo fluvizemě s vyšším obsahem skeletu. Společenstva havezových niv se hojně vyskytují v Alpách, Nízkých, Západních a Vysokých Tatrách i v dalších částech Karpat (Chytrý 2010).

3.2.16 *Festucetum tatrae* (lokality 20A, 20B, 25)

Festucetum tatrae Szafer, Pawłowski et Kulczyński 1923 corr. 1927. Druh *Festuca tatrae* porůstá vápenaté a dolomitové skály, kamenné sutě a humifikované půdy zásaditého až neutrálního pH. Vyskytuje se na místech s krátkodobou sněhovou pokrývkou, na svazích jižní, jihovýchodní, jihozápadní a západní orientace. Porosty jsou nespojitě, tvoří trsy přerušené skalami a srázy. Pokud jsou dřeviny přítomny, jejich výskyt je roztroušený (Školek 2006).

3.2.17 *Pinetum mughi* (lokalita 26)

Tuto jednotku lze nejspíše zařadit do svazu KCA *Pinion mugo* Pawłowski et al. 1928, Hercynsko-karpatská klečová vegetace. Svaz zahrnuje veškerá společenstva borovice kleče (*Pinus mugo*) na minerálních půdách v hercynských pohořích, Západních, Východních i Jižních, Karpatech, dinárských pohořích a bulharských pohořích, ale také část klečových společenstev Východních Alp. V Karpatech a bulharských pohořích se vegetace svazu *Pinion mugo* vyskytuje na silikátových i karbonátových horninách. Většinou jde o stupeň nad horní hranicí lesa. Svaz *Pinion mugo* byl původně vymezen pro porosty s dominancí kleče na základě fytoecologických snímků z Vysokých Tater. Na vlhkých stanovištích subalpínského stupně se místy vytvářejí přechodné porosty mezi klečovými porosty a subalpínskou vysokobylinnou vegetací, které se řadí do samostatné asociace *Adenostylo alliariae-Pinetum mugo* (Chytrý 2013).

3.2.18 *Salicetum reticulatae* (lokalita 42)

Druh *Salix reticulata* L. – vrba síťnatá roste na kamenitých holích a skalách, často na místech s dlouhotrvající sněhovou pokrývkou, většinou na vápenci. Jedná se o glaciální relikv, který se do střední Evropy dostal při postupu kontinentálního ledovce ze severu, po jeho ústupu se tato vrba zachovala ve vysokohorských polohách a osídlila nová stanoviště (Botany.cz 2019i).

3.2.19 *Adenostylo-Piceetum excelsae* (lokalita 43)

Nejspíše asociace *Dryoptero-Piceetum excelsae* Brezina et Hadač in Hadač et al. 1969 (synonymum k *Adenostylo-Piceetum* typ *Athyrium* Samek et al. 1957). Těžiště výskytu leží ve výšce 1150-1300 m n. m., na místech s vyšším obsahem kamenů a balvanů v půdě, na severně exponovaných svazích a hřebenech, na silikátových horninách se silnější vrstvou humusu (Miadok 1988).

3.3 Design studie

Materiál byl sbírán různými metodami, a to dlouhodobě exponovanými zemními pastmi, tepelnou extrakcí z půdních vzorků a individuálním sběrem. Díky kombinaci metod sběru jsou zaznamenány druhy jak epigeické, tak endogeické.

Zemní past je složena z plastové nádoby válcového tvaru s průměrem asi 10 cm a výškou asi 15 cm, jako konzervační kapalina byl použit 4% roztok formaldehydu. Past byla uložena do půdy a překryta kovovou stříškou. Na každé lokalitě bylo uloženo pět pastí v linii vrstevnice a byly od sebe vzdáleny asi dva metry. Lokality byly pro analýzy sloučeny do několika souborů, rozdělení je zobrazeno v mapě (viz příloha). Metoda dlouhodobé expozice zemních pastí byla zvolena i z důvodu obtížné dostupnosti horských lokalit, které většinou leží v těžce dostupném terénu, daleko od všech turistických stezek. Zpravidla byly pasti založeny v červenci, vybrány v září a znova uloženy do dalšího července, tak se získala data za letní a zimní období. Pasti byly exponovány v letech 1992-1993, 1997-1998, 2014-2015.

Sběr půdních vzorků proběhl v roce 1997, 1998 a 2016. Půdní vzorky byly sbírány pomocí kruhového odběráku o ploše 1/16 čtverečního metru a hloubce 10 cm. Následně byly uchovány v igelitových pytlích a převezeny do laboratoře, kde byly tepelně extrahovány v Kempsonových zařízeních po dobu 7-10 dní (Tajovský 1998). Tepelné extrakce mají většinou účinnost nad 80 % (Tuf, Tvardík 2005).

Nasbíraný materiál je fixován v lihu a byl určen na rodovou a druhovou úroveň (pokud bylo možno) za pomoci determinačních klíčů, např. Barber (2008), Neckařová (2009), Koren (1986, 1992), Tuf a Kupka (2015). Údaje o teplotě, vlhkosti a pH půdy, které bylo odvozeno z hodnot atmosférických depozic (SAAs, $\text{SO}_4^- + \text{NO}_3 + \text{Cl}$ [$\mu\text{eq/l}$]), byly zaznamenány pomocí dataloggerů a laskavě poskytnuty pracovníky Biologického centra AV ČR.

Tabulka 1: Celkový přehled studovaných lokalit. Pro některé lokality nebyla dodána kompletní data.

| Kód lokality | Lokalita | Nadmořská výška | Podloží | Vegetační jednotka |
|---------------------|----------------------|------------------------|----------------|--|
| 5 | Polská Tomanová | 1619 | žula | Vaccinietum myrtilli subalpinum |
| 5A | Polská Tomanová | 1682 | žula | Luzuletum spadiceae |
| 6 | Polská Tomanová | 1615 | žula | Festucetum pictae |
| 7 | Polská Tomanová | 1600 | žula | Athyrio-Pinetum mughi |
| 8 | Polská Tomanová | 1963 | žula | Juncetum trifidi tatrense |
| 8A | Polská Tomanová | 1954 | žula | Cetrario-Vaccinietum uliginosi |
| 9 | Polská Tomanová | 1938 | žula | Oreochloetum distichae |
| 10 | Polská Tomanová | 1937 | žula | Calamagrostidetum villosae |
| 12 | Hvížd'alka | 1798 | vápenec | Festucetum versicoloris calcicolum |
| 13 | Hvížd'alka | 1811 | vápenec | Festucetum carpaticeae (Sesleria tatrae-Carex tatarorum) |
| 14A | Hvížd'alka | 1570 | vápenec | Festucetum tatrae-Carex tatarorum |
| 15 | Hvížd'alka | 1775 | vápenec | Geranio-Alchemilletum crinitae |
| 16A | Hvížd'alka | 1702 | vápenec | Saxifrageto perdurantis |
| 18 | pásmo lesa | 1323 | smíšená moréna | Anthoxanto-Agrostietum |
| 20 | Hvížd'alka | 1893 | vápenec | Festucetum tatrae-Carex tatarorum |
| 20A | Hvížd'alka | 1935 | vápenec | Festucetum tatrae |
| 20B | Hvížd'alka | 1960 | vápenec | Festucetum tatrae |
| 21 | Rozpadliny | 1612 | vápenec | Saxifragetum perdurantis |
| 22 | Rozpadliny | 1617 | vápenec | Caricetum firmiae |
| 24 | Rozpadliny | 1678 | vápenec | Adenostyletum alliariae |
| 25 | Rozpadliny | 1673 | vápenec | Festucetum tatrae |
| 26 | Rozpadliny | 1642 | vápenec | Pinetum mughi |
| 42 | Hvížd'alka | 1703 | vápenec | Salicetum reticulatae |
| 43 | pásmo lesa | 1361 | smíšená moréna | Adenostylo-Piceetum excelsae |
| 54 | pásmo lesa | 1381 | smíšená moréna | Athyrio-Pinetum mughi tatricum |
| VS1 | Velká studená dolina | 1994 | žula | |
| VS2 | Velká studená dolina | 1763 | žula | |
| W1 | Furkotská dolina | 2200 | žula | |
| W2 | Furkotská dolina | 2003 | žula | |
| W3 | Furkotská dolina | 1767 | žula | |

3.3.1 Statistické metody

Informace o druzích a lokalitách jsou zapsány v tabulkách programu Microsoft Excel. Za použití programu CANOCO for Windows 5 © byla provedena multivariační statistická analýza pomocí ordinačních metod.

Jelikož charakteristiky prostředí (teplota, nadmořská výška) jsou lineární, použili jsme omezené ordinační metody. Pro znázornění vztahu mezi druhy a charakteristikami prostředí se využívají metody vícerozměrných analýz, v tomto případě metody RDA, CCA. První z použitých metod je RDA (redundancy analysis), která je formou lineární ordinační metody. Druhá metoda CCA (kanonická korespondenční analýza) je metoda váženého průměrování a oproti RDA je metodou unimodální. Používá se v případě, kdy hodnota gradientu je větší než čtyři. Výstupem těchto metod jsou ordinační diagramy, které se prokázaly jako vhodný nástroj pro zobrazení mnohorozměrných dat.

Dále jsme použili regresní modely, mezi které se řadí GLM (generalizovaný lineární model) a jejich rozšířenou verzi GAM (generalizovaný aditivní model).

4 Výsledky

4.1 Celkový přehled materiálu

Na všech lokalitách bylo celkem zaznamenáno 1610 jedinců náležejících do řádů Lithobiomorpha (různočlenky) – do tohoto řádu patří rod *Lithobius* (9 druhů), dále řád Geophilomorpha (zemivky, mnohočlenky) – rod *Schendyla* (1 druh), *Geophilus* (1 druh), *Strigamia* (4 druhy) a řád Scolopendromorpha (stejnočlenky) reprezentovaný jedním druhem *Cryptops hortensis*.

Z celkového počtu jedinců se podařilo určit 1405 na druhovou úroveň. Zbýlých 193 různočlenek rodu *Lithobius* se nepodařilo blíže určit, protože byla často zachycena nedospělá stádia, nebo byli jedinci poškozeni do té míry, že nebylo možné je determinovat. V případě zemivek je toto číslo nižší díky jednodušší determinaci, která je možná i pro subadultní jedince, a zároveň se na území Slovenska vyskytuje méně druhů, než je tomu u rodu *Lithobius*.

Z řádu Lithobiomorpha byla nejčastějším druhem stonožka *Lithobius mutabilis*, která se vyskytla v pastech téměř na všech lokalitách. Druhou nejčetnější stonožkou byl druh *Lithobius cyrtopus*, který se stejně jako předchozí druh vyskytoval téměř na všech lokalitách. Tři druhy měly podobné četnosti, a to *Lithobius burzenlandicus* (35 jedinců), *L. curtipes* (37 jedinců) a *L. forficatus* (35 jedinců). Málo častým druhem byl *L. erythrocephalus* a za vzácné lze považovat druhy *L. tenebrosus*, *L. microps* a *L. borealis*, poslední jmenovaný byl zaznamenán jen jednou, a to na lokalitě 8 během prvního vzorkovacího období.

Řád Geophilomorpha byl celkově méně početný než předchozí řád, nejčetnějším druhem byla *Strigamia acuminata* (107 jedinců), druhým nejčetnějším byl druh *S. pusilla* o 62 jedincích. Metodou půdních vzorků byl zachycen jeden jedinec druhu *Schendyla nemorensis*, který nebyl zaznamenán jinou metodou. Tato stonožka patří taktéž do řádu Geophilomorpha.

Jediný nalezený druh z řádu Scolopendromorpha byl druh *Cryptops hortensis*, protože byl zaznamenán jen jeden jedinec na lokalitě s kódem 25 během druhého období sběru vzorků.

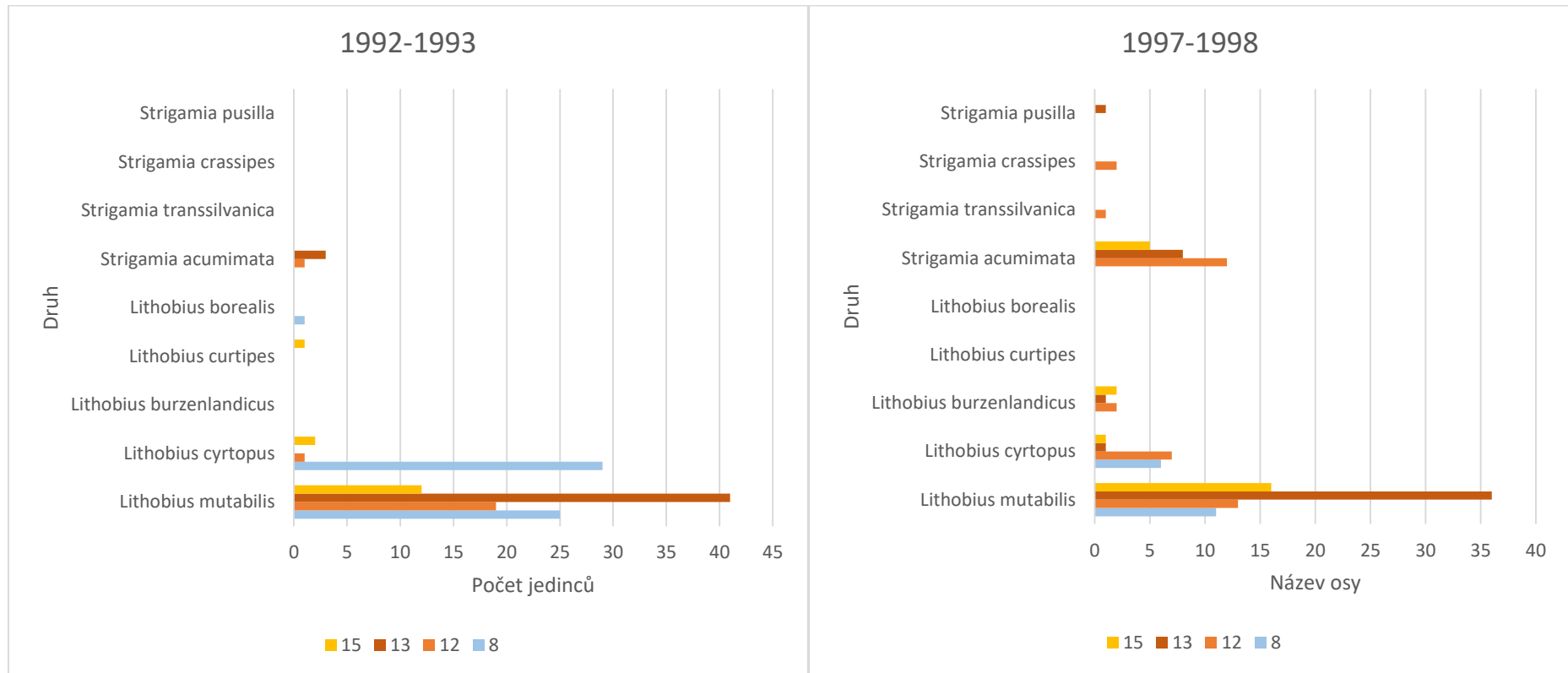
Tabulka 2: Celkový přehled odchyceného materiálu s odpovídajícími zkratkami.

| Druh | Zkratka | Počet jedinců |
|--|----------------------|---------------|
| <i>Lithobius mutabilis</i> L. Koch, 1862 | LitMuta | 809 |
| <i>Lithobius cyrtopus</i> Latzel, 1880 | LitCyrt | 235 |
| <i>Lithobius burzenlandicus</i> Verhoeff, 1931 | LitBurz | 35 |
| <i>Lithobius curtipes</i> C.L. Koch, 1847 | LitCurt | 37 |
| <i>Lithobius tenebrosus</i> Meinert, 1872 | LitTene | 10 |
| <i>Lithobius forficatus</i> (Linnaeus, 1758) | LitForf | 35 |
| <i>Lithobius erythrocephalus</i> C.L. Koch, 1847 | LitEryt | 20 |
| <i>Lithobius microps</i> Meinert, 1868 | LitMicrops/LitMicrps | 5 |
| <i>Lithobius borealis</i> Meinert, 1872 | LitBore | 1 |
| <i>Lithobius</i> sp. | LitSpp. | 193 |
| <i>Strigamia</i> sp. | StrSpp. | 12 |
| <i>Strigamia acuminata</i> (Leach, 1815) | StrAcum | 107 |
| <i>Strigamia transsilvanica</i> (Verhoeff, 1928) | StrTras | 24 |
| <i>Strigamia crassipes</i> (C.L. Koch, 1835) | StrCras | 8 |
| <i>Strigamia pusilla</i> (Seliwanoff, 1881) | StrPusi | 62 |
| <i>Geophilus alpinus</i> Meinert, 1870 | GeoAlpi | 11 |
| <i>Cryptops hortensis</i> (Donovan, 1810) | CryHort | 1 |
| <i>Schendyla nemorensis</i> (C.L. Koch, 1836) | SchNemo | 1 |

4.2 Porovnání v čase

Na Obrázku 1 jsou porovnány početnosti stonožek na vybraných lokalitách. V období 1992-1993 byly pasti vybrány o dva týdny dříve, ale vzhledem k jinak celoroční expozici by tento předčasný odběr neměl analýzu ovlivnit. Lokalita 8 leží v Polské Tomanové, zbývající lokality se nacházejí ve Hvížd'alce. Je zřejmý úbytek stonožek *Lithobius mutabilis* a *L. cyrtopus* na lokalitě 8. Je též pozoruhodné, že v pozdějším období bylo zachyceno více stonožek rodu *Strigamia*, *S. acuminata* výrazně zvýšila svůj podíl na třech lokalitách a ve vzorcích se začaly objevovat *S. pusilla*, *S. crassipes* a *S. transsilvanica*, které tam dříve nebyly, stejně jako *Lithobius burzenlandicus*, který se v druhém období vyskytl hned na třech lokalitách. Naopak druhy *Lithobius borealis* a *L. curtipes* z lokalit zmizely.

Porovnání dalšího období je uvedeno v Tabulce 3. Jelikož pro rok 2015 jsou data jen z letní sezóny, nelze provést kvantitativní porovnání. Stonožky jsou však nejvíce aktivní hlavně během léta, je proto druhové složení vyjádřeno absencí či prezencí jednotlivých druhů. Druh *Lithobius cyrtopus* se v pozdějším odběru nevyskytoval na dvou lokalitách, podobně jako *Strigamia crassipes*, *S. transsilvanica* a *S. pusilla*, které byly zachyceny na dvou lokalitách v období 1997–1998, ale ve sběrech z roku 2015 nebyly přítomny.



Obrázek 1: Srovnání dvou období výzkumu. Jednotlivé barvy odpovídají kódům lokalit z Tabulky 1.

Tabulka 3: Srovnání dvou období výzkumu pomocí dat presence/absence (+/-). Čísla v prvním řádku odpovídají kódům lokalit. Dva sousedící sloupce zobrazují podobnost lokalit vzorkovaných po 17 letech (rok 1998 a rok 2015)

| | 21 | 21 | 22 | 22 | 26 | 26 | 25 | 25 | 24 | 24 |
|----------------------------------|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|
| | 98 | 15 | 98 | 15 | 98 | 15 | 98 | 15 | 98 | 15 |
| <i>Lithobius mutabilis</i> | - | + | + | + | + | + | + | + | + | + |
| <i>Lithobius cyrtopus</i> | + | + | + | - | + | + | - | - | + | - |
| <i>Lithobius burzenlandicus</i> | - | - | + | + | - | + | + | + | + | - |
| <i>Lithobius curtipes</i> | - | - | - | - | - | + | - | - | - | - |
| <i>Lithobius forficatus</i> | - | - | + | + | - | + | - | - | - | - |
| <i>Lithobius erythrocephalus</i> | + | + | + | + | - | + | - | - | - | - |
| <i>Strigamia acuminata</i> | - | + | + | + | + | + | + | + | + | + |
| <i>Strigamia transsilvanica</i> | - | - | - | - | + | - | - | - | + | + |
| <i>Strigamia crassipes</i> | - | - | - | - | + | - | - | - | + | - |
| <i>Strigamia pusilla</i> | - | - | + | - | + | - | - | - | - | - |
| <i>Cryptops hortensis</i> | - | - | - | - | - | - | + | - | - | - |

4.3 Porovnání lokalit

V Tomanově dolině byly zaznamenány druhy, které se ve Furkotské a ve Velké Studené dolině nenalézaly. Byly to *Lithobius erythrocephalus*, *L. microps*, *L. borealis*, *Strigamia transsilvanica*, *S. crassipes* a *Cryptops hortensis*. Naopak ve Furkotské a Velké Studené byl zaznamenán druh *Lithobius tenebrosus* v počtu 10 jedinců.

Počet odchytových ploch se však mezi lokalitami lišil. V Tomanově dolině jich bylo více, než ve Furkotské dolině a ve Velké Studené dolině dohromady, tedy obsáhly větší plochu, proto absence a presence nebo početnost jedinců druhu v dané lokalitě nemusí být definitivní.

Tabulka 4: Zobrazení přítomnosti druhů na lokalitách v Tomanově dolině pomocí dat presence/absence (+/-). Číslo v prvním řádku odpovídají kódům lokalit z Tabulky 1.

| | 26 | 25 | 24 | 22 | 6 | 5 | 5A | 10 | 9 | 8A | 8 | 7 | 16 | 42 | 15 | 12 | 13 | 20 | 20 | 20 | 14 | |
|-----------|----|----|----|----|---|---|----|----|---|----|---|---|----|----|----|----|----|----|----|----|----|---|
| | | | | | | | | | | | | | A | | | | | A | B | A | | |
| LitMuta | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + |
| LitCyrt | + | - | + | + | - | + | + | + | + | + | + | + | - | + | + | + | + | + | + | + | + | + |
| LitBurz | + | + | + | + | - | + | - | - | - | - | - | + | + | - | + | + | + | + | + | + | + | + |
| LitCurt | + | - | - | - | - | + | + | - | - | - | - | + | - | - | + | - | - | - | - | - | - | - |
| LitForf | + | - | - | + | + | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| LitEryt | + | - | - | + | + | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| LitMicrps | - | - | - | - | - | + | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| LitBore | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | + | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| StrAcum | + | + | + | + | - | + | - | - | - | - | - | - | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + |
| StrTran | + | - | + | - | - | - | - | - | - | - | - | - | + | + | - | + | - | - | - | - | - | + |
| StrCras | + | - | + | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | + | - | - | - | - | - | + |
| StrPusi | + | - | - | + | + | + | + | - | - | - | - | - | - | - | - | - | + | - | + | + | - | - |
| GeoAlpi | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | + | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| CryHort | - | + | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |

Tabulka 5: Zobrazení přítomnosti druhů získaných z půdních vzorků na lokalitách. Data jsou vyjádřena presencí/absencí druhu (+/-). Číslo v prvním řádku odpovídají kódům lokalit z Tabulky 1.

| | 10 | 5A | 5 | 8 | 8A | 14 | A | 12 | 13 | 15 | 20 | 18 | 43 | 54 | 21 | 22 | 24 |
|-----------|----|----|---|---|----|----|---|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|
| LitMuta | + | + | - | - | - | - | - | - | + | + | - | + | + | - | - | - | - |
| LitCyrt | + | - | + | - | - | - | - | - | - | - | + | - | - | - | - | + | - |
| LitBurz | - | - | + | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| LitCurt | - | - | + | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | + | - | - |
| LitEryt | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | + | - |
| LitMicrps | - | + | - | - | - | - | - | - | + | - | - | - | + | - | - | - | + |
| StrAcum | - | - | + | + | + | + | + | + | + | - | - | + | - | + | - | - | - |
| StrTran | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | + | - | - | - | - | - |
| StrPusi | - | + | + | - | - | - | - | - | + | - | - | - | - | - | - | - | + |
| GeoAlpi | - | - | - | - | - | - | + | - | - | - | - | + | + | - | - | - | - |
| SchNemo | + | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |

Tabulka 6: Zobrazení přítomnosti druhů, které byly získány na lokalitách s transfery půdních monolitů. Výskyt druhu je vyjádřen presencí/absencí (+/-). Čísla v prvním řádku odpovídají kódům lokalit z Tabulky 1.

| transfery | VS1 | VS2 | W1 | W2 | W3 |
|-----------|-----|-----|----|----|----|
| LitMuta | + | + | - | + | + |
| LitCyr | + | + | + | + | + |
| LitBurz | - | + | - | - | + |
| LitCurt | + | - | - | - | + |
| LitTene | + | - | - | - | - |
| LitForf | - | - | - | + | + |
| StrAcum | - | + | - | + | - |
| StrPusi | + | + | - | + | - |
| GeoAlpi | - | - | - | - | + |

4.4 Analýza výběru

V první analýze jsme provedli výběr lokalit, které byly vzorkované v prvním i druhém období výzkumu (1992-1993 a 1997-1998) a zároveň pro ně byly zjištěny hodnoty faktorů pro pH půdy, teplotu půdy, objem srážek, typ podloží, nadmořská výška a přítomnost dřevin.

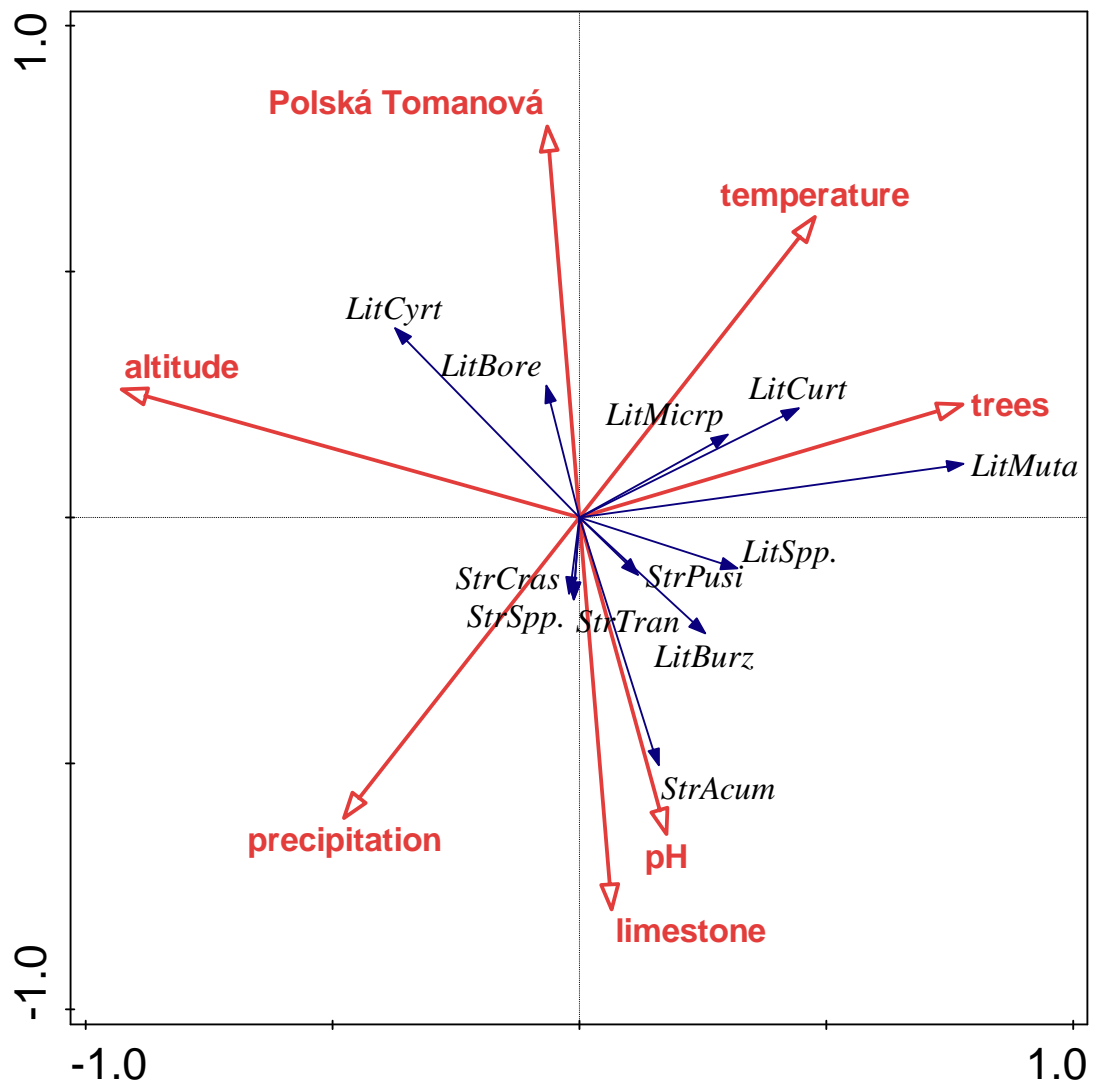
Pomocí metody RDA jsme zjistili, že celý model vysvětluje 42 % variability v druhových datech a první osa vysvětluje 34 % této variability. Permutační test potvrdil, že celý model ($F = 7,0$; $p = 0,002$) i první osa ($F = 23,9$; $p = 0,002$) jsou signifikantní.

Stejně jako s nadmořskou výškou klesá podíl stromů, klesá i zastoupení druhu *Lithobius mutabilis*, který je zřejmě vázán i na nižší nadmořské výšky. Podobnou tendenci má i *L. curtipes*, který se drží spíše níže. Naopak ve vyšších polohách se vyskytují hlavně *Lithobius cyrtopus* spolu s *L. borealis* (Obrázek 2).

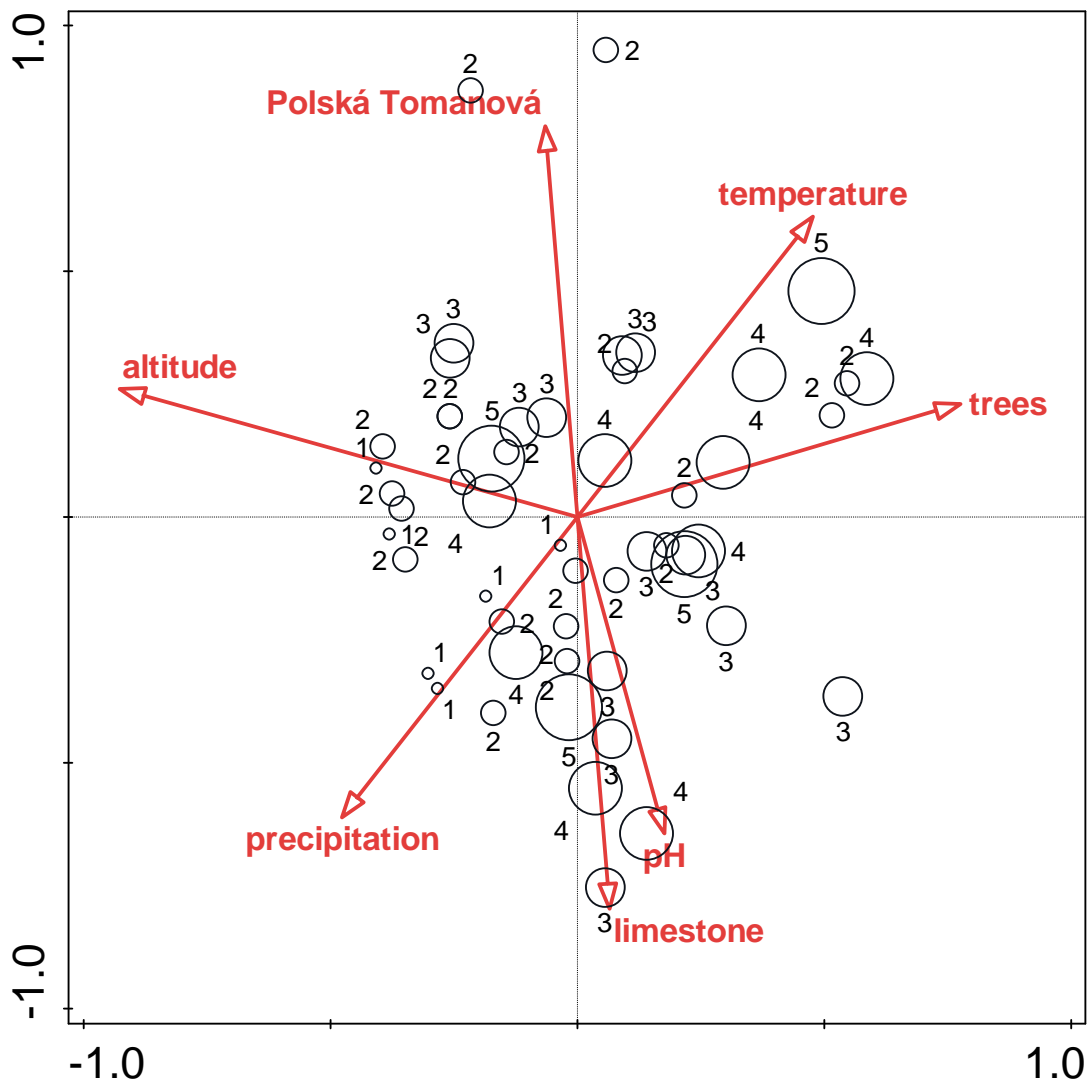
Při analýze faktorů vyšly signifikantní nadmořská výška, přítomnost dřevin, srážky, teplota, podloží a lokalita. Nadmořská výška vysvětluje nejvíce variability (30 %), zato pH půdy nemá predikční potenciál (viz Tabulka 7).

Tabulka 7: Výsledky analýzy environmentálních proměnných pro stonožky z vybraných lokalit.

| Proměnná | % vysvětlené variability | p |
|-------------------------------|--------------------------|-------|
| Nadmořská výška (altitude) | 29,5 | 0,002 |
| Přítomnost dřevin (trees) | 21,0 | 0,002 |
| Srážky (precipitation) | 10,6 | 0,002 |
| Teplota (temperature) | 10,6 | 0,004 |
| Vápencové podloží (limestone) | 4,7 | 0,048 |
| Polská Tomanová | 4,7 | 0,050 |
| pH půdy | 4,1 | 0,100 |



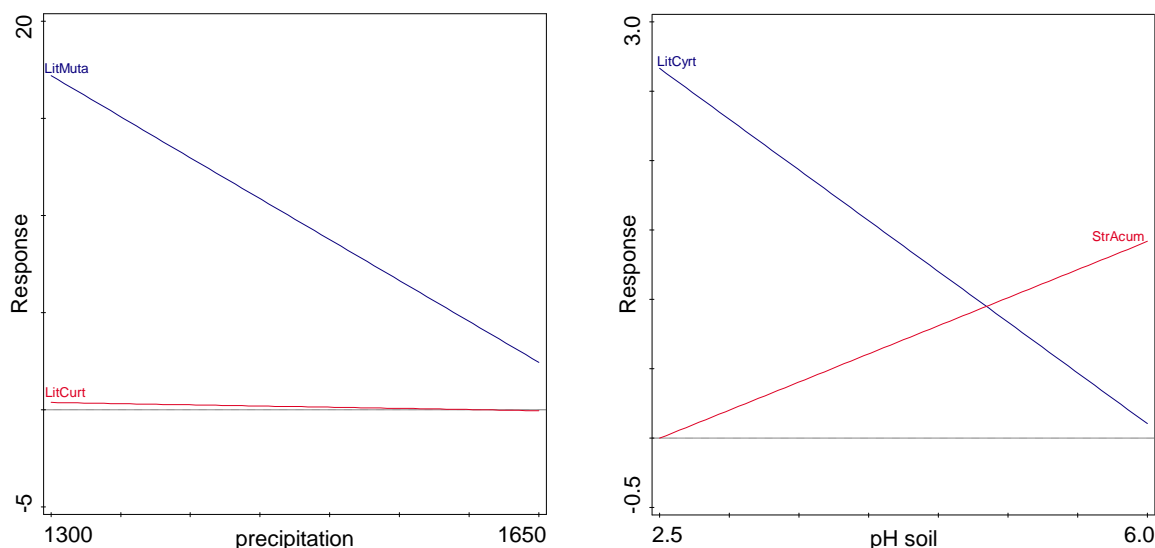
Obrázek 2: RDA analýza druhů a environmentálních proměnných na vybraných lokalitách. Zkratky druhů viz Tabulka 2.



Obrázek 3: RDA analýza počtu druhů na lokalitách. Velikost kolečka a číslo znázorňují počet jednotlivých druhů.

Z analýzy počtu druhů na lokalitách (Obrázek 3) vyplývá, že společenstva, která zahrnovala více druhů, se vyskytovala spíše v níže položených lokalitách a jejich bohatost se snižovala vlivem zvyšující se nadmořské výšky.

Generalizovaný lineární model (GLM, Obrázek 4), kde byla hodnocena odezva druhů na srážky, vyšel signifikantní jen pro dva druhy, a to *Lithobius mutabilis* ($p < 0,001$; $F = 18,0$) a *L. curtipis* ($p = 0,012$; $F = 6,8$). Z tohoto modelu lze vyčíst, že v sušších letech bylo uloveno více stonožek. Podobný model byl vytvořen i pro měnící se pH půdy, na které signifikantně reagovaly dva druhy stonožek, a to *Lithobius cyrtopus* ($p = 0,033$; $F = 4,8$), který toleruje kyselější pH a s narůstajícím pH jeho zastoupení klesá, a *Strigamia acuminata* ($p = 0,008$; $F = 7,6$), která má přesně opačný trend.



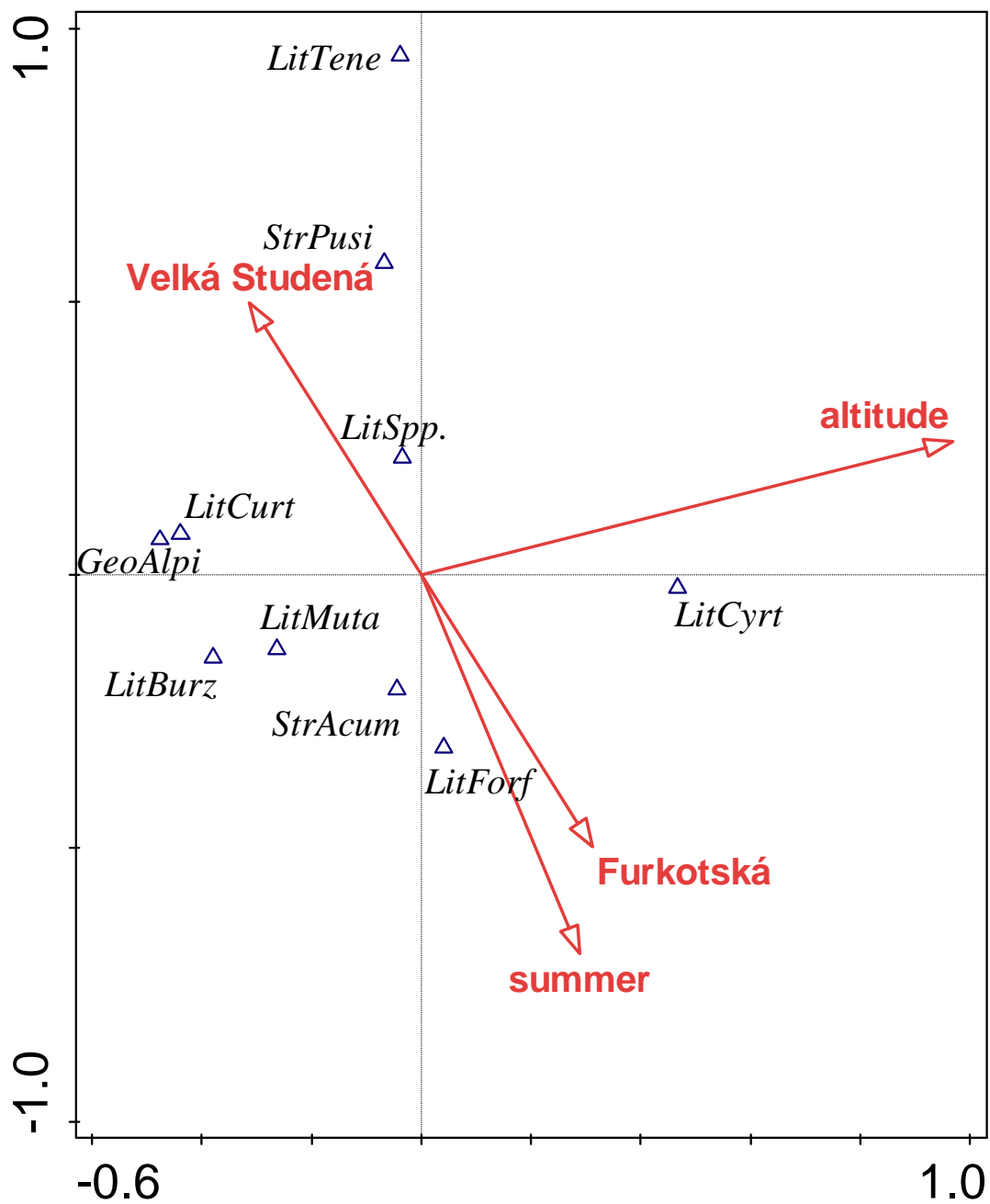
Obrázek 4: Generalizovaný lineární model vytvořený pro množství srážek (vlevo). LitMuta – *Lithobius mutabilis*, LitCurt – *Lithobius curtipes*. Na obrázku vpravo je GLM vytvořený pro hodnoty pH půdy. LitCyr – *Lithobius cyrtopus*, StrAcum – *Strigamia acuminata*.

4.5 Analýza stonožek z Furkotské a Velké Studené doliny

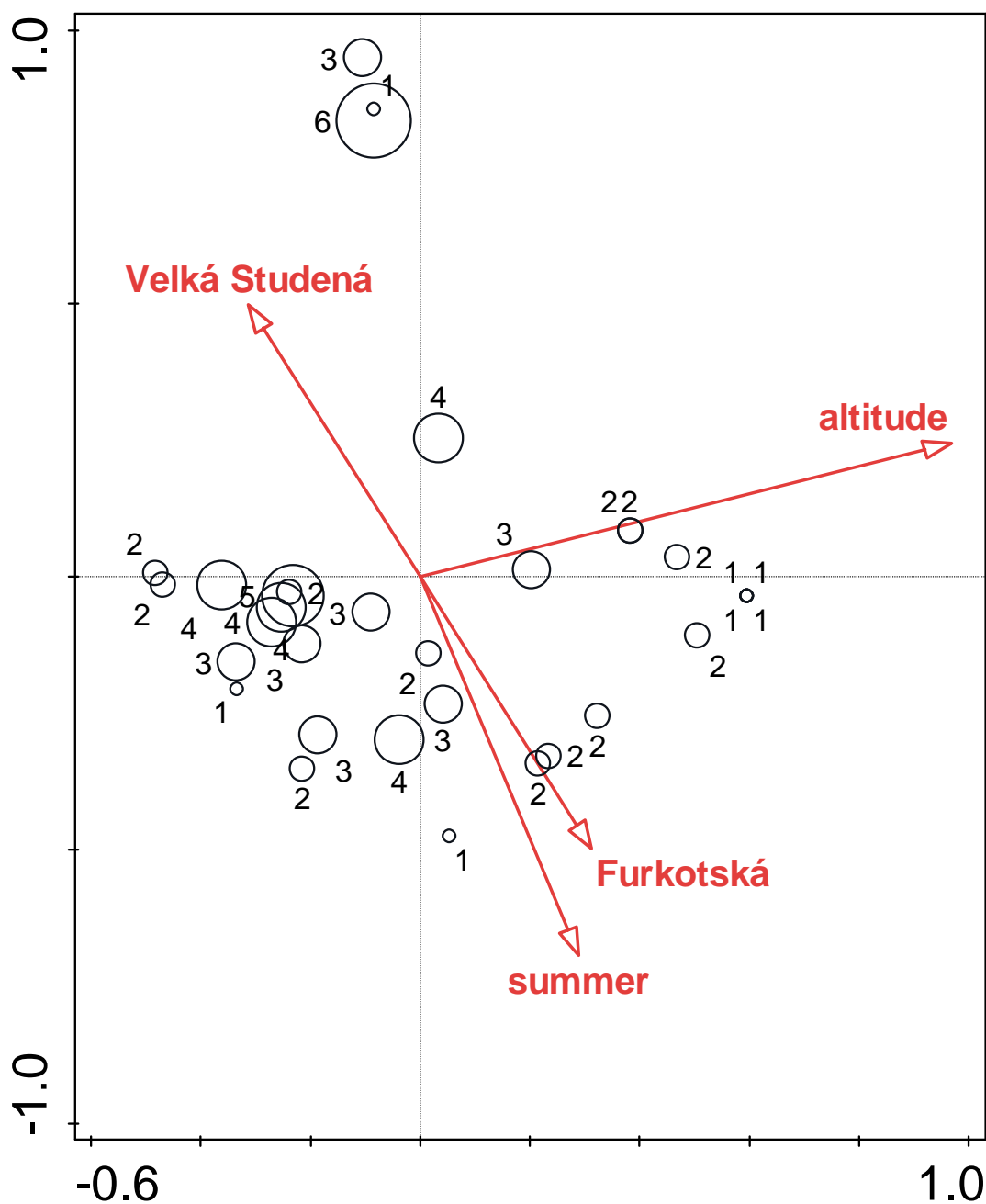
Pro analýzy vzorků z Velké Studené doliny a z Furkotské doliny jsme použili analýzu CCA. Celý model vysvětluje 41 % variability, první osa vysvětluje 17 %, druhá osa 15 %. První osa ($F = 6,1$; $p = 0,002$) i celý model ($F = 6,6$; $p = 0,002$) vyšly signifikantně. Téměř všechny druhy se vyskytovaly spíše v nižších polohách, jen druh *Lithobius cyrtopus* se vyskytoval i ve vyšších nadmořských výškách. Zejména *L. mutabilis*, *Geophilus alpinus* a *Lithobius curtipes* jsou s nadmořskou výškou korelovány negativně. Doba odchyty v tomto případě zřejmě neměla vliv, jelikož řada druhů byla odchycena i v zimním období. Stejně procento vysvětlené variability (11 %) naznačuje, že tyto dvě lokality se vzájemně nahrazují (Tabulka 8).

Tabulka 8: Výsledky analýzy RDA faktorů prostředí pro stonožky z lokalit ve Furkotské a Velké Studené dolině.

| Proměnná | % vysvětlené variability | p |
|----------------------------|--------------------------|-------|
| Nadmořská výška (altitude) | 17,2 | 0,002 |
| Léto (summer) | 12,3 | 0,002 |
| Velká Studená | 11,0 | 0,002 |
| Furkotská | 11,0 | 0,002 |



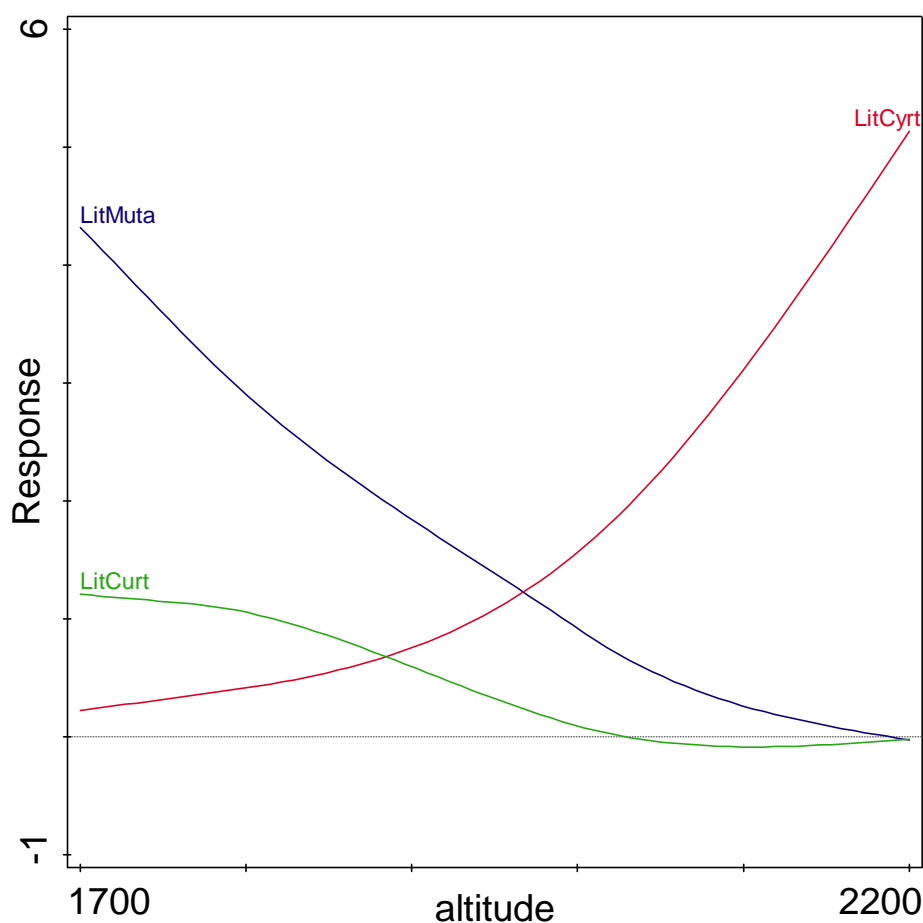
Obrázek 5: Ordinační diagram znázorňující korelaci druhů a environmentálních faktorů prostředí pro společenstva stonožek z Furkotské a Velké Studené doliny. Zkratky druhů jsou uvedeny v Tabulce 2.



Obrázek 6: RDA analýza počtu druhů na lokalitách ve Furkotské a Velké Studené dolině. Velikost kolečka a číslo znázorňují počet jednotlivých druhů na lokalitě.

Opět se zde projevil trend, že ve vyšších nadmořských výškách jsou společenstva druhově chudší, většina odběrů zde zahrnovala 1-2 druhy, zatímco v nižších polohách to bylo až 6 druhů na lokalitu (Obrázek 6).

Výsledky závislosti druhů lze doložit i na generalizovaném aditivním modelu (GAM, Obrázek 7) pro nadmořskou výšku, kde vyšly významně tři druhy. Druh *Lithobius curtipes* ($p < 0,05$) spolu s *Lithobius mutabilis* ($p < 0,002$) svoje abundance snižoval s nadmořskou výškou, zatímco u *Lithobius cyrtopus* ($p < 0,001$) lze pozorovat opačnou tendenci.



Obrázek 7: GAM závislosti početnosti jednotlivých druhů stonožek na nadmořské výšce. LitMuta - *Lithobius mutabilis*, LitCurt - *Lithobius curtipes*, LitCyrt - *Lithobius cyrtopus*.

4.6 Celková analýza vzorků z Tomanovy doliny

Za použití kanonické korespondenční analýzy CCA bylo celkovým modelem vysvětleno 7 % variability, první osa vysvětluje 4 % variability. Permutační test pro celý model ($F = 2,7$; $p = 0,002$) i pro první osu ($F = 7,8$; $p = 0,002$) vyšel signifikantně.

Z ordinačního diagramu (Obrázek 8) je zřetelné, že ve vyšších nadmořských výškách se vyskytovaly převážně dva druhy, a to *Lithobius borealis* a *L. cyrtopus*. Další jev, který lze z analýzy vyčíst, je výskyt stonožek *Lithobius forficatus* a *L. erythrocephalus* převážně na Rozpadlinách a až v pozdějších letech výzkumu (2015). Druh *Cryptops hortensis* se zde objevil také až později. Také je zde zjevná preference zemivek *Strigamia acuminata*, *S. crassipes* a *S. transsilvanica* pro vápencové podloží, oproti *S. pusilla*, která není tak vápnomilná.

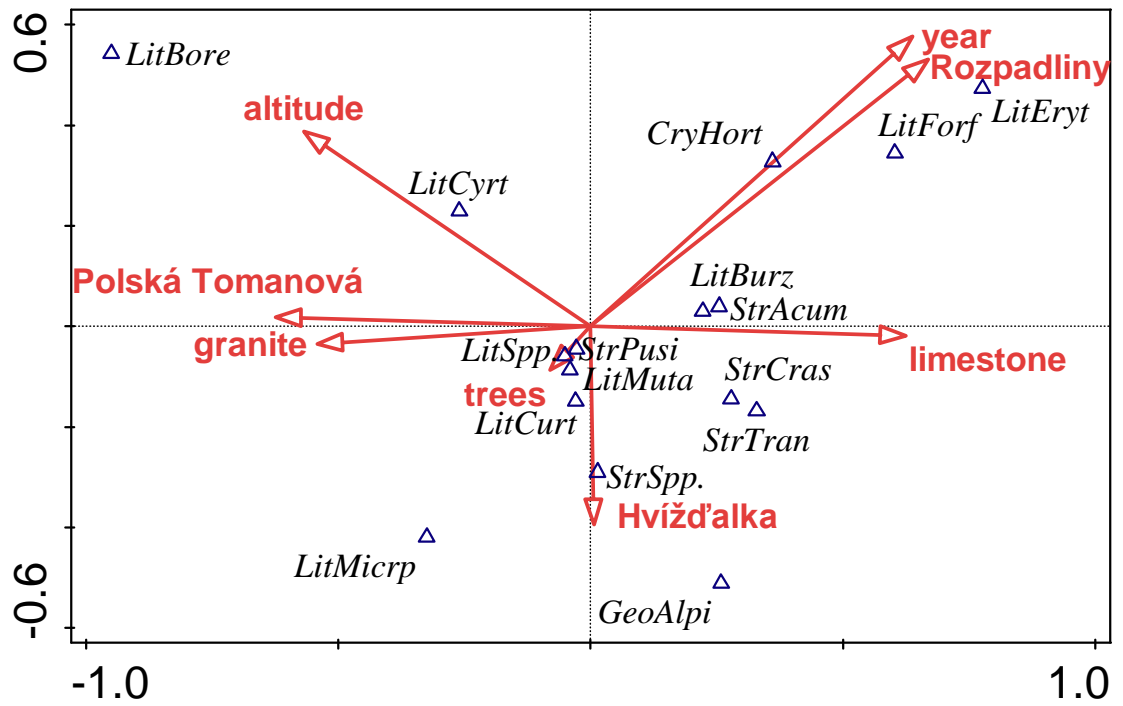
Téměř všechny zkoumané faktory vyšly signifikantně (lokality, rok sběru, podloží, nadmořská výška), jen faktor dřevin neměl predikční potenciál (Tabulka 9). Analýza faktorů prokázala, že největší predikční potenciál má lokalita Rozpadliny, na kterou jsou vázány druhy *Lithobius forficatus* a *L. erythrocephalus*.

Jak ukazuje generalizovaný lineární model (Obrázek 9), rok byl signifikantním faktorem pro čtyři druhy, a to pro *L. mutabilis* ($p < 0,001$; $F = 19,7$), *L. cyrtopus* ($p = 0,018$; $F = 5,7$), *L. forficatus* ($p = 0,036$; $F = 4,4$) a *L. erythrocephalus* ($p < 0,001$; $F = 13,4$). Prvních dvou jmenovaných v pozdějších letech výzkumu ubývalo, druhé dvě měly opačný trend, ačkoliv ne tak důrazně.

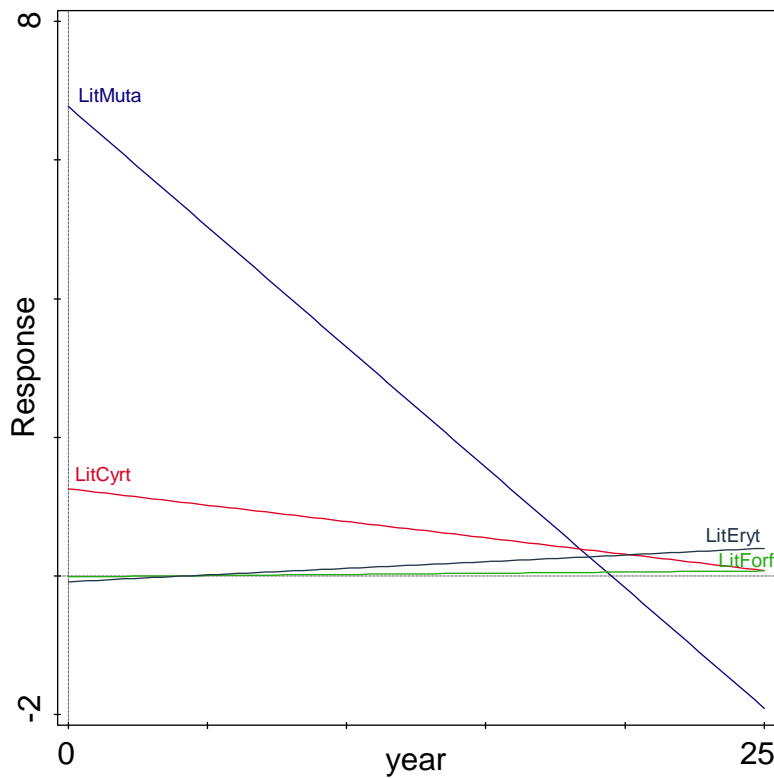
V případě generalizovaného aditivního modelu (Obrázek 10) pro analýzu vlivu nadmořské výšky byla signifikantní předpověď změn abundance u pěti druhů, konkrétně *L. mutabilis* ($p = 0,019$; $F = 4,0$), *L. cyrtopus* ($p < 0,001$; $F = 11,3$), *L. burzenlandicus* ($p = 0,041$; $F = 3,2$), *L. erythrocephalus* ($p = 0,005$; $F = 5,4$) a *Strigamia acuminata* ($p < 0,001$; $F = 8,4$). Jedině abundance druhu *L. cyrtopus* mají pozitivní vztah s nadmořskou výškou, ostatní druhy mají klesající tendenci.

Tabulka 9: Výsledky CCA analýzy všech vzorků z Tomanovy doliny.

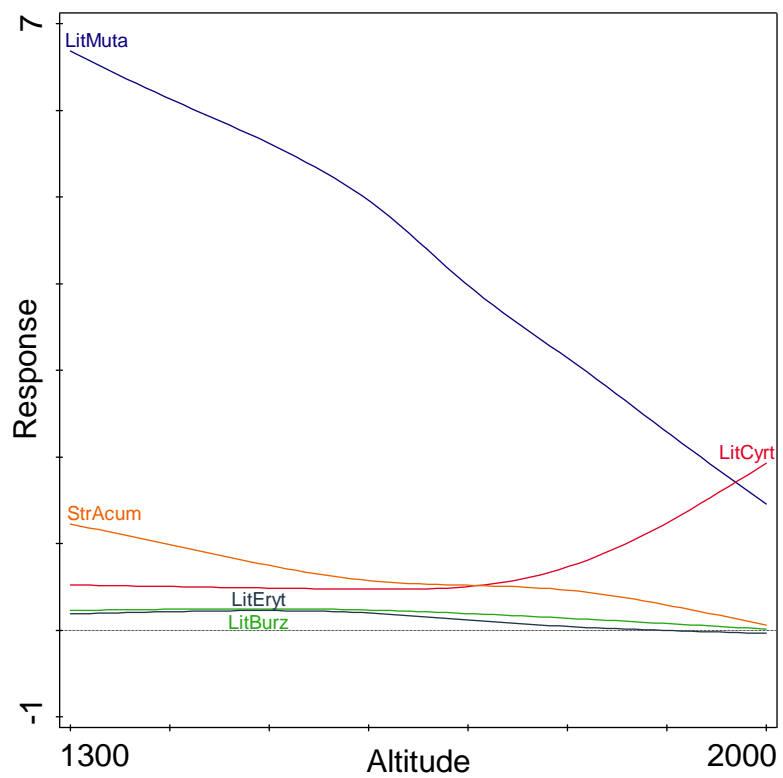
| Proměnná | % vysvětlené variability | P |
|----------------------------|--------------------------|-------|
| Rozpadliny | 2,3 | 0,002 |
| Rok (year) | 2,3 | 0,002 |
| Polská Tomanová | 2,0 | 0,002 |
| Vápenec (limestone) | 2,0 | 0,002 |
| Nadmořská výška (altitude) | 1,8 | 0,002 |
| Žula (granite) | 1,6 | 0,002 |
| Hvíždalka | 0,9 | 0,022 |
| Dřeviny (trees) | 0,6 | 0,316 |



Obrázek 8: Ordinační diagram znázorňující korelaci druhů (viz Tabulka 2) a faktorů.



Obrázek 9: Generalizovaný lineární model zobrazující korelaci druhů a roku výskytu. LitMuta - *Lithobius mutabilis*, LitCyr - *Lithobius cyrtopus*, LitEryt - *Lithobius erythrocephalus*, LitForf - *Lithobius forficatus*.



Obrázek 10: GAM pro vztah druhů k nadmořské výšce. Zkratky druhů viz Tabulka 2.

5 Diskuse

5.1 Přehled druhů, areály a ekologie

V oblastech starého světa (Afrika, Asie, Evropa) se nad hranicí 2200 m n. m. vyskytuje 80 druhů stonožek. Geophilomorpha obecně mohou být ve výšce 3600 m n. m., dokonce jsou i údaje z Nepálu ze 4400 m n. m., Scolopendromorpha se vyskytují až do výšky 2500–2700 m n. m., v Africe na Mount Elgon dokonce až do nadmořské výšky 4000 m. Lithobiomorpha dosahují nejvýše z celé třídy Chilopoda, jsou nálezy z výšky 5700 m n. m. v Himálaji. Zároveň jsou nejpočetnější skupinou a rod *Lithobius* je známý z mnoha pohoří Evropy, Atlasu, Himálaje, Karákoramu, z hor v Thajsku, Afghánistánu, malé Asii a Tibetu (Beron 2005).

Všechny druhy stonožek v Evropě, které se vyskytují nad 2000 m, jsou převážně eurytopní s širší altitudální preferencí, nad 2500 m dominuje rod *Lithobius*. Geophilomorpha jsou v Evropě zaznamenány do 2750 m, nejvýše zaznamenaný druh v Evropě je *Strigamia crassipes* (Stoev 2002; Voigtländer 2011).

V temperátní Eurasii převažují stonožky řádu Lithobiomorpha, čeleď Lithobiidae. Vysoká diverzita druhů byla popsána spíše z řádu Geophilomorpha, a to čeledi Geophilidae, Schendylidae a Linotaeniidae. Mezi nejbohatší oblasti patří mediterán, Kavkaz a západní Makaronésie (40 % druhů) (Voigtländer 2011).

5.1.1 Geophilomorpha

Tento řád je rozšířen téměř celosvětově. Maximum diverzity je v temperátní a subtropické oblasti Severní Ameriky, ve většině Jižní Ameriky, v oblasti mediteránu, jižní Africe, Japonsku a JV Asii. Čeleď Geophilidae, do které náleží i stonožky nalezené v Tatrách, mají téměř globální výskyt, maximum diverzity v JZ Jižní Ameriky a v jižní Evropě. Čeleď Schendylidae je nejvíce diverzifikovaná v Severní a Jižní Americe a v jižní Evropě (Voigtländer 2011).

Druh *Strigamia acuminata* byl podle Blackburn a kol. (2002) v Británii dříve rozšířena pouze v jižní části, ale v roce 2002 již byl zaznamenán výskyt i v severnějších oblastech. Je to typicky lesní druh (Jabin 2008), eurytopní (Tuf a Tufová 2008), paleoarktický (Tuf, Laška 2005) a široce rozšířený v Evropě (Barber 2009). Nejvýše byl zaznamenán na Krétě (2420 m) a v Alpách, kde má maximum ve výšce 1500–2700 m n. m. (Beron 2005). V našem výzkumu byla tato zemivka zaznamenána ve výšce 1960 m n. m. v dolinách, a dokonce 2003 m n. m. na Rozpadlinách.

Druh *Strigamia transsilvanica* se vyskytuje převážně ve střední, jižní až jihovýchodní Evropě (Tuf a Laška 2005) a je popisován jako adaptabilní (Tuf a Tufová 2008). Námi byl tento druh zaznamenán v 1798 m n. m.

Dalším druhem tohoto rodu je *Strigamia crassipes*, jejíž výškové maximum dosahuje okolo 2400 m n. m. (pohoří Rila, Pirin; 2450 m n. m. Apeniny a 2500 m n. m. Pyreneje) (Beron 2005). Je to holarktický druh, široce rozšířen v Evropě (Barber 2009) a lze jej klasifikovat jako adaptabilní (Tuf a Tufová 2008). V tomto výzkumu byl nalezen v nadmořské výšce 1798 m. Avšak oproti ostatním zemivkám nebyl tento druh vůbec nalezen v posledním vzorkovacím období na žádné lokalitě. Do jisté míry by se tento jev dal nejspíše vysvětlit zkrácenou dobou expozice pastí v posledním odchytovém období, na druhou stranu vrchol aktivity zemivek je právě v letním období, tedy když pasti byly uloženy na lokalitách.

Druh *Strigamia pusilla* se vyskytuje v sudetských pohořích a v Karpatech a zasahuje až na Sibiř a do centrální Asie. Na západě zasahuje její areál do České republiky (Tuf a Kupka 2015). Tento druh se vyskytoval až ve výšce 1960 m n. m. v dolinách a až 2003 m n. m. na Rozpadlinách.

Z rodu *Geophilus* byli nalezeni dva zástupci, a to *Geophilus alpinus*, jehož altitudinální rozpětí je poměrně široké, v Apeninách jej lze nalézt v nížinách i v horách (0-2450 m n. m.) a v Alpách od 1500 do 2500 m n. m. (Beron 2005). Je to evropský druh (Barber 2009), charakterizován jako adaptabilní (Tuf a tufová 2008). V Tatrách byl zaznamenán v dolinách ve výšce 1702 n. m. v pasti 16A/2 a v transferu W3 ve výšce 1767 m n. m., také byl odchycen v půdních vzorcích, ne však výše než 1570 m n. m. Dalším zástupcem téhož rodu je *Geophilus flavus*, jež lze charakterizovat jako eurytopní (Tuf a Tufová 2008) a byl zaznamenán pouze jednou a to metodou individuálního sběru.

Do stejného řádu patří i druh *Schendyla nemorensis*, jejíž výškové maximum bylo na řeckém ostrově Kréta stanoveno na 1000-2250 m n. m. (Beron 2005). Nemá vyhraněné nároky na prostředí (Tuf a Tufová 2008), vyskytuje se téměř v celé Evropě (Tuf a Laška 2005) a Severní Americe (Barber 2009). Tento druh zřejmě preferuje teplejší a sušší podmínky, jižní svahy s drsnějšími podmínkami (vyšší teploty a nižší srážky), je to druh otevřené krajiny. Během výzkumu byla zaznamenána pouze jednou v půdním vzorku, a to ve výšce 1937 m n. m., což koresponduje s prací Wytwer (1992), kdy byla tato stonožka taky odhalena pouze pomocí půdních vzorků. Za zmínku stojí neobvyklý způsob rozmnožování, totiž partenogeneze (Jabin 2008). Je možné, že tato strategie by mohla být výhodou při překonávání extrémních podmínek, které ve vysokých horách panují.

5.1.2 Lithobiomorpha

Rozšíření tohoto řádu je téměř celosvětové, zahrnuje nejjižnější i nejsevernější oblasti. Nejvyšší diverzita a bohatost je ve všech temperátních kontinentálních oblastech. Čeleď Lithobiidae je rozšířena hlavně na severní polokouli, maximum diverzity leží v Severní Americe, vysoká druhová rozmanitost je také v mediteránu a kontinentální Asii (Voigtländer 2011).

Lithobius forficatus (stonožka škvorová) je holarktický druh (Tuf a Laška 2005), vyskytuje se v téměř celé Evropě, na Islandu i v Grónsku, Rusku, USA a Brazílii (Barber 2009).

Výškového maxima dosahuje v Alpách (3150 m n. m.), v jižnějších evropských pohořích je to okolo 2500 m n. m. (Beron 2005). Je to poměrně rychlý kolonizátor, euryektní druh s mírnou preferencí otevřených a sušších stanovišť. Dominuje v prvních fázích sukcese a je považována za dobrého kompetitora (Dunger a Voigtländer 2009). Tento druh se v dolinách nacházel ve výšce 1642 m n. m., daleko častěji se však vyskytoval na Rozpadlinách, a to až ve výšce 2003 m n. m.

Lithobius microps je druhem rozšířeným po území téměř celé Evropy (Barber 2009; Tuf a Laška 2005), také se vyskytuje v Malé Asii (Zapparoli 2003). Je eurytopní (Tuf a Tufova 2008) a byl zaznamenán v Alpách ve výšce 2600 m n. m. (Beron 2005). Vyskytuje se i na antropogenně narušených místech (Wytwer 1995). Je to poměrně rychlý kolonizátor, v sukcesi navazuje na *L. forficatus* a přebírá po něm dominantní zastoupení ve společenstvu (Dunger a Voigtländer 2009). V Tatrách byl zaznamenán hlavně pomocí odběru půdních vzorků ve výšce 1811 m n. m.

Druh *Lithobius mutabilis* se vyskytuje ve střední a jiho(východní) Evropě (Tuf a Laška 2005; Zapparoli 2003), dokumentován byl na mnoha lokalitách Slovenska, často jako dominantní (Országh a Országhová 2005). Vyskytuje se od nížin do hor, a to až do nadmořské výšky 2600 m (Alpy), v Apeninách a Parané je tato hranice o něco níže – 2300 a 2400 m n. m. (Beron 2005). Tuf a Tufova (2008) jej označili za eurytopní, ale přesto zde existuje jistá preference pro lesní biotopy, běžně se vyskytuje ve vápnitých bučinách (Jabin 2008). Pokud vezmeme v potaz, že tato stonožka vyhledává stanoviště se stromy, bylo by možno tímto vysvětlit její snižující se abundance s nadmořskou výškou, jelikož podíl stromů s nadmořskou výškou také klesá. Zároveň bylo zjištěno, že tento druh spíše preferuje vyšší teploty, tj. v rozmezí okolo 13-27 °C (Grgič a Kos 2001), což může sloužit jako jedno z dalších vysvětlení jeho úbytku se stoupající nadmořskou výškou. Tato stonožka v našem výzkumu jednoznačně převládala. Vyskytovala se téměř na všech lokalitách v dolinách (maximum ve výšce 1963 m n.m.) a častá byla i na Rozpadlinách (2003 m n.m.).

Lithobius cyrtopus je druhem střední Evropy (Tuf a Laška 2005), vyskytuje se v podhorských a horských oblastech (Tajovský 2001, Kula a Lazorík 2014). Na Slovensku již byl zaznamenán ve výšce 2452 m n. m. na Slavkovském štítu (Beron 2005), pro ČR je tento druh reliktní (Tuf a Tufova 2008). V tomto výzkumu v Tatrách byl nalezen v nejvyšších studovaných polohách, a to 1963 m n. m. v dolinách a 2200 m n. m. na Rozpadlinách. Tento druh měl výraznou tendenci vyskytovat se spíše ve vyšších nadmořských výškách a zároveň toleruje kyselější pH půdy.

Lithobius burzenlandicus se vyskytuje v Karpatech a na Balkánu (Zapparoli 2003), pro ČR je také označen jako reliktní (Tuf a Tufova 2008). Tento druh byl nalezen až ve výšce 1960 m n. m.

Lithobius curtipes je rozšířen ve střední Asii, severní, střední a východní Evropě a Francii (Barber 2009), popsán také jako palearktický (Tuf a Laška 2005) a eurytopní (Tuf a Tufova 2008).

Tento druh byl v dolinách nalezen jen ve výšce 1775 m n. m., zato na Rozpadlinách až ve výšce 1994 m n. m.

Lithobius tenebrosus lze považovat za druh evropský, jehož zaznamenané výškové maximum pochází z Řecka (2400 m n. m., Paraná), v Alpách byl nalezen v téměř totožné nadmořské výšce (2350 m n. m.) (Beron 2005). Byl označen za druh adaptabilní (Tuf a Tufová 2008). Pozoruhodné bylo, že tento druh nebyl nalezen ve Furkotské ani Tomanově dolině, ale nacházel se pouze na Rozpadlinách. Zároveň byli tito jedinci odloveni až v posledním období.

Lithobius erythrocephalus je široce rozšířen v Evropě, zasahuje až do Malé Asie, na Střední Východ až po Kavkaz (Zapparoli 2003). Nejvýše byl zaznamenán v Bulharsku (2914 m n. m., Pirin) (Beron 2005), je považován za eurytopní druh (Tuf a Tufová 2008). V Tatrách se však tento druh nacházel pouze do výšky 1642 m n. m. a na Rozpadlinách se tento druh vůbec nevyskytoval.

Lithobius borealis se vyskytuje od Skandinávie přes oblast Středozeří až po Alžírsko (Barber 2009), častým biotopem jsou hory a podhůří, mnohdy je vázán na stromy (Spitzer et al. 2010). Je to adaptabilní druh (Tuf a Tufová 2008), který toleruje vysoké nadmořské výšky a byl zaznamenán v Alpách ve 3150 m n. m. (Beron 2005). Přestože se udává, že je tato stonožka horská, v našem výzkumu byl odchycen pouze jeden jedinec, a to ve výšce 1963 m n. m. Jelikož se však často vyskytuje na stromech, může být její výskyt podhodnocen, nebo také omezen hranicí výskytu stromů (Kula a Lazorík 2014).

5.1.3 Scolopendromorpha

Téměř celosvětově rozšířený řád s centrem diverzity v tropických a subtropických oblastech. Čleď Cryptopidae, do které patří jediný nalezený zástupce tohoto řádu, se vyskytuje v temperátu Severní a Jižní Ameriky, Evropě, mediteránu, střední a jižní Africe, na Madagaskaru a v Austrálii (Voigtländer 2011).

Jediným zástupcem, který byl v tomto výzkumu zachycen, byl druh *Cryptops hortensis*. Jeho areál zahrnuje Evropu, oblast mediteránu, severní Afriku a Azorské ostrovy, synantropně jej lze nalézt i ve Skandinávii (Barber 2009), je považován za adaptabilní druh (Tuf a Tufová 2008) a jeho výskyt je doložen z výšky 2470 m n. m. (Apeniny) (Beron 2005). Během tohoto výzkumu byl tento druh nalezen pouze jednou, a to ve výšce 1673 m n. m.

5.2 Druhá bohatost

V analýzách druhové bohatosti – ať už se jedná o Tomanovu, Furkotskou či Velkou Studenou dolinu – se potvrzuje obecný trend, kdy se vzrůstající nadmořskou výškou klesá druhová bohatost. Čím výše byly pasti uloženy, tím méně druhů se v nich nacházelo, často to byla společenstva o jednom až dvou druzích. Naproti tomu v pastech, které byly v nižších nadmořských výškách, se nacházela společenstva o pěti až šesti druzích.

Celková druhová diverzita je poměrně nízká proti jiným studiím (např. Navrátil 2007; Országh a Országhová 2005; Pavelková 2008; Wytwer 1992), což vychází z extrémního prostředí, ve kterém byly stonožky sbírány. Zdaleka nejpočetnější stonožkou (809 odchycených jedinců) byl druh *Lithobius mutabilis*, jehož podíl v úlovcích byl více než poloviční. Druhou nejhojnější byla stonožka *L. cyrtopus*, která z celkového počtu tvořila 14 %. Třetím nejhojnějším druhem byla *Strigamia acuminata*, jejíž podíl na celkovém úlovku byl 6 % (107 jedinců). Oproti tomu druhy *L. tenebrosus*, *L. microps*, *S. crassipes* a *Geophilus alpinus* lze označit za druhy velmi vzácné, neboť se vyskytovaly v malých počtech, od 5 do 11 jedinců. Druhy *Lithobius borealis*, *Cryptops hortensis* a *Schendyla nemorensis* jsou velmi ojedinělé, neboť byl od každého druhu zaznamenán pouze jeden jedinec.

Všechny odchycené druhy již jsou zaznamenány v přehledu slovenských stonožek (Országh 2001) a žádný nový nepřibyl. Z třídy Chilopoda není v Karpatech ani v Alpách žádný druh endemický (Beron 2005).

5.3 Vybrané lokality

V analýze vybraných lokalit, které byly vzorkované v prvním (1992-1993) a druhém (1997-1998) období, vyšlo najevo, že nejvýznamnějšími faktory, které vysvětlují nejvíce variability, jsou nadmořská výška (30 %) a přítomnost dřevin (21 %). Jako významné se prokázalo i množství srážek, teplota, podloží a vliv lokality (Polská Tomanová vs. Hvíždalka). S narůstající nadmořskou výškou se snižuje početnost druhu *Lithobius mutabilis*, podobným případem je i druh *L. curtipes*. Opačné tendence mají druhy *Lithobius cyrtopus* a *L. borealis*, které se naopak vyskytují spíše ve vyšších nadmořských výškách. Signifikantní faktor podloží má vliv na výskyt druhu *S. acuminata*, který je zřejmě vázán spíše na vápencové lokality, jak je zřetelné z modelu. Ve srovnání s tímto druhem má *L. cyrtopus* opačnou preferenci a vyskytuje se na žulovém podloží s kyselejšími pH.

Na množství srážek měly signifikantní odpověď druhy *L. mutabilis* a *L. curtipes*. Podle modelu bylo v sušším období odchyceno více stonožek, tento pokles je zřejmý hlavně u *L. mutabilis*. To je poměrně překvapivé, neboť stonožky rodu *Lithobius* jsou známé svou preferencí vlhkých stanovišť, kdy vyhledávají až 100% půdní humiditu.

Není nijak překvapivé, že výsledky analýzy počtu druhů na lokalitách korespondují s obecným předpokladem, kdy společenstva s vyšším počtem druhů ležela spíše v nižších polohách, zatímco s vyšší nadmořskou výškou druhová bohatost klesala a často se v pastech objevoval jeden až dva druhy.

Voigtländer (2011) uvádí, že za nejvýznamnější abiotický faktor, který ovlivňuje výskyt stonožek, je považována vlhkost. S tím jsou v rozporu naše výsledky analýzy generalizovaného lineárního modelu, ze kterých je patrné, že se během srážkově chudších let nasbíralo více jedinců dvou druhů – *Lithobius mutabilis* a *L. curtipes*.

5.4 Furkotská a Velká Studená dolina

Lokality jsou si v druhovém složení vzájemně podobné. Ve Velké Studené dolině však byl nalezen druh *Lithobius tenebrosus*, který se ve Furkotské dolině nevyskytoval. Rovněž z analýzy vyplynulo, že *Strigamia pusilla* je podobně vázaná spíše na tuto lokality ve Velké Studené dolině. Naopak *Geophilus alpinus* se nacházel ve Furkotské, zato chyběl ve Velké Studené dolině. I na těchto dvou lokalitách se projevuje trend, kdy je *Lithobius cyrtopus* vázán spíše na vyšší polohy. Na opačném konci spektra, tedy v níže položených lokalitách, se nachází stonožky *Geophilus alpinus* a *L. curtipes*. Opět se potvrdila tendence druhu *L. mutabilis* snižovat abundance s rostoucí nadmořskou výškou, tedy naopak, než je tomu u zmíněného *L. cyrtopus*.

Na těchto lokalitách ve Furkotské a Velké Studené dolině byl sice prováděn experiment s transfery půdních monolitů, tento zásah však nejspíš nemá na společenstva stonožek kvůli jejich vysoké mobilitě velký efekt a dotýká se spíše půdní mikrofauny, která není tak pohyblivá nebo nemá možnost útěku z nepříznivých podmínek.

Otázkou zůstává zvláštní výskyt 10 jedinců stonožky *Lithobius tenebrosus* ve Velké Studené dolině. Tento druh byl nalezen pouze na lokalitě VS1, která leží na žulovém podloží ve výšce 1994 m. Navíc se tak stalo až ve třetím sledovaném období. Lokality ve Velké Studené dolině nejsou příliš daleko od sebe a je možné, že tento druh se sem dostal teprve nedávno a nejspíš se začne šířit dál.

5.5 Tomanova dolina

Lithobius borealis byl zaznamenán pouze v nejvyšší lokalitě Tomanovy doliny. I na tomto větším vzorku se potvrzuje trend, kdy se *L. cyrtopus* objevuje ve vyšších nadmořských výškách, zatímco *L. mutabilis* je početnější spíše v nižších polohách a se zvyšující se nadmořskou výškou jeho početnost klesá.

Stonožky *Lithobius forficatus* a *L. erythrocephalus* se vyskytují převážně na Rozpadlinách a až v pozdějším období výzkumu (2015). Tyto stonožky patří spíše k větším druhům, délka těla *L. forficatus* je (17) 18–30 (35) mm; šířka 2,4–3,8 (4) mm, druh *L. erythrocephalus* měří na délku 10–16 mm; široký je 1,5–2,2 mm (Neckařová 2009). Velikost těla by mohla být jedním z důvodů, že se větší druhy vyskytují v nižších polohách a drobnější druhy, které mají menší schopnost konkurence, jsou vytlačeny do vyšších poloh.

Stejně jako ve Furkotské a Velké Studené dolině vyšlo najevo, že *Strigamia pusilla* se vyskytuje spíše na kyselejším podloží, na rozdíl od ostatních druhů tohoto rodu (*S. transsilvanica*, *S. crassipes*, *S. acuminata*), které jsou zřetelně více vápnomilné (nebo mají nižší toleranci ke kyselým substrátům). Tato vlastnost se potvrdila i během analýzy pouze vybraných lokalit, kdy *S. acuminata* reagovala negativně na kyselé podloží. Tento závěr se shoduje s výsledky studie stonožek ve Velké Británii, kdy *S. acuminata* byla zaznamenána hlavně na vápenatých půdách.

U druhu *S. crassipes* nebyla tato preference tak jasná, 17 jedinců se vyskytovalo na vápenatých půdách a 22 na nevápenatých (Barber a Keay 1988).

Během srovnání dvou období výzkumu vyšlo najevo, že na lokalitě č. 8 byl pozorován úbytek dvou druhů, a to *Lithobius mutabilis* a *L. cyrtopus* a z ostatních lokalit úplně zmizely *L. borealis* a *L. curtipes*. Z grafu je zřetelné, že se během let poněkud zvýšila druhová rozmanitost, což je často žádoucím jevem. Je však nutno dodat, že společenstva byla navýšena o druhy spíše generalistické, zatímco druhy mírně specializované na horské prostředí se ztratily. Takový posun v rámci společenstva by odpovídal teorii, kdy na změny prostředí lépe reagují druhy adaptabilní nebo druhy s širší ekologickou valencí než druhy s užší nikou, které jsou těmi prvními konkurenčně vytlačeny. U zemivek tomu bylo opačně, *Strigamia acuminata* své zastoupení zvýšila a přibýly k ní další tři druhy. Tento jev by mohl souviset se způsobem života, kdy rod *Lithobius* je převážně epigeický, tedy žije na povrchu půdy a hlouběji zalézá spíše jen v období nepříznivých podmínek, zatímco rod *Strigamia* žije endogeicky a drtivou většinu svého života tráví v půdě.

5.6 Stonožky a vliv nadmořské výšky

Z našich výsledků vyplývá, že nadmořská výška má vliv na druhy *Lithobius mutabilis* a *L. curtipes*, které se zvyšující se nadmořskou výškou početně klesaly. Opačný vliv byl pozorován u druhu *L. cyrtopus*. Toto zjištění jen potvrzuje výsledky mé bakalářské práce (Pavelcová 2017), kdy *L. cyrtopus* měl stejnou tendenci vyskytovat se ve vyšších polohách a *L. mutabilis* preferoval níže položená místa.

Během výzkumu změn společenstev v gradientu polských hor Bieszczad byly zaznamenány jako nejhojnější druhy *Strigamia acuminata*, *Lithobius mutabilis*, *L. silvivagus*, *L. forficatus*. Poslední jmenovaný druh, *Lithobius forficatus*, zvyšoval svůj podíl s nadmořskou výškou a predominoval jen v subalpínských loukách. Také bylo stanoveno, že během jarního vzorkování se denzita stonožek s narůstající nadmořskou výškou snižovala, na podzim ale tento faktor neměl na hustotu populací vliv. Při pokusu o vymezení druhu dle jeho výskytu na „horský“ a „lesní“ se nepodařilo stanovit přesnou hranici výskytu stonožek, jelikož horské druhy pronikaly do nižších lesních poloh, a naopak druhy označené jako lesní se vyskytovaly i v nejvýše položených trávnících. Ovšem v polohách nad 950 m tvořily horské druhy 80 % společenstev. Jako možné horské druhy tedy označili *Lithobius silvivagus*, *L. burzenlandicus* a *Cryptops parisi* (Wytwer a Tajovský 2009). Z těchto tří druhů se nám v Tatrách podařilo zaznamenat pouze *L. burzenlandicus*, který se vyskytoval spíše ve vyšších polohách a níže byl jeho nález spíše ojedinělý. Na nejvyšších plochách však zaznamenán nebyl.

Pro srovnání lze ještě uvést analogicky druhy, které jsou schopny přežít v podobných podmínkách vyšších zeměpisných šířek. Ve Skandinávii jsou pouze 4 druhy, které se vyskytují za polárním kruhem, a to *Lithobius erythrocephalus*, *L. forficatus*, *L. curtipes* a *Lamyctes*

emarginatus (Zapparoli 2003). Kromě posledního jmenovaného se tyto stonožky nachází i v Tatrách, což by mohlo svědčit jednak o jejich eurytopním charakteru a zároveň o toleranci extrémnějších klimatických podmínek.

Jelikož s nadmořskou výškou se mění mnoho faktorů (teplota, množství srážek, vlastnosti podloží atd.), je obtížné určit, co přesně ovlivňuje distribuci stonožek. Výsledky různých studií poukazují na různé činitele. Například Georgopoulou a kol. (2016) tvrdí, že teplota má vyšší vliv než množství srážek, které je pro stonožky málokdy limitující a při vyšší průměrně teplotě je vyšší pravděpodobnost výskytu daného druhu. Naopak Voigtländer (2011) nebo Rosenberg a kol. (2011) kladou důraz na význam vlhkosti, jelikož stonožky jsou díky stavbě svého těla neustále ohroženy vysycháním. Horské klima je v tomto směru poměrně ošidné, neboť na poměrně malé vzdálenosti se mohou dramaticky střídat suchá místa exponovaná slunečnímu záření s podmáčenými prameništi. Stonožky jsou však poměrně mobilní a dokážou docela rychle reagovat přemístěním do vhodnějších podmínek. Ve výzkumu společenstev stonožek na Šumavě nebyl dopad klimatických změn a kůrovcové kalamity na tato společenstva zřetelný. Bylo to zdůvodněno tím, že stonožky jsou poměrně pohybově aktivní, a proto dokážou rychle reagovat na nepříznivé mikroklima únikem. Zároveň je neomezuje ani jejich široké spektrum potravy, takže při nedostatku jednoho zdroje mohou využívat jiný (Tajovský 2015b).

V temperátních oblastech jsou stonožky řazeny mezi K-strategie s nízkým reprodukčním potenciálem, dlouhou životností a velkou vnitrodruhovou variabilitou v trvání a počtu vývojových stádií (Voigtländer 2011), z čehož plyne, že stonožky jsou oproti jiným edafickým živočichům poměrně euryektní a mají docela širokou toleranci. Půdní fauna se však neskládá jen z predátorů a horské prostředí svými extrémními podmínkami reguluje výskyt i jejich kořisti. Pro ilustraci lze uvést příklad, kdy v rámci studie bylo zjištěno, že od 2500 m do 4000 m se počet stejnonožců a štírků na rodové i druhové úrovni snižuje o polovinu s každými 500 metry (Beron 2005). Je zřejmé, že na tak zásadní změny musí reagovat i další trofické úrovně vázané na tyto živočichy.

Je nutné uvést, že svůj význam má i podloží. Při vyšší aciditě půdního prostředí jsou méně dostupné ionty vápníku a hořčíku, které jsou pro půdní bezobratlé nezbytné pro tvorbu skeletu a mohou tedy na takových substrátech strádat anebo se mohou snižovat jejich abundance.

Obecně se předpokládá, že vyšší diverzita – ať už na úrovni druhů, společenstev, či složitosti a provázanosti vztahů – je předpokladem pro vyšší stabilitu systému. Je však nutné si uvědomit, jakými druhy jsou teoreticky více diverzifikovaná společenstva tvořena. Jak se nám podařilo ilustrovat, přestože se v porovnání časových období zvýšila druhová bohatost na vybraných lokalitách, přibýly druhy spíše generalistické a euryektní, zato se začaly vytrácet druhy, které by se dalo považovat za mírně specifické pro dané prostředí. Dalším platným trendem je pokles druhové diverzity společenstev ve vyšších nadmořských výškách, kde bylo v pastech nalezeno méně druhů a s přechodem do nižších poloh diverzita společenstev rostla.

Beniston (2003) se domnívá, že (horské) druhy budou reagovat na změny klimatu třemi různými způsoby, a to buď adaptací, migrací či extinkcí. Nejzranitelnější budou ty druhy, které nejsou adaptované k rychlým změnám, reprodukují se pomalu a špatně se rozšiřují a také druhy, které jsou izolované či vysoce specializované. To by se mohlo týkat vzácnějších druhů stonožek, kdy by proměna společenstev mohla postupně vést k tomu, že z málo početných a mírně specifických druhů by se vlivem dalšího vytěsnění či izolace časem mohly stát taxony vzácné či ohrožené.

Mohou nastat různé situace, kdy trade-off mezi schopností kompetice a tolerancí ke stresu předpovídá, že kompetičně silnější taxony jsou náchylnější ke změnám klimatu, které pro ně mohou být stresem. Naopak se může stát, že klimatická změna zmírní stres, změní konkurenční vztahy spíše k facilitaci druhu (Gilman 2010).

Studie často dokazují, že vyšší trofické úrovně v ekosystému jsou citlivější ke změně klimatu než nižší úrovně. Důvod není jasný, mohlo by to být kvůli větší metabolické spotřebě, kvůli relativně menší velikosti populací vrcholových predátorů nebo kvůli „bottom-up“ efektu (Gilman 2010). Toto je v rozporu s našimi výsledky, kdy stonožky, přestože jsou predátoři, nevykazovaly zvláště silné reakce na měnící se podmínky prostředí.

6 Závěr

Tato práce se zabývá společenstvy stonožek na vybraných lokalitách v Západních Tatrách. Nasbíraný materiál byl determinován a dále z něj byl sestaven soubor dat, který byl statisticky analyzován s ohledem na lokality, vývoj v čase a environmentální proměnné. Celkem bylo odchyceno 1610 jedinců náležících do tří řádů, 4 čeledí a 5 rodů, z nichž zdaleka nejčastějším druhem byl *Lithobius mutabilis*, druhým *Lithobius cyrtopus* a třetím nejčastějším druhem byla zemivka *Strigamia acuminata*. Lze shrnout, že většina evropských stonožek, které se vyskytují v nadmořských výškách nad 2000 m je eurytopní.

Ze srovnání lokalit vyplývá, že zde proběhla změna v rámci společenstva. Byl zaznamenán úbytek dominantní stonožky *Lithobius mutabilis* a *L. cyrtopus* a úplně zmizely další dva druhy (*Lithobius borealis* a *L. curtipes*). Naopak se zvýšila abundance *S. acuminata* a ve společenstvech se začaly objevovat nové druhy – *S. pusilla*, *S. crassipes* a *S. transsilvanica* a *L. burzenlandicus*. Za zmínku stojí výskyt stonožky *Lithobius tenebrosus*. Ta byla zaznamenána pouze na lokalitě Rozpadliny a to pouze v posledním období výzkumu.

V analýze vybraných lokalit vyšlo najevo, že s nadmořskou výškou klesá abundance stonožek *L. mutabilis* a *L. curtipes*, naopak to je u druhu *L. cyrtopus*, který byl zaznamenán spíše ve vyšších nadmořských výškách. Tento trend byl zaznamenán opakovaně v průběhu různých analýz. Zároveň se potvrdilo, že společenstva s nejvyšším počtem druhů byla ta níže položená, zatímco ve vyšších nadmořských výškách byla společenstva méně druhově bohatá.

Dále z analýzy množství srážek a půdního pH bylo zjištěno, že na množství srážek reaguje *Lithobius mutabilis* a *L. curtipes* – v sušších letech bylo nasbíráno více jedinců. Také vyšlo najevo, že *L. cyrtopus* je schopen tolerovat spíše kyselé pH půdy. Stejně tomu tak bylo u tří druhů rodu *Strigamia*: *S. transsilvanica*, *S. crassipes*, *S. acuminata*, zatímco čtvrtý druh, *Strigamia pusilla*, se oproti ostatním stonožkám tohoto rodu kyselému podloží vyhýbá.

Je možné, že změny společenstev jsou ovlivněny ještě dalšími faktory, které v této práci nebyly zkoumány, jako například změny potravní nabídky, která v těchto extrémních podmínkách může mít zásadní roli. Dalším výzkumem těchto změn umožní lépe předpovídat odezvy různých typů ekosystémů na rapidně se měnící podmínky prostředí.

7 Literatura

- Antunes S.C., Pereira R., Sousa J.P., Santos M.C., Gonçalves F. (2008): Spatial and temporal distribution of litter arthropods in different vegetation covers of Porto Santo Island (Madeira Archipelago, Portugal). *European journal of soil biology*, 44.1: 45-56.
- Albert A.M. (1979): Chilopoda as part of the Predatory Macroarthropod Fauna in Forests: Abundance, Life-cycle, Biomass, and Metabolism. In: Camatini M., eds. *Myriapod Biology* Academic Press, London, 215-231
- Albert A.M. (1983): Life cycle of Lithobiidae – with a discussion of the r-and K-selection theory. *Oecologia*, 56(2-3), 272-279.
- Barber A.D. (2008): Key to the identification of British centipedes. FSC Publications, Shrewsbury, Shropshire.
- Barber A.D. (2009): Centipedes. Synopses of the British Fauna (New Series). Published for The Linnean Society of London. FSC Publications, Shrewsbury, Shropshire.
- Barber A.D., Keay A.N. (1988): Provisional atlas of the centipedes of the British Isles. Huntingdon: Biological Records Centre, The Lavenham Press, 127 s.
- Beaumont L.J., Pitman A., Perkins S., Zimmermann N.E., Yoccoz N.G., Thuiller W. (2011): Impacts of climate change on the world's most exceptional ecoregions. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 108(6), 2306-2311.
- Berg M.P., Hemerik L. (2004): Secondary succession of terrestrial isopod, centipede, and millipede communities in grasslands under restoration. *Biology and Fertility of Soils*, 40.3: 163-170.
- Beron P. (2008): High-altitude Isopoda, Arachnida and Myriapoda in the Old World. National museum of Natural History Sofia, Pensoft Publishers.
- Beniston M. (2003): Climatic change in mountain regions: a review of possible impacts. In *Climate variability and change in high elevation regions: Past, present & future*. Springer, Dordrecht, pp. 5-31.
- Blackburn J., Farrow M., Arthur W. (2002): Factors influencing the distribution, abundance and diversity of geophilomorph and lithobiomorph centipedes. *Journal of Zoology*, 256.2: 221-232.
- Briones M.J.I., Ostle N.J., McNamara N.P., Poskitt J. (2009): Functional shifts of grassland soil communities in response to soil warming. *Soil Biology and Biochemistry*, 41(2), 315-322.
- Botany.cz 2019a: LUZULA ALPINOPILOSA subsp. OBSCURA S. E. Fröhner – bika kaštanová tmavá / chlpaňa gaštanová tmavá. [online]. BOTANY.cz. [cit. 27.12.2019] Dostupné z: <https://botany.cz/cs/luzula-alpinopilosa-obscura/>.

- Botany.cz 2019b: *FESTUCA VERSICOLOR* Tausch – kostřava peřestá / kostrava pestrá [online]. BOTANY.cz. [cit. 27.12.2019] Dostupné z: <https://botany.cz/cs/festuca-versicolor/>.
- Botany.cz 2019c: *JUNCUS TRIFIDUS* L. – sítina trojkланá / sítina trojzářezová [online]. BOTANY.cz. [cit. 27.12.2019] Dostupné z: <https://botany.cz/cs/juncus-trifidus/>.
- Botany.cz 2019d: *OREOCHLOA DISTICHA* (Wulfen) Link – holnice dvouřadá / hõľnička dvořradová [online]. BOTANY.cz [cit. 27.12.2019] Dostupné z: <https://botany.cz/cs/oreochloa-disticha/>.
- Botany.cz 2019e: *SESLERIA TATRAE* (Degen) Deyl – pěchava tatranská / ostřevka tatranská [online]. BOTANY.cz. [cit. 27.12.2019] Dostupné z: <https://botany.cz/cs/sesleria-tatrae/>.
- Botany.cz 2019f: *SAXIFRAGA WAHLENBERGII* Ball – lomikámen tatranský / lomikameň trváci [online]. BOTANY.cz [cit. 27.12.2019] Dostupné z: <https://botany.cz/cs/saxifraga-wahlenbergii/>.
- Botany.cz 2019g: *CAREX SEMPERVIRENS* subsp. *LAXIFLORA* (Schur) Jáv. – ostřice / ostrica vřdřyzelená riedkoklasá [online]. BOTANY.cz [cit. 27.12.2019] Dostupné z: <https://botany.cz/cs/carex-sempervirens-laxiflora/>.
- Botany.cz 2019h: *CAREX FIRMA* Host – ostřice pevná / ostrica pevná [online]. BOTANY.cz [cit. 27.12.2019] Dostupné z: <https://botany.cz/cs/carex-firma/>.
- Botany.cz 2019i: *SALIX RETICULATA* L. – vrba síťnatá / vrba sieťkovaná [online]. BOTANY.cz [cit. 27.12.2019] Dostupné z: <https://botany.cz/cs/salix-reticulata/>.
- Chen B., Wise D.H. (1999): Bottom-up limitation of predaceous arthropods in a detritus-based terrestrial food web. *Ecology*, 80(3), 761-772.
- Chytrý M. (editor) (2010): Vegetace České republiky. 1, Travinná a keřičková vegetace. Vegetation of the Czech Republic. 1, Grassland and heathland vegetation. Vydání 2., upravené. Praha: Academia, 2010, 526 s.
- Chytrý M. (editor) (2013): Vegetace České republiky. 4, Lesní a křovinná vegetace. Vegetation of the Czech Republic. 4, Forest and scrub vegetation. Praha: Academia, 2013, 551 s.
- Davis A.J., Lawton J.H., Shorrocks B., Jenkinson L.S. (1998): Individualistic species responses invalidate simple physiological models of community dynamics under global environmental change. *Journal of Animal Ecology* 67, 600–612.
- Doak D.F., Morris W.F. (2010): Demographic compensation and tipping points in climate-induced range shifts. *Nature*, 467(7318), 959.
- Dunger W., Voigtländer K. (2009): Soil fauna (Lumbricidae, Collembola, Diplopoda and Chilopoda) as indicators of soil eco-subsystem development in post-mining sites of eastern Germany—a review. *Soil organisms*, 81(1), 1-51.

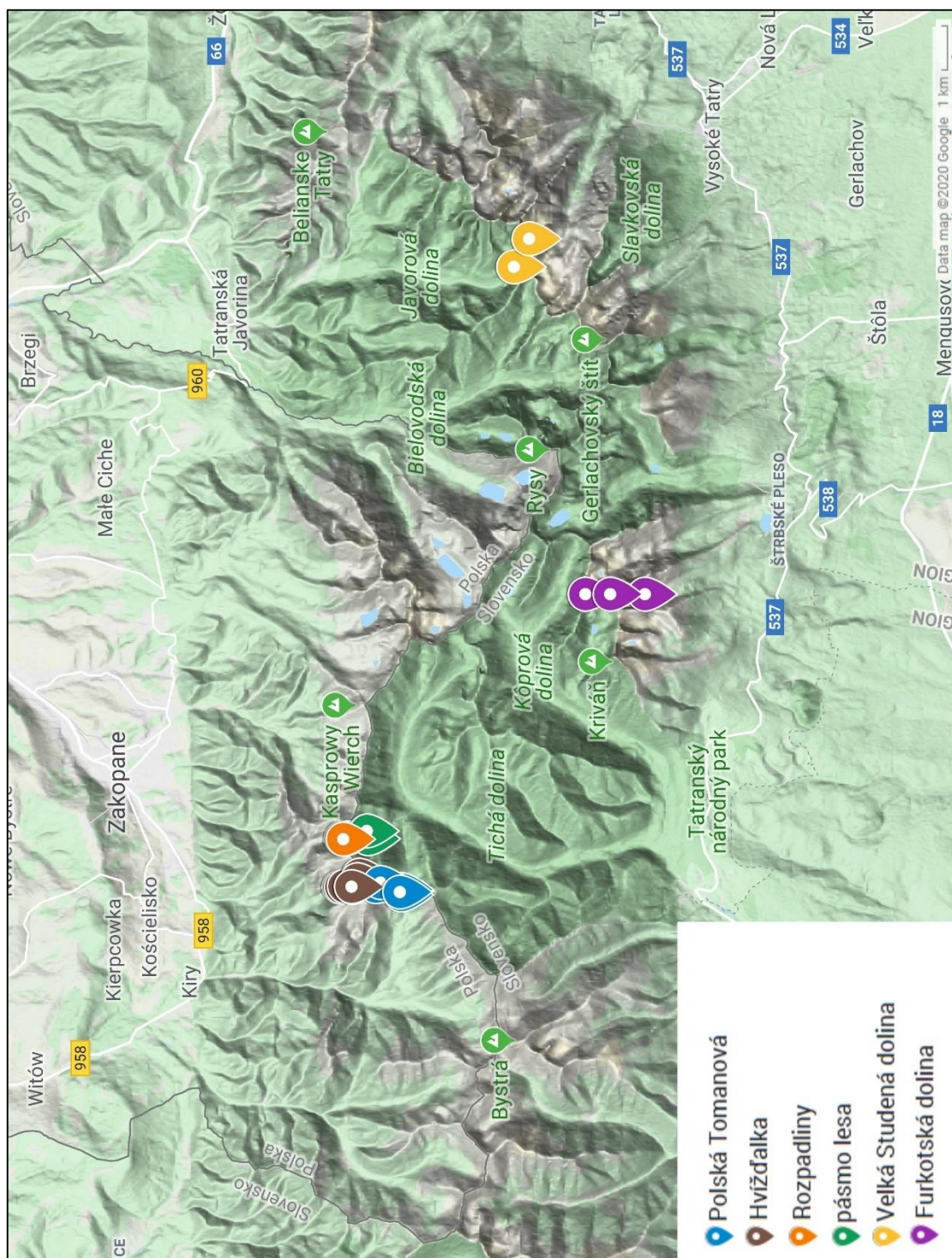
- Frouz J., Ali A., Frouzova J., Lobinske R.J. (2004): Horizontal and vertical distribution of soil macroarthropods along a spatio-temporal moisture gradient in subtropical Central Florida. *Environmental entomology*, 33.5: 1282-1295.
- Georgopoulou E., Djursvoll P., Simaiakis S.M. (2016): Predicting species richness and distribution ranges of centipedes at the northern edge of Europe. *Acta oecologica*, 74, 1-10.
- Gilman S.E., Urban M.C., Tewksbury J., Gilchris, G.W., Holt R.D. (2010): A framework for community interactions under climate change. *Trends in ecology & evolution*, 25(6), 325-331.
- Grelle C., Fabre M.C., Leprêtre A., Descamps M. (2000): Myriapod and isopod communities in soils contaminated by heavy metals in northern France. *European Journal of Soil Science*, 51(3), 425-433.
- Grgič T., Kos I. (2001): Temperature preference in some centipede species of the genus *Lithobius* Leach, 1814 (Chilopoda: Lithobiidae). *Acta Biologica Slovenica* 44: 3-12.
- Hassall M., Edwards D.P., Carmenta R., Derhé M.A., Moss A. (2010): Predicting the effect of climate change on aggregation behaviour in four species of terrestrial isopods. *Behaviour*, 147(2), 151-164.
- Hruška J., Kopáček J. (2005): Kyselý déšť stále s námi – zdroje, mechanismy, účinky, minulost a budoucnost. *Edice Planeta, ročník XII, 5/2005*, Ministerstvo životního prostředí ČR.
- Jabin M. (2008): Influence of environmental factors on the distribution pattern of centipedes (Chilopoda) and other soil arthropods in temperate deciduous forests. Cuvillier Verlag, Göttingen.
- Jandl R., Kopeszki H., Bruckner A., Hager H. (2003): Forest soil chemistry and mesofauna 20 years after an amelioration fertilization. *Restoration Ecology*, 11(2), 239-246.
- Koren A. (1986): Die Chilopoden-Fauna von Kärnten und Osttirol. Teil 1 Geophilomorpha, Scolopendromorpha. *Carinthia* 2. 43: 1-88.
- Koren A. (1992): Die Chilopoden-Fauna von Kärnten und Osttirol. Teil 2 Lithobiomorpha. *Carinthia* 2, 51: 1-140.
- Kula E., Lazorík M. (2014): Chilopoda v korunové a kmenové fauně lesních dřevin. *Zprávy lesnického výzkumu*, 59, 2014 (3): 175-183.
- Leggett J. (editor) (1992): Nebezpečí oteplování Země: Zpráva Greenpeace. Přeložili Příbil R., Krásná B., Dvořák A. Nakladatelství Academia, Praha.
- Lewis J.G.E. (1981): *The biology of centipedes*. Cambridge University Press, New York.
- Lewis J.G.E. (2003): Water relations, habitat and size in lithobiomorph and geophilomorph centipedes (Myriapoda; Chilopoda). *Bulletin of the British Myriapod and Isopod Group*, 19, 51-56.

- Majerčáková O., Škoda P., Danáčová Z. (2007): Vývoj vybraných hydrologických a zrážkových charakteristik za obdobia 1961–2000 a 2001–2006 v oblasti Vysokých Tatier. *Meteorologický časopis, SHMÚ Bratislava*, 10(4), 205-210.
- Marx M.T., Guhmann P., Decker P. (2012): Adaptations and predispositions of different Middle European arthropod taxa (Collembola, Araneae, Chilopoda, Diplopoda) to flooding and drought conditions. *Animals*, 2(4), 564-590.
- Miadok D. (1988): Smrečiny skupiny Fabovej hole. *Preslia, Praha* 60 : 23-270.
- Navrátil M. (2007): Stonožky, mnohonožky a suchozemští stejnonožci ve městě (Olomouc, Hodonín) [diplomová práce]. Olomouc, Katedra ekologie a ŽP PřF UP v Olomouci, 87 stran.
- Neckařová M. (2009): Stonožky řádu Lithobiomorpha České republiky. Bakalářská práce. Univerzita Palackého Olomouc, Přírodovědecká fakulta, Katedra ekologie a životního prostředí. Vedoucí práce I.H.Tuř.
- Országh I. (2001): Centipedes (Chilopoda) of the Slovak Republic. *Myriapodologica Czecho-Slovaca*, 1, 49-57.
- Országh I. (2004): Centipedes (Antennata, Chilopoda) of Slovakia. In: Stloukal E., Kalúz S. (eds.). *Books of Abstracts. Fauna Carpathica Meeting, 2004*. p. 31-32.
- Országh I., Országhová Z. (2005): Structure of centipede communities (Myriapoda: Chilopoda) in oak-hornbeam forests of the Malé Karpaty Mts and Trnavská pahorkatina hills (SW Slovakia). *Ekológia*, 24, 124.
- Pavelcová A. (2017): Distribuce stonožek na vertikálním gradientu [bakalářská práce]. Olomouc: Katedra ekologie a ŽP PřF UP v Olomouci. 35 stran.
- Pavelková K. (2008): Společenstva stonožek (Chilopoda) vybraných karpatských lokalit [diplomová práce]. Olomouc: Katedra ekologie a ŽP PřF UP v Olomouci. 73 stran.
- Petrík A., Šibík J., Kliment J. (2005): Saxifrago aizoidis-Festucetum versicoloris v Nízkých Tatrách. *Biosozologia, Bratislava*, 3: 83–94.
- Petrík A., Šibík J. (2010): Asociácia Festuco versicoloris-Oreochloetum distichae – vysokohorská tundra v Belianskych Tatrách. *Naturae Tutela*, 14. 147– 154.
- Rosenberg J., Müller C.H.G., Hilken G. (2011): Chilopoda – Integument and associated organs. Integument and cuticle. In: Minelli, A. (ed.), *Treatise on Zoology – Anatomy, Taxonomy, Biology. The Myriapoda*, vol. 1. Brill Academic Publishers, Leiden, p. 67-111.
- Rusek J. (1993): Air-Pollution-Mediated Changes in Alpine Ecosystems and Ecotones. *Ecological Applications*, 3(3), 409–416.
- SBS SAV 2019a: Atlas biotopov Slovenska. [online] Slovenská botanická spoločnosť pri Slovenskej akadémii vied [cit. 27.12.2019]. Dostupné z: <http://sbs.sav.sk/atlas/index.php?biotop=Lk2-Horske-kosne-luky>.

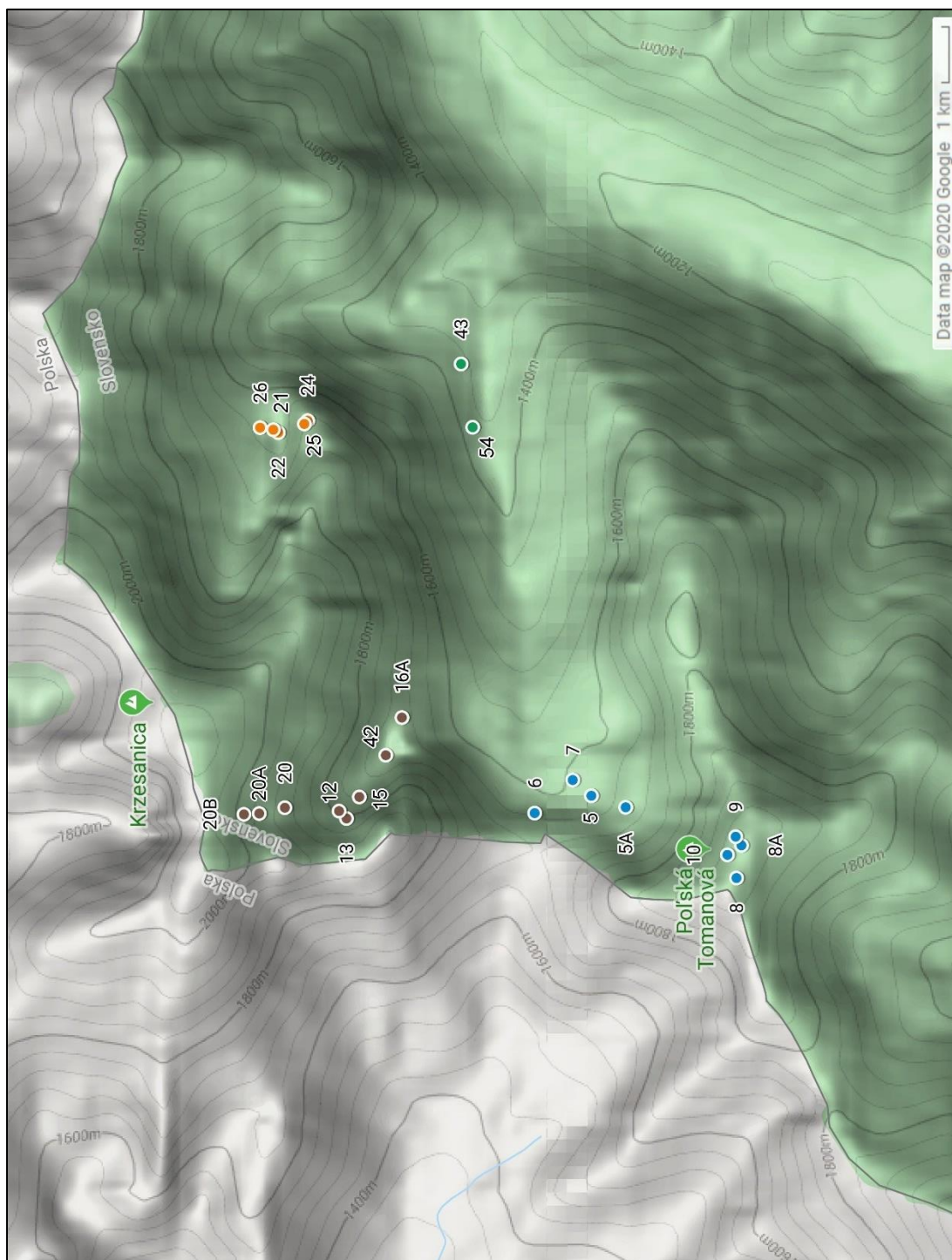
- SBS SAV 2019b: Atlas biotopov Slovenska. [online] Slovenská botanická spoločnosť pri Slovenskej akadémii vied [cit. 27.12.2019]. Dostupné z: <http://sbs.sav.sk/atlas/detail.php?rowid=740> [Accessed 27 Dec. 2019].
- Scheu S., Schaefer M. (1998): Bottom-up control of the soil macrofauna community in a beechwood on limestone: manipulation of food resources. *Ecology* 79:1573-1585.
- SHMÚ 2019: Klimatologické spravodajstvo, operatívne údaje z vybraných staníc, teplota vzduchu [online]. Slovenský hydrometeorologický ústav, © 2019. [cit. 18.7.2019] Dostupné z: http://www.shmu.sk/sk/?page=1&id=klimat_operativneudaje1&identif=11930&rok=2019&sub=5
- Spitzer L., Konvička O., Tropek R., Roháčová M., Tuf I.H., Nedvěd O. (2010): Společenstvo členovců (Arthropoda) zimujících na jedli bělokoré (*Abies alba*) na Valašsku (okr. Vsetín, Česká republika). *Časopis Slezského Muzea Opava*, 59, 217-232.
- Správa TANAP 2012: Vitajte v Národnom parku. Neživá príroda [online]. Správa Tatranského národného parku [cit 18.7.2019] Dostupné z: <http://spravatanap.sk/web/index.php/2012-08-24-09-58-43/neziva-priroda-sk>
- Sterzyńska M., Tajovský K., Nicia P. (2015): Contrasting responses of millipedes and terrestrial isopods to hydrologic regime changes in forested montane wetlands. *European Journal of Soil Biology*, 68, 33-41.
- Stoev P. (2002): A catalogue and key to the centipedes of Bulgaria. Pensoft, Sofia. 104 pp.
- Suttle K.B., Thomsen M.A., Power M.E. (2007): Species interactions reverse grassland responses to changing climate. *Science*, 315(5812), 640-642.
- Svoboda J., Vašků Z., Cílek V. (2003): Velká kniha o klimatu zemí Koruny české. Regia, Praha, 654s.
- Šibík J., Kliment J., Jarolímek I., Dúbravcová Z., Bělohávková R., Pačlová L. (2006): Syntaxonomy and nomenclature of the alpine heaths (the class *Loiseleurio-Vaccinietea*) in the Western Carpathians. *Hacquetia* 5/1, 37–71
- Školek J. (2006): The Association *Festucetum tatrae* Szafer, Pawłowski et Kulczyński 1923 corr. 1927 in the Western Carpathians. *Thaiszia – Journal of Botany*, Košice. 16: 121-130.
- Tajovský K., Pižl V. (1998): Extraction in modified Kempson apparatus - an effective method for quantitative study of soil macrofauna. In: Šimek M., Šantrůčková H., Křišťůfek V. (eds.): Odběr, skladování a zpracování půdních vzorků pro biologické a chemické analýzy. ÚPB AV ČR, České Budějovice, p. 91-97 (in Czech)
- Tajovský K. (editor) (2001): Půdní fauna NPR Čertyrie a NPR Javořina (CHKO Bílé Karpaty). Výsledky inventarizačního výzkumu. Zpráva o plnění smlouvy o dílo uzavřené mezi ČSOP, ZO 58/06 Bílé Karpaty a ÚPB AV ČR. Manuskript deponovaný na Správě CHKO Bílé Karpaty. 34s.

- Tajovský K. (2015a): Dlouhodobé změny společenstev mnohonožek v alpínské zóně Západních Tater. *Živa* 5: 230–233.
- Tajovský K. (2015b): Společenstva mnohonožek (Diplopoda) a stonožek (Chilopoda) v měnicích se podmínkách horských smrčín Šumavy. In Lesník 21. století, 11. ročník. K. Matějka (ed.) 2015
- Tuf I.H., Tufová J. (2008): Proposal of ecological classification of centipede, millipede and terrestrial isopod faunas for evaluation of habitat quality in Czech Republic. *Časopis Slezského Muzea Opava (A)*, 57: 37-44.
- Tuf I.H., Tvardík D. (2005): Heat-extractor – an indispensable tool for soil zoological studies. In Tajovský K., Schlaghamerský J., Pižl V. (eds.) (2005): Contributions to Soil Zoology in Central Europe I. České Budějovice, ISB AS CR, 191-194.
- Tuf I.H., Laška V. (2005): Present knowledge on centipedes in the Czech Republic – a zoogeographic analysis and bibliography 1820-2003. *Peckiana*, Volume 4, p.143-161.
- Tuf I.H., Kupka J. (2015): The first record of *Strigamia pusilla* from the Czech Republic (Chilopoda: Geophilomorpha). *Acta Carpathica Occidentalis*, 6, 108-110.
- Tursman D., Duman J.G., Knight C.A. (1994): Freeze tolerance adaptations in the centipede, *Lithobius forficatus*. *Journal of Experimental Zoology*, 268(5), 347-353.
- UN 1992, Earth Summit: Agenda 21. United Nations Conference on Environment & Development Rio de Janeiro, Brazil, 3 to 14 June 1992.
- Voigtländer K. (2011): Chilopoda – ecology. In: Minelli, A. (ed.), Treatise on Zoology – Anatomy, Taxonomy, Biology. The Myriapoda, vol. 1. Brill Academic Publishers, Leiden, pp. 309-325.
- Vysoudil M. (2013): Základy fyzické geografie 1: meteorologie a klimatologie. Univerzita Palackého v Olomouci, Olomouc.
- Wytwer J. (1992): Chilopoda communities of the fresh pine forests of Poland. *Berichte des naturwissenschaftlichen-medizinischen Verein Innsbruck. Suppl.* 10: 205-211.
- Wytwer J. (1995): Faunistical relationships between Chilopoda of forest and urban habitats in Mazowia. *Fragmenta Faunistica*, 38: 87–133.
- Wytwer J., Tajovský K. (2009): Changes in centipede assemblages along the vertical and vegetation gradient in the Bieszczady Mts., Poland. Contributions to Soil Zoology in Central Europe III. Tajovský, K., Schlaghamerský, J. & Pižl, V. (eds.): 173-179. ISB. BC AS CR, v.v.i., České Budějovice, 2009. ISBN 978-80-86525-13-6
- Zapparoli M. (2003): The present knowledge on the European fauna of Lithobiomorpha (Chilopoda). *Bulletin of the British Myriapod and Isopod Group*, Volume 19, p.20-41.
- Zimmer M., Brauckmann H.-J., Broll G., Topp W. (2000): Correspondence analytical evaluation of factors that influence soil macro-arthropod distribution in abandoned grassland. *Pedobiologia* 44, 695–704.

8 Přílohy



Obrázek 11: Mapa všech lokalit v Tatrách.



Obrázek 12: Detailní mapa lokalit Tomanovy doliny. Nezahrnuje Furkotskou a Velkou Studenou dolinu.