

ČESKÁ ZEMĚDĚLSKÁ UNIVERZITA V PRAZE

FAKULTA ŽIVOTNÍHO PROSTŘEDÍ

KATEDRA APLIKOVANÉ EKOLOGIE



Střevlíkovití brouci extrémních poloh alpinské zóny Krkonoš

BAKALÁŘSKÁ PRÁCE

Vedoucí práce: Ing. Michal Knapp, Ph.D.

Bakalant: Petr Pištěk

2022

ČESKÁ ZEMĚDĚLSKÁ UNIVERZITA V PRAZE

Fakulta životního prostředí

ZADÁNÍ BAKALÁŘSKÉ PRÁCE

Petr Pištěk

Krajinářství

Územní technická a správní služba

Název práce

Střevlíkovití brouci extrémních poloh alpinské zóny Krkonoš

Název anglicky

Carabid beetles of the extreme localities of Krkonoše alpine zone

Cíle práce

Cílem práce bude vypracovat rešerši o distribuci střevlíkovitých brouků ve vysokohorských oblastech. Specifickým cílem bude zhodnotit v návaznosti na historická data stav výskytu střevlíkovitých brouků v extrémních lokalitách alpinské zóny Krkonoš.

Metodika

Celá bakalářská práce bude pojata jako literární rešerše. První obecná část neomezující se geograficky na oblast Krkonoš bude zpracována na základě vědeckých článků nalezených v databázi Web of Knowledge. Druhá část popisující prostředí alpinské zóny Krkonoš a zde žijící společenstva střevlíkovitých brouků bude zpracována na základě lokální faunistické literatury (viz Doporučené zdroje informací).

Doporučený rozsah práce

cca 30 stran

Klíčová slova

střevlíkovití brouci, Krkonoše, alpská zóna, endemity

Doporučené zdroje informací

- Boháč J., Mazur A., Martiš M., Vaněk J., 2007: Brouci. In Flousek J. (Ed.) Krkonoše: příroda, historie, život. Praha: Baset, 836 s.
- Hůrka K., Veselý P. a Farkač J., 1996: Využití střevlíkovitých (Coleoptera: Carabidae) k indikaci kvality prostředí. Klapalekiana č. 32, s. 15-26. ISSN 1210-6100.
- Hůrka K., 1958: Versuch einer Zusammenfassung der montanen Carabidenfauna von Krkonoše (Riesengebirge). Acta Faun. Ent. Mus. Pragae, 3 (33), 31 – 53.
- Hůrka K., 1996: Carabidae of the Czech and Slovak republics: [illustrated key]. 1st ed. Zlín: Kabourek, 565 s. ISBN 80-901-4662-7.
- Kotze D. J., O'Hara R. B., 2003: Species decline – but why? Explanations of carabid beetles (Coleoptera, Carabidae) declines in Europe. Oecologia. č. 135, s. 138-148.
- Kotze J., Brandmayr P., Casale A., Dauffy-Richard E., Dekoninck W., Koivula M., Lovei G., Mossakowski D., Noordijk J., Paarmann W., Pizzoloto R., Saska P., Schwerk A., Serrano J., Szyszko J., Taboada A., Turin H., Venn S., Vermeulen R., Zetto Brandmayr T., 2011: Forty years of carabid beetle research in Europe – from taxonomy, biology, ecology and population studies to bioindication, habitat assessment and conservation. ZooKeys. roč. 100, s. 55-148. ISSN 1313-2970. DOI: 10.3897/zookeys.100.1523.
- Kult K., 1947: Klíč k určování brouků čeledi Carabidae Československé republiky. Praha: Československá společnost entomologická. Entomologické příručky č. 20.
- Martiš M., 1971: Střevlíkovití (Coleoptera, Carabidae) interkalární a alpské zóny Krkonoš (ekologická studie). Universita Karlova, Přírodovědecká fakulta, Praha. (diplomová práce)
- Martiš M., 1996: Vliv imisní zátěže na ekosystémy alpské a subalpské zóny Krkonoš na základě sukcesních změn carabidocenóz v průběhu posledních desetiletí. Kostelec nad Černými lesy: Institut aplikované ekologie (ČZU v Praze).
- Materna J., Vaněk J., Kůrka A., Vonička P., 2010: Epigeičtí pavouci (Araneae), sekáči (Opiliones) a střevlíci (Coleoptera: Carabidae) vybraných rostlinných společenstev krkonošské a skandinávské tundry. Opera Corcontica 47: 187–210.

Předběžný termín obhajoby

2020/21 LS – FŽP

Vedoucí práce

Ing. Michal Knapp, Ph.D.

Garantující pracoviště

Katedra ekologie

Konzultant

Pavel Vonička

Elektronicky schváleno dne 3. 3. 2021

prof. Mgr. Bohumil Mandák, Ph.D.

Vedoucí katedry

Elektronicky schváleno dne 4. 3. 2021

prof. RNDr. Vladimír Bejček, CSc.

Děkan

V Praze dne 26. 03. 2021

Čestné prohlášení

Prohlašuji, že jsem bakalářskou práci na téma: Střevlíkovití brouci extrémních poloh alpínské zóny Krkonoš vypracoval samostatně a citoval jsem všechny informační zdroje, které jsem v práci použil a které jsem rovněž uvedl na konci práce v seznamu literatury a použitých informačních zdrojů.

Jsem si vědom, že na moji bakalářskou práci se plně vztahuje zákon č. 121/2000 Sb., o právu autorském, o právech souvisejících s právem autorským a o změně některých zákonů, ve znění pozdějších předpisů, především ustanovení § 35 odst. 3 tohoto zákona, tj. o užití tohoto díla.

Jsem si vědom, že odevzdáním bakalářské práce souhlasím s jejím zveřejněním podle zákona č. 111/1998 Sb., o vysokých školách a o změně a doplnění dalších zákonů, ve znění pozdějších předpisů, a to i bez ohledu na výsledek její obhajoby.

Svým podpisem rovněž prohlašuji, že elektronická verze práce je totožná s verzí tištěnou a že s údaji uvedenými v práci bylo nakládáno v souvislosti s GDPR.

V Praze dne 29. 3. 2022

Pištěk Petr

Poděkování

Chtěl bych poděkovat Ing. Michalu Knappovi, Ph.D. za cenné rady a ochotu při vedení mé bakalářské práce. Za poskytnuté informace bych také rád poděkoval doc. RNDr. Miroslavu Martišovi CSc., a Ing. Pavlu Voničkovi. Děkuji i své rodině za trpělivost a podporu při studiu.

V Praze dne 29. 3. 2022

Pišťek Petr

Abstrakt

Horské oblasti nad horní hranicí lesa jsou citlivým orobiomem, ve kterém dochází k rychlé reakci na projevy současné klimatické změny. Její projevy, ať už je to odtávání ledovců, nebo vzestup horní hranice lesa mají velký vliv na životní podmínky rostlinných i živočišných druhů, které jsou na život v tomto prostředí přizpůsobeny různými adaptacemi. Nyní tedy musí tyto druhy volit nové strategie. Jednou skupinou takových organismů je i zajímavá čeleď brouků, střevlíkovití (Coleoptera: Carabidae). Střevlíkovitým je po vědecké stránce věnována velká pozornost, především pro jejich bioindikační vlastnosti, rychle tedy reagují na měnící se kvalitu životního prostředí. Tato práce se formou literární rešerše zabývá životem a adaptacemi střevlíkovitých brouků v alpinské zóně hor. Práce popisuje specifika prostředí alpinské zóny, uvádí příklady druhů střevlíků zde žijících a představuje konkrétní adaptace střevlíků na toto prostředí. Na obecné úrovni představuje fenomény jako například omezený tok genů v horském prostředí, který také souvisí s ohrožením vysokohorských střevlíků v souvislosti se změnami klimatu. Druhá část práce je specificky věnována nejvyššímu českému pohoří, tedy Krkonošům. Popisuje prostředí alpinské zóny Krkonoš i druhy střevlíků vyskytující se zde na základě provedených a publikovaných faunistických průzkumů. Fauna střevlíkovitých brouků v Krkonoších zahrnuje jak běžné středoevropské druhy nížin, tak i typické zástupce horských lesů i alpského stupně. Především ve vyšších polohách a chladných stanovištích hostí ale i vzácnější, a dokonce ohrožené druhy, jako *Leistus montanus* nebo *Patrobus assimilis*. Bezesporu si však společenstva krkonošských střevlíků zaslouží další detailnější výzkum.

Klíčová slova: střevlíkovití, Krkonoše, alpinská zóna, klimatická změna

Abstract

Mountain areas above the upper forest boundary are habitats sensitive to ongoing climate changes. Increased average temperatures resulted in the accelerated melting of glaciers or the upward movement of the upper forest boundary. Both plant and animal species inhabiting alpine zones have been adapted to this environment. Such adaptations can nowadays represent a threat rather than an advantage for their survival. Interesting group that includes several species adapted to alpine zone environment are ground beetles (Coleoptera: Carabidae). Ground beetles are a well-investigated group of insects, especially because of their bioindication properties, i.e., quick responses to changes in habitat quality. This work describes specific adaptations and traits of ground beetles related to occurrence in the alpine zone. Using a literature review approach, the thesis describes the specifics of the alpine zone environment, provides examples of ground beetle species living here and presents specific adaptations of ground beetles to this extreme environment. At a general level, it introduces phenomena such as limited gene flow in the mountain environment, which can be associated with the threat to alpine ground beetles under the ongoing climate change. The second part of the work is specifically devoted to the highest Czech mountains, the Giant Mountains. It describes the environment of the Giant Mountains alpine zone and the species of ground beetles occurring here on the basis of historically and recently published faunistic surveys. The fauna of ground beetles of the Giant Mountains includes both common Central European lowland species as well as species typical for mountain forests and the alpine zone. Especially at higher altitudes and in cold habitats, rare and endangered ground beetle species occur, e.g., *Leistus montanus* and *Patrobus assimilis*. Undoubtedly, ground beetle assemblages inhabiting Giant Mountain alpine zone deserve further detailed field surveys.

Keywords: Carabidae, Giant Mountains, alpine environment, climate change

Obsah

1.	Úvod.....	11
2.	Cíl práce.....	11
3.	Způsob života střevlíkovitých brouků v alpínské zóně hor.....	12
3.1	Alpínská zóna.....	12
3.1.1	Tundrový biot (charakteristika, typy).....	12
3.1.2	Alpínská zóna (charakteristika prostředí).....	13
3.1.3	Geomorfologický vývoj.....	13
3.1.4	Klimatické podmínky.....	14
3.1.5	Přírodní poměry (fauna, flóra).....	14
3.1.6	Rozšíření alpínské zóny ve světě.....	15
3.2	Střevlíkovití brouci.....	16
3.3	Distribuce střevlíkovitých v alpínské zóně.....	21
3.3.1	Životní strategie střevlíkovitých v alpínské zóně.....	21
3.3.2	Adaptace střevlíkovitých na podmínky v alpínské zóně.....	24
3.3.3	Disperze druhů mezi oblastmi alpínské zóny.....	31
3.4	Vliv klimatické změny na životní podmínky střevlíkovitých.....	35
3.4.1	Projevy klimatické změny v alpínské zóně.....	35
3.4.2	Adaptace střevlíkovitých na změnu životních podmínek.....	36
3.4.3	Souvislost mezi prostorovou distribucí druhů a morfologií těla.....	38
3.5	Antropické vlivy na populace střevlíkovitých v alpínské zóně.....	41
4.	Krkonoše jako modelové území.....	43
4.1	Charakteristika Krkonoš.....	43
4.1.1	Geografické vymezení Krkonoš.....	43
4.1.2	Geologie.....	44
4.1.3	Geomorfologický vývoj.....	44
4.1.4	Klimatické poměry.....	45
4.1.5	Půdní poměry.....	46

4.1.6	Vliv reliéfu Krkonoš na zdejší alpskou zónu.....	46
4.1.7	Vertikální členění Krkonoš.....	48
4.1.8	Flóra a fauna.....	49
4.1.9	Vliv člověka na současnou podobu krkonošské přírody	50
4.1.10	Ochrana přírody v Krkonoších	51
4.2	Střevlíkovití v alpské zóně Krkonoš	52
4.2.1	Stručná historie výzkumů střevlíkovitých brouků v Krkonoších.....	52
4.2.2	Druhy a rozšíření střevlíkovitých v Krkonoších.....	53
4.2.3	Střevlíkovití alpské zóny Krkonoš.....	56
4.2.4	Výzkumy střevlíkovitých brouků v alpské zóně.....	58
4.2.5	Významné druhy střevlíkovitých v extrémních polohách Krkonoš...61	
4.2.6	Negativní vlivy na životní podmínky střevlíkovitých brouků.....	70
4.2.7	Hodnocení kvality lokalit na základě výskytu reliktních druhů.....	72
5.	Diskuze.....	74
6.	Závěr	78
7.	Přehled literatury a použitých zdrojů	79
7.1	Odborná literatura	79
7.2	Internetové zdroje	92
7.3	Ostatní zdroje.....	94
8.	Přílohy	96

1. Úvod

Nejvyšší horské partie jsou důležitou součástí horské přírody, především z hlediska vodního režimu krajiny. Jsou také mimořádně citlivé na různé negativní vlivy, které jsou v současné době dávány do souvislosti hlavně s působením člověka. Z tohoto pohledu čelí hory tlaku rostoucích požadavků především na rekreační využití, což představují hlavně zimní sporty, nebo vysokohorská turistika. Hrozbou pro řadu nejen chráněných druhů je ale i někdy neuváženě plánované lesní hospodářství, nebo intenzivní zemědělské využití horských luk. Klimaticky náročné prostředí alpské zóny podmiňuje život rostlinných a živočišných druhů potřebnými adaptacemi. Zvýšené nároky klade probíhající klimatická změna na některé chladnomilné vysokohorské druhy vázané na předpolí ustupujících ledovců. To se týká i některých druhů jedné z nejzajímavějších čeledí brouků – střevlíkovitých (Coleoptera – Carabidae). Tato čeleď je považována za významný indikátor kvality životního prostředí, a proto je jí z vědeckého hlediska věnována velká pozornost.

V nejvyšším českém pohoří Krkonoších se v oblastech alpské zóny nad hranicí lesa, vyskytují střevlíkovití brouci s arктоalpinním a boreomontánním rozšířením, včetně druhů považovaných za pozůstatky pleistocenních dob ledových (glaciálů). V minulosti proběhl na vybraných místech s nejextrémnějšími podmínkami výzkum zaměřený na skladbu společenstev, přítomnost významných druhů a jejich početnost. V lokalitách západních Krkonoš je výzkum prováděn kontinuálně, za účelem zjištění změn v zastoupení a početnosti jednotlivých druhů a tím i reakcí střevlíků na případné změny životních podmínek.

2. Cíl práce

Cílem práce je vypracování literární rešerše o distribuci střevlíkovitých brouků ve vysokohorských oblastech. Dalším cílem bude v návaznosti na dostupná historická data zhodnotit stav výskytu střevlíkovitých brouků v extrémních lokalitách alpské zóny Krkonoš.

3. Způsob života střevlíkovitých brouků v alpínské zóně hor

3.1 Alpínská zóna

3.1.1 Tundrový biom (charakteristika, typy)

Život organismů na Zemi je podmíněný vzájemnou provázaností, ale i závislostí na abiotických podmínkách prostředí, např. geologických, nebo na klimatu, jehož základem je sluneční energie. Existenční propojení všech těchto faktorů tvoří ekosystém. Ekosystém v globálním měřítku, většinou charakterizovaný určitým typem vegetace, nazýváme biom (LAŠTŮVKA et KREJČOVÁ 2000; PRACH et al. 2009).

Umístění jednotlivých biomů na zemském povrchu ovlivňují různé abiotické i biotické faktory, mj. reliéf zemského povrchu (rozložení pevniny a moří), vliv člověka, či klimatické pásy. Charakter klimatických pásů určuje profil zemského povrchu a náklon zemské osy ovlivňující množství energie ze slunce. Různá intenzita prohřátí zemského povrchu určuje jednotlivé projevy klimatu. (PRACH et al. 2009). Biomy vytvářející díky makroklimatickým podmínkám v různých částech zemského povrchu většinou rozsáhlé souvislé zóny podobných společenstev organismů, nazýváme zonobiomy (LAŠTŮVKA et KREJČOVÁ 2000; PRACH et al. 2009).

Nejčastěji se rozlišuje devět zonálních biomů. PRACH et al. (2009) je označují takto: tropický deštný les, sezonní tropický les a savany, pouště a polopouště, tvrdolistá vegetace, vždyzelené lesy temperátní zóny, opadavé lesy mírného pásu, stepi, boreální jehličnaté lesy, tundra a subarktické keřové formace. Někdy se však používá i odlišná, podrobnější klasifikace Global 200, která vymezuje 14 suchozemských bioregionů, 7 sladkovodních a 5 mořských ekoregionů (OLSON et DINERSTEIN 2002, KOCIÁNOVÁ et al. 2015).

Tundra a subarktické keřové formace představuje nejchladnější zonobiom (PRACH et al. 2009). Tundra se rozkládá zhruba na 2,3 % pevniny a je, díky chladnému klimatu, trvale bezlesím prostředím, nepříznivým pro růst stromů (KOCIÁNOVÁ et al. 2015). Nejteplejší měsíc má průměrnou teplotu pod 10 °C (JAKRLOVÁ et PELIKÁN, 1999). Na severní polokouli je tundra rozšířená v souvislém pásu na všech kontinentech, na jihu pak na ostrůvcích a při pobřeží Antarktidy a na nejnižnějším výběžku Jižní Ameriky (PRACH et al. 2009). Zonace tundrového prostředí je odlišná v různých částech světa. V poslední době se objevilo rozdělení do šesti podoblastí podle klimatu, typu mrazem ovlivněných půd a související vegetační pokryvu (KOCIÁNOVÁ et al. 2015).

Složení rostlinných druhů je závislé na hloubce rozmrznutí půdy, která je zde velmi mělká. Vegetační dobu naopak podporuje nepřerušovaný sluneční svit. I přes menší množství srážek se mohou tvořit mokřady. Tvrdé neprosakující podloží tvoří permafrost (PRACH et al. 2009).

Oproti arktické tundře se často používá pojem **alpínská tundra**, charakterizující obdobný typ krajiny ve vysokých horách mimo severské oblasti. V rozložení biomů ve vysokohorském prostředí hraje roli nadmořská výška v závislosti na mikro a mezoklimatu, nebo jiných světelných podmínkách. Zde pak hovoříme o azonálním orobiomu (PRACH et al. 2009; LAŠTŮVKA et KREJČOVÁ 2000).

3.1.2 Alpínská zóna (charakteristika prostředí)

Pro členění alpínské tundry je užíváno vymezení výškových vegetačních stupňů (LAŠTŮVKA et KREJČOVÁ 2000; KOCIÁNOVÁ et al. 2015). Základní rozdělení výškových vegetačních stupňů v horách rozlišujeme podle stoupající nadmořské výšky: montánní, subalpínský, alpínský a nivální (PRACH et al. 2009).

KÖRNER (1999) pojmem alpínský ve fyto geografickém smyslu označuje vegetaci nad přirozenou horní hranicí lesa, ve všech pohořích na světě.

Často se lze setkat s termínem subalpínský stupeň (PRACH et al. 2009; ŠTURSA (2007a). Podle KÖRNERA (1999) se jedná o oblast mezi horní hranicí lesa a hranicí horního alpínského pásma bez výskytu dřevin, ale pro jeho nejasné vymezení jej uvádí jako součást alpínského pásma. Protože má horní hranice lesa podobu širokého ekotonu vymezeného souvislým zápojem stromů a osamělými jedinci o minimální stromové výšce 2 až 3 m (KÖRNER 2007; TREML et al. 2020), můžeme subalpínský stupeň definovat jako pásmo s výskytem dřevin nižších než minimální výška stromů. Pásmo nad 1200 m n. m. je souhrnně jako alpínské a subalpínské definované ve vertikálním rozdělení výskytu střevlíkovitých brouků v Krkonoších (MARTIŠ 1996). Z tohoto důvodu a protože je Körnerův výklad výškového rozsahu alpínské zóny ve výzkumech zřejmě často využíván, bude v tomto smyslu uvažován i v této práci.

3.1.3 Geomorfologický vývoj

Vznik jednotlivých pohoří byl a stále v dlouhodobém procesu je iniciován energií v podobě vulkanické činnosti, nebo zemětřesení, která vzniká z pohybu a kolizí zemských ker (ŠTURSA et PROCHÁZKA 1999).

Při takových horotvorných procesech dochází k přesunům, vrásněním, nebo zlomům horninových vrstev. Podle druhu horotvorných procesů rozlišujeme pohoří těchto typů: vrásová a příkrovová, kerná, dómová a vulkanická. Z pohoří vrásového původu zmiňme např. Alpy, Karpaty, nebo Himaláje. Podoba vysokých pohoří tohoto typu je neustále narušována klimatickými činiteli, nebo vegetací (ŠTURSA et PROCHÁZKA 1999). Postupně se tvořící biot alpínské tundry v horských polohách ovlivnilo také pleistocénní zalednění, které začalo na sklonku třetihor (KOCIÁNOVÁ et al. 2015).

3.1.4 Klimatické podmínky

Ve vysokých nadmořských výškách dochází k velkým teplotním výkyvům, vlivem rychlejší tepelné výměny řídkého vzduchu. Jak mezi noční a denní teplotou, tak i sezónně. Pod pásem oblačnosti jsou tyto rozdíly tlumeny. Po zónu oblačnosti také rostou se stoupající nadmořskou výškou srážkové úhrny a zároveň klesá teplota vzduchu, průměrně o 0,6 °C na 100 výškových metrů. Ve vysokých horách je oproti tundře rozdíl ve světelných podmínkách. Rozdíl určuje zeměpisná šířka. Silnější UV záření v horách může ovlivnit i rychlost speciace (vzniku nových druhů) zvýšením pravděpodobnosti výskytu genetických mutací. Délku vegetační sezony ovlivňuje doba trvání sněhové pokrývky. Ta se vlivem mikroklimatických podmínek (expozice vůči slunečnímu svitu, půdní složení) může lišit i ve vzdálenosti několika metrů. Pokud ukládání sněhu převažuje nad odtáváním, dochází k tvorbě firnových polí a později i ledovců. Významným klimatickým činitelem je vítr, který vysouší půdu i rostliny, způsobuje abrazi a má vliv na rozložení sněhové pokrývky. (PRACH et al. 2009).

3.1.5 Přírodní poměry (fauna, flóra)

Faunu v tundrovém prostředí zastupují hlavně druhy hmyzu, hlodavci, nebo se přechodně vyskytující ptáci. Nehostinné podmínky nutí organismy k vytváření různých adaptací, např. několikaletý životní cyklus (PRACH et al. 2009).

Pro montánní vegetační stupeň je charakteristický jehličnatý les a jeho horní hranice je zároveň linií horní hranice lesa, oddělující pásmo bezlesí. To nejdříve představuje keřovitá vegetace, např. kleč (*Pinus mugo*) v subalpínském pásmu hor (PRACH et al. 2009). Keřovitá vegetace skandinávské tundry, např. na jihu Norska, či severu Švédska je tvořena společenstvy, ve kterých dominuje bříza zakrslá (*Betula nana*) (MATERNA et al. 2010), bříza czerepanova, v Himaláji bříza himalájská, nebo některé druhy jalovce (KOCIÁNOVÁ et al. 2015).

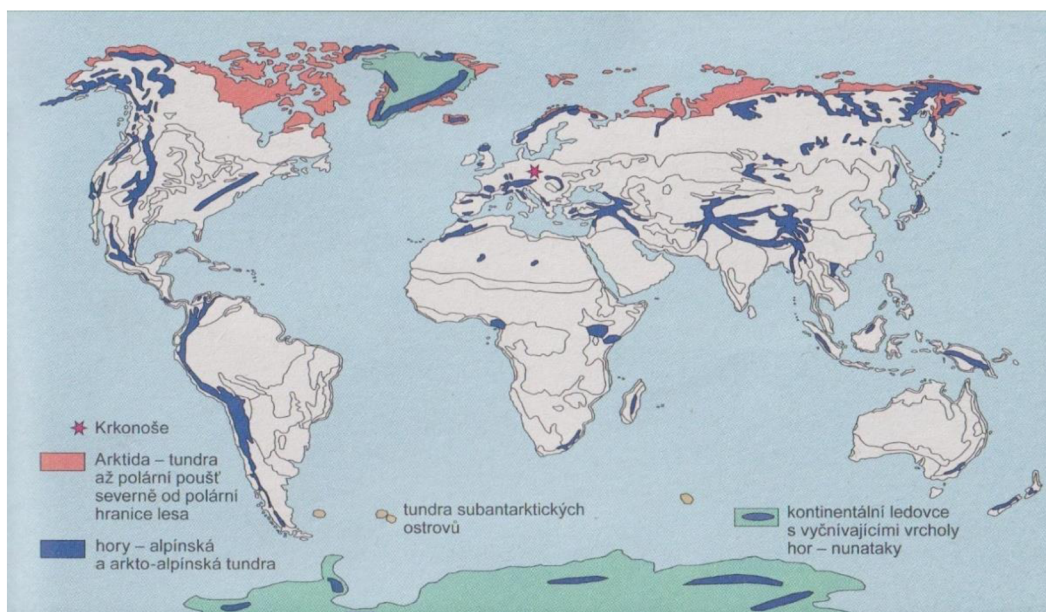
Hranici lesa velehor v tropické oblasti tvoří např. druhy vřesovců, lobélie, nebo klejovky; na jižní polokouli v Patagonii jsou to pabuky (KOCIÁNOVÁ et al. 2015). Vegetaci nad hranicí lesa dále zastupují traviny, cévnaté rostliny a výše pak drobné keříčky, lišejníky, či mechy alpinského pásma jako borůvka (*Vaccinium myrtillus*), nebo ostružiník moruška (*Rubus chamaemorus*). (JENÍK, 1961, PRACH et al. 2009). Společenstva tohoto typu vegetace jsou v Evropě zastoupena různými vikarizujícími formami rostlinného svazu Juncion trifidi. Tyto formy vegetace jsou vystavené a přizpůsobené stálým a silným větrům (JENÍK 1961). Nivální stupeň je zónou trvalého sněhu, kde se drobná vegetace, či živočišné druhy soustřeďují na vyčnívající nezaledněná skaliska, zvané nunataky. Některé druhy jsou adaptované přímo na sněhovou pokrývku (PRACH et al. 2009).

O výškových maximech organismů rozhoduje zeměpisná šířka dané horské oblasti. PRACH et al. (2009), udává jako příklad horní lesní hranici v severní Skandinávii v nadmořské výšce 300 m oproti Himalájím (4500 m). Právě v nejvyšším pohoří světa mají výškové maximum cévnaté rostliny. Konkrétně *Saussurea gnaphalodes*, v nadmořské výšce 6400 m. Vegetaci vyšších poloh zajímavě prezentují tzv. sněžné řasy, rozprostírající se ve vegetační sezoně v podobě barevného povlaku přímo na sněhu. Častý je druh *Chlamydomonas nivalis*. Rostliny se s náročnými podmínkami (rychlý odtok vody, vítr, vysoušení, mráz) vyrovnávají adaptacemi, například nízkými růstovými formami.

3.1.6 Rozšíření alpinské zóny ve světě

Nadmořské výšky nad 2000 m dosahují pouze 6,7 % suchozemského povrchu, z toho 4 % dosahují nad 3000 m (PRACH et al. 2009). Oblasti alpinské zóny se rozkládají na 3,3 mil. km², což je asi 26 % plochy světových pohoří. Většina leží na severní polokouli (ELIAS 2020c; Obrázek 1).

Biom alpinské tundry má odlišný charakter na jižní polokouli. Například ve velehorách v rovníkové části Afriky je nazýván afroalpínská tundra. V jihoamerických Andách Puna, Páramo (KOCIÁNOVÁ et al. 2015), „high-andean“ (KÖRNER 1999). Protože Andy zauímají velký rozsah zeměpisné šířky od 11° s.š. až k 55° j.š., nachází se zde pestrá mozaika ekosystémů s největší biodiverzitou na světě (ELIAS 2020c).



Obrázek 1: Rozšíření tundrového biomu na Zemi. Rozšíření alpinské tundry (modrá barva) převažuje na severní polokouli. Zdroj: Kociánová et al. 2015

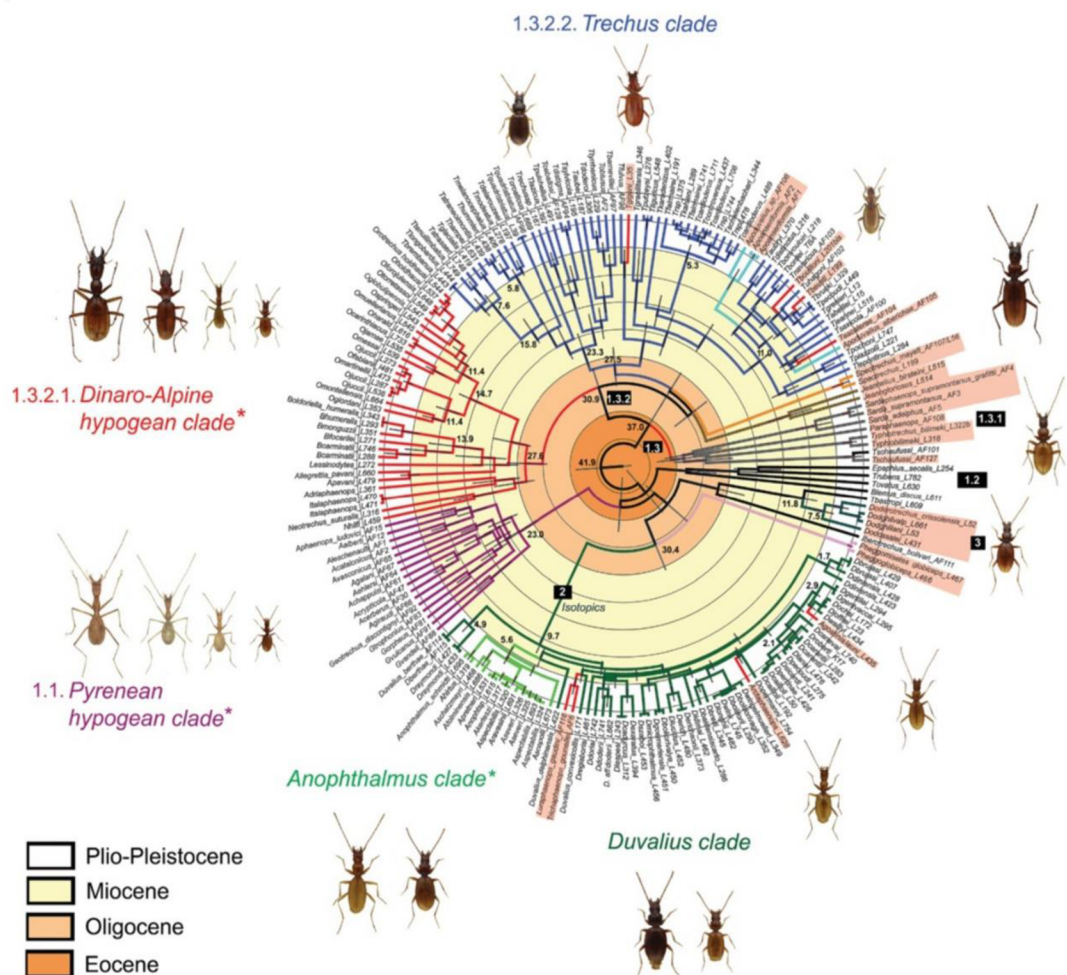
3.2 Střevlíkovití brouci

Střevlíkovití jsou počtem popsanych druhů blízcím se 40 000 jednou z nejdiferzifikovanějších čeledí brouků na světě (HŮRKA 1996). V České a Slovenské republice se vyskytuje devět podčeledí s počtem více než 600 druhů (HŮRKA 2005). Největší druhovou diverzitu střevlíkovitých vykazují vlhké tropické oblasti. V tomto biomu mají svůj původ, datovaný do počátku třetihor a jsou zde také nejpočetnějšími predátory z bezobratlých (LÖVEL et SUNDERLAND 1996). Podle těchto autorů je přesto stav poznání o bionomii střevlíkovitých ovlivněn údaji z holarktické oblasti severní polokoule, kde má věda a výzkum největší zastoupení. V současné době je však pozorován úbytek druhů. Příčinou může být např. přeměna biotopů, intenzivní využívání půdy (KOTZE et O'HARA, 2003), nebo, zejména v horských oblastech, klimatická změna (LENCIONI et GOBBI 2021).

Historický vývoj střevlíkovitých na různých taxonomických úrovních je zkoumán podle rozličných znaků. Jejich výčet shrnuje KOTZE et al. (2011). Jen orientačně, z důvodu přizpůsobení se prostředí, je možné interpretovat různé aspekty chování, jako je péče o ranná vývojová stádia. Přínos zatím jen na vyšších taxonomických úrovních zaznamenal chemický rozbor sloučenin využívaných střevlíky k obraně. Dalšími kritérii můžou být morfologické znaky larev nebo dospělců, včetně jejich pohlavních orgánů.

Byl zkoumán také například způsob skládání křídel. Od konce 20. století došlo k rozvoji genetických analýz. Tyto metody jsou založeny na molekulárních datech nebo na jejich kombinaci s jinými, např. morfologickými, soubory dat. Výsledkem bývá někdy potvrzení dosavadních taxonomických vztahů, jindy dosažení naprosto odlišných výsledků (KOTZE et al. 2011).

FAILLE et al. (2013) zjistili při výzkumu původu a vývoje rozmanitého tribu střívlíkovitých Trechini v Alpách, že četné rody troglobiontů (podzemní druhy) kolonizovaly podzemí v různých geologických dobách jako původně epigeické (pozemní) druhy, které se na nové prostředí postupně adaptovaly. Ve výzkumu bylo použito sekvenování mitochondriálních a nukleárních genů a Baysovské metody k rekonstrukci topologie a odhadu času vývoje jednotlivých kladů (vývojových linií) (Obrázek 2).



Obrázek 2: Časově kalibrovaný fylogenetický strom vývoje kmene *Trechini*. Hypogeické (podzemní) klady jsou vyznačeny červeně, nebo hvězdičkou. Například původ jednoho z nich, pyrenejského kladu (1.1.), s druhy mj. východních Alp, je odhadován na konec eocénu, ale současné druhy se diverzifikovaly v ranném miocénu (před asi 23 mil. let). Zdroj: FAILLE et al. 2013

Morfologie

Vajíčka střevlíků mají většinou podlouhlý oválný, nebo cylindrický tvar. Velikost je ovlivněná jejich počtem, který se samicím v ovariolách vyvine. U některých tribů samičky o vajíčka pečují (HŮRKA 1996). Počet vajíček může klesat s rostoucí velikostí těla (LÖVEI et SUNDERLAND 1996). Vajíčka jsou obvykle kladena jednotlivě, pouze některé druhy kladou vajíčka v menším počtu do půdy, do předem připravených prostor (LUFF 1987; THIELE 1977).

Larvy se vyvíjejí většinou ve třech stádiích (instarech). Jsou utvářeny hlavou, většinou obdélníkového, nebo čtvercového tvaru a s připojenými čtyřčlankovými tykadly. Ta mají na třetím článku přívěšek se smyslovou funkcí. Za tykadly bývá až šest larválních oček. Kusadla u predátorů bývají štíhlá a delší, u fytofágů mají opačné proporce. Přední část těla je rozdělena na tři články s třemi páry nohou. Zadeček je desetičlankový s přívěsky (urogomfy) na předposledním článku. Poslední, anální článek pomáhá larvě při pohybu (HŮRKA 1996).

Při laboratorním chovu simulujícím přirozené prostředí horského druhu *Pterostichus jurinei* zjistil SCHATZ (1994), že se v prvním instaru nejrychleji vyvinula larva vylíhnutá v červenci, kdy je nejtepleji. Nejvíce se zvýší hmotnost ve druhém instaru a v rané fázi vývoje ve třetím instaru. Při zimní diapauze larva ztratí na váze, ale na jaře opět zesílí.

Larvy se kuklí v poloze na zádech, v kukelní komůrce, kterou si vyhrabou v zemi. Podle počtu tzv. gonothek na posledních dvou člancích zadečku, již můžeme rozeznat pohlaví. Samičky mají dva páry, samec jednu (HŮRKA 1996).

Dospělec (imago) vyniká zbarvením těla, většinou již ztvrdlého, jen výjimečně se objevují tenké a měkké krovky. Převládají tmavé barvy, černá a tmavě hnědá. Kovově lesklé modré, zelené, nebo měděné zbarvení mají často druhy aktivní za světla, objevují se i odstíny žluté barvy. Povrch těla je vybaven chloupky v jamkách, což jsou smyslové orgány hmatu. Hlava je v ose těla, s úzkým hrdlem ve spodní části. Ústní ústrojí s makadly a čelistmi má i obrannou funkci. Z hlavy také vystupuje pár jedenáctičlankových tykadel. Horní část předohrudi kryje štít, připomínající tvar srdce. Ze středohrudi vyrůstají krovky (přeměněný pár křídel), které kryjí i zadohrud'. Ze zadohrudi vyrůstá blanitý druhý pár křídel. Tato křídla jsou z části přehnutá, aby mohla být přikryta krovkami. Častým jevem u střevlíků jsou částečně, nebo úplně redukovaná křídla (HŮRKA 1996).

Ze tří párů nohou jsou taxonomicky významné přední a zadní pár. Důležitý je i tvar štítu (KULT 1947).

Při determinaci druhů se také využívá zejména mezikyčelní výběžek spodní strany předohrudi, část zadohrudi, nebo rýžky a jamky na krovkách (HŮRKA 1996). Penis (aedeagus) je umístěn v posledním článku zadečku, pohyblivě spojen s prstencovitým genitálním výběžkem. Penis bývá vzhledem k ose těla otočen o 90 °, zpravidla doprava. Vnější pohlavní orgán samic se nazývá kladélko (HŮRKA 1996). Velikost těla střevlíkovitých se ve střední Evropě pohybuje mezi 1,6 a 40 mm (HŮRKA 2005).

Potrava

Většina střeoevropských druhů jsou predátoři, živí se aktivním lovem, nebo uhynulými bezobratlými i obratlovci. Mají k tomu přizpůsobené silné nohy, které umožňují rychlý běh. Část druhů je všežravých, nebo potravně specializovaných například na housenky motýlů (*Calosoma*). Některé druhy (např. *Zabrus*) jsou býložravé, často s preferencí semen, např. obilovin (HŮRKA 1996). Tato potrava bývá preferována i u druhů jinak všežravých (KOTZE et al. 2011). Predace je rozšířena i mezi larvami (HŮRKA 2005). U střevlíků je rozšířeno tzv. preorální trávení. Probíhá vstříknutím trávící tekutiny bohaté na enzymy do ulovené kořisti. Částečně natrávená kořist v tekutém stavu je pak připravena ke konzumaci (COHEN 1995; HŮRKA 2005). Spotřeba potravy u střevlíkovitých bývá blízká vlastní váze těla a je také důležitá pro vytvoření energetických rezerv pro hibernaci (THIELE 1977).

Biologie

Potřeba vlhkosti a noční aktivita. To jsou významné životní nároky většiny střeoevropských střevlíkovitých (HŮRKA 1996). Významným klimatickým faktorem, který ovlivňuje aktivitu a distribuci střevlíkovitých je také teplota (např. LÖVEI et SUNDERLAND 1996). Noční aktivita je častá i v subtropických a tropických oblastech. Střeoevropské druhy jsou aktivní za světla, ve svém odděleném areálu výskytu v severských oblastech (THIELE 1977). Převažují druhy žijící ve svrchní vrstvě půdy, pod kameny, nebo v lesích v hrabance, či opadu. Vyskytují se i heliofilní druhy s denní aktivitou na přímém slunci, ale i druhy žijící v jeskyních, nebo v alpských polohách hor (HŮRKA 1996).

Rozmnožování a vývoj

Vývoj a rozmnožování živočichů v podnebí mírného pásma jsou ovlivněny pravidelným střídáním povětrnostních podmínek v rámci ročních období. Z tohoto důvodu je většina střevlíkovitých brouků přizpůsobena na vývoj jedné generace v roce (HŮRKA 1988). V letní sezóně za příznivých teplot probíhá reprodukce. Při poklesu teplot dochází ke zpomalení metabolismu (KOTZE et al, 2011). Rozlišujeme dva základní vývojové typy spojené s (většinou zimní) diapauzou neboli zastavením vývoje, bez přímé souvislosti s aktuálními podmínkami: diapauzou larev, nebo diapauzou pohlavních orgánů imag nové generace. Převládající je druhý typ, při kterém probíhá rozmnožování a vývoj larev od 1. do 3. instaru v první polovině sezony. Imaga nové generace se z kukel líhnou v pozdním létě a na počátku podzimu a poté přezimují (HŮRKA 1996).

Rozmnožování a populační růst může ovlivnit nedostatek potravy. Pokud stačí příjem potravy pouze na vlastní přežití, dojde k omezení produkce vajíček. Natalita tak může s dostupností potravy často kolísat (MOLS 1988; WIEDENMANN et O'NEILL 1990). Hlavními faktory ovlivňující vývoj střevlíkovitých jsou teplota vzduchu a srážkový úhrn. Tyto klimatické faktory mají vliv na vlhkost půdy, která je důležitá pro dokončení vývoje ranných stádií (např. HŮRKA 1996).

Přežití druhu na různých typech stanoviště je ovlivněno morfologickými znaky jako je velikost těla a vývoj křídel. Dimorfní druhy, zahrnující brachypterní (s málo vyvinutými křídly) i makropterní (s plně vyvinutými křídly) jedince, jsou méně náchylní k vyhynutí při fragmentaci krajiny, nebo přeměně stanovišť. Výzkumem ve fragmentované kulturní krajině Belgie, Nizozemí a Dánska ověřili platnost hypotézy, podle které při degradaci stanovišť mezi dimorfními druhy postupně přibývá makropterních jedinců schopných obsadit kvalitnější biotopy, ve kterých dochází k postupnému oslabení křídlových svalů a k posílení reprodukční aktivity (KOTZE et O'HARA, 2003).

Z pohledu míry specializace životních podmínek existuje více specializovaných taxonů, než druhů obecně rozšířených. Oproti 10 % široce rozšířených generalistů bylo přibližně 33 % přísně specializovaných druhů náchylnějším k poklesu abundance. Větší pokles ukázaly populace s větší velikostí těla, patrně kvůli nižším schopnostem rozptylu a reprodukce (KOTZE et O'HARA, 2003).

Význam střevlíkovitých

Význam pro člověka mají střevlíkovití zejména svou rolí v potravním řetězci. Predací hmyzu, pomáhají zabránit gradaci některých druhů, které mohou při přemnožení napáchat velké škody v zemědělství, či v lesnictví (KULT 1947, HŮRKA 1996). Populace jediného významného škůdce obilovin *Zabrus tenebrioides* v poslední době značně poklesla, zřejmě z důvodu nárůstu aplikace umělých hnojiv a ochranných chemických prostředků proti škůdcům (HŮRKA 1996).

S tímto faktorem souvisí význam střevlíků ve využití pro bioindikaci. Díky citlivosti na změnu pH, vysychání půd, nebo zmíněné projevy intenzifikace zemědělství, bývají často využíváni k výzkumům, které upozorňují na změny v životním prostředí (HŮRKA 1996). Výhodou střevlíkovitých je v tomto směru dobře prostudovaná taxonomie a ekologie, hlavně v evropském měřítku (LÖVEI et SUNDERLAND 1996). Vhodnost využití střevlíků k těmto účelům je však nutné posuzovat v konkrétních případech a to jak z hlediska ekologických vztahů s jinými druhy, tak například i z pohledu časové a nákladové efektivity (KOTZE et al, 2011). Podle KOIVULY (2011) nemusí početnost významných druhů střevlíků znamenat zastoupení i jiných indikačních organismů a dodává, že k hodnocení kvality prostředí je nutné využít více živočišných skupin. Dále konstatuje, že užitečnost reakcí střevlíkovitých brouků na antropogenní změny životního prostředí by měla být dále zkoumána.

Střevlíkovití jsou pro svoji druhovou bohatost a také z estetických důvodů ve středu pozornosti i amatérských entomologů a sběratelů hmyzu. Tento fenomén má v České republice již dlouholetou tradici, která se rozvinula především po druhé světové válce. Velkým dílem k tomu přispělo vydání Klíče k určování brouků Čeledi Carabidae Československé republiky, který sepsal Karel Kult (HŮRKA 1996). Podporu pro jeho vydání našel autor u České společnosti entomologické (KULT 1947), založené již v roce 1904, z jejichž řad vzešla řada vynikajících entomologů. V současnosti se Česká republika řadí mezi nejprozkoumanější země s početnou entomologickou komunitou, která má konkurenci snad jen v Japonsku (SOMMER et al. 2021).

3.3 Distribuce střevlíkovitých v alpínské zóně

3.3.1 Životní strategie střevlíkovitých v alpínské zóně

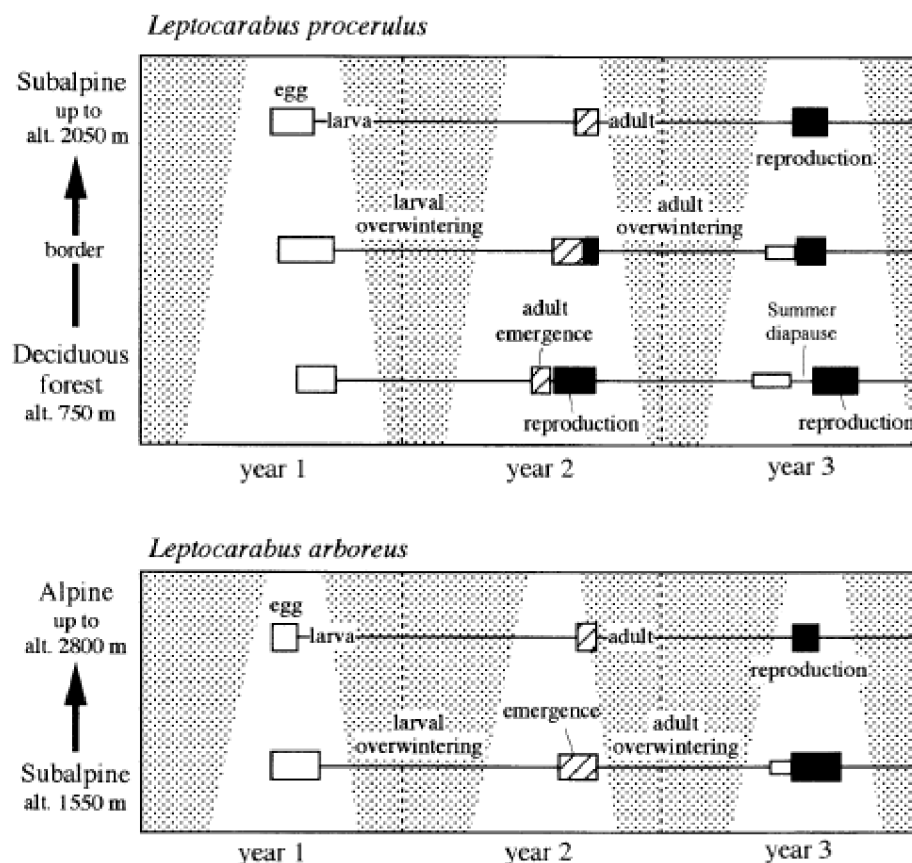
Střevlíkovití jsou úspěšní kolonizátoři severských oblastí i alpínské zóny hor a tvoří 55 % horského hmyzu na Zemi (MANI 1968).

Horské druhy střevlíků preferují vlhké prostředí. Žijí ve vlhkém prostředí svrchní vrstvy půdy, často v dutinách pod kameny či v mechu, na březích jezer a ledovcových, nebo horských potoků. Jsou převážně draví, živí se i zdechlinami a mrtvou organickou hmotou. Za potravou se vydávají i na sněhová pole. (MANI 1968).

V horských podmínkách, vlivem nižších teplot a krátkého vegetačního období, dochází k obměnám dvou základních vývojových typů, které se projevují odlišným načasováním rozmnožování a doby trvání vývoje larev (HŮRKA 1996).

SOTA (1996) testoval hypotézu, že druhy se schopností diapauzy larev i imag tuto vlastnost využívají ve vyšších nadmořských výškách hor, kde přecházejí z jednorocního vývojového cyklu na dvouletý. Sledoval výškovou distribuci druhů subtribu Carabina (Coleoptera, Carabidae, Carabini) v nadmořských výškách od 750 m n. m. do 2800 m n. m., v oblasti středního Honšú v Japonsku. Výsledky ukázaly, že pět ze sledovaných sedmi druhů vývojového typu s diapauzou imag měly jednorocní vývojový cyklus a vyskytovaly se většinou v nižších polohách pod subalpínskou zónou. U zbývajících dvou příbuzných druhů *Leptocarabus procerulus* a *Leptocarabus arboreus*, druhů charakterizovaným přezimováním larev se objevily rozdíly v životních strategiích (Obrázek 3). První z nich osídloval široké rozmezí poloh do výšky 2050 m n. m., ale až od subalpínské zóny se jeho životní cyklus měnil z ročního na dvouletý, zároveň se snižovala četnost výskytu a došlo ke zmenšení velikosti těla. U druhého, *Leptocarabus arboreus*, který se vyskytoval v subalpínské a hlavně v alpínské zóně, byl předpokládán dvouletý vývojový cyklus, na základě faktu, že nově vylíhlí brouci se objevili vždy až po rozmnožování přezimující starší generace.

Dvouletý vývojový cyklus u některých lesních druhů (*Carabus sylvestris*, *Pterostichus burmeisteri*) s larvální diapauzou, nebo druhu alpínského pásma (*Pterostichus negligens*) s diapauzou imag, objevuje i HŮRKA (1996). U vysoce stenovalentního druhu *Pterostichus negligens* předpokládá MARTIŠ (1971) průběh všech vývojových stádií až do imaga během jedné sezony pouze za příznivých klimatických podmínek.

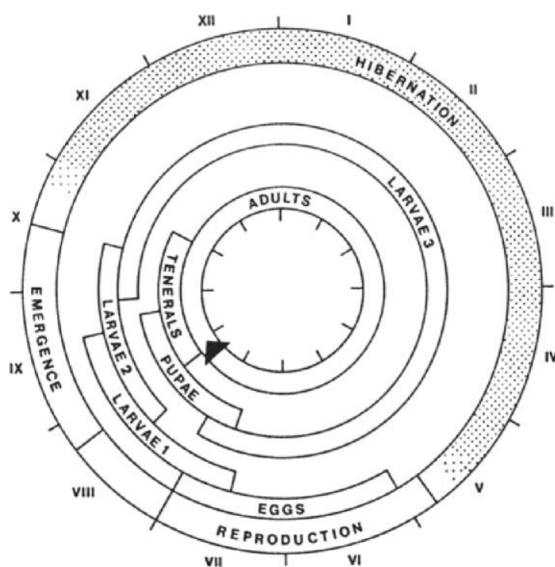


Obrázek 3: Životní strategie *Leptocarabus procerulus* a *L. arboreus* v různých nadmořských výškách (ostrov Honšú, Japonsko). Šrafované plochy v pozadí vyznačují období, kdy je průměrná teplota nižší než 5 °C. Prodloužení vývojového cyklu s růstem nadmořské výšky dokumentuje posun reprodukčního stadia (černé pole) do delšího časového období. Zdroj: SOTA 1996

Možnost reakce na rostoucí výškový gradient v chování dospělých jedinců, což by mohlo být opožděné maximum aktivity ve vyšších nadmořských výškách, zatím není příliš známa. BECKERS et al. (2020) zjistili stejný vrchol aktivity u druhu *Amara alpina* uprostřed léta ve všech nadmořských výškách.

Životní strategii střevlíka *Pterostichus jurinei* byla zkoumána v terénu i v polopřirozených laboratorních podmínkách SCHATZ (1994). Tento druh žije na středovýchodě Alp a v Karpatech, na alpských loukách i v lesích v oblasti horní hranice lesa, v nadmořské výšce 1000–2500 m n.m. Terénní výzkum početnosti probíhal v ohraničeném čtverci, opakovaným odchytům do zemních pastí, značkováním a opětovným vypouštěním jedinců. Početnost byla odhadnuta od 3 jedinců na m² na jaře při rozmnožování, do 7-10 jedinců na m² nově vylíhnutých imag na podzim. Odhad natality 25-32 vajec na m² byl určen plodností v terénu a počtem samic.

Uzavřením v půdní schránce zajišťují samice ochranu vajec před poškozením plísněmi, nebo predátory. Jako selektivní prvek je vysvětlován kanibalismus larev v první vývojové fázi. U tohoto nelétavého druhu s malou disperzní schopností byl zjištěn dvouletý vývoj (Obrázek 4) a životnost dospělých imag v přirozeném terénu minimálně dva roky. Tyto faktory jsou projevem k-strategie tohoto druhu, což je vhodná adaptace pro stabilní horská stanoviště (SCHATZ 1994).



Obrázek 4: Životní strategie alpského druhu *Pterostichus jurinei* Panzer 1805. Počátkem léta probíhá páření, kladení vajec a vývoj larev, které většinou ve třetím instaru přezimují. Ve druhé sezóně probíhá kuklení, kterému případně předchází dokončení vývoje larev. Přezimují nově vylíhlí dospělci. Zdroj Schatz 1994

3.3.2 Adaptace střevlíkovitých na podmínky v alpinské zóně

Vysokohorské alpinské prostředí se od arktického i přes chladné klima výrazně liší. Se stoupající nadmořskou výškou tlak vzduchu klesá a nad hranici lesa, ve vysokých horách se pohybuje okolo 60-40 % oproti úrovni hladiny moře. Řídký vzduch drží méně tepla a vlhkosti a propouští více slunečního záření. V takovém prostředí hrozí rychlé vysoušení měkkých těl bezobratlých a jejich přehřívání v letním období. Zcela zásadní obranou proti těmto faktorům je pro hmyz studený vzduch, který působení těchto faktorů eliminuje. Mikroklimatické podmínky v horách dokumentuje příklad teplotní variability na kamenitém povrchu, kde teplota na osluněné straně dosahuje 30 °C, zatímco na stinné straně kamene může teplota klesat ke -5 °C a ve vzduchové kapse pod kamenem je teplota 7 °C (MANI 1968).

Jedním ze způsobů, jak se s těmito podmínkami vyrovnat je migrace do klimaticky příznivějších nižších poloh. Většina horských druhů bezobratlých, však chladné prostředí neopouští. Život zde jim umožňují různé fyziologické a fyzické adaptace (ELIAS 2020b). Jak však zdůrazňuje MANI (1968), některé z následujícího výběru adaptací lze nalézt u hmyzu i v jiných typech ekosystémů než jen ve vysokých horách. Jejich specifčnost zde spočívá ve vzájemné souhře pro každý organismus, v reakci na zmírnění vlivů tohoto nehostinného prostředí a vytvoření příhodných podmínek pro život.

Melanismus

Řada druhů hmyzu žijících v horách je tmavě zbarvena. Melanismus je formou adaptace, která umožňuje absorbovat teplo ze slunečního záření, potřebné pro život při nižších teplotách, např. v noci, kdy zase teplo ztrácí. Zbarvení vzniká formou pigmentace působením intenzivního slunečního svitu a ultrafialového záření. Pigmentace však zároveň chrání organismus před poškozením. Výskyt v různých nadmořských výškách hraje roli u často jiných barevných forem stejného druhu (MANI 1968, ELIAS 2020b). Vysokohorský druh střevlíka rodu *Bembidion* Latreille bývá světle hnědý, kovově zelený, nebo modrý níže v horách, zato hnědý až černý ve vyšších nadmořských výškách (MANI 1968).

Velikost těla

Stejný příklad druhů tohoto rodu uvádí MANI (1968) i při popisu další adaptace hmyzu na vysokohorské podmínky – snížení střední velikosti těla. Na horských loukách na severozápadě Himalájí v nadmořské výšce 3000-4000 m dorůstají tito střevlíci délky 5-8 mm, ale ve výšce 5000 m n. m. už jen 2-4 mm. Vliv na snížení velikosti těla má také redukce, nebo ztráta křídel a je důsledkem vlivu převládajícího chladu, dlouhé hibernace a dlouho ležící sněhové pokrývky na zpomalení vývoje růstových stádií.

Tzv. Bergmanovo pravidlo stanovuje, že velikost těla se u endotermních druhů zmenšuje s rostoucí teplotou prostředí. Větší velikost v chladnějších oblastech způsobuje nižší poměr povrchu k objemu těla a tím je efektivněji využíváno teplo při fungování metabolismu a vývoji druhu (JAKRLOVÁ et PELIKÁN, 1999).

Vzhledem k výškovým gradientům by tedy velikost těla měla růst s růstem zeměpisné šířky směrem k pólům a nadmořské výšky v horách (BLANCKENHORN et DEMONT, 2004).

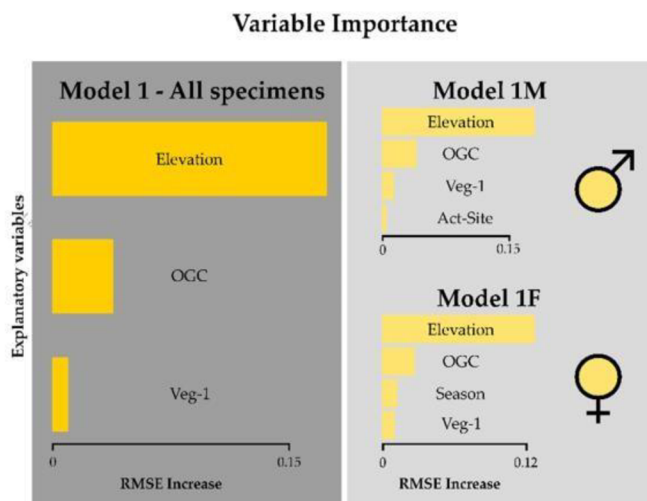
S růstem těchto gradientů se ale zároveň zkracuje délka sezóny, tj. období vyšších teplot. To způsobuje menší dostupnost potravy a kratší období pro růst a vývoj druhů. Následkem může být hlavně u ektotermních organizmů opačný trend, tedy zmenšování velikosti těla s růstem nadmořské výšky, nazývaný jako opak Bergmanova pravidla. Tyto dvě velikostní tendence se nevylučují a druhy je někdy mohou kompenzovat, což se pak na velikosti těla neprojeví (BLANCKENHORN et DEMONT, 2004).

U vztahu mezi velikostí těla a nadmořskou výškou můžou hrát také roli rozptylové schopnosti, nebo voltinnost – druhy s jednou generací s růstem nadmořské výšky velikost těla zmenšovaly. Tyto tendence jsou však nejednoznačné a mění se v různých podmínkách prostředí (HORNE et al., 2018). Nutnost prokázat, že variace těla ovlivněné zeměpisnou šířkou jsou založené na genetickém adaptivním základu zdůrazňuje STILLWELL (2010). Varuje před pouhým zohledňováním projevů vývojové plasticity těl hmyzu.

Že vliv nadmořské výšky na velikost těla může ovlivnit mobilita a kapacita rozptylu hmyzu, potvrdili BECKERS et al. (2020) ve srovnávacím výzkumu hojných druhů v alpské tundře v Norsku, střevlíka *Amara alpina* a pavouka *Pardosa palustris*. Výsledky výzkumu vlivu výškových gradientů a dalších vnějších faktorů prostředí na velikost těla potvrdily hypotézu, že spíše menší mobilita a rozptylová kapacita střevlíkovitého brouka, hlavně vzhledem k nehybným vývojovým stádiím (vajíčko, kuklení larev), má vliv na zmenšování velikosti těla s růstem nadmořské výšky. U pavouka *Pardosa palustris* naproti tomu probíhá péče o potomky na těle samice, vyšší je i pohybová mobilita.

Jako parametr velikosti těla střevlíkovitého brouka zvolili autoři ve výzkumu šířku hřbetního článku – pronotum (Obrázek 5), protože základna pronota je u tohoto druhu rovná, s výrazně označeným zakončením, a tento parametr vykazuje korelaci s dalšími částmi těla (délkou krovky – elytron).

Amara alpina Paykull 1790



Obrázek 5: Vlevo je vyznačeno místo měření velikosti těla u střevlíkovitého brouka. Vpravo je zobrazen převažující vliv nadmořské výšky na zmenšující se velikost těla. Dalším významným indikátorem byla přítomnost otevřeného povrchu. Zdroj: BECKERS et al. 2020

Délku elytronu použili jako parametr měření velikosti těla osmi vybraných větších druhů, či poddruhů střevlíků BARANOVSKÁ et al. (2019). Výzkum v šesti středoevropských pohořích byl zaměřen na vliv nadmořské výšky na velikost těla a různé projevy tohoto vlivu uvnitř populací i v mezipopulačním měřítku. Ke zkoumání variací vlivu nadmořské výšky na velikost těla byl použit lineární model smíšených účinků (LMM) a k hodnocení Waldův test χ^2 typu II. Většina druhů vykazovala menší velikost těla s růstem nadmořské výšky, tj. potvrzovala opak Bergmannova pravidla. U všech zkoumaných druhů byly zjištěny výrazné odchylky ve velikosti mezi samci a samicemi. Nebyl však pozorován významný vliv nadmořské výšky na stupeň velikosti těchto odchylek. Lišil se ale stupeň odchylek mezipohlavní velikosti mezi druhy v jednotlivých pohořích: od 5 % u *Carabus sylvestris* až po cca. 14 % u *Carabus linnei*.

Bylo také zjištěno, že většina variací velikosti těla mezi jedinci jednotlivých druhů se objevuje uvnitř populací (BARANOVSKÁ et al. 2019). Vysvětlením pro tento fakt může být různá dostupnost potravy ovlivňující vývoj v larválním stadiu. Na tuto skutečnost je tedy v místě a čase odlišná i přizpůsobivost organismu jedinců, což se může projevit vnitropopulačními variacemi ve velikosti těla (KOTZE et al. 2011, BARANOVSKÁ et al. 2019). Nepotvrdila se hypotéza, že velikostní odchylky uvnitř populací jednotlivých druhů se budou lišit mezi pohlavími BARANOVSKÁ et al. 2019.

Měření velikosti těla pomocí délky pronotum je nejčastěji používanou metodou. (ÖSTMANN 2005).

KNAPP et KNAPPOVÁ (2013) však konstatují, že pro přesnější výsledky je vhodnější kombinace více měření: délka elytron, šířka pronota a délka femur (stehna), a jako nejpresnější metodu uvádějí délku stehna. KAVANAUGH (2015) použil při popisu nového druhu *Nebria baumanni Kavanaugh* měření pomocí Standardizované délky těla (SBL), která se skládá ze součtu délek hlavy, pronota a elytron.

Vývoj křídel

Jak již bylo naznačeno, většina, zvláště vysokohorských druhů střevlíků je brachypterní, krátká křídla jim neumožňují létat, nebo jsou zcela bezkřídlí (MANI 1968; KOTZE et O'HARA, 2003). MANI (1968) uvádí pro zcela bezkřídle druhy termín apteričtí. Podle PRACHA et al. (2009) je možným zdůvodněním bezkřídlosti u hmyzu v alpské zóně hor obrana proti častému větru. To potvrzuje i (ELIAS 2020b) a doplňuje, že jde o obranu proti transportu vzdušnými proudy z vrcholových oblastí často „ostrůvkovitého“ charakteru. CHAMBERLEIN et al. (2020) naopak udávají výraznější pokles brachypterních druhů s růstem nadmořské výšky, v porovnání s makropterními, nebo dimorfními druhy.

I když byl druh střevlíka *Amara alpina* při výzkumu v horském masivu Mt. Blåhø (1618 m n. m.) v Norsku převážně makropterní, BECKERS et al. (2020) nikdy létající brouky nezahledli. Předpokládají jako nejběžnější způsob pohybu běh po zemi. U dimorfních druhů se vyskytují brachypterní i makropterní jedinci (CHAMBERLEIN et al. 2020). MANI (1968) v přehledu výzkumů s nejednoznačnými závěry konstatuje, že jde o složitější problém, který se dá shrnout ve fakt, že brachypterie, nebo úplná ztráta křídel, je součástí ekologické specializace hmyzu v chladném horském prostředí.

Behaviorální adaptace

Důležitým faktorem, projevujícím se stoupající nadmořskou výškou, se kterým se v horách musí hmyz vypořádat, je úbytek možností k úkrytu před nepříznivými klimatickými podmínkami. Dochází tak k zajímavému úkazu, kdy byly na horských loukách v Colorado Rockies (Severní Amerika), pod jedním kamenem nalezeny různé druhy predátorů, včetně střevlíkovitých brouků, nebo pavouků (ELIAS 2020b).

Fyziologická adaptace na chlad

Výrazná stenotermie organismu přizpůsobená chladným teplotám je typickou adaptací hmyzu v alpské zóně (MANI 1968).

Vyskytuje se v několika formách v závislosti na teplotním rozsahu, na který je fungování metabolismu přizpůsobeno. Často v těsné blízkosti lze najít druhy výrazně kryofilní, v blízkosti ledovců, vedle termofilněji přizpůsobených druhů exponovanějších míst. Podle různé termopreference rozlišujeme tato rozmezí:

- aktivita při teplotách až -10 °C
- 0 °C až 5 °C
- 5 °C až 10 °C
- nízké ale rovnoměrné teploty v podzemních prostorech

Při pokusech vystavit vysokohorský hmyz extrémním teplotám byla zjištěna tolerance k výrazně nízkým hodnotám (při hibernaci až -80 °C). Naopak byla zřejmá intolerance k několikaminutové expozici i jen nepatrně vyšších teplot (dlaň lidské ruky). Stenotermická tolerance k chladu je adaptací zabraňující rychlému vysušení, ke kterému vlivem řídkého vzduchu v horách dochází (MANI 1968).

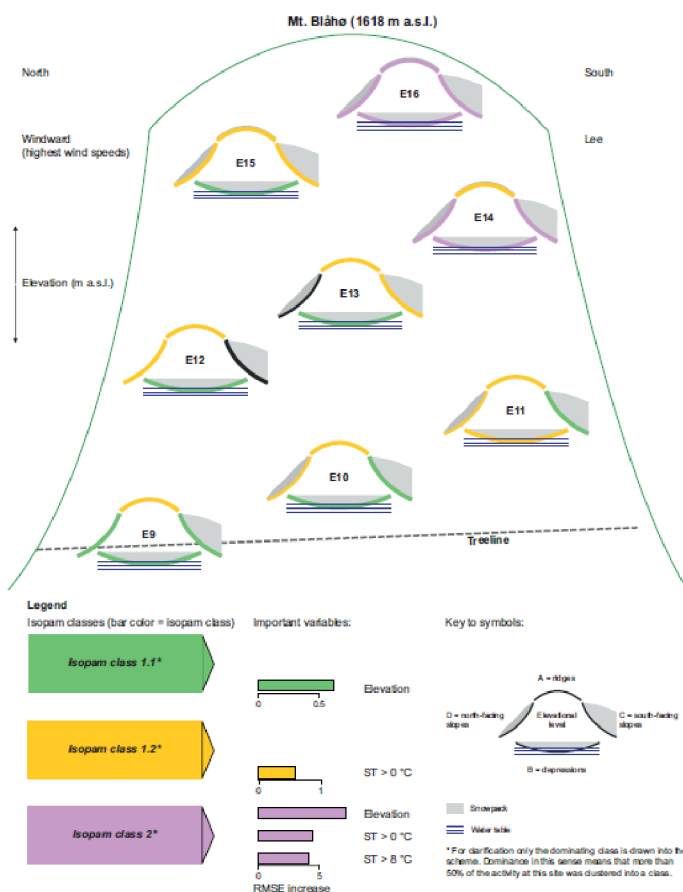
Stanovištní preference

Horizontální rozmístění přísně stenovalentních druhů úzce souvisí s abiotickými faktory stanoviště, zejména s teplotou a vlhkostí prostředí (MARTIŠ 1975, LÖVEI et SUNDERLAND 1996, KOTZE et al. 2011). Význam sněhové pokrývky na distribuci druhů zdůrazňují BECKERS et al. (2018). Při výzkumu rozšíření a aktivity společenstev alpinských druhů střevlíků v reakci na mikroklima mozaiky stanovišť byly zjištěny odlišné reakce v aktivitě na teplotní prahy, které zrcadlila dynamika a vzorce sněhové pokrývky. Na horském masivu Mt. Blåhø (1618 m n. m.) ve středním Norsku byly na základě vztahů mezi prostředím a aktivitou indikátorových druhů stanoveny tři typy stanovišť (Obrázek 6).

Stanoviště 1.1. se nacházela nad hranicí lesa na závětrných svazích s výrazným keřovým patrem, dřívějším táním sněhu a vyššími teplotami. Indikačním druhem zde byl *Patrobus assimilis*.

Amara alpina byl dominantním druhem stanoviště 1.2. v nižších a středních nadmořských výškách na hřebenech a návětrných svazích pod nadm. výškou 1465 m. s nízkou sněhovou brzy odtávající sněhovou pokrývkou a s tím souvisejícími drsnými podmínkami počátkem sezóny.

Všechny typy terénu nad 1378 m n.m. představuje Stanoviště 2. s dlouho ležícími sněhovými poli v terénních depresích středních alpinských poloh a chladným a vlhkým prostředím, které je sestupně omezeno nadmořskou výškou a určeno nízkým teplotním prahem $ST > 0\text{ }^{\circ}\text{C}$. Zde jsou indikačními druhy *Nebria rufescens* a *P. septentrionis*.



Obrázek: 6: Zobrazení stanovištního rozmístění druhových skupin podle výškových gradientů na Mt. Blåhø. V každém gradientu je podle barvy (zelená 1.1, žlutá 1.2 a fialová 2.) zobrazen výskyt dominantních stanovištních skupin v jednotlivých topografických polohách: hřebeny, prohlubně, severní návětrné svahy(vlevo) a jižní svahy(vpravo). Pro objasnění prostorového rozmístění byla pro každé místo stanovena dominantní skupina s více než 50 % aktivity. Příčná čára dole označuje horní hranici lesa.
Zdroj: BECKERS et al. 2018.

Souvislost mezi rozšířením druhů střevlíkovitých, typem stanovišť a typem geomorfologického krajinného útvaru ve vysokých nadmořských výškách nad hranicí lesa se pokusili potvrdit GOBBI et al. (2021).

Pro výzkum vybrali geomorfologicky významnou oblast Dolomit v italských Alpách, vyznačující se pestrá mozaikou stanovišť reprezentujících evropskou soustavu chráněných území NATURA 2000 a reliéfu tvořeném tektonickými vlivy, erozí, či zaledněním. Poukázali na dosud chybějící sledování různých terénních forem v rámci jednotlivých stanovišť alpinských druhů střevlíků, které by poskytlo informace o mikrohabitatech formovaných geomorfologickými variacemi svažitého horského terénu. Kromě druhové početnosti, abundance a příbuznosti druhů zachycených v jednotlivých pastech, byl sledován i výskyt tzv. BEP druhů, což jsou druhy typické pro vysokohorské prostředí s charakteristickými vlastnostmi: brachypterii, endemismem, predací. Výsledky ukázaly významné rozdíly v druhové početnosti a příbuznosti druhů ve vztahu k reliéfu terénu, což se ale nepotvrdilo s ohledem na stanoviště. Rozdíly mezi stanovišti i typy terénu byly pozorovány i v celkové hustotě aktivity a početnosti BEP druhů. Navíc bylo indikátorovou analýzou určeno dvanáct druhů vázaných na určitý typ stanoviště a třináct druhů na konkrétní terénní reliéf.

Nejhojnějším dominantním druhem byl *Pterostichus multipunctatus*, preferující stanoviště modřínového a klečového společenstva a vápencové travnaté plochy. Z hlediska reliéfu terénu byl tento druh významně vázán na vyzrálé stabilní svahy. Tento typ reliéfu měl nejvyšší druhovou početnost s nejvzdálenějšími příbuzenskými vztahy. Hustota aktivity byla nejvyšší v modřínových a klečových společenstvech a na zarostlých svazích. Preference typu reliéfu byla zřejmá u výskytu druhů BEP s nízkou schopností rozptylu. Tyto druhy preferovaly vápencové suťové svahy s chasmofytickou skalní vegetací, velká sesuvná ložiska a suťové terény. Autoři ukázali, že klasifikace stanovišť podle soustavy NATURA 2000 podporuje určení indikačních druhů střevlíkovitých, ale zaměření se na geomorfologickou diverzitu ještě více upřesní preference mikrostanovišť (GOBBI et al. 2021).

3.3.3 Disperze druhů mezi oblastmi alpské zóny

Vyhynutí druhů, nebo přežití v refugiích a opětovná kolonizace původních areálů. Takové byly reakce druhů na následky klimatických výkyvů v posledních milionech let, které vedly k několika velkým zaledněním. Změny z těchto období ovlivnily současné genetické složení populací. Moderní výzkumné metody založené na analýze DNA mohou pomoci tento vývoj objasnit (HEWITT 2000).

Většina druhů vytváří mnoho geografických obměn, odlišných morfologicky a genovou frekvencí (SLATKIN 1987).

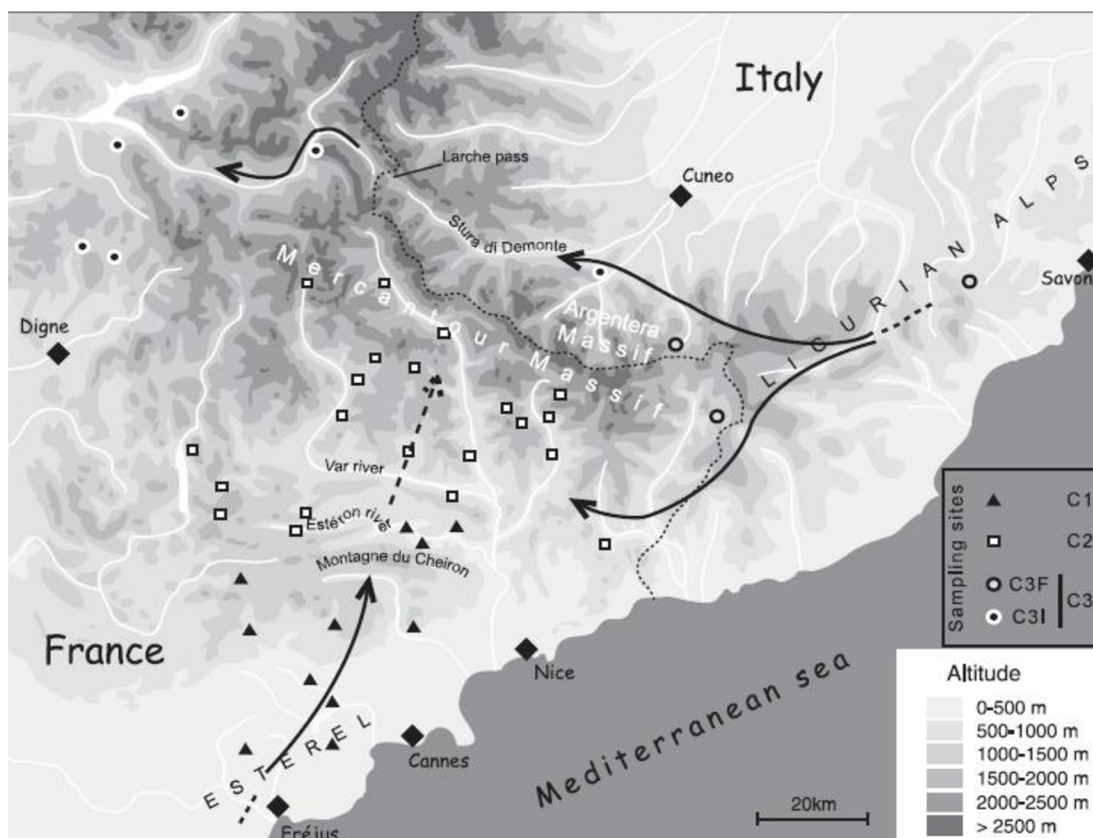
Rozsah těchto geografických variací je závislý na rovnováze sil snažících se vytvářet lokální diferenciace genů, a sil inklinujících k tvorbě genetické homogenity. Na jedné straně jde o mutace, genetický drift kvůli konečné velikosti populace a přirozený výběr upřednostňující adaptaci na místní podmínky, a na druhé bude proti diferenciaci působit pohyb gamet, jedinců, nebo celých populací, souhrnně zvaný genetický tok (gene flow). Genetický tok může omezit evoluci tím, že zabrání adaptaci organismů na místní podmínky, nebo evoluci podpoří šířením nových genů a jejich kombinací v rámci celého druhu. K odhadu genetického toku slouží různé metody (SLATKIN 1987).

Při studiích změn v populačním vývoji je hlavním cílem poznání rozdílů mezi současným stavem a historickými procesy. Ve fylogeografických výzkumech bývá využíváno stanovení vzoru genetické izolace podle vzdálenosti (IBD). U druhů s nízkou disperzí se předpokládá vyšší genetická podobnost mezi jedinci, nebo blízkými populacemi, než mezi vzdálenými (WRIGHT 1943).

Stanovení IBD však nemusí odhalit případné narušení toku genů u diferencovaných populací s jasnou prostorovou strukturou. GARNIER et al. (2004) proto při výzkumu geografické genetické struktury u 41 populací alpského druhu střevlíkovitého brouka *Carabus solieri* využili k odhalení těchto bariér ještě metodu shlukové (klastrové) analýzy.

Tato analýza předpokládá, na základě nízkého počtu mikrosatelitních lokusů genotypových dat, přibližné přiřazení jedinců (podle příbuznosti genotypu) k jedné nebo více populacím, které byly stanoveny souborem frekvencí alel na každém místě. Metoda odhalí populační strukturu, umožní identifikaci migrantů a smíšených jedinců (PRITCHARD et al. 2000).

U brachypterního druhu s nízkými disperzními schopnostmi *Carabus solieri*, v areálu výskytu v jižních Alpách mezi jihem Francie a Itálií existovala možnost historického narušení populační struktury tzv. hybridizací (Obrázek 7). Sekundárním kontaktem mezi diferencovanými populacemi považovanými za poddruhy (RASPLUS et al. 2001). Dalším faktorem byl heterogenní charakter hornatého terénu naznačující možnou přítomnost bariér toku genů. Kombinací výše uvedených metod zjistili GARNIER et al. (2004) narušení toku genů v důsledku přítomnosti fyzických bariér a sekundární kontakt diferencovaných populací. Pomocí klastrové analýzy byly odhaleny tři shluky populací izolované překážkami genetického toku. Výsledky umožnily odvodit historii druhu v geografickém kontextu a na základě toho navrhnout postglaciální cesty z jižních refugií.

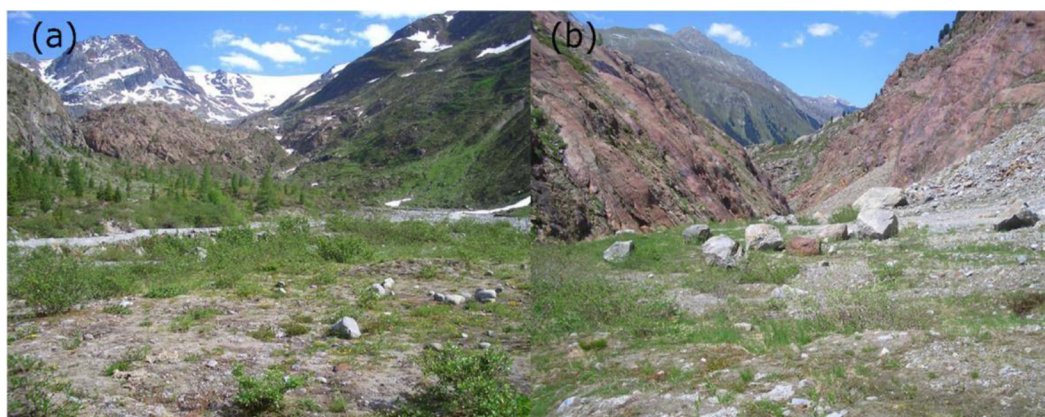


Obrázek 7: Možné postglaciální kolonizační cesty druhu *Carabus solieri*. Dvě z italského útočiště a jedna z Francie. Symboly označují místa odběru vzorků a jsou rozlišené podle rozdělení jednotlivých populací do klastrů (shluků). Bariéry mezi jednotlivými shluky tvoří geografické překážky. Absence geografické bariéry mezi shluky C2 a C3I odpovídá shlukové analýze. Jedinci z C3I mají částečné členství v klastru C2. Zdroj: GARNIER et al. 2004

U některých druhů mohly výzkumy určení směru jejich ústupu a genetických změn v populaci při zalednění zkomplikovat jejich vazby na specifické biotopy. WENG et al. (2020) zjistili tento fakt při výzkumu vzorků 27 populací druhu *Nebria ingens* v pohoří Sierra Nevada v Kalifornii. Stanovili sedm hypotéz strategií ústupu druhu do refugií během zalednění. Výzkumem mitochondriálních COI genových sekvencí a celého genomu jednotlivých nukleotidových polymorfismů zjistili, že současnou strukturu populace tohoto horského druhu nejlépe vysvětluje vazba na síť odtokových údolí. Dalším výsledkem výzkumu, založeném na kombinaci několika přístupů, bylo zjištění, že morfortyp v komplexu *Nebria ingens* je výsledkem někdejšího křížení druhů *Nebria riversi* a *Nebria ingens* v San Joaquinské pánvi během zalednění.

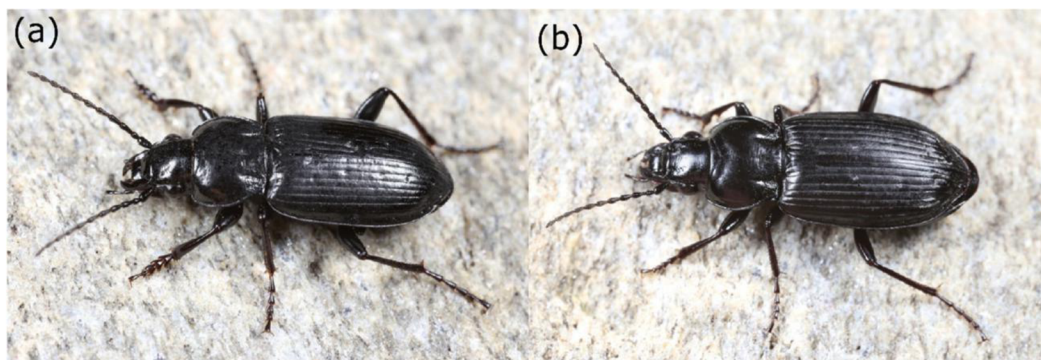
Významným typem rozšíření druhů v souvislosti s glaciálními zaledněními je **arktoalpinní** (nebo také boreoalpinní) rozšíření. Jde o disjunktní areál výskytu v severní části Evropy a ve vysokých nadmořských výškách hor ve střední a částečně jižní Evropě. Druhy s arktoalpinním rozšířením jsou známé také jako glaciální relikty a bývají charakteristické omezenými disperzními schopnostmi. Tyto severské druhy se do střední Evropy rozšířily podél předpolí kontinentálního ledovce. Po jeho ústupu došlo k rozdělení jejich areálu (MANI 1968).

Jedním z takových druhů, adaptovaných na chlad je i střevlík *Pterostichus adstrictus*, u kterého byl donedávna považován za nejjihnější místo výskytu, mimo jižní Skandinávie, Wales. PAILL et al. (2021) však potvrdili existenci tohoto druhu v Ötzalských Alpách v Rakousku (Obrázek 9). Tuto taxonomickou příslušnost potvrdila morfologická srovnání i rozbor dat čárových kódů DNA. *Pterostichus adstrictus* byl v Alpách nalezen pouze na dvou z deseti vytipovaných lokalit, avšak v celkem hojném počtu. Je řazen do podrodu *Bothriopterus*, ze kterého se v Evropě vyskytují ještě další dva těžko rozeznatelné druhy: *Pterostichus oblongopunctatus* a *Pterostichus quadrifoveolatus*. Podle charakteristik mužských pohlavních orgánů ale byly rozlišeny, jako samostatné druhy. *Pterostichus adstrictus* je v Alpách stenotopním druhem adaptovaným na alpské pásmo. U brouků byla zjištěna preference vyšších štěrkových břehů horských potoků s nezapojeným vegetačním pokryvem, v nadmořské výšce kolem 2000 m n. m (Obrázek 8).



Obrázek 8: Životní prostor *P. adstrictus* v Kaunertalu v Ötzalských Alpách v Rakousku: a) štěrkový břeh, b) moréna

Zdroj: PAILL et al. 2021



Obrázek 9: *Pterostichus adstrictus*. Glaciální relikv objevený v Rakousku. a) samec, b) samice

Zdroj: PAILL et al. 2021

Pro zjištění podrobnějšího toku genů mezi druhy podrodu *Bothriopterus* a objasnění fylogenetických vztahů vyzývají PAILL et al. (2021) k dalším výzkumům prostřednictvím jaderných multilokusových dat.

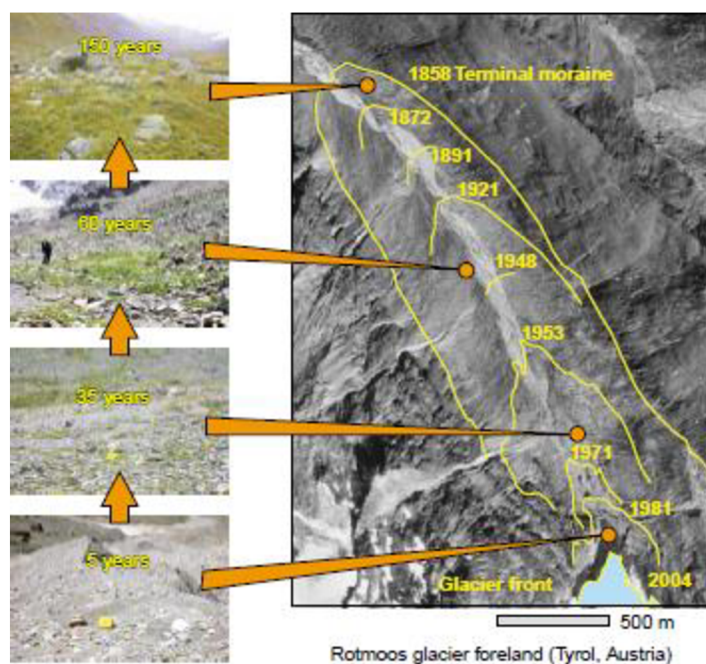
3.4 Vliv klimatické změny na životní podmínky střevlíkovitých

3.4.1 Projevy klimatické změny v alpinské zóně

ELIAS (2020a) nabízí srovnání současné klimatické změny s předchozím interglaciálním obdobím spojeným s úbytkem hmyzu a ústupem chladnomilných druhů do vrcholových horských oblastí. Ledové periody glaciálu znamenaly naopak šíření horských druhů podél předpolí rozrůstajících se kontinentálních i horských ledovců. Podle tohoto autora trvala období glaciálu 90 % pleistocenní doby a jsou tedy za posledních 2,6 milionů let prakticky normou, oproti teplejším epochám interglaciálů.

Ustupující ledovce jsou jedním z nejviditelnějších projevů probíhající klimatické změny. Deglaciace probíhající od konce poslední malé doby ledové (16.–19. století) nabízí jedinečné podmínky k poznání prvotních stádií sukcese ledovcem uvolněného terénu. Jde v současnosti o nejznámější příklad tzv. chronosequence. Aby byla rekonstrukce přírodních dějů co nejpresnější, je nutné vybrat údolí s nejhomogennějšími podmínkami (vzdálenost od semenných zdrojů, nebo minimální terénní poruchy). Nutné je také brát v úvahu kupříkladu měnící se intenzitu srážek, nebo možnost napadení škůdci (BARDGETT et al. 2005).

Ústup ledovce nazývaný ledovcová recese, umožňuje výzkum vývoje půdního společenství v časoprostorovém měřítku (Obrázek 10), pohled na jednotlivá stádia vzájemných vztahů mezi rostlinami, jejich konzumenty a půdními mikroby v řádu od hodin, přes střídání ročních období, kdy se projeví vzájemné dynamické reakce v koloběhu živin (dodávka uhlíku prostřednictvím kořenů rostlin), působení abiotických vlivů (rozmrzáni, zamrzání), až po delší časový rámec, který zahrnuje změny v zásobování vodou, nebo vegetační posloupnost (BARDGETT et al. 2005).



Obrázek 10: Chronosequence ledovce Rotmoos v Rakousku. Tvar údolí je relativně konstantní. Vlevo příklady stavu vegetační pokrývky. Vliv fauny na její stav je minimální.

Zdroj: BARDGETT et al. 2005.

3.4.2 Adaptace střevlíkovitých na změnu životních podmínek

Podle COOPE (1978) a ASHWORTH (2001) byly klimatické výkyvy v kvartéru ve znamení migrace střídavě severojižním směrem, podél narůstajícího, nebo ustupujícího ledovce, ale poněkud chudé na vznik nových druhů. COOPE (2004) tvrdí, že může být příčinou vysoký počet hygrofilních druhů s velkou disperzní schopností, cestujících podél ledovce, zatímco druhy s horší mobilitou v jihoevropských horách se na změny přizpůsobily adaptacemi.

ELIAS (2020a) nabízí pohled na pleistocénní migrační vlny z pohledu fosilních nálezů. Tyto nálezy z pozdního pleistocénu podle něj jasně ukazují, že dnešní arктоalpinní druhy sestoupily podél ledovců během chladných období z evropských pohoří do nížin.

Jako příklad uvádí střevlíka *Diacheila polita*, s dnešním holarktickým areálem rozšíření, který byl nalezen jako fosilie ve Velké Británii, nebo východní Evropě, jižně od ledovcových štítů posledního glaciálního zalednění.

Kontrast postglaciálních změn ilustrují fosilní nálezy na jižní straně ledovcového štítu Laurentide z lowy do státu New York. Vymizení arktalpinních druhů brouků na konci poslední doby ledové je doslova protipólem vytlačení druhů otevřených ploch lesními druhy v jižním Chile. Oteplení a migrace živočišných i rostlinných druhů v postglaciálu se týkaly celé planety (ASHWORTH 2001).

Skalnaté podloží horských oblastí odhalené pod ustupujícími ledovci bývá rychle osídleno pionýrskými druhy, včetně predátorských druhů střevlíkovitých brouků, nebo pavouků. Potravinová nabídka pro predátorské druhy je zajišťována kolonizací drobných vodních ploch chvostoskoky. Předpokládá se, že je doplněna drobným hmyzem nebo semeny přepravovanými vzestupnými vzdušnými proudy (RASO et al. 2014). Tento hmyz z níže položených oblastí většinou na ledových polích uhynie podchlazením. K tomu dochází nejen na ledovcích, ale i na zasněžených horských štítech. (ELIAS 2020a). Nedostatek potravy pro predátorské druhy hmyzu může být kompenzován tzv. intraguildivou predací. Tuto možnost zkoumali rakouští vědci na ledovci Rotmoos v Ötztalu (2436-2418 m n. m.). Největším intraguildivým predátorem, především pavouků se ukázal být střevlík *Nebria jockischii* (RASO et al. 2014).

Reakci střevlíkovitých na projevy změny klimatu je možné posoudit aplikací časosběrné metody „time-per-time“, spočívající v opakovaném sběru střevlíků na stejných místech a v porovnání druhové diverzity a abundance. PIZZOLOTTO et al. (2014) provedli výzkum v Dolomitech v severní Itálii pod masivem jihovýchodních Alp. Převzorkování prvních odběrů z let 1979/1980 proběhlo v letech 2008/2009 v pásmu od subalpínského pásma nad hranicí lesa ve výšce 1650 m n. m. přes travnaté smilkové pastviny až po vápencové alpinské trávníky ve výšce 2250 m n. m. Z výsledků je zajímavá absence mikrotermních, nebo hygrofilních druhů (*Patrobus septentrionis*, *Notiophilus biguttatus*, *Trechus dolomitanus*). Místo zaujaly jiné druhy, např. *Cychrus caraboides*, *Amara praetermissa*, nebo *Calathus melanocephalus*. Pro *Patrobus septentrionis* šlo přitom o nejjihnější místo výskytu v Evropě.

Jde o druh boreomontánního původu s odděleným areálem výskytu v pásmu jehličnatého lesa evropských hor a v pásmu lesa severské tajgy (JAKRLOVÁ et PELIKÁN 1999).

Vymizení druhů *Pterostichus rhaeticus*, *Nebria rufescens* a *Bembidion bipunctatum*, ze spásané travnaté pastviny indikuje nárůst teplot, sucha a úbytek sněhových srážek. Naopak se zvýšila populace teplomilných střevlíků (např. *Carabus auronitens*). Protože výměnu některých druhů neprovázely změny ve vegetačním složení, domnívají se tito autoři, že hmyz je na oteplení citlivější než rostliny (PIZZOLOTTO et al. 2014).

Výzkumem vertikální distribuce ve vztahu k preferované teplotě se zabývali také BUSE et al. (2001) u populace střevlíkovitých v masivu Snowdone (1085 m n. m.) v severním Walesu. Výzkumné plochy byly zvoleny nad alpskou hranicí lesa ve výšce 660-1065 m n. m., na spásaných alpských trávnicích. U zachycených brouků byla na speciálním zařízení se zahřívanou a zároveň z druhého konce chlazenou hliníkovou tyčí zjišťována preferovaná teplota. V podchlazovací lahvi byl u střevlíků zkoumán bod podchlazení.

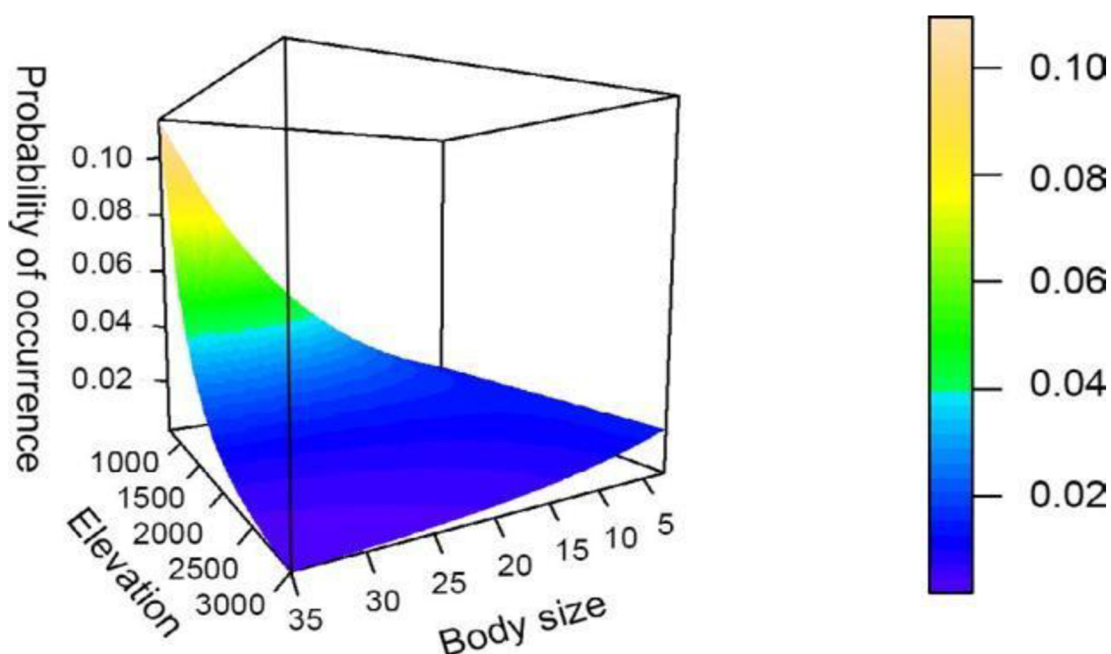
U alpských druhů střevlíků *Nebria rufescens* a *Patrobus assimilis* byly zjištěny preferované teploty 7,1 °C a 5,6 °C. Body podchlazení měly hodnoty mezi -5,8 °C a -6,9 °C. Z výsledků vyplynulo, že alpské druhy nejsou odolnější vůči chladu než rozšířenější druhy nižších horských poloh. Zimu přežívají jen díky úkrytu pod zemí. Předpokládaný vzestup teplot posune druhy do vyšších poloh, avšak citlivé alpské druhy vzhledem k nízké nadmořské výšce nejspíše vymizí (BUSE et al. (2001)

3.4.3 Souvislost mezi prostorovou distribucí druhů a morfologií těla

Schopnost vertikální a horizontální distribuce hmyzu mezi alpskými zónami hor je ovlivněna mnoha faktory jako nadmořská výška, rozloha pohoří, přítomnost vegetačního pokryvu, přítomnost zalednění, nebo jiných migračních bariér, a také mírou ekologické specializace hmyzu na stávající podmínky (MANI 1968).

Jaké vlastnosti druhů ovlivňují schopnosti šíření mezi výškovými gradienty a různými typy stanovišť a jak se tyto vztahy liší mezi různými horskými regiony zkoumali pomocí statistických analýz výsledků ze zemních pastí v Alpách CHAMBERLEIN et al. (2020). Výzkumné plochy soustředili do tří nepřekrývajících se oblastí (západní, středovýchodní a východní Alpy), mezi kterými se projevují některé gradienty charakteru krajiny (snižující se hranice lesa směrem na východ, změna ve složení dominantních dřevin). Lišily se i v dalších abiotických faktorech: vyšší podíl listnatých a smíšených lesů a více srážek v západních Alpách; skalnatější a svažitéjší terén s minimem srážek ve středních Alpách a více travnatých a otevřených ploch v nejuvýchodnější oblasti.

Téměř polovina ze zjištěných druhů byla brachypterní (nelétavá, s křídly kratšími, než elytron), stejně velký byl i podíl makropterních druhů a 16 % zahrnovalo dimorfní druhy s oběma typy křídel. Většina druhů měla střední velikost 5,4–10,75 mm (42 %). Malých druhů (19 %) bylo nalezeno více, než extra velkých (8 %). Zbývající část tvořily druhy velké (od 11 do 21 mm). Omezený rozsah rozšíření se spíše endemickými vlastnostmi vykazovalo 19 % druhů. Podle výsledků se ve vysokých elevačních liniích vyskytovaly druhy s menší velikostí těla, zatímco výskyt velkých druhů s rostoucí nadmořskou výškou rychle klesal (Obrázek 11). Překvapivé byly výsledky z hlediska mobility střevlíků, když nelétavé druhy byly zjištěny nejvíce v nižších polohách a výše do hor jejich výskyt rychle klesal. Brouci ostatních kategorií měli míru poklesu nižší. Tato zjištění naznačují vyšší důležitost efektu velikosti těla na výskyt druhů v různých výškových elevacích.



Obrázek 11: Pravděpodobnost výskytu střevlíků ve vztahu k nadmořské výšce a velikosti těla. Výrazný pokles pravděpodobnosti výskytu s nadmořskou výškou je vidět u druhů s největší velikostí těla.

Zdroj: CHAMBERLEIN et al. 2020

V modelu smíšených účinků, který se ukázal jako významnější z hlediska výsledků, byl dále zjištěn vztah mezi velikostí těla, nadmořskou výškou a regionem, jako důležitým faktorem ve výskytu druhů. Samostatná posouzení pro jednotlivé regiony potvrdila celkový trend u západního a východního regionu, s výraznější nárůstem menších druhů ve vyšších polohách.

Ukázala ale také, že ve středovýchodním regionu zmizela interakce mezi velikostí těla a nadmořskou výškou. Výskyt všech velikostí klesal rovnoměrně. Efekt regionu byl zohledněn i ve vztahu k typu vývoje křídel. V západním regionu klesala s růstem nadmořské výšky přítomnost brachypterních druhů, naopak výskyt obou dalších typů strmě stoupl. Výrazná změna nastala v centrálním regionu, kde ve vyšších polohách klesl výskyt všech typů rovnoměrně. CHAMBERLEIN et al. (2020) konstatují, že typ gradientu nemůže vysvětlit zjištěné interakce mezi velikostí těla a nadmořskou výškou, ale může být důležitý v určení vztahu nadmořské výšky a vývoje křídel střevlíkovitých brouků. Potvrzen byl také pokles diverzity druhů ve vyšších nadmořských výškách a větší prosperita menších druhů v těchto polohách, kde využívají schopnost rychlejšího vývoje larev během krátkého období vyšších teplot. Ukázalo se také, že druhy s proměnlivým vývojem křídel jsou ekologicky stejným typem jako druhy plně okřídlené. Autoři ale zdůrazňují potřebu dalšího zkoumání vlivu regionálního efektu se zohledněním např. mikroklimatu, rostlinných druhů, nebo míru antropogenního narušení.

Adaptační opatření na horské prostředí jsou zásadním limitujícím prvkem. Brachypterie, nebo apterie zabraňují létání, migraci přes nižší polohy omezuje specializace na chladné prostředí, na geologické a půdní vazby, nebo omezení životních aktivit na krátké letní období. Vzhledem k vazbě na prostředí hranice sněhu hraje v distribuci druhů roli i tzv. pasivní migrace. Ta probíhá dlouhodobě s posunem sněhové hranice, nebo s růstem, či táním ledovců. (MANI 1968).

GOBBI et al. (2007) zkoumali vliv různé úrovně sukcesních stádií deglaciovaneho údolí Forni, největšího údolního ledovce v italských Alpách. Jedním z cílů výzkumu byl vztah morfologie těla střevlíkovitých brouků a stanovištních podmínek. Brachypterní druhy s omezenou disperzní schopností a menší velikostí těla měly maximum ve výskytu na starším půdním horizontu s vegetačním pokryvem, vzdálenějším od ledovce. Naopak kamenitý, vlhký, čerstvě deglaciovaný povrch, ve vyšší nadmořské výšce osídlovaly větší makropterozní druhy, za které byly považováni brouci s křídly delšími než krovky. Rozhodujícím faktorem pro kolonizaci odkrytých povrchů se však podle těchto autorů zdá být doba odkrytí a charakter povrchu (příhodnější možnost úkrytu v kamenitém podkladu pro větší druhy).

3.5 Antropické vlivy na populace střevlíkovitých v alpinské zóně

Jedním z výrazných negativních projevů působení člověka je výskyt chemických látek v přírodě. Hrozbu pro organismy představuje bioakumulace pesticidů, léčiv, nebo parfémů transportovaných vzdušnými proudy. Vliv těchto látek, který by mohl ohrozit biodiverzitu druhů ledovcových údolí je v současnosti předmětem výzkumu (LENCIONI et GOBBI 2021).

Výrazný zásah do horských lučních ekosystémů, a tím i do společenstev bezobratlých, je výstavba sjezdových ploch lyžařských areálů. Výzkum KAŠÁKA et al. (2013) v Hrubém Jeseníku ukázal vliv na komunitu epigeických brouků, a to i v případě šetrné péče správy zdejších sjezdových tratí. Došlo k úbytku druhů ve vnitřních fragmentech ploch v místech hromadění sněhu. Celkově ustoupily reliktní, zvláště citlivé druhy brouků. Naopak vyšší výskyt byl zaznamenán u méně náročných druhů střevlíků *Amara lunicollis*, *Poecilus versicolor*. Na vyšší výskyt býložravců reagovali nárůstem početnosti masožravé druhy *Carabus sylvestris* and *Pterostichus oblongopunctatus*. S ohledem na malý rozsah fragmentovaných alpinských ekosystémů a jejich bohatých hmyzích komunit autoři nedoporučují další rozšiřování sjezdových tratí.

Problémem pro život hmyzu na sjezdových tratích může být i volba nevhodného typu osevu. NEGRO et al. (2013) zkoumali v Alpách reakce členovců na obnovu vegetačního krytu pomocí tzv. hydroosevu. Jde o směs semen komerčních trav a luštěnin.

Hydroosev je účinnou zatravňovací technologií, ale pouze v prvních letech použití. Dlouhodobější úspěšnost a zlepšování regeneračních schopností půdy zajišťují pouze výsevy z místních druhů. Půda na sjezdovkách se vyznačuje skeletovitostí a nízkým obsahem organických látek, tudíž často eroduje. V kombinaci s narušenými plochami nízkého travního porostu, zejména ve výškách nad 2500 m n. m. představuje vážné riziko narušení všech přírodních složek. Na poškozených plochách se nevyskytovala žádná ze sledovaných skupin hmyzu. Sjezdové tratě s obnoveným porostem obsadily kobylky, vedlejší přirozené porosty upřednostnili pavouci. Střevlíci byli nalezeni na obou těchto porostech. Podle autorů jsou pavouci nejlepšími indikátory antropických změn ve vysokohorském prostředí NEGRO et al. (2013).

Významným zásahem pro hmyz je i hospodářské využití horských luk. GOBBI et al. (2015) se na tuto problematiku ve vztahu k biocenózám střevlíkovitých brouků zaměřili v národním parku Stelvio v provincii Trentino ve středovýchodních italských Alpách.

Byly vybrány tři typy luk, v nadmořské výšce pod 2000 m n. m. Sečené louky, spásané plochy a neobdělávané porosty nad hranicí lesa a v lesních mezerách. Zjištěné výsledky ukázaly vyšší počet druhů střevlíkovitých na sečených loukách, zato zde však klesl počet citlivějších druhů s dlouhým vývojem larev. Negativní vliv pastvy oproti zarostlým plochám prokázán nebyl (GOBBI et al. 2015)

V lokalitě Matsch/Mazia ve stejné oblasti Alp se podobným tématem zabývali HILPOLD et al. (2018). K výzkumu vybrali tři typy prostředí: intenzivně využívané senné louky, pastviny a opuštěné traviny v modřínových lesích. Zjišťovali stav 16 složek biocenóz, včetně střevlíků. Výsledky byly podobné, když se z hlediska biologické rozmanitosti a počtu druhů se specifickými stanovištními nároky nejlépe jevíly pastviny. Po opuštění pastvin bylo více druhů, zejména pavouků, nebo cévnatých rostlin, nalezeno v okolních modřínových lesích než na senných loukách. Střevlíci, lišejníky a mechorosty vykázali částečně opačné trendy, což by mohlo být způsobeno omezenou disperzní schopností, při hledání nových stanovišť. I proto autoři zdůrazňují nutnost využití více vybraných druhových skupin při podobném hodnocení stanovišť. Globálně pak navrhují zachování suchých pastvin.

Ohrožení, zejména pro populace chladnomilných druhů žijících v horských terénech, však může představovat i samotný výzkum. Zejména proto, že zdejšími populacím obývajícím ledovcové terény, především v důsledku současných klimatických změn hrozí vyhynutí. Míra ohrožení není pevně stanovena, protože tyto populace nejsou zatím příliš známé. Kvantitativní výzkumy mapující diverzitu a hustotu hmyzu ledovcových terénů si žádají usmrcení až tisíců jedinců (LENCIONI et GOBBI 2021).

Tito autoři vyjmenovávají opodstatnění vedoucí k takto rozsáhlým ztrátám. Časté a rozsáhlé sběry jsou v některých případech prováděné k zachycení vzácných druhů s nízkými rozptylovými schopnostmi. Druhová identifikace a studium morfologických znaků je ve většině případů možné až po usmrcení. Stejným způsobem se zjišťuje i stav pohlavních orgánů. Cestou ke zmírnění těchto dopadů je uchování usmrceného hmyzu v muzejních sbírkách, kde je přístupné k dalším výzkumům.

Pro další výzkumy je doporučeno evidovat počet získaných vzorků, poskytovat společně s publikovanými pracemi i otevřený přístup ke shromážděným údajům z výzkumných ploch k využití ostatním vědcům. Výzvou je také vyvinout výzkumné modely nevyžadující příliš častý a intenzivní odběr vzorků a větší využití molekulárních analýz DNA, s možnou větší informační efektivitou oproti rozsáhlým sběrům (LENCIONI et GOBBI 2021).

NEGRO et al. (2008) použili při výzkumu pohybových vzorců a preferencí stanovišť vzácného stenoendemického druhu evropského významu *Carabus olympiae* Sella 1855 v západních italských Alpách nedestruktivní metody jako radiotelemetrické štítky, chemické světelné štítky či radioaktivní značení. Také zemní pasti byly upraveny prostřednictvím atraktivní látky pronikající ze dna pasti do vložené nádoby se štěrkem.

Tyto metody jsou ale využitelné jen u některých typů výzkumu a zřejmě jen u druhů s větší velikostí těla.

4. Krkonoše jako modelové území

4.1 Charakteristika Krkonoš

4.1.1 Geografické vymezení Krkonoš

Krkonoše jsou nejvyšším pohořím v České republice a zároveň celé střední Evropy na sever od Alp a na západ od Karpat (JENÍK 1961). Na západě jsou odděleny od Jizerských hor Novosvětským sedlem, na východě Libovským sedlem od Broumovské vrchoviny a dosahují délky přibližně 35 km (KUNSKÝ 1969). Masiv Krkonoš se rozkládá na ploše 639 km², z toho česká část měří 454 km² a zbylých 185 km² leží na území Polska (PILOUS 2007).

Významným prvkem rozlehlejší české strany Krkonoš jsou Krkonošské hřbety. (KRÁL et SVOBODA 1983). Krkonošské hřbety tvoří delší pohraniční Slezský hřbet, jehož součástí je i nejvyšší vrchol Krkonoš Sněžka (1602,3 m n.m.) a čtvrtá nejvyšší hora Vysoké Kolo (1508,5 m n. m.). Český hřbet je od Slezského oddělený údolímí Mumlavy, Labe a Bílého Labe orientovanými v podobném směru jako Krkonošské hřbety, tedy západoseverozápad-východjihovýchod. Ve své nižší západní části je Český hřbet zastoupen např. nejvyšší horou Kotel (1435 m n. m.), východní část, oddělená zářezem údolí Labe nad Špindlerovým mlýnem, zaujímá vrcholy Luční a Studniční hory (druhá a třetí nejvyšší hora Krkonoš) a Kozích hřbetů (PILOUS 2007).

Krkonoše, stejně jako další pohoří České vysočiny řadíme mezi středohory, pro které je za hraniční považována nadmořská výška 1500 m n. m. Tu sice Krkonoše přesahují, ale pouze na ploše necelého 1 km² (KUNSKÝ 1969).

4.1.2 Geologie

Jádro podloží, ze kterého jsou Krkonoše vytvořeny určují dvě základní geologické jednotky. Krkonošsko–jizerské krystalinikum tvoří především jižní a východní část Krkonoš (PLAMÍNEK 2007). Je vybudováno z krystalických břidlic, hornin, které vznikly z usazenin a vyvřelin proterozoického (starohory) a paleozoického (provohory) původu, a později byly vlivem zvýšené teploty během horotvorných pochodů přeměněny (CHALOUPSKÝ 1969).

V době mladšího paleozoika, v karbonu, došlo k vniknutí (intruzi) rozsáhlého žulového tělesa nazývaného krkonošsko-jizerský pluton do krkonošsko-jizerského krystalinika. Na rozdíl od podobných starších průniků, které se prostřednictvím přeměn staly součástí původního krystalinika, tato intruze granitoidů metamorfována nebyla.

Ojedinele prostupují trhliny v krkonošsko-jizerském plutonu i krystaliniku vulkanické horniny původem z terciéru. Jsou spíše okrajovým projevem vulkanismu – nejvýraznější je žíla čedičové horniny ve Sněžných jamách na polské straně hor. Ze žulového krkonošsko-jizerského plutonu je tvořen pohraniční Slezský hřbet i celá polská část Krkonoš (PLAMÍNEK 2007).

4.1.3 Geomorfologický vývoj

Současná podoba Krkonoš se začala formovat v paleogénu a neogénu (starší a mladší třetihory). Do hloubky zvětralý povrch byl odnosem postupně zarovnáván, až dosáhl podoby mírně zvlněného povrchu, tzv. etchplénu, či holoroviny (MIGOŇ et PILOUS 2007). Zarovnaný povrch v neogénu postupně vyzdvihly do současné výšky horotvorné pochody, které se v Českém masivu projeví rozlámáním a různými pohyby zemských ker (KRÁLÍK et SEKYRA 1969). Následná tvorba říční sítě byla ovlivněna různou tvrdostí hornin. Probíhala od okrajů pohoří zpětnou erozí, kdy odnosem měkčích hornin vznikala údolí, v místech tvrdého podloží pak vyšší útvary (KRÁL et al. 1983).

Ochlazení klimatu a přiblížení kontinentálního ledovce v pleistocénu spojené s jednotlivými glaciály (období zalednění) se v Krkonoších projevilo tvorbou údolních ledovců a výraznými přeměnami původních profilů. (KRÁLÍK et SEKYRA 1969). Prohlubování a zvětšování karů vlivem zpětné ledovcové eroze mělo vliv i na zmenšování plochy horních zarovnaných povrchů (MIGOŇ et PILOUS 2007).

Na terén působilo mrazové zvětrávání, vytvářející na zvětralých horninách zejména vrcholových plošin nové tzv. segreganční útvary (polygonální půdy, soliflukční terasy, kamenná moře). Intenzivním působením mrazového zvětrávání vznikaly zejména ve vrcholových partiích tzv. kryoplanační terasy, nejtýpčtější nalezneme pod vrcholem Vysokého Kola (1450-1500 m n.m.). (KRÁLÍK et SEKÝRA 1969). Mrazové zvětrávání, i když v menší míře, probíhá i nadále (MIGOŇ et PILOUS 2007).

4.1.4 Klimatické poměry

Podnebí každé oblasti, souvisí kromě globálních atmosférických vlivů i s místními přírodními podmínkami, což je především krajinný reliéf. Ten je v Krkonoších velmi různorodý, a proto je často místně odlišný i charakter počasí. (METELKA et al. 2007).

Životní projevy rostlin a živočichů jsou úzce svázány s klimatickými prvky, zejména s teplotou vzduchu. Ta obvykle klesá především s přibývajícím nadmořskou výškou. (COUFAL et ŠEBEK 1969). Průměrná roční teplota se pohybuje od 6 °C v podhůří k 0,2 °C na Sněžce (ŠTURSA 2013). Podobně drsné klima s odhadovanou průměrnou roční teplotou 0-1 °C má i Vysoké Kolo (MARTIŠ 1975). Nejteplejší měsíc v Krkonoších bývá červenec (Sněžka 8,3 °C) a nejstudenější leden (Sněžka -7,2 °C) (ŠTURSA 2013). Průměrné roční teploty zaznamenaly zejména v 90. letech minulého století mírný nárůst, což koresponduje s globálním oteplováním klimatu. (METELKA et al. 2007).

Relativní vlhkost vzduchu je, stejně jako teplota, měřena v určitých intervalech. Jedná se o poměr okamžitého množství vodní páry k maximálnímu možnému množství vodní páry při dané teplotě. Nejvyšší hodnoty v ročním průměru jsou udávány z nejvyšších poloh (Sněžka 87 %). Vlhkostní minima se objevují v červenci (Sněžka 80 %) (METELKA et al. 2007).

Důležitým klimatickým činitelem jsou srážky. Jejich výskyt je v horských polohách značně proměnlivý, závislý na expozici svahů, nebo nadmořské výšce. (COUFAL et ŠEBEK 1969). Rozložení srážek odpovídá hodnotám typickým pro horské prostředí. Nejvyšší srážkové úhrny jsou naměřeny v srpnu. Nejsuššími měsíci bývá duben, září a říjen. Nejvyšší roční srážkový úhrn je obvykle naměřen v nejvyšších polohách, na Sněžce, Bílé a Čertově louce, Studniční a Luční hoře. Nejvíce maximálních denních úhrnů srážek zaznamenává Labská bouda (METELKA et al. 2007).

Sněhová pokrývka leží ve vrcholových partiích přes 180 dní v roce. Sněhové srážky se zde mohou objevit celoročně (ŠTURSA 2013).

Mocnost sněhové pokrývky je v Krkonoších rozdílná, především díky větrným poměrům. Z náhorních plošin je většina sněhu odnášena větrem na hrany jam a do závětrných prostorů, kde se naopak hromadí do několikametrové výšky. V místech s normální akumulací sněhu lze naměřit obvykle 1,5 až 2,5 m (COUFAL et ŠEBEK 1969).

V Krkonoších převažují západní větry, které nejvíce zrychlují na náhorních plošinách v okolí Labské a Luční boudy. Na výrazném vrcholu Sněžky bývají nejčastěji naměřeny větry jihozápadní. Na horách jsou některé větrné jevy odlišné od nižších poloh. Silnější větry se tu vyskytují spíše v noci, než v denních hodinách a více v zimním období, než v létě (COUFAL et ŠEBEK 1969). Nejméně slunečního svitu bývá v listopadu a prosinci, nejvíce v květnu a červnu (ŠTURSA 2013)

4.1.5 Půdní poměry

V Krkonoších se většinou nachází půdy hlinitopísčité, jen místy mají charakter písčitohlinitý s příměsí gleje. Převažují půdy kamenitého typu, nad organickými. Pouze malá je koncentrace půd závislých na vodě, jejichž tvorbu omezuje členitost terénu a vysoká propustnost zvětralých částic. Půdy vyšších poloh chladného, vlhkého klimatu tvoří podzoly, které vystihuje nižší produkční funkce. Nejvyšší lesní vegetační stupeň tvoří drnové horské modální podzoly, mělké půdy s velkým přísunem vody a nedostatkem živin, omezené nepříznivým klimatem (PODRÁZSKÝ et al. 2007)

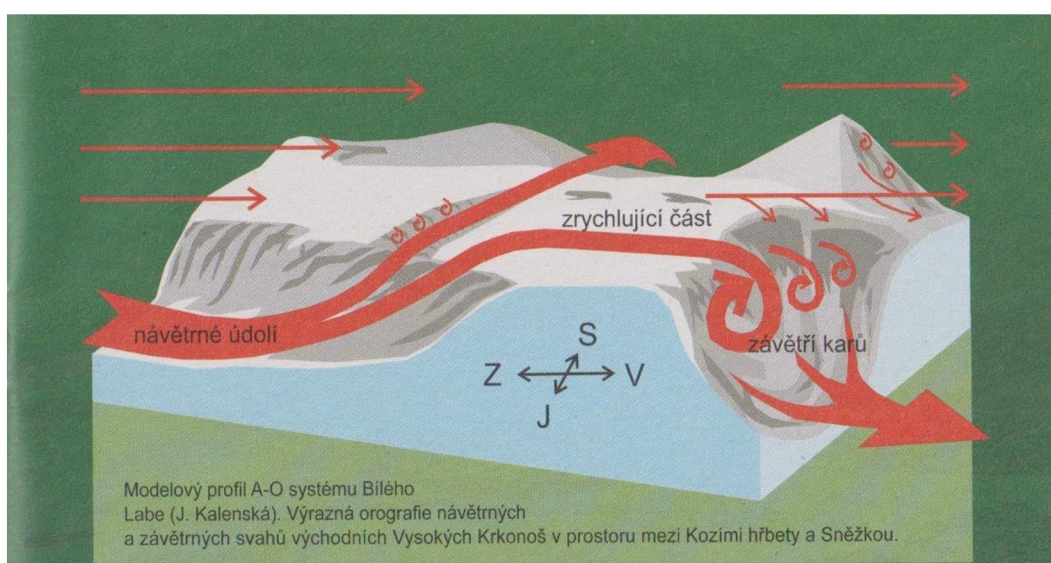
V extrémních polohách, se lze setkat s nevyvinutou půdou. Tato půda je vlastně vrstvou skeletu rozpadlé horniny, místy prostoupená drny. Často jsou jí vrstvy sutě na povrchu terénu. Vyskytuje se spolu s podzolovými půdami ve vrcholových oblastech (BOHÁČ, 1969). Vegetaci na kryogenních půdách značně ovlivňují mrazové procesy, jako např. regelace, což je střídavé zamrzání a tání půd a hornin (PODRÁZSKÝ et al. 2007).

4.1.6 Vliv reliéfu Krkonoš na zdejší alpskou zónu

Krkonoše mají specifickou polohu spočívající v poměrné blízkosti k Atlantskému oceánu a jsou od mořského pobřeží první výraznou překážkou vlhkým jihozápadním a studeným severozápadním větrům. Drsné klima, které zde díky těmto vlivům panuje, umožňuje, v těchto jinak středně vysokých horách, existenci alpského bezlesí (KOCIÁNOVÁ et al. 2015).

Tyto oblasti jsou odděleně vyvinuté v západní a východní části Krkonoš. Existence zdejšího tundrového prostředí je v obou částech pohoří už tisíciletí podmíněna shodným geologicko-geomorfologickým uspořádáním, které významně posiluje účinky převládajících větrů (KOCIÁNOVÁ et al. 2015).

Zrychlující efekt na převládající západní větry mají údolí vodních toků, západovýchodního směru – především údolí Mumlavy a Bílého Labe. Zúžující se koryta horských údolí ústí na náhorních plošinách Labské a Bílé louky, přes které zrychlující se vítr přepadá do závětrných turbulentních prostorů ledovcových karů (Obrázek 12). Tento jev má velký vliv na přírodní podmínky a ekologické vazby a byl popsán právě v Krkonoších. Je nazýván Anemo-orografické systémy (JENÍK 1961).



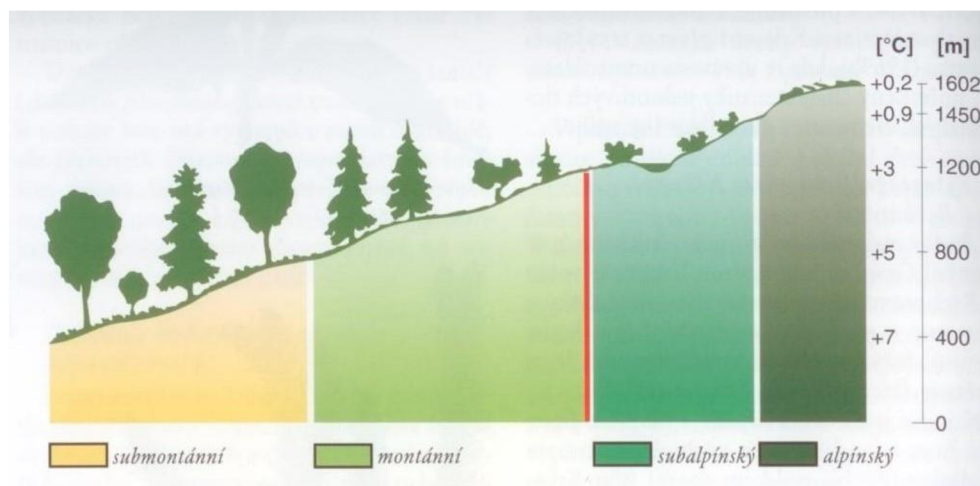
Obrázek 12: Anemo-orografický systém východních Krkonoš. Zdroj: KOCIÁNOVÁ et al. 2015

Právě díky tomuto jevu byl během čtvrtohorních zalednění zajištěn přísun sněhu pro vyživování údolních ledovcových splazů, které závětrná údolí, spolu s účinky mrazového zvětrávání, vymodelovaly do dnešní podoby. Větší přísun sněhu zajistily, díky převládajícímu směru větru, oblasti obou tzv. deflačních (náhorních) plošin (KRÁLÍK et SEKYRA 1969).

Podobný efekt dnes vytváří různé přírodní podmínky v návětrných údolích, vrcholových plošinách, i v závětrných hlubokých prostorech karů. Oblast alpského bezlesí tedy kromě vrcholových oblastí zasahuje i do níže položených částí krkonošských jam. Větrem nahromaděný sníh na hranách jam prostřednictvím lavin „odsunuje“ horní hranici lesa místy i pod 1000 m n. m., a svými disturbančními účinky v kombinaci s příhodnými geologickými vlastnostmi podloží vytváří v karech podmínky pro vegetaci jinak obvyklou v různých nadmořských výškách (JENÍK 1961).

4.1.7 Vertikální členění Krkonoš

V Krkonoších se nachází čtyři ze šesti vegetačních výškových stupňů (Obrázek 13). Významnou vegetační linií je **horní (alpínská) hranice lesa**, která v Krkonoších probíhá v nadmořské výšce 1200-1350 m a lokálně je snížena přírodními vlivy i lidskými zásahy. 1200-1450 m n. m. je výškové rozmezí **subalpínského** (spodního alpínského) stupně, který v Krkonoších reprezentují převážně klečové porosty, smilkové louky a rašeliniště na náhorních plošinách a svazích okolních hor.



Obrázek 13: Vegetační výškové stupně Krkonoš. Submontánní stupeň představuje 50 % rozlohy, montánní 40 %, subalpínský 9,3 % a alpínský 0,7 %. Červená čára představuje horní hranici lesa. Zdroj: (ŠTURSA 2007a).

Nejvyšší polohy v Krkonoších, přibližně mezi 1450-1602 m n. m., zaujímá stupeň **alpínský** (svrchní alpínský). Rozkládá se pouze na nejvyšších vrcholech Krkonoš Sněžce, Studniční a Luční hoře, Smogornii a Vysokém Kole. Je tedy ostrůvkovitého charakteru s celkovou výměrou 0,7 % rozlohy Krkonoš. Vegetaci zde zastupují drobné keříky, traviny, mechy a lišejníky. Podmínky zde určují klimaticky podmíněné mrazové procesy, především opakované mrznutí a tání vlhké půdy, tvorba jehlového půdního ledu ovlivňujícího vytváření mrazem tříděných půd a kamenných útvarů (ŠTURSA 2013).

Toto rozdělení je obecně akceptováno (viz. např. KRNAP 2010a), ačkoli některé zdroje uvádějí odlišný systém. LAŠTŮVKA et KREJČOVÁ (2000) uvádí nad montánním stupněm ještě stupeň supramontánní (středohorský), v nadmořské výšce 1000-1370 m, sahající k horní hranici lesa. Jako nejvyšší v ČR uvádí subalpínský stupeň (1200-1600 m), jehož součástí uvádí také lokálně alpínská společenstva s tím, že souvislý alpínský stupeň podle těchto autorů v ČR vytvořen není.

4.1.8 Flóra a fauna

Při opakovaném rozšíření severského kontinentálního ledovce v pleistocénu, který v době největšího zalednění dosahoval až téměř na úpatí hor, pronikaly do Krkonoš po jeho okraji chladnomilné druhy rostlin i živočichů, které se po ústupu ledovce a oteplení stáhly zpět, nebo našly příhodné podmínky k životu právě v Krkonoších, nejsevernějším střeoevropském pohoří vystupujícím nad alpínskou hranici lesa. Protože k podobnému procesu docházelo i z opačné strany, odkud se přibližovala alpínská tundra, staly se Krkonoše útočištěm i alpínských druhů. Nejvyšší polohy nad hranicí lesa byly proto českými vědci i z těchto důvodů v 90. letech pojmenovány Krkonošská arko-alpínská tundra (ŠTURSA 2007a).

Díky výše uvedené úloze v ledových dobách, jsou Krkonoše jakýmsi ostrovem biodiverzity s nejbohatší květenou z jinak druhově chudých ostatních hercynských pohoří. Nalezly zde domov jak střeoevropská lesní vegetace, tak i druhy severské a vysokohorské, včetně endemických druhů, a glaciálních reliktních (ŠTURSA 2013). Většina krkonošských endemitů roste v pásmu alpínského bezlesí, či v ledovcových karech, což vyjadřuje hodnotu těchto ekosystémů a nutnost jejich ochrany (KRAHULEC 2007a; ŠOUREK 1969; VANĚK et al. 2013).

Z ryze krkonošských endemitů je nutno zmínit více jak 20 druhů rodu jestřábníků *Hieracium* (ŠTURSA 2013). Z tohoto rodu roste v horním alpínském stupni jestřábník alpínský (*Hieracium alpinum*). Z cévnatých rostlin pak například prvosenka nejmenší (*Primula minima*). (KOCIÁNOVÁ et al. 2015). Na vrcholových rašeliništích spodního alpínského stupně tvoří, spolu s klečí (*Pinus mugo*), společenstvo endemického charakteru glaciální reliktní ostružiník moruška (*Rubus chamaemorus*), který zde má nejjižnější místo výskytu, zatímco kleč nejsevernější (ŠTURSA 2013).

Z fytoecnologického hlediska se rostlinné druhy na krkonošském území řadí do 20 vegetačních tříd, 23 řádů, 43 vegetačních svazů a 100 rostlinných asociací (KRNAP 2010b). Stálými větry narušované vrcholové a hřebenové okrsky nejdrsnější alpínské zóny s mělkým půdním horizontem definuje rostlinná asociace *Cetrario-Festucetum supinae*, kterou tvoří nezapojené porosty s lišejníky rodu *Cetraria* přizpůsobené větrnému prostředí, nebo trsy traviny kostřavy nízké (*Festuca supina*). Ve formě nízkých keřů se jednotlivě objevuje i *Pinus mugo*.

V méně vyfoukávaných místech hřebenů a vrcholových plošin přechází vegetační pokryv do asociace Carici (fyllae) Nardetum, s hlubším půdním horizontem a dominantní travinou smilkou tuhou (*Nardus stricta*), kterou na narušených půdních horizontech střídají další traviny: metlička křivolaká (*Avenella flexuosa*), třtina chloupkatá (*Calamagrotis villosa*), nebo kostřava nízká (*Festuca supina*). Asociaci Myrtillo-Pinetum mughi najdeme na níže položených místech nad horní lesní hranicí lesa, vyznačujících se vyšší sněhovou pokrývkou nad nižší vrstvou půdy krytou humusem, s porosty borůvky (*Vaccinium myrtillus*) doplněné opět travinami např. *Calamagrotis villosa*, nebo *Avenella flexuosa*. V keřovém patře dominuje *Pinus mugo*. (JENÍK 1961).

Glaciální relikty najdeme i mezi krkonošskou faunou. Mezi obratlovci například kulíka hnědého (*Charadrius morinellus*), z hmyzu pak lesklíci horskou *Somatochlora alpestris*, a střevlíky *Amara erratica*, či *Nebria rufescens* (ŠTURSA 2007a). Krkonošská fauna bezobratlých není dosud celá zmapována, zatím se odhaduje na 15000 druhů. Z dosud známých přibližně 1300 druhů brouků je přes 120 druhů střevlíkovitých (ŠTURSA 2013).

4.1.9 Vliv člověka na současnou podobu krkonošské přírody

Po ukončení těžby krkonošských lesů v 17. stol. se zejména obě zdejší náhorní plošiny staly ideálním místem na stavbu bud či hospodářských budov, okolo kterých vznikaly seniště, nebo pastviny. Vznikly i dnes ceněné biotopy horských květnatých luk (MIGOŇ et PILOUS 2007).

Díky rozšiřování pastvin byly vyklučovány porosty kleče, např. i plochy na jižních svazích Kotle a Lysé hory. Hranice lesa zde byla uměle snížena až na 1000 m n. m. Velkou zátěží byla i intenzivní pastva. Tyto faktory umocnily účinky několika velkých povodní koncem 19. stol., což vedlo k opětovnému zalesňování smilkových luk klečí, hlavně v prameništích Labe a Bílého Labe. Nákupem semen v zahraničí byly do Krkonoš zavlečeny rakouské ekotypy kleče. Z důvodů odlišných půdních a klimatických podmínek se výsadba příliš neujala. (LOKVENC 1969). Praktický zánik budního hospodářství přišel po druhé světové válce s odsunem německého obyvatelstva a tím byla utlumena i citlivá péče o louky (LOKVENC 2007).

V roce 1977 se na smrkových porostech začalo výrazně projevovat poškození imisemi, trvající zřejmě už od 50. let 20. stol, umocněné na počátku 70. let rozšířením tepelných elektráren v Polsku a bývalé NDR, které vyústilo v rozsáhlé odumírání smrkových porostů (VACEK et VAŠINA 1991).

Zkázu porostů však ovlivnila i nevhodná druhová skladba a snížená odolnost proti škůdcům. Do roku 1994 bylo v souvislosti s imisní kalamitou vytěženo 7000 ha lesních porostů. Přes zlepšení imisní situace budou následky v podobě acidifikace a oslabení půd o živiny ještě dlouho patrné, stejně jako následky používání těžké mechanizace při těžbě. Nárůst vytěžených ploch také způsobil mizení lesních druhů např. střívků a hmyzožravých ptáků (KRNAP 2010c). Ohrožení půd představuje introskeletová eroze, což je ztráta půdních částic propadáváním mezi zvětralinové podloží, nebo mezi kameny, např. na suťových svazích. K významným projevům tohoto typu eroze dochází od dob zmíněné imisní kalamity, zejména v lesích na vytěžených holinách po těžbě a v důsledku použití těžké mechanizace pro odvoz dřeva (PODRÁZSKÝ et VACEK 1994). Oblastí nejvíce ohroženou interskeletovou erozí je zejména slezský hřbet. Žulové podloží podléhá zvětrávání a rozpadající se hornina pak snadno naruší půdní kryt (PODRÁZSKÝ et al. 2007).

Vedle zanedbané péče o louky je problematickým jevem i eutrofizace a znečišťování odpadními vodami v blízkém okolí bud. (KRAHULEC 2007b). Jedním z negativních vlivů narůstající intenzity turismu na luční ekosystémy je i šíření invazních druhů rostlin podél cest. Výzkum VÍTKOVÉ et al. (1999) ukázal, že zpevnění cest materiálem alochtonního bazického původu způsobuje ovlivnění vegetace nepůvodními druhy až do vzdálenosti 250 m a má větší vliv než intenzita provozu.

Několikanásobný vzestup počtu rekreačních ploch a lanových drah a nárůst zastavěných ploch o 30 % oproti roku 1950 jen dokumentuje intenzivní antropogenní využití Krkonoš a tím i tlak na území samotného národního parku (JANÍK et al. 2020).

S lidským osídlením i současnou intenzivní turistickou zátěží souvisí i zavlečení invazních druhů rostlin (KRNAP 2010b). Mezi druhy cévnatých rostlin jde odhadem o 400 druhů (ŠTURSA 2013).

4.1.10 Ochrana přírody v Krkonoších

V roce 1962 byl vládou schválen územní plán, který ukládal povinnost zřídit v Krkonoších národní park. Ten byl pak doplněn vládním nařízením o vzniku KRNAP v roce 1963 (FANTA et VULTERIN 1969; LOKVENC 1978). Od roku 2020 je KRNAP na základě novely (123/2017 Sb.) zákona o ochraně přírody (114/1992 Sb.), nově rozdělen do čtyř zón:

- A – zóna přírodní

- B – zóna přírodě blízká
- C – zóna soustředěné péče o přírodu
- D – zóna kulturní krajiny

Nová zonace je orientovaná spíše ke správci chráněného území a řeší strategii managementových opatření směřujících ke stanoveným cílům péče. (KRNAP 2010e).

Následky imisní kalamity ze 70. a 80. let v podobě odumřelého lesa, pomohla vyřešit nizozemská nadace FACE. Úspěch projektu ale zaručil až převod správy lesů na území parku pod KRNAP v roce 1994. Přírodě blízkým způsobem bylo za 10 let obnoveno 7000 ha lesa (FANTA 2013).

V roce 1978 se Krkonoše staly součástí Světové unie ochrany přírody (IUCN), a v roce 1992 součástí sítě biosférických rezervací UNESCO. Úpské rašeliniště je zařazeno mezi světově významné mokřady v rámci Ramsarské úmluvy. Na základě evropské soustavy chráněných území NATURA 2000 byly Krkonoše prostřednictvím vybraných ohrožených druhů vyhlášeny jako Evropsky významná lokalita (EVL) a téměř celou svou plochou také jako Ptačí oblast (PO). NATURA 2000 je i důležitým administrativním nástrojem při povolování soukromých stavebních záměrů. Prostřednictvím managementových opatření v rámci ochrany území NATURA 2000 pečuje správa KRNAP o několik stovek hektarů krkonošských květnatých luk, i díky dotačním prostředkům (KRNAP 2010d).

Ochrana krkonošské alpské zóny i dalších nejcennějších partií národního parku je v souvislosti s novou zonací řešena vyhlášením 8 tzv. klidových území. V první řadě jde o dvě rozsáhlé hřebenové oblasti. V terénu jsou území vymezená červeným pásovým značením na stromech a informačními tabulkami u cest. V klidových územích je zakázán pohyb mimo značené turistické trasy a jde o opatření zaměřené na ochranu před zvýšenou turistickou zátěží (DRAHNÝ 2020).

4.2 Střevlíkovití v alpské zóně Krkonoš

4.2.1 Stručná historie výzkumů střevlíkovitých brouků v Krkonoších

První entomologický výzkum v Krkonoších podnikli němečtí sběratelé E.A.H. von Kiesenwetter a F. Märkel v roce 1846. V té době publikoval práci o krkonošské fauně i český lékař Johan Nepomuk Eiselt (BOHÁČ et al. 2007).

V přírodovědecké literatuře publikoval první články o střevlíkovitých broucích v Krkonoších entomolog Emanuel Lokay. Jeho práce vydaná v roce 1895 obsahuje nálezy z české strany Krkonoš, boreoalpinní i dnes vzácné druhy, a je považována za kvalitní dílo své doby (BOHÁČ et al. 2007). Střevlíky zde sbíral a studoval například také německý entomolog a učitel J. Kniephof. Různé druhy, jako např. *Carabus linnei*, nebo *C. auronitens*, popisoval v roce 1885 pro vědecký časopis Vesmír spisovatel a přírodovědec Josef Kafka (KOLEŠKA 1975).

Krkonoše mnohokrát navštívil i významný český entomolog Jan Obenberger. Výsledkem jeho práce byl pozoruhodný rozbor krkonošské fauny nazvaný „Krkonoše a jejich zvířena“ z roku 1952 (KOLEŠKA 1975). Protože však obsahuje pouze spíše obecné údaje o nálezech, není toto dílo příliš použitelné jako srovnávací materiál (BOHÁČ et al. 2007). Dalším z velkých znalců střevlíkovitých byl Miloš Fassati, který se zabýval např. výskytem rodu *Bembidion* podél toku Labe u Špindlerova Mlýna. Střevlíky v hřebenových partiích východních Krkonoš prozkoumal v letech 1945-1948 také Aleš Smetana. Své nálezy publikoval pod názvem „Nálezy zajímavých Carabidů v ČSR“ (KOLEŠKA 1975). Plánovaná výstavba nových sjezdových tratí ve Špindlerově Mlýně si vyžádala výzkum kvality prostředí pomocí indikačních druhů střevlíků (VONIČKA 2007). Reakcí velikostí těla střevlíků na nadmořskou výšku v několika středoevropských pohořích včetně Krkonoš se zabývali BARANOVSKÁ et al. (2019). Nálezy na polské straně Krkonoš vyšly v monografii A. Borkowského (1985), podrobný seznam nálezů střevlíků lze nalézt v katalogu Burakowski et al. 1973,1974 (BOHÁČ et al. 2007). Publikovány byly i dílčí výzkumy střevlíkovitých převážně horských lesů (LUTEREK 1988; ŁABĘDZKI et al. 2021).

4.2.2 Druhy a rozšíření střevlíkovitých v Krkonoších

Krkonošské druhy brouků patří podle biogeografického rozdělení do provincie listnatých lesů a hájů, patřící do eurosibiřské podoblasti, která je jednotkou palearktické oblasti. Jednu ze složek fauny provincie listnatých lesů a hájů jsou horské druhy (BOHÁČ et al. 2007). Specifická terminologie je v Krkonoších používána z hlediska fauny střevlíkovitých. Kolinní (spodní lesní) zóna dosahuje výškové hranice 1100 m; subalpínská (horní lesní) zóna je vymezena kótami 1100 až 1300 m n. m. a definována maximálním výskytem řady horských druhů a sahá tedy zhruba k horní lesní hranici (HŮRKA 1958, MARTIŠ 1971).

Interkalární zóna 1300-1500 m n. m. je bez indikačních druhů a alpinská zóna 1500-1603 m n. m. s indikačními druhy, např. *Pterostichus negligens* (HŮRKA 1958, MARTIŠ 1971). Jak upřesňuje HŮRKA (1958), toto vertikální rozdělení neplatí pro některé druhy vázané spíše na konkrétní biotopy, ale hlavně pro typické alpinské druhy.

Mnohé druhy vyskytující se v nižších polohách Krkonoš jsou často rozšířené i jinde v ČR, v Evropě i na Sibiři, na pro ně typických biotopech jako jsou lesy, louky, nebo břehy vodních toků (BOHÁČ et al. 2007; ČERNÝ et DOSKOČIL 1969).

Následující přehled výskytu některých druhů střevlíkovitých brouků v různých typech ekosystémů zaznamenaný v literatuře, byl rámcově seřazen podle ekosystémů, charakteristických pro jednotlivé výškové vegetační stupně, uvedených ŠTURSOU (2007a).

Listnaté a smíšené lesy

Podle BOHÁČE et al. (2007) indikuje střevlík nepravidelný (*Carabus irregularis*) původní bukové lesy. V Krkonoších byl nalezen u Vrchlabí, na Boberské stráni a v Jizerském dole.

V bukových lesích se z větších druhů vyskytuje zajímavě zbarvený střevlík zlatolesklý *Carabus auronitens*, dále *Cychrus attenuatus*, *Pterostichus burmeisteri*, *Molops elatus*, *Molops piceus*, a zástupci rodu *Abax-Abax parallelepipedus*, *Abax ovalis*. Žije zde také drobný půdní střevlíček *Trechus pilisensis sudeticus*. *Carabus auronitens* je možné vidět na povrchu půdy také ve smíšených lesích i ve vyšších polohách. Břehy potoků (štěrkové a bahnité říční nánosy, devětsilové porostní lemy) vyhledávají *Nebria rufescens* a *Nebria jockischii hoepfneri* a také druhy *Bembidion azurescens*, *Bembidion articulatum*, *Bembidion schuppeli*, *Bembidion quadrimaculatum*, *Bembidion geniculatum*, *Bembidion bruxellense*, *Bembidion cruciatum veselyi* a jiné (BOHÁČ et al. 2007). Hojný výskyt ve smíšených lesích je podle HŮRKY (1958) typický pro *Carabus granulatus* a *Carabus intricatus*.

Druhý krkonošský zástupce rodu *Cychrus* střevlík nosatý (*Cychrus caraboides*) je druh lesní, nalézáný až po alpinskou zónu. Potravou střevlíků tohoto rodu s protáhlými čelistmi jsou plži (BOHÁČ et al. 2007). Jako častý na březích potoků až do alpinské zóny je zmiňován HŮRKOU (1958).

Horského střevlíčka *Pterostichus cordatus* uvádějí (BOHÁČ et al. 2007) jako druh preferující opad a mrtvé dřevo horských lesů. Vazbu na okraje horských lesů přisuzují dalšímu zástupci tohoto rodu *Pterostichus unctulatus*.

Horské smrkové lesy a imisní holiny

Smrkové lesy obývají společenstva brouků preferujících dřevinný opad, zbytky rostlin, nebo plodnice hub. Některé druhy žijí pod kůrou stromů, v mrtvém i živém dřevě, nebo ve vlhkém prostředí. Větší druhy lesního pásma zastupují střevlíci linneův (*Carabus linnei*), lesní (*Carabus sylvestris*), hladký (*Carabus glabratus*), z nichž druhí dva vystupují až do alpské zóny (BOHÁČ et al. 2007). *Carabus linnei* je hlášen jako dominantní lesní druh i z polské strany, např. z okolí Szrenice, či Sněžky, hojný je zde i *Carabus glabratus*. Naopak *Carabus sylvestris* nebyl nalezen vůbec (ŁABĘDZKI et al. 2021). Při sběru v horské smrčíně mezi Jagniątkówem a Vysokým kolem v nadmořské výšce 860-1010 m byl však opět dominantním, následovaný druhem *Carabus linnei* (LUTEREK, 1988). Jak uvádí HŮRKA (1958) *Carabus sylvestris* jako typický druh alpské zóny proniká do lesů, avšak většinou do 800 m n.m. *Carabus linnei* popisuje jako horský lesní druh s výskytem k horní hranici lesa, nalezený ale i na vrcholu Kotle (1434 m n. m.). Pro tyto dva druhy uvádí stejný typ vývoje.

Z dalších druhů žijících v opadu a na povrchu půdy jmenujme střevlíky: *Leistus piceus*, *Pterostichus oblongopunctatus*, *Trichotichnus laevicollis*. Lesní cesty vyhledává střevlík *Carabus hortensis* (BOHÁČ et al. 2007). Výskyt druhů *Carabus auronitens* a *Carabus violaceus* ve smrčínách připomínají BUCHAR et al. (1983). Ojedinelé nálezy v jehličnatých lesích udává OBENBERGER (1952) také u *Carabus cancellatus* a *Carabus nemoralis*. Pod kameny tento autor nalézal také druhy *Pterostichus metallicus* a *Pterostichus unctulatus*. Z dalších druhů zmiňuje například, ve vyšších polohách smrkových lesů, *Carabus arvensis*. S výskytem v dřevinném opadu uváděný *Notiophilus hypocrita*, označuje MARTIŠ (1975) jako druh nejvyšších poloh.

Z druhů žijících např. pod kmeny, v kůře, nebo na zemi v horských lesích doplňuje ČERNÝ et DOSKOČIL (1969) ještě druhy rodů *Trechus* a *Pterostichus* (*Pterostichus aethiops*, *Pterostichus burmeisteri*, nebo *Pterostichus unctulatus*). Na hranici lesa na polské straně krkonošských svahů udávají ŁABĘDZKI et al. (2021) horský druh lesů a otevřených ploch *Trechus striatulus*. BOHÁČ et al. (2007) řadí *Pterostichus unctulatus* také na okraje horských lesů.

Na rašeliništích horských lesů žije středoevropský horský druh *Trechus amplipollis*. Vzácný horský druh *Trechus splendens* dosahuje maxima na horní hranici lesa (HŮRKA 1958).

Louky

Na podhorských i výše položených horských loukách se objevují eurytopní střevlíci rodu *Amara*, jako *Amara aenea*, nebo *Amara ovata* a také druh *Harpalus affinis*. V prostředí podmáčených horských luk je častý výskyt střevlíků *Notiophilus aquaticus*, nebo *Calathus erratus*. Tyto biotopy osidlují i druhy nižších poloh *Notiophilus biguttatus*, *Agonum muelleri*. Druhy horských luk jsou velmi citlivé na způsoby a změny v hospodaření (BOHÁČ et al 2007). Střevlíka zrnitého (*Carabus granulatus*), zařazují ČERNÝ et DOSKOČIL (1969) kromě luk montánního stupně i do podhůří.

Jako druhy převážně nižších poloh uvádí BOHÁČ et al. (2007) střevlíky rodu *Carabus*: *Carabus problematicus*, střevlíka fialového (*Carabus violaceus*), střevlíka zahradního (*Carabus hortensis*), hajního (*Carabus nemoralis*), Ulrichova (*Carabus ulrichii*), polního (*Carabus arvensis*), a střevlíka kožitého *Carabus coriaceus*.

Mezi spíše vzácné druhy nalezené v submontánních polohách řadí BOHÁČ et al. (2007) střevlíčka velkokřížného (*Panagaeus cruxmajor*), nalezeného na vlhké louce u rybníka v lokalitě Dolní Lysečiny. Larvy druhu *Lebia cruxminor*, při vývoji parazitují z vnějšku kukel mandelinky bázlivce černého (*Galeruca tanacetii*). Predátorem larev mandelinek je *Lebia chlorocephala*, nalezený na Husích boudách.

BUCHAR et al. (1983) řadí do původních i druhotně vytvořených horských luk i střevlíka *Carabus sylvestris*.

4.2.3 Střevlíkovití alpínské zóny Krkonoš

Oblast nad horní hranicí lesa osidlují většinou drobné půdní druhy v Evropě málo rozšířené. Jejich životní cyklus a vývojová stádia zatím nebyly příliš prozkoumány (BOHÁČ et al. 2007).

Klečové porosty a subalpínské trávníky

V klečových porostech a v deformovaných porostech lavinových drah, tzv. křivolesech, žije poměrně málo druhů brouků (BOHÁČ et al. 2007).

V opadu nachází příhodné životní podmínky drobné druhy střevlíčků *Notiophilus biguttatus* a *Pterostichus burmeisteri*, žijící zde ve společenstvu s některými druhy drabčíkovitých a páteříčkovitých brouků. Louky v subalpínském stupni jsou biotopem druhů např. *Leistus piceus* a zajímavě kovově zbarveného *Amara erratica* (BOHÁČ et al. 2007).

Jako čtené na horských loukách klečového pásma zmiňují ČERNÝ et DOSKOČIL (1969) střevlíčka *Pterostichus unctulatus*, a střevlíka *Carabus sylvestris*, dalšími druhy jsou *Carabus linnei* a *Carabus arvensis*. Posledně jmenovaný druh, stejně jako druh *Carabus violaceus*, se podle vyskytuje v těchto biotopech s menší velikostí těla, než v nižších polohách OBENBERGER (1952). *Carabus violaceus* je lesní druh, hojný ale i ve vyšších polohách, kde preferuje smilkové louky a klečová společenstva. Objevil se i v keříčkové vegetaci s *Calluna vulgaris* (MATERNA et al. 2010).

Typické druhy žijící podél horských vodních toků jsou i horský druh střevlíka *Nebria rufescens* a poddruh s výskytem v sudetských horách a Karpatech *Nebria jockischi hoepfneri* (BOHÁČ et al. 2007).

Ledovcové kary

Společenstva střevlíkovitých v krkonošských karech zastupuje jen málo druhů. Objevují se zde jak větší druhy *Carabus sylvestris*, *Carabus linnei*, *Carabus glabratus*, tak i menší *Amara erratica*, *Calathus melanocephalus* (BOHÁČ et al. 2007).

Subalpínská rašeliniště a prameniště

V prameništích a rašeliništích krkonošské arkoalpínské tundry žije řada ohrožených druhů brouků. Ze střevlíkovitých jde například o *Leistus piceus*, *Agonum erriceti*, nebo *Trechus amplipollis* (BOHÁČ et al. 2007).

BUCHAR et al. (1983) řadí *Agonum erriceti* mezi tyrfobionty, druh typický pouze pro rašeliniště. Z čtených druhů těchto biotopů zmiňují ČERNÝ et DOSKOČIL (1969) navíc ještě střevlíčky *Pterostichus nigrita*, *Pterostichus diligens* a *Patrobus assimilis*. OBENBERGER (1952) nachází pod kameny na vlhkých místech rašelinišť ojedinělé zástupce druhu *Nebria rufescens* v typické černé formě.

Lišejníková tundra nejvyšších vrcholů

Kvapníka *Amara erratica* a střevlíčka *Nebria rufescens* zmiňuje BUCHAR et al. (1983) jako zástupce čeledi střevlíkovitých žijící v nejvyšších partiích krkonošské arkticko-alpínské tundry. Často se vyskytujícími na skalních výchozech a sutích převážně poloh nad horní lesní hranicí označují ČERNÝ et DOSKOČIL (1969) druhy *Trechus striatulus*, *Carabus sylvestris*, střevlíčky *Amara erratica*, *Pterostichus negligens* a *Nebria rufescens*. *Trechus striatulus* jako hojný druh nad hranicí lesa a v alpínské zóně Českého hřebene i Vysokého Kola zmiňuje MARTIŠ (1971). Žije i ve východních Krkonoších, ve všech typech vegetace, nejvíce v klečových porostech (MATERNA et al. 2010).

BOHÁČ et al. (2007) uvádí *Pterostichus negligens* jako druh s výskytem pouze na suťovištích. MARTIŠ (1971) upozorňuje, že trvale a v nejpočetnější populaci žije jen v lokalitě Vysokého Kola. Uvádí také bohatý výskyt nejpočetnějšího druhu zdejší alpínské zóny *Carabus sylvestris*. *Notiophilus hypocrita* je typický v alpínské zóně, ale sestupuje i níže, ojediněle až na hranici lesa (HŮRKA 1958). Jako jeden z dominantních druhů v keříčkové a lišejníkové vegetaci alpínského pásma ve východních Krkonoších byl zjištěn *Notiophilus germinyi* (MATERNA et al. 2010).

4.2.4 Výzkumy střevlíkovitých brouků v alpínské zóně

Výskyt druhů a jejich vertikální distribuce od středních horských poloh až do nejvyšších okrásků alpínské zóny byly v Krkonoších poprvé podrobně zkoumal HŮRKA (1958). Metodou převážně ručního sběru byl získán materiál téměř 3000 kusů 91 druhů.

Alpínské pásmo bylo definováno jako díky abiotickým podmínkám jedinečné prostředí se specifickými druhy střevlíkovitých významnými svou zdejší hojností. Jejich představiteli jsou vlhkomilné druhy *Pterostichus negligens*, *Trechus striatulus* a *Nebria rufescens*, žijící pod kameny, nebo na okraji sněhových výležísek. Druhou významnou skupinu tvoří heliofilní druhy *Carabus sylvestris*, nebo *Notiophilus aquaticus* preferující otevřené prostory mimo uzavřené keřové porosty. Menším, ale specifickým biotopem jsou také vlhká místa, především rašeliniště, nebo prameniště s výskytem hygrofilních druhů jako *Patrobus assimilis*, nebo *Pterostichus diligens*, nebo *Pterostichus nigrita* (HŮRKA 1958). Ve výzkumu se tento autor zaměřil také na sběr larválního materiálu s jehož pomocí nastínil bionomii a způsob života vybraných druhů. Na tuto problematiku se zaměřil i MARTIŠ (1971).

Metodou sběru pomocí zemních pastí během tří sezón a pomocí pitev pohlavních orgánů získaného materiálu podrobně charakterizoval ekologické nároky a sezónní i denní rytmiku čtyř vybraných významných druhů alpinské zóny západních Krkonoš: *Pterostichus negligens*, *Nebria rufescens*, *Carabus sylvestris* a *Patrobus assimilis*. Především z důvodu extrémních podmínek, panujících díky převládajícím západním větrům umocněných reliéfem pohoří – Anemo-orografických systémů (JENÍK 1961), které podmiňují hojný výskyt těchto druhů, se zaměřil na vrcholovou plošinu Vysokého kola. Prostředí je klimaticky podobné Sněžce, s průměrnou roční teplotou okolo 1 °C. Zemní pasti byly rozmístěny po celé lokalitě, ale zmíněné druhy indikovaly klimaticky nejdrsnější okrsky s rostlinnou asociací Cetrario-Festucetum-supinae (JENÍK 1961), poblíž hrany Sněžných jam (Obrázek 14) a u samotného vrcholu, obklopeného žulovou sutí. V případě druhu *Patrobus assimilis* pak zamokřený okrsek s pramenem potoka a porostem rašeliníku. Tato stanovištní rozmístění jsou důkazem významu abiotických faktorů, především vlhkosti a teploty (MARTIŠ 1971).

Autor zdokumentoval ale i biocenózy střevlíkovitých brouků v oblasti Českého hřebene – vrcholové partie Kotle (1435 m n. m.) a Harrachových kamenů (1421 m n. m.) a také ledovcového dvojkaru Kotelních jam (1100–1400 m n. m.). V souvislosti s imisní kalamitou proběhly v dalších desetiletích srovnávací studie (MARTIŠ 1996).



Obrázek 14: Návětrná plošina Vysokého kola (1509 m n. m.) v pohledu od Sněžných jam. Jedna z klimaticky nejextrémnějších lokalit krkonošské alpinské zóny, indikovaná rostlinnou asociací Cetrario festucetum supinae a výskytem chladnomilných druhů střevlíků.

Zdroj: vlastní zpracování 23. 11. 2020

Výskyt významných druhů alpské zóny západních Krkonoš se pokusila potvrdit výzkumem v alpském stupni na východě pohoří PLŮCHOVÁ (2019). Předpoklady se potvrdily pouze u euryvalentního druhu *Carabus sylvestris*, který byl nejpočetnější na Studniční a Luční hoře, ale na Sněžce už byl nalezen v počtu pouhých pěti jedinců.

Nepotvrdily se tak někdejší nálezy druhu *Pterostichus negligens* ze všech těchto lokalit (HŮRKA 1958). Zemní pasti odhalily výraznou dominanci jiného druhu, který se vyskytuje i v západních Krkonoších – *Pterostichus unctulatus*. Bylo také objeveno pět nových druhů, v Krkonoších dosud nenalezených. Srovnání výsledků s předchozími výzkumy ukázalo, i přes podobné přírodní podmínky, menší druhovou pestrost oproti lokalitám západních Krkonoš (PLŮCHOVÁ 2019).

Chladnomilný druh s četným výskytem v alpské zóně Vysokého Kola *Pterostichus negligens* byl na Studniční hoře nalezen ve vyfoukávaných lišejníkových okrscích v počtu dvou kusů při výzkumu MATERNY et al. (2010). Tato studie byla zaměřena na horizontální distribuci epigeické fauny včetně střevlíků v různých typech vegetace zdejšího alpského pásma. Jednalo se i o srovnávací výzkum podobných typů tundrového prostředí ve Skandinávii. Konkrétně v jižním Norsku (Hardangervidda, cca 1200 m n. m.) a severním Švédsku (Abisko, cca 990 m n. m.).

Ze střevlíkovitých byl ve všech třech tundrových oblastech zjištěn pouze cirkumboreální druh *Notiophilus aquaticus*, který se vyskytuje v nejdřívější zóně Vysokého kola, odkud ho uvádí MARTIŠ (1975). Tomu odpovídá i výskyt na Studniční hoře, kde byl zachycen ve vyfoukávaných lišejníkových společenstvech, objevil se však také v travinném smilkovém porostu. Jako typický pro alpskou zónu celých Krkonoš ho uvádí také HŮRKA (1958). V obou severských oblastech se vyskytoval téměř ve všech typech vegetací. V ČR je hojný i v nižších oblastech, na spíše vlhčích biotopech lesů a vřesovišť (HŮRKA 1996).

Také v tomto výzkumu na vrcholu a svazích Studniční hory (1550-1420 m n. m.) dominoval druh hojný v alpské zóně západních Krkonoš *Carabus sylvestris*, který kromě zamokřených ploch nechyběl na žádném typu vegetace. Ve Skandinávii se tento druh nevyskytuje. Naopak pouze na rašelinné půdě byl zjištěn další významný druh západních Krkonoš *Patrobus assimilis* (2,9 %). Společně s dalšími dvěma hygrofilními druhy *Pterostichus rhaeticus* a *Agonum fuliginosum* zaznamenal ale pouze subdominantní výskyt.

Patrobus assimilis byl kromě keřových společenstev nalezen ve všech typech vegetace v Norsku (MATERNA et al. 2010).

Poslední z významných střevlíků Vysokého Kola *Nebria rufescens* na Studniční hoře chyběl zcela. Byl nalezen pouze v travinné vegetaci ve švédském Abisku a to pouze v jediném exempláři (MATERNA et al. 2010).

4.2.5 Významné druhy střevlíkovitých v extrémních polohách Krkonoš

Nejvýznamnější z brouků vyskytujících se v Krkonoších jsou tzv. glaciální relikty, severské (boreální) druhy, které mají souvislý areál výskytu na severu Evropy, zatímco ve střední Evropě, včetně Krkonoš, se vyskytují ostrůvkovitě od ledových dob pleistocénu (BOHÁČ et al. 2007).

U těchto druhů rozlišujeme označení **boreomontánní**, **boreoalpinní**, nebo **arktoalpinní** podle výskytu od nižší nadmořské výšky hor a nižší zeměpisné šířky severských oblastí, po nejvyšší horské polohy a nejvzdálenější oblasti na vysokém severu. Dalším typem rozšíření brouků v Krkonoších jsou druhy alpské (horského původu), vyskytující se i v jiných středoevropských pohořích (Alpy, Karpaty), ale jejich výskyt již nedosahuje do severoevropských zemí (BOHÁČ et al. 2007).

Následující čtyři druhy můžeme jednoznačně označit za nejvýznamnější v biocenóze střevlíkovitých brouků nejdrsnějších poloh alpínské zóny Krkonoš.

MARTIŠ (1975) je na základě svých výzkumů považuje za rozšířené druhy typické pro tyto vrcholové partie nejvyššího českého pohoří. I přes rozdíly jejich původních areálů rozšíření před posledním chladným obdobím glaciálu (*Nebria rufescens* – lesy Skandinávie, *Pterostichus negligens* - patrně sibiřská tajga, *Patrobus assimilis* – vlhké plochy severní Evropy, *Carabus sylvestris* – středoevropské horské lesy), předpokládá jejich kolonizaci krkonošské alpínské zóny v různých dobách čtvrtohorních zalednění.

První tři z těchto druhů můžeme označit za glaciální relikty.

Druh *Pterostichus unctulatus* byl do přehledu zařazen z důvodu početného výskytu ve většině oblastí krkonošské alpínské zóny. Druh *L. montanus* ssp. *corconticus* je dosud jediným endemickým druhem vyskytujícím se v Krkonoších.

***Nebria rufescens* (Stroem 1768)**

Glaciální reliktní druh. Je známý také pod českým jménem střevlíček rezavý (KOCIÁNOVÁ et al. 2015).

Eurytopní hygrofilní druh žijící podél kamenitých a štěrkových břehů potoků a řek, od alpského až do lesního pásma a na horských loukách. Vyhledává mech a mrtvé dřevo (KOCH 1989). Podle HŮRKY (1996) má cirkumboreální areál, v Evropě s arктоalpinním rozšířením. Před posledním zaledněním rozšířen v severní Skandinávii (MARTIŠ 1975), kde se vyskytuje i v současnosti. To potvrdili, při srovnávacím průzkumu skandinávské a krkonošské tundry, nálezem v Abisku na severu Švédska MATERNA et al. (2010). Jak uvádí HŮRKA (1996) v rámci středoevropské „horské části“ svého areálu rozšíření se tento druh hojně vyskytuje především v alpském pásmu sudetských a karpatských pohoří (Příloha 1).

Výskyt ve formě *balbii*, černé s červenými nohama, zjistil v mokřinách, poblíž rašelinišť a od pramene vodních toků až k výškové hranici 700 m, v Krkonoších HŮRKA (1958). V úseku (800-1000 m n. m.) se štěrkovými břehy objevil příhodné podmínky pro vývoj larev. Časté nálezy této barevné aberace zmiňuje OBENBERGER (1952) v alpském pásmu východních Krkonoš ale i níže, blízko pramene Bílého Labe a Luční boudy. Podle jeho zjištění se do těchto míst stahují vlhkomilné druhy k dlouho ležícím sněhovým polím. Ve východních Krkonoších nebyl ve výzkumech v poslední době zaznamenán (MATERNA et al. 2010; PLŮCHOVÁ 2019).

Výrazné maximum tohoto druhu v Krkonoších zjistil MARTIŠ (1975) na Vysokém Kole. Udává zde však převážně rufinní formu *N. rufescens* jako vysoce stenovalentní, vázanou jen do nejextrémnějších okrásků této lokality v alpské zóně, s aktivitou jen v nejchladnějších nočních hodinách a maximálním výskytem pouze v části sezony zasahující i do chladnějších červnových dní. Přes den jsou brouci skrytí pod kameny (např. BURAKOWSKI et al. 1973). Tato barevná forma (Obrázek 15) je charakteristická červenohnědými krovkami a černými nohama (MARTIŠ 1972). Velikost těla udává HŮRKA (1996) od 8,6 do 11,8 mm.



Obrázek 15: střevlíček rezavý *Nebria rufescens*

Zdroj: Jan Vaněk

Na základě svých pozorování řadí MARTIŠ (1971) tento druh k podzimnímu vývojovému typu. Podle nálezů dosud nevybarvených jedinců při červencových nočních pozorování a pitev pohlavních orgánů, předpokládá v tomto období líhnutí nové generace imag. Zajímavá je absence nově vylíhnutých jedinců v zemních pastech. Přezimují také již jednou reprodukčně aktivní samice, dále samci a larvy většinou třetího instaru (vývojové fáze). Po rychlém vývoji pohlavních orgánů a kopulaci, dochází od konce května do počátku července ke kladení vajec. Během letních měsíců dochází zřejmě k líhnutí a vývoji larev až do podzimního převážně třetího instaru. Výše zmíněná výrazná červnová aktivita souvisí nejspíš hlavně s reprodukcí.

***Patrobus assimilis* (Chaudoir 1844)**

Střevlíček, vázaný pouze na rašeliniště a mokřadní biotopy (Obrázek 16). Ukryvá se pod kameny a v tlející vegetaci (KOCH 1989). Druh eurosibiřského původu s boreomontánním rozšířením. Průměrná velikost je 7,8 mm (HŮRKA 1996).



Obrázek 16: *Patrobus assimilis*

Zdroj: Jan Vaněk

Ve střední Evropě je považován za glaciální relikv, vyskytuje se lokálně, na vlhkých, nezastíněných biotopech v horách, nebo v chladných a vlhkých místech pahorkatin (HŮRKA 1996) (Příloha 2). V Krkonoších nalézán poblíž rašelinišť v alpinském bezlesí (Pančická, Labská, Bílá louka), ale i u lesních rašelinišť na Černé hoře jej našel HŮRKA (1958).

U tohoto druhu zjistil MARTIŠ (1975) dvě maxima ve výskytu. První již od druhé poloviny května až v červnu (podle začátku vegetační sezóny), patrně souvisí s rozmnožováním. Přezimující, již jednou kladoucí samice jsou postupně vystřídány samicemi s prvním reprodukčním cyklem. Klade probíhá až do počátku července. Letní, hlavně srpnové, minimum ve výskytu nastává nejspíš z důvodu estivace (letní spánek) během suchého a teplého počasí. Druhý početný výskyt byl zaznamenán až v září a říjnu. Je vyvolán zřejmě rozptylem čerstvě vylíhnutých jedinců. Jak dodává, jde o silně hygromilní druh, což ukazuje preference vlhkých biotopů a také výrazná aktivita spojená se sezónní rytmikou (kopulace, líhnutí) směřovaná do vlhkých a zároveň dostatečně teplých období.

Z těchto důvodů nepředpokládá MARTIŠ (1971) možnost vývoje během jedné sezóny, která se vzhledem k pozdnímu, podzimnímu výskytu jedinců nové generace nabízí. Nově vylíhnutá imaga pochází dle něj z již přezimujících larev, které během suchého léta prodělali již zmíněnou diapauzu. Při sledování denní rytmiky je dle něj, na základě nálezů brouků za světla pod kameny, uvažována spíše noční aktivita.

Patrobus assimilis, jako téměř ohrožený, jedním ze tří nově zařazených druhů střevlíkovitých mezi ohrožené v Červeném seznamu ohrožených druhů České republiky (VESELÝ et al., 2017).

***Pterostichus negligens* (Sturm 1824)**



Obrázek 17: *Pterostichus negligens*

Zdroj: Vojtěch Rýznar, 13.9. 2014

„Specialitou vysokohorské oblasti Krkonoš“ nazývá tento druh OBENBERGER (1952). Jedná se o vzácný studenomilný druh, jeden ze tří středoevropských druhů holarktického podrodu *Cryobius* (HŮRKA 1996). Podle HŮRKY (1958) jde o reliktní staršího zalednění s borealpinním rozšířením (Obrázek 17). Je možné, že jde o druh příbuzný, nebo zástupný s některými sibiřskými druhy (*Pterostichus kaninensis* Poppius 1906), žijícími na severu Ruska (např. LINHART et al., 2015; MARTIŠ 1975 ex MAŘAN 1972, ústní sdělení; HŮRKA 1958). Při uvažovaném přežití posledního glaciálu ve středoevropských horách, došlo zřejmě k jeho oddělení od sibiřských populací (MARTIŠ 1975 ex MAŘAN 1972, ústní sdělení).

Žije v alpinském pásmu středoevropských hor a v kamenitých sutích pahorkatin v Německu, České republice, Polsku, na Slovensku a Ukrajině (HŮRKA 1996). Jak uvádí např. SMETANA (1950), je *Pterostichus negligens* druhem horským, žijícím převážně pod kameny, nebo na okraji sněhových polí. Podle BURAKOWSKI et al. (1974) se v sudetských pohořích vyskytuje od nadm. výšky 1150 m, v Beskydech od 1000 m n. m. a v Tatrách hlavně v klečovém pásmu. Nejčtenější nálezy z polského území udává tento autor právě z Krkonoš a Vysokých Tater.

Výskyt v nižších polohách hor, většinou kolem 700–800 m n. m., je spíše ojedinělý (SMETANA 1950). V České republice byly nálezy zaznamenány mimo Krkonoše např. v Krušných a Lužických horách, Králickém Sněžníku, nebo Českém středohoří (Příloha 3). Jde většinou o severně orientované kamenné sutě (HŮRKA 1996). Nálezy v těchto biotopech jsou zaznamenány i z nižších poloh (380-550 m n. m.). Přežití druhu od ústupu kontinentálního ledovce zde umožňuje specifické mikroklima tzv. podmrzajících sutí (LINHART et al., 2015).

I když se jedná o druh s výskytem v pohoří Variského oblouku (pohoří Sudet a Karpat), početný výskyt je hlášen ze sudetských pohoří prakticky jen z Krkonoš, a z karpatských jen z Vysokých Tater (SMETANA 1950). Ve světle těchto údajů má *Pterostichus negligens* blízko k označení endemit (MARTIŠ 1975). Pozoruhodný a zatím ojedinělý je jeho nález na jihu České republiky na Šumavě (RŮŽIČKA 1988). Jak konstatují (LINHART et al., 2015) jde o nejjižnější místo výskytu tohoto druhu v rámci jeho areálu rozšíření.

V Krkonoších je nejpočetněji zastoupen na plošině mezi vrcholem Vysokého kola a hranou Sněžných jam (HŮRKA 1958). To dokládá i MARTIŠ (1975, 1996) a zdůrazňuje úzkou vazbu na klimaticky nejextrémnější okrsky zdejší alpínské zóny.

Ojedinělý nález ve Velké Kotelní jámě, který udává SMETANA (1950), ve svém výzkumu nepotvrdil. V alpínské zóně východních Krkonoš už je výskyt tohoto druhu poněkud sporadičtější. Nálezy HŮRKY (1958) na Sněžce a Luční hoře nebyly při průzkumu PLŮCHOVÉ (2019) potvrzeny. Ojedinělé nálezy na Studniční hoře zaznamenali HŮRKA (1958) a MATERNA et al. (2010). Výskyt na okraji dlouho ležícího sněhového pole na svahu do Modrého dolu tu udává SMETANA (1950). V hojném počtu byl tento druh nalézán OBENBERGEREM (1952) na podobném místě, podél odtávajícího sněhového pole na severním svahu Luční hory. Tento biotop s četným výskytem hmyzu přirovnává k prostředí na okraji ledovců a sněhových polí např. v Alpách.

Život v oddělených populacích se projevuje v délce těla. Nejníže (České středohoří) žijící populace dosahuje největší délky: 9,3 mm. Je tedy větší oproti standardnímu průměru: 8,6 mm. *Pterostichus negligens* je (jako většina druhů) brachypterní (HŮRKA 1996). Jde o brouka černé barvy s nohama smolně hnědými (KULT 1947). SMETANA (1950) upozorňuje na spíše červenohnědé zbarvení nohou u některých nálezů, které je ale častější u exemplářů z karpatských pohoří, hlavně z V. Tater. Zde pak na základě dalších odlišností od krkonošských nálezů, popsal tento autor nový poddruh *patris*.

Na základě svých výzkumů v oblasti Vysokého kola potvrzuje MARTIŠ (1975) názor Hůrky (MARTIŠ 1975 ex HŮRKA 1972, ústní sdělení), že v tomto případě jde o druh s jarním vývojovým typem, bez nutné hibernace larev. Výsledky pitev ukázaly, že u tohoto druhu přezimují jedinci na podzim vylíhlé generace a předpokládá se, že celý vývoj může, v závislosti na klimatických podmínkách, proběhnout během jedné sezony (MARTIŠ 1971). *Pterostichus negligens* je výrazně stenotopní vlhkomilný druh (KOCH 1989). Vysoké nároky na vlhkost a chlad dokládají zaznamenané vrcholy ve výskytu tohoto druhu; v polovině června a nižší pak v srpnu. Ukazují tak preferenci každoročních chladnějších period – v prvním případě studenějšího deštivého období v červnu (MARTIŠ 1971).

***Carabus sylvestris* (Panzer 1793)**

Někdy uváděný pod českým názvem střevlík lesní. Jde o značně eurytopní, lesní druh, vyskytující se od montánního do subalpínského pásma, ve smrkových lesích i na horských loukách (Příloha 4). V Alpách až do klečového pásma, u horských rašelinišť. Preferuje mrtvé dřevo (KOCH 1989).

Brouk střeoevropských hor, kde se vyskytuje v několika poddruzích. V České republice se vyskytuje poddruh shora většinou měděné barvy, někdy lehce do černa, bronzova, nebo do zelena (Obrázek 18). Dosahuje velikosti 17-25 mm, žije v horských lesích a alpínském pásmu. (HŮRKA 1996).

Ve výzkumu změn velikosti těla střevlíkovitých podél výškového gradientu, který kromě dalších střeoevropských pohoří probíhal také ve východních Krkonoších, byl u druhu *Carabus sylvestris* zjištěn mírný nárůst odchylek ve velikosti těla uvnitř populací s růstem nadmořské výšky. S růstem nadmořské výšky se ale, na rozdíl od jiných druhů v tomto výzkumu, velikost těla výrazně nezmenšovala (BARANOVSKÁ et al., 2019).

Podle MARTIŠE (1971) se jedná o výrazně nejpočetnější druh alpské zóny s maximem výskytu v nejextrémnějších okresech, kde byl nalézán převážně v černé formě. Početné nálezy na Studniční hoře ve východních Krkonoších zaznamenali MATERNA et al. (2010). Tento druh zde chyběl jen v mokřadním biotopu. Stejně výsledky tu zjistila i PLŮCHOVÁ (2019) s podobnými hodnotami i na sousední Luční hoře. Naopak na závětrné straně Sněžky zachytily pasti pouze pět jedinců tohoto jinak hojného taxonu.

HŮRKA (1958) zjistil, že jde o podzimní vývojový typ (s pravidelně přezimujícími larvami). MARTIŠ (1971) zaznamenal ve svých pozorováních denní dynamiky v teplých červencových nocích výrazný výskyt při poklesu teplot a vyšší vlhkosti zhruba mezi 22-2 hodinou. Za světla v teplejším počasí byli brouci nalézáni ve strnulém stavu pod kameny. V chladnějším počasí se patrně ukryli do větší hloubky. Kopulace za světla byla zjištěna v celkem suchém a teplém počasí na začátku sezony, tj. na přelomu května a června. MARTIŠ (1971) z pozorování usuzuje, že druhy *Carabus sylvestris* a *Nebria rufescens* vyhledávají k aktivitě teploty až od cca 6 do 15 °C. Nižší teploty těmto broukům nevyhovují.

Vrcholy ve výskytu dospělých jedinců tohoto druhu v pastech byly zjištěny zhruba od poloviny května do poloviny června, případně déle při delším trvání zimy, druhé maximum pak v červenci až polovině srpna. Tato maxima se zdají být vázána na teplejší počasí. To potvrzuje i období minimálního výskytu a poklesu teplot v polovině června. První maximum souvisí s hledáním potravy a kopulací. Společně s larvami II. a III. instaru a samci, hlavně nové generace, přezimují i samice, které již jednou kladly a samice nové generace (MARTIŠ 1971).

V chladnějším období od poloviny června samice po kopulaci nejspíše kladou. Ze zakuklených larev, které přezimovaly z minulé sezóny, se postupně v druhém maximu na konci července a počátku srpna líhnou zatím pohlavně nezralí jedinci další generace. V této době se také z nakladených vajíček líhnou larvy, které se postupně vyvíjí do dalších instarů a přezimují (MARTIŠ 1971).

Na základě těchto poznatků a díky nálezům v různých typech biotopů tento autor soudí, že díky své adaptabilitě se *Carabus sylvestris* mohl po ústupu ledovců v postglaciálu období rozšířit z lesních biotopů do alpské zóny krkonošské tundry, kde je v současnosti zaznamenáván jeho největší výskyt.



Obrázek 18: stěvlík lesní *Carabus sylvestris*

Zdroj: Jan Vaněk

Pterostichus unctulatus (Duftschmid, 1812)

Eurytopní druh žijící na jihovýchodě Evropy a v Alpách. Vyskytuje se v horských lesích, a vystupuje až do alpského pásma. Vyhledává lesní biotopy, žije v hrabance, nebo tlejícím dřevě (KOCH 1989). Brachypterní brouk černé až načervenalé hnědé barvy, průměrné velikosti 6,9 mm. Vyskytuje se od hor až po pahorkatiny. V ČR a SR je početný v horských lesích sudetských pohoří Beskyd a Karpat (HŮRKA 1996).

Podle HŮRKY (1958) nejrozšířenější druh v Krkonoších s maximem v subalpínské zóně, často vystupuje až do alpské zóny. 6.7. 1957 byla pozorována kopulace v subalpínské zóně (HŮRKA 1958). Výrazně eudominantní výskyt (60 %) byl zjištěn na Sněžce (PLŮCHOVÁ 2019).

Krkonošský endemit

Významná pro Krkonoše je přítomnost modře zbarveného druhu *Leistus montanus* v sutích alpské zóny české i polské části hor (Obrázek 19). V Krkonoších velmi vzácný, ale typický pro alpské pásmo (HŮRKA 1958). V roce 1999 popsali v Krkonoších FARKAČ et FASSATI nový poddruh rodu *Leistus*, *Leistus montanus* ssp. *corconticus*, který je považován za jediný krkonošský endemit mezi stěvlíky (BOHÁČ et al. 2007).



Obrázek 17: *Leistus montanus* ssp. *corconticus*.

Zdroj: Vojtěch Rýznar, 5. 7. 2015

4.2.6 Negativní vlivy na životní podmínky střevlíkovitých brouků

Přibližně od roku 1977 se začalo v Krkonoších projevovat poškození smrkových porostů imisemi SO₂, a spadem odkyselujících sloučenin, později vygradované hmyzími kalamitami. Důsledkem byla těžba rozsáhlých porostů převážně smrkových lesů. I když došlo k razantnímu poklesu imisí i atmosférických depozic, poškození lesů trvá díky půdě ochuzené o živiny, které bránily nadměrnému okyselení (VACEK 2007).

Oblasti západních Krkonoš, včetně oblastí nad horní hranicí lesa, byly vzhledem k umístění většiny emisních zdrojů a směru převládajících větrů, vyhodnoceny jako nejohroženější (MARTIŠ 1996).

V letech 1994-96 proběhl srovnávací výzkum, jehož hlavním cílem bylo zjistit reakci biocenóz střevlíkovitých brouků na následky imisní kalamity. Výsledná zjištění přinesla oproti rokům 1969-1971 překvapivý pokles v početnosti výskytu. Navzdory tehdejšímu počtu 6650 brouků bylo získáno sotva poloviční množství jedinců. Nedošlo však ke změně druhové skladby, včetně přítomnosti významných druhů (MARTIŠ 1996).

V několika průzkumech (např. KAŠÁK et al. 2013) byl zjištěn negativní vliv sjezdových tratí na přítomnost stenotopních reliktních druhů, což naznačuje degradaci těchto ploch. V Krkonoších byl tento stav zkoumal VONIČKA (2007) na odlesněných svazích lyžařských sjezdovek a vleků Medvědína, ležícími v polohách pod horní lesní hranicí. V Krkonoších však na některých místech sjezdové tratě zasahují až do pásma nad horní hranici lesa (Lysá hora).

Specifické prostředí alpského bezlesí je z pohledu vegetace, kromě mechorostů, lišejníků, bylin, či trav, v subalpinském pásmu utvářeno zejména zastoupením smilky a borovice kleče. Toto prostředí, zvané kryto-vegetační zóna krkonošské arkticko-alpické tundry (SOUKUPOVÁ et al. 1995), pojímá obě náhorní plošiny a svahy přilehlých vrcholů v nadmořské výšce 1300 až 1480 m n. m. Rozloha západní části činí 12,7 km² a východní pak 23,6 km². Optimálnější podmínky, oproti lišejníkové tundře nejvyšších vrcholů Krkonoš, umožnily během postglaciálu a postupně i holocénu rozvoj vegetačního pokryvu na těchto plochách, který je do velké míry tvořen právě borovicí klečí. Nepochopení původu a rozsahu tohoto pokryvu později vedlo k nesprávným rozhodnutím při opětovné výsadbě kleče (ŠTURSA et WILD 2014).

Na české straně Krkonoš došlo zásahy člověka v minulosti ke snížení porostů kleče o více než 900 ha. Po uhynutí velké části nepůvodních porostů, které byly vysazeny na počátku 20. stol. (jen v oblasti pramenů Labe šlo o 300 ha) se udály i další pokusy o výsadbu mezi světovými válkami (LOKVENC 1969).

Podle příkladu z Alp je původ prostorového uspořádání smilkových trávníků a klečových porostů vysvětlován růstovými limity a řidnutím porostů kleče se stoupající nadmořskou výškou (ŠTURSA et WILD 2014). Druhá hypotéza, založená na měření růstových parametrů kleče posouzeným prostřednictvím historických leteckých snímků, tvrdí, že růstové poměry těchto porostů reguluje smilkový trávník. Kleč je jeho tlakem nucena soustředit generativní obnovu jen do odumřelých míst uvnitř svých porostů (WILD et WINKLER 2008).

Nicméně rozšiřující se zápoje vysazených porostů kleče by mohly na některých místech působit na změnu mikroklimatu a tím vytlačit některé vzácné a citlivé druhy (ŠTURSA et WILD 2014). K podobnému ohrožení rozrůstající klečí by došlo i v případě tzv. mrazového třídění kamenitého povrchu ve vrcholových zónách. Kleč by zabránila střídání teplot, potřebnému pro tyto procesy (TREML et KŘÍŽEK 2006). Několikaletý interdisciplinární průzkum přinesl poznatky, na jejichž základě byl vypracován plán péče o krkonošskou tundru. Ten sice na některých kritických místech nařizuje redukci vysazených porostů kleče, ale respektuje její důležitou roli ve společenství se smilkou v tomto unikátním prostředí (ŠTURSA et WILD 2014).

Vliv rozrůstající se nepůvodní kleče na výskyt střevlíkovitých brouků a určitou podobnost s Krkonošemi by mohl naznačit průzkum ve druhém nejvyšším sudetském pohoří, v alpinském bezlesí Hrubého Jeseníku.

KAŠÁK et al. (2015) zjistili pokles diverzity druhů směrem od okrajů zápoje. S přibývajícím stářím porostu také ubývalo početnosti výskytu střevlíků. Podle těchto autorů by mohl být příčinou poklesu výskytu masožravých druhů úbytek bylinného podrostu a tím i výskytu býložravého hmyzu. Pokles zde byl zaznamenán např. u *Carabus sylvestris*, *Amara erratica*, nebo *Cychrus caraboides*. Hustý zápoj kleče naopak vyhovoval druhům vázaným na stabilní a vlhčí lesní mikroklíma: *Pterostichu unctulatus*, *Trechus striatulus*, *Leistus ferrugineus*. Celkově autoři hodnotí expanzi nepůvodní kleče do bezlesních zón negativně a navrhují její redukci. MARTIŠ (1975) nachází v pastech v blízkosti kleče v okrcích alpinské zóny západních Krkonoš, převážně druhy pronikající sem nižších lesních poloh. Negativní vliv šíření kleče signalizuje i jeho doporučení zabránit další výsadbě a případně redukovat její rozrůstání v lokalitách Labské a Pančické louky (MARTIŠ 1996).

Obávaným rizikem pro krkonošský stupeň alpského bezlesí je intenzivní turistický ruch. Jeho nezbytným projevem je rozsah a stav cestní sítě. VÍTKOVÁ et al. (1999) konstatuje, že u turistických cest má na přírodní ekosystémy větší vliv materiál, který byl použit ke zpevnění cesty než samotný turistický provoz. Dříve používaný alochtonní bazický materiál může vlivem přivalových dešťů prostřednictvím eroze způsobit změny ve složení vegetace až 250 m od cesty.

Turistická zátěž je v současné době enormní. Na počátku tohoto století vykazovaly Krkonoše 8 milionů návštěvníků ročně. I citlivé oblasti alpského bezlesí jsou zasaženy přímými důsledky v podobě sešlapu vegetace, chůzí mimo stezky a následnou erozí, nebo třeba zavlékáním semen potenciální invazních druhů rostlin (ŠTURSA 2007b). Vysokou návštěvnost v oblasti Kotelných jam a po uzavřených cestách přes vrchoviště Labské a Pančické louky zaznamenal MARTIŠ (1996). Navrhuje zvážit přístupnost vrcholových partií Kotle a Vysokého Kola s odborným průvodcem. PLŮCHOVÁ (2019) po výzkumu střevlíkovitých ve východních Krkonoších doporučuje dodržení stávající zonace a nadále vyloučit přímý přístup přes vrcholové partie hor.

4.2.7 Hodnocení kvality lokalit na základě výskytu reliktních druhů

Využití střevlíkovitých brouků k bioindikaci změn prostředí bylo založeno na principu, který byl jako první použit u pavouků. Jedná se o jejich rozdělení do skupin podle jejich citlivosti vzhledem k určitému typu prostředí a schopnosti reagovat na změnu jeho kvality (HŮRKA et al. 1996).

Organismus střevlíkovitých brouků ukazuje velkou citlivost na různé chemické látky, např. herbicidy, nebo na umělá hnojiva. Známa je i citlivost řady druhů na změnu pH a střevlíci mohou indikovat změnu vlhkosti prostředí (HŮRKA 1996). Všech 526 druhů známých v České republice bylo HŮRKOU et al. (1996) rozděleno do tří kategorií:

- **skupina R** (reliktní, 174 druhů; 33,1 %) - druhy většinou vzácné, vázané na přirozené typy ekosystémů s minimálním antropogenním ovlivněním. Do této skupiny můžeme zařadit zbytky přirozených lesních porostů, skalní stepi, močály, nebo suťoviště. Patří sem i druhy s arктоalpinním a boreomontánním rozšířením.
- **skupina A** (adaptabilní, 259 druhů; 49,2 % taxonů) - druhy s širší ekologickou valencí, schopné osídlit i méně kvalitní, nebo dobře rekultivované biotopy, což je například většina lesních porostů, břehy vod, nebo louky a pastviny.
- **skupina E** (eurytopní; 93 druhů; 17,7 %) - zahrnuje značně přizpůsobivé druhy obývající i antropogenně poškozenou, nebo nestabilní krajinu. Do této skupiny počítáme i různě expansivní taxony.

Zařazení druhů do jednotlivých kategorií se odvíjí od geograficko-klimatických podmínek a platí tedy jen pro specifické území. V tomto případě pro Českou republiku. Po zařazení determinovaných druhů do skupin naznačuje kvalitu zkoumané lokality určitý (co nejvyšší) počet druhů R, převaha druhů A, a minimum druhů E. Zhoršující se kvalitu prostředí signalizuje úbytek druhů R, až k úplnému vymizení, pokles počtu druhů A, a narůstající převaha druhů E. Procentuální vyjádření podílu druhů všech skupin vypovídá o kvalitě hodnoceného území. Opakováním průzkumu po určité době, můžeme sledovat případné změny (HŮRKA et al. 1996).

Zařazení nejvýznamnějších druhů střevlíkovitých brouků Krkonošské arкто-alpínské tundry do bioindikačních skupin vypadá takto:

- *Nebria rufescens* (Stroem 1768) – kategorie R
- *Patrobus assimilis* (Chaudoir 1844) – kategorie R
- *Pterostichus negligens* (Sturm 1824) – kategorie R
- *Carabus sylvestris* (Panzer 1793) – kategorie A
- *Pterostichus unctulatus* (Duftschmid, 1812) – kategorie A

Hodnocení pomocí bioindikace bylo využito při zoologickém průzkumu plánovaných nových částí skiareálu na svahu Medvědína ve Špindlerově Mlýně. Jako bioindikačně významná skupina byli využiti také střevlíkovití. Ze 45 zjištěných druhů byly nalezeny čtyři druhy kategorie R-reliktní. Tři z nich se vyskytovaly v klimaxové smrčtině na vrchu Medvědína (1230 m n. m.) a indikovaly tak původní lesní porosty. Jednalo se o druhy *Cychrus attenuatus*, *Pterostichus rufitarsis cordatus* a *Trechus striatulus*. Další reliktní druh *Nebria rufescens* byl nalezen, spolu s dalším významným druhem *Nebria jockischii hoepfneri*, na břehu potoka na jižním svahu Medvědína v nadm. výšce kolem 900 m. *Cychrus attenuatus* byl nalezen ještě v přirozených smíšených porostech v nižších polohách jižního svahu Medvědína. Lokalita byla vyhodnocena jako cenná a slabě ovlivněná. Reliktní druhy se však nenacházely na otevřených plochách sjezdových tratí a přiléhajících smrkových monokulturních lesních porostech. (VONIČKA 2007).

Hodnocení kvality přírody v alpinském pásmu východních Krkonoš provedla PLŮCHOVÁ (2019). Z dvaceti nalezených druhů, kdy ani jeden nebyl reliktní, byla většina zařazena do kategorie A – adaptabilních. Výpočet indexu antropogenního ovlivnění podle NENADÁLA (1998) vyhodnotil všechny lokality jako středně ovlivněné. Mírně vyšší kvalita prostředí se díky nejnižší návštěvnosti potvrdila na Luční hoře.

5. Diskuze

Horské prostředí je unikátním typem ekosystému s velkým významem pro člověka i celý život na Zemi. Jeho význam je například ve vlivu na kyslíkovou bilanci, díky zachovalým horským lesům, které někde díky své nepřístupnosti nejsou ani příliš vhodné pro intenzivní hospodářské využití.

Horské lesy se značnou mírou podílejí na akumulaci atmosférických srážek, které jsou v horách časté, a díky tomu ovlivňují i hladinu spodních vod. Že si tyto ekosystémy zaslouží naši pozornost a ochranu ukázala i nedávná imisní kalamita, která se v Krkonoších projevila sledem událostí, jež vyústily v degradaci lesních porostů i změny v druhové skladbě (KRNAP 2010c). Střevlíkovití brouci (Coleoptera: Carabidae) jsou významnou čeledí brouků, která patří k nejrozšířenějším a nejprozkoumanějším na světě (HŮRKA 1996) a je jednou nejužitečnějších modelových skupin hmyzu pro biologické výzkumy (KOTZE et al. 2011).

O preferenci stanoviště patrně nejvíce rozhoduje mikroklima a potravní nabídka. Některé druhy jsou vázány i na kvalitu půdy, nebo geologického podloží. Zásadní vliv abiotických faktorů se projevuje v podmínkách horského prostředí s velkou heterogenitou terénu s různými mikroklimatickými podmínkami, které jsou vyjádřeny vegetačním pokryvem. Ten však nemá pro střevlíky zásadní vliv, jelikož v různých mikroklimatických podmínkách v obdobném prostředí se lišily výsledky sběrů (MARTIŠ 1975). Jednoznačný vliv různých typů vegetace alpinské tundry se nepodařilo potvrdit ani při srovnávací studii epigeické fauny krkonošské a skandinávské tundrové vegetace (MATERNA et al. 2010). Podle BECKERS et al. (2017) je distribuce střevlíků v alpinské zóně řízena nadmořskou výškou a dynamikou sněhové pokrývky v různých časoprostorových měřítcích. Vzhledem k výrazným účinkům klimatických proměnných, jako vzestup teploty a úbytek sněhových srážek v horských lokalitách s minimální sněhovou pokrývkou, se dají očekávat posuny v distribuci, množství a aktivitě druhů. Roli reliéfu terénu ve stanovištních preferencích studovali v Dolomitech GOBBI et al. (2021). Zjistili mj. výraznou preferenci typu terénních forem u BEP (brachypterní, endemit, predátor) druhů. Tyto druhy charakteristické pro vysokohorské biotopy preferovaly především suťové svahy.

Současná klimatická změna způsobuje ve vyšších horských polohách tání v ledovcích naakumulovaných sněhových srážek, což v souvislosti s podobným jevem v oblastech pólů ovlivňuje i vzestup mořské hladiny. Tyto jevy nutí zde žijící organismy k migraci před měnícími se abiotickými podmínkami. Opakuje se tak situace známá ze čtvrtohorních zalednění, kdy při nástupech teplejších meziledových období docházelo k migraci druhů podél ustupujících ledovců (např. HEWIT 2000).

V některých evropských pohořích jsme za poměrně krátkou dobu (BARDGETT et al. 2005) svědky dalších reakcí na tento jev, kdy se méně mobilní druhy nestíhají na nové podmínky adaptovat a zde pak může docházet k lokálnímu vyhynutí (PIZZOLOTTO et al. 2014). Tento scénář je při očekávaném růstu teploty pravděpodobný v nízkých izolovaných pohořích (BUSE et al. 2001). Zde se nabízí analogie se stejnými alpskými druhy střevlíků a podobně izolovaným pohořím Krkonošemi. Hrozí jim zde tento scénář? Výzkumy (MARTIŠ 1971; MARTIŠ 1996) v lokalitě vrcholové plošiny Vysokého Kola prokázaly jasnou vazbu těchto druhů na nejchladnější okrsky zdejší izolované oblasti alpinské zóny. Význam druhů jako *Nebria rufescens*, *Pterostichus negligens*, nebo *Patrobus assilimis* zde spočívá právě v jejich izolovaném výskytu.

Zdá se však (MARTIŠ 1971), že existence zdejší alpské zóny spočívá ve specificky orientovaném reliéfu okolí Vysokého Kola i celých Krkonoš vůči téměř neustálým chladným severozápadním větrům umocněným účinky Anemo-orografického systému a projevům vrcholového fenoménu, kdy je odtud sníh odnášen větrnými proudy do závětrných prostorů (JENÍK 1961). Zdejší alpská zóna je tedy těmito faktory udržována (MARTIŠ 1971). Je však otázkou, co naznačuje úbytek početnosti populací jednotlivých druhů (MARTIŠ 1996). Souvisí s celosvětovým poklesem biodiverzity a mizením druhů, který je dáván do souvislosti s klimatickou změnou a intenzivním využíváním půdy (LENCIONNI et GOBI 2021)? Tito autoři diskutují otázku, jaký vliv může mít na organismy možný přenos chemických látek využívaných v zemědělství větry do horských biotopů a navrhuje další intenzivně zkoumané hypotézy: vymírání v důsledku častého příbuzenského křížení v izolovaných populacích, nebo možné adaptace jako změny metabolismu, nebo změny v životní rytmice.

Ekosystém alpské tundry je významným indikátorem změn životního prostředí z důvodu rozpoznatelnosti změn fyzikálních proměnných v prostředí na krátké vzdálenosti. BECKERS et al. (2017) navrhuje jako vhodný způsob jejich poznání průzkum druhové diverzity a jejich změn podél výškového gradientu. V Krkonoších by takovou studii mohlo být navázáno na práci HŮRKY (1958). Změny ve velikosti těla v reakci na nadmořskou výšku, kromě dalších okolních pohoří i v Krkonoších studovali BARANOVSKÁ et al (2019).

Dalším faktorem, který by mohl ohrozit oblasti alpské zóny v Krkonoších v souvislosti s růstem teploty je vzestup horní hranice lesa. Některé náznaky jsou již patrné. Zvyšují se přírůsty smrků i buků v pásmu hranice lesa, průměrná roční teplota vzrostla o 1,5 °C, snižuje se celkový úhrn srážek (JAN ŠTURSA, III. 2021, in litt.). Že by mohly nejextrémnější okrsky alpské zóny zatím odolávat naznačují (TREML et al., 2020), kteří tvrdí, že smrk v současné době dosahuje nejvyšších přírůstků za posledních 300 let a potvrzují určitý vzestup horní hranice lesa v celých Krkonoších, zároveň ale zatím očekávají spíše zahušťování tohoto ekotonu, než jeho vzestup. Ten je zatím limitován ztrátou biomasy vlivem nepříznivých klimatických podmínek díky převládajícím větrům. Zároveň navrhuje výzkumy, které by umožnily pochopit rozsah podobných jevů v minulosti a odhad budoucího možného vývoje. Riziko nekontrolovatelného rozrůstání klečových porostů v hřebenových oblastech je v současné době redukováno na kritických místech správou KRNP.

Pokud nedojde k extrémním projevům změny klimatu, neočekává zánik krkonošského alpinského bezlesí ani FANTA (2017) a odkazuje k jiným podobným výkyvům klimatu v holocénu. Možným upozorněním na současné klimatické změny by mohlo být, ve světle statistik růstu průměrné roční teploty, nebo poklesu srážkového úhrnu, nedávné zařazení vlhkomilného střevlíčka *Patrobis assimilis*, který žije i na krkonošských rašeliništích, na Červený seznam ohrožených druhů ČR (VESELÝ et al., 2017).

Ohrožení významných druhů krkonošských střevlíků by mohl znamenat i intenzivní výzkum (LENCIONI et GOBBI 2021). I když je metoda sběru pomocí zemních pastí destruktivní, a vykazuje nedostatky v podobě neúčinnosti např. u druhů rodu *Amara*, při výzkumu prostorové distribuce druhů v podmínkách alpinské zóny se ukázala jako nejvhodnější (MARTIŠ 1971). Domnívám se, že při aplikaci této „časosběrné“ metody (PIZZOLOTTO et al. 2014), která je v „třísezónní“ formě v lokalitě Vysokého Kola prováděna, by vzhledem k časovému odstupu přibližně 20 let (PLŮCHOVÁ 2019) mezi jejími opakováními, nemusela mít na zdejší populace kritický dopad. Nicméně po komplexním vyhodnocení všech dosavadních sběrů by mohly být zváženy i případné jiné metody pro snížení dopadů zdejších srovnávacích výzkumů bez znehodnocení dosud získaných dat (LENCIONI et GOBBI 2021).

Negativní účinky na alpinské ekosystémy má také vysoká návštěvnost Krkonoš, která se nejvíce soustřeďuje právě na atraktivní partie nejvyšších hřebenových poloh s vrcholovými oblastmi alpinské zóny. PLŮCHOVÁ (2019) zjistila na základě svých sběrů a identifikací indikátorových druhů z těchto oblastí východních Krkonoš, znatelnou míru antropogenního zatížení.

V roce 2022 je plánován srovnávací výzkum fauny střevlíkovitých nejvyšších hor obou krkonošských hřebenových oblastí – Sněžky a Vysokého Kola. Cílem výzkumu, který byl zahájen již na podzim roku 2021, je zjištění diverzity střevlíkovitých v obou lokalitách v návaznosti na dlouhodobá sledování (PLŮCHOVÁ 2019 ex MARTIŠ 2019 in verb.) na Vysokém Kole a po pěti letech také na výzkum alpinské zóny Sněžky (PLŮCHOVÁ 2019). Nedostatek dat o biocenózách střevlíkovitých brouků v alpinském a subalpinském stupni si uvědomují i na polské straně Krkonoš, kde KPN (Karkonoski park narodowy) v roce 2021 zahájil tříletý výzkum (MAREK DOBROWOLSKI, II. 2022, in litt.). Jeho cílem je průzkum současného stavu výskytu a početnosti druhů, identifikace hrozeb a návrh ochranných opatření. První fáze byla zaměřena na lesní pásmo Sněžky, Przełęcz a Szrenici (ŁABĘDZKI et al. 2021).

Z přehledu realizovaných i plánovaných výzkumů fauny střevlíkovitých v alpinské zóně Krkonoš je patrné, že této čeledi se zde dostává zasloužené pozornosti. Z důvodu monitorování změn v tomto specifickém pohoří je třeba v těchto výzkumech pokračovat. Nabízí se ale také několik podnětů k dalšímu výzkumu. Jedním z nich by mohla být zjištění druhové skladby střevlíkovitých na místech prořezávané kleče, případně reakce na erozi, či změny vegetace podél turistických cest. Přínosné by mohlo být nalezení vzácných druhů alpského pásma (*Pterostichus negligens*) na jiných místech a dle příkladu ze zahraničí využít moderních výzkumných metod analýzy DNA na stanovení genetické podobnosti jednotlivých populací. Zde by však zřejmě hrála roli finanční náročnost. Zajímavé výsledky by mohlo přinést pozorování výskytu chladnomilných druhů podél dlouho ležících sněhových polí, kde byly v minulosti pozorovány (SMETANA 1950, OBENBERGER 1952). Na význam sněhového pokryvu pro distribuci střevlíků poukazuje BECKERS et al. (2017).

BOHÁČ et al. (2007) konstatují, že nález druhu vlhkých horských lesů *P. illigeri sudeticus* pouze z polské strany Krkonoš svědčí o „malém stupni poznání“ krkonošských brouků. Více pozornosti by mělo soustředěno na bližší poznání způsobu života, především vzácných druhů. Dodávají, že přes dlouhou tradici průzkumů zatím nebyla vydána žádná souhrnná práce o broucích Krkonoš.

Tento úkol zatím na své zpracování zřejmě teprve čeká.

6. Závěr

Střevlíkovití brouci jsou známi svou citlivostí na mikroklima a další environmentální parametry, především na vlhkost, teplotu, typ půdy a její pH, či míru oslunění. Pro tyto vlastnosti jsou využíváni k bioindikaci různých změn životního prostředí. Na život v klimaticky drsném prostředí alpské zóny jsou přizpůsobeni různými adaptacemi, jako například brachypterii, nebo dvouletým vývojovým cyklem, a na klimatické i antropogenní změny, které se projevují i v současné době, velmi citlivě reagují. Moderní výzkumné metody nabízí možnost těmto reakcím porozumět a pokusit se na ně reagovat. V práci je nabízen i pohled na toto téma v rámci nejvyššího pohoří České republiky, Krkonoš. Přínosem této práce je výběr z literatury nahlížející na způsob života střevlíkovitých brouků v alpské zóně hor.

Dále jsou naznačeny výzkumné metody sledující způsob života této celosvětově rozšířené čeledi brouků a uveden přehled výzkumů střevlíkovitých brouků v modelovém území nejvyššího českého pohoří Krkonoš.

Diskutovány jsou také možná směřování další vědecké práce v této lokalitě. Mimo výzkum, který by mohl pomoci ještě více poznat způsob života zdejších vzácných druhů alpinské zóny, a jeho případné změny, bude zřejmě pro toto horské prostředí klíčová identifikace negativních vlivů, možné zmírnění jejich dopadů, a především zachování současné péče o území Krkonošského národního parku.

7. Přehled literatury a použitých zdrojů

7.1 Odborná literatura

ASHWORTH A. C., 2001: Chapter 8: Perspectives on Quaternary Beetles and Climatic Change. In: Gerhard, L., C., Harrison W., E., and Hanson, B., M., (eds.): Geological Perspectives of Global Climate Change. American Association of Petroleum Geologists Studies 47, Tulsa, Oklahoma. 153-168.

BARANOVSKÁ E., TAJOVSKÝ K., KNAPP M., 2019: Changes in the Body Size of Carabid Beetles Along Elevational Gradients: A Multispecies Study of Between- and Within-Population Variation. *Environmental Entomology* 48. 583–591.

BARDGETT R. D., BOWMAN W. D., KAUFMANN R., SCHMIDT S. K., 2005: A temporal approach to linking aboveground and belowground community Ecology. *Trends in Ecology and Evolution* 20. 634–641.

BECKERS N., HEIN N., VANSELOW K. A., LÖFFLER J., 2018: Effects of Microclimatic Thresholds on the Activity-Abundance and Distribution Patterns of Alpine Carabidae Species. *Annales Zoologici Fennici* 55. 25-44.

BECKERS N., HEIN N., ANNESER A., VANSELOW K. A., LÖFFLER J., 2020: Differences in Mobility and Dispersal Capacity Determine Body Size Clines in Two Common Alpine-Tundra Arthropods. *Insects* 11. 74.

BLANCKENHORN W. U., DEMONT M., 2004: Bergmann and converse bergmann latitudinal clines in arthropods: Two ends of a continuum? *Integrative and Comparative Biology* 44. 413–424.

BOHÁČ J., 1969: Půdy východních Krkonoš. *Opera Corcontica* 6. 13-23.

BOHÁČ J., MAZUR A., MARTIŠ M., VANĚK J., 2007: Brouci. In: FLOUSEK J., HARTMANOVÁ O., ŠTURSA J. & POTOCKI J. (eds.): *Krkonoše: příroda, historie, život*. Nakl. Miloš Uhlíř – Baset, Praha. 836 s.

BUCHAR J., HADAČ E., HANZÁK J., KALINA T., MILES P., PILOUS Z., ŠTURSA J., VANĚK J., VÁVRA V. 1983: Rostlinstvo a živočišstvo. In: SÝKORA B. (ed.): *Krkonošský národní park. Státní zemědělské nakladatelství, Praha*. 63-108.

BURAKOWSKI B., MROCZKOWSKI M., STEFAŃSKA J., MAKÓLSKI J., PAWŁOWSKI J. 1973: Chrząszcze, Coleoptera, Biegaczowate – Carabidae, część 1. *Katalog fauny Polski (Catalogus faunae Poloniae), Część XXIII, tom 2*. Państwowe Wydawnictwo Naukowe, Warszawa. 232 s.

BURAKOWSKI B., MROCZKOWSKI M., STEFAŃSKA J., 1974: Chrząszcze, Coleoptera, Biegaczowate – Carabidae, część 2. *Katalog fauny Polski (Catalogus faunae Poloniae), Część XXIII, tom 3*. Państwowe Wydawnictwo Naukowe, Warszawa. 430 s.

BUSE A., HADLEY D., SPARKS T., 2001: Arthropod distribution on an alpine elevational gradient: the relationship with preferred temperature and cold tolerance. *European Journal of Entomology* 98. 301-309.

COOPE G. R., 1978: Constancy of insect species versus inconstancy of Quaternary environments. In: MOUND, L., A., & WALOFF, N., (eds.): *Diversity of Insect Faunas*. Entomological Society London Symposium 9. 176-187.

COOPE G. R., 2004: Several million years of stability among insect species because of, or in spite of, Ice Age climatic instability? *Philosophical Transactions Royal Society London B* 359. 209-214.

COHEN A. C., 1995: Extraoral digestion in predaceous terrestrial Arthropoda. *Annual Review of Entomology* 40. 85-103.

COUFAL L., ŠEBEK O., 1969: Klimatické poměry Krkonoš. In: FANTA, J. (ed.): *Příroda Krkonošského národního parku*. Státní zemědělské nakladatelství, Praha. 88-101.

ČERNÝ W., DOSKOČIL, J., 1969: Zvířena Krkonoš. In: FANTA J. (ed): *Příroda Krkonošského národního parku*. Státní zemědělské nakladatelství, Praha. 161-178.

ELIAS A. S., 2020a: Alpine Insect Distribution Patterns. In: GOLDSTEIN I. M., DELLASALA A. D. (eds.): *Encyclopedia of the World's Biomes*, Elsevier. 430-440.

ELIAS A. S., 2020b: Cold Adaptation of Alpine Insect. In: GOLDSTEIN I. M., DELLASALA A. D. (eds.): *Encyclopedia of the World's Biomes*, Elsevier. 418-429.

ELIAS A. S., 2020c: Life at the Top. In: GOLDSTEIN I. M., DELLASALA A. D. (eds.): *Encyclopedia of the World's Biomes*, Elsevier. 251-264.

FAILLE A., CASALE A., BALKE M., RIBERA I., 2013: A molecular phylogeny of Alpine subterranean Trechini (Coleoptera: Carabidae). *BMC Evolutionary Biology* 13. 248.

FANTA J., 2013: Krkonošský národní park – 50 let. *Živa* 4. 157-159.

FANTA J., 2017: Lesy v českých Krkonoších a lidé kolem nich. *Opera Corcontica* 54. 5–12.

FANTA J., VULTERIN Z., 1969: Ochrana přírody Krkonošského národního parku. In: FANTA J. (ed.): Příroda Krkonošského národního parku. Státní zemědělské nakladatelství, Praha. 206-221.

FARKAČ J., FASSATI M., 2009: Subspecific taxonomy of *Leistus montanus* from central Europe (Coleoptera: Carabidae: Nebriini). *Acta Societatis Zoologicae Bohemicae* 63. 407-425.

GARNIER S., ALIBERT P., AUDIOT P., PRIEUR B., RASPLUS J.-Y., 2004: Isolation by distance and sharp discontinuities in gene frequencies: implications for the phylogeography of an alpine insect species, *Carabus solieri*. *Molecular Ecology* 14. 1883–1897.

GOBBI M., ROSSARO B., VATER A., DE BERNARDI F., PELFINI M., BRANDMAYR P., 2007: Environmental features influencing Carabid beetle (Coleoptera) assemblages along a recently deglaciated area in the Alpine region. *Ecological Entomology* 32. 682–689.

GOBBI M., FONTANETO D., BRAGALANTI N., PEDROTTI L., LENCIONI V., 2015: Carabid beetle (Coleoptera: Carabidae) richness and functional traits in relation to differently managed grasslands in the Alps. *Annales de La Société Entomologique de France (N.S.)* 51. 52–59.

GOBBI M., ARMANINI M., BOSCOLO T., CHIRICHELLA R., LENCIONI V., ORNAGHI S., MUSTONI A., 2021: Habitat and Landform Types Drive the Distribution of Carabid Beetles at High Altitudes. *Diversity* 13. 142.

HEWITT G., 2000: The genetic legacy of the Quaternary ice ages. *Nature* 405. 907–913.

HILPOLD A., SEEBER J., FONTANA V., NIEDRIST G., RIEF A., STEINWANDTER M., TASSER E., TAPPEINER U., 2018: Decline of rare and specialist species across multiple taxonomic groups after grassland intensification and abandonment. *Biodiversity and Conservation* 27. 3729–3744.

HORNE C. R., HIRST A. G., ATKINSON D., 2018: Insect temperature-body size trends common to laboratory, latitudinal and seasonal gradients are not found across altitudes. *Functional Ecology* 32. 1–10.

HŮRKA K., 1958: Versuch einer zusammenfassung der montanen Carabidenfauna von Krkonoše (Riesengebirge) (Coleoptera: Carabidae). *Acta faunistica entomologica musei nationalis Pragae* 3. 31-52.

HŮRKA K., 1996: Carabidae of the Czech and Slovak Republics: [illustrated key]. Kabourek, Zlín. 565 s.

HŮRKA K., VESELÝ P., FARKAČ J., 1996: Využití střevlíkovitých (Coleoptera: Carabidae) k indikaci kvality prostředí. *Klapalekiana* 32. 15-26.

HŮRKA K., 2005: Brouci České a Slovenské republiky. Kabourek, Zlín. 390 s.

CHALOUPSKÝ J., 1969: Geologický vývoj Krkonoš. In: FANTA J. (ed.): *Příroda Krkonošského národního parku*. Státní zemědělské nakladatelství, Praha. 42-48.

CHAMBERLEIN D., GOBBI M., NEGRO M., CAPRIO E., PALESTRINI C., PEDROTTI L., BRANDMAYR P., PIZZOLOTTO R., ROLANDO A., 2020: Trait-modulated decline of carabid beetle occurrence along elevational gradients across the European Alps. *Journal of Biogeography* 47. 1030–1040.

JAKRLOVÁ J., PELIKÁN J., 1999: *Ekologický slovník terminologický a výkladový*. Fortuna, Praha. 144 s.

JANÍK T., ZÝKA V., SKOKANOVÁ H., BOROVEC R., DEMKOVÁ K., HAVLÍČEK M., CHUMANOVÁ E., HOUŠKA J., ROMPORTL D., 2020: Vývoj krkonošské krajiny-od založení Krkonošského národního parku po současnost. *Opera Corcontica* 57. 65-76.

JENÍK J., 1961: *Alpínská vegetace Krkonoš, Králického Sněžníku a Hrubého Jeseníku*. Nakladatelství Československé akademie věd, Praha. 411 s.

KAŠÁK J., MAZALOVÁ M., ŠIPOŠ J., KURAS T., 2013: The effect of alpine ski-slopes on epigeic beetles: does even a nature-friendly management make a change? *Journal of Insect Conservation* 17. 975–988.

KAŠÁK J., MAZALOVÁ M., ŠIPOŠ J., KURAS T., 2015: Dwarf pine: invasive plant threatens biodiversity of alpine beetles. *Biodiversity and Conservation* 24. 2399–2415.

KAVANAUGH D. H., 2015: A new species of *Nebria* Latreille (Insecta: Coleoptera: Carabidae: Nebriini) from the Spring Mountains of southern Nevada. *Proceedings of the California Academy of Sciences Series* 4. 441-450.

KNAPP M., KNAPPOVÁ J., 2013: Measurement of body condition in a common carabid beetle, *Poecilus cupreus*: a comparison of fresh weight, dry weight, and fat content. *Journal of Insect Science* 13. 6.

KOCH K., 1989: *Die Käfer Mitteleuropas ökologie*. Goecke Evers, Krefeld. 107 s.

KOIVULA M., 2011: Useful model organisms, indicators, or both? Ground beetles (Coleoptera, Carabidae) reflecting environmental conditions. *ZooKeys* 100. 287–317.

KOLEŠKA Z., 1975: Historie entomologického průzkumu Krkonoš. *Opera Corcontica* 12. 137-151.

KÖRNER CH., 1999: Alpine Plant Life. Functional plant ecology of High Mountain Ecosystems. Springer, Verlag Berlin Heidelberg. 349 s.

KÖRNER CH. 2007: Climatic treelines: conventions, global patterns, causes. *Erdkunde* 61. 316–324.

KOTZE D. J., O'HARA R. B., 2003: Species decline – but why? Explanations of carabid beetles (Coleoptera, Carabidae) declines in Europe. *Oecologia* 135. 138-148.

KOTZE D. J., BRANDMAYR P., CASALE A., DAUFFY-RICHARD E., DEKONICK W., KOIVULA J. M., LÖVEI L. G., MOSSAKOWSKI D., NOORDIJK J., PAARMANN W., PIZZOLOTTO R., SASKA P., SCHWERK A., SERRANO J., SZYSZKO J., TABOADA A., TURIN H., VENN S., VERMEULEN R., ZETTO T., 2011: Forty years of carabid beetle research in Europe—from taxonomy, biology, ecology and population studies to bioindication, habitat assessment and conservation. *ZooKeys* 100. 55-148.

KRAHULEC F., 2007a: Cévnaté rostliny. In: FLOUSEK J., HARTMANOVÁ O., ŠTURSA J. & POTOCKI J. (eds.): *Krkonoše, příroda, historie, život*. Nakl. Miloš Uhlíř – Baset, Praha. 211-221.

KRAHULEC F., 2007b: Louky. In: FLOUSEK J., HARTMANOVÁ O., ŠTURSA J. POTOCKI J. (eds.): *Krkonoše, příroda, historie, život*. Nakl. Miloš Uhlíř – Baset, Praha. 315-328.

KRÁL V., SVOBODA J., 1983: Úvod. In: SÝKORA B. (ed.): *Krkonošský národní park*. Státní zemědělské nakladatelství, Praha. 7-10.

KRÁL V., PILOUS V., PROSOVÁ M., ŠEBESTA J., 1983: Vývoj reliéfu. In: SÝKORA B. (ed.): *Krkonošský národní park*. Státní zemědělské nakladatelství, Praha. 19-27.

KRÁLÍK F., SEKYRA J., 1969: Geomorfologický přehled Krkonoš. In: FANTA J. (ed.): Příroda Krkonošského národního parku. Státní zemědělské nakladatelství, Praha. 59-87.

KUNSKÝ J., 1969: Zeměpisné vymezení Krkonoš. In: FANTA J. (ed.): Příroda Krkonošského národního parku. Státní zemědělské nakladatelství, Praha. 11-14.

KULT K., 1947: Klíč k určování brouků čeledi Carabidae Československé republiky, II. část. Československá společnost entomologická, Praha. 200 s.

LAŠTŮVKA Z., KREJČOVÁ P., 2000: Ekologie. Konvoj, Brno. 184 s.

LENCIONI V., GOBBI M., 2021: Monitoring and conservation of cryophilous biodiversity: concerns when working with insect populations in vanishing glacial habitats. *Insect Conservation and Diversity* 14. 723-729.

LINHART M., VONIČKA P., MORAVEC P., VESELÝ P., 2015: Výsledky sledování vybraných taxonů střevlíkovitých brouků (Coleoptera: Carabidae) na Šumavě v letech 2011 a 2012 a shrnutí dosavadních znalostí. *Západočeské entomologické listy* 6. 69-135.

LOKVENC T., 1969: Z historie Krkonoš. In: FANTA J. (ed.): Příroda Krkonošského národního parku. Státní zemědělské nakladatelství, Praha. 15-32.

LOKVENC T., 1978: Toulky krkonošskou minulostí. Kruh, Hradec Králové. 267 s.

LOKVENC T., 2007: Budní hospodářství. In: FLOUSEK J., HARTMANOVÁ O., ŠTURSA J. & POTOCKI J. (eds.): Krkonoše, příroda, historie, život. Nakl. Miloš Uhlíř – Baset, Praha. 491-500.

LÖVEI G. L., & SUNDERLAND K. D., 1996: Ecology and Behavior of Ground Beetles (Coleoptera: Carabidae). Annual Review of Entomology 41. 231–256.

LUFF M. L., 1987: Biology of polyphagous ground beetles in agriculture. Agriculture. Zoological Review 2. 237-278.

LUTEREK R., 1988: Przyczynek do znajomości fauny Carabidae (Coleoptera) Karkonoskiego parku narodowego. Roczniki akademii Rolniczej w Poznaniu CXCIII. 55-59.

MANI M. S., 1968: Ecology and biogeography of high altitude insect. Springer-Science + business media. B.V., Dordrecht, The Netherlands. 527 s.

MARTIŠ M., 1975: Střevlíkovití (Col., Carabidae) alpské zóny západních Krkonoš (ekologická studie). Opera corcontica 12. 109-135.

MATERNA J., VANĚK J., KŮRKA A., VONIČKA P., 2010: Epigeičtí pavouci (Araneae), sekáči (Opiliones) a střevlíci (Coleoptera: Carabidae) vybraných rostlinných společenstev krkonošské a skandinávské tundry. Opera Corcontica 47. 187–210.

METELKA L., MRKVICA Z., HALÁSOVÁ O., 2007: Podnebí. In: FLOUSEK J., HARTMANOVÁ O., ŠTURSA J., POTOCKI J. (eds): Krkonoše, příroda, historie, život. Nakl. Miloš Uhlíř – Baset, Praha. 147-154.

MIGOŇ P., PILOUS V., 2007: Geomorfologie. In: FLOUSEK J., HARTMANOVÁ O., ŠTURSA J., POTOCKI J. (eds.): Krkonoše, příroda, historie, život. Nakl. Miloš Uhlíř – Baset, Praha. 103-124.

MOLS P. J. M., 1988: Simulation of hunger, feeding and egg production in the carabid beetle *Pterostichus coerulescens* L. Agricultural University Wageningen 88. 1-99.

NEGRO M., CASALE A., MIGLIORE L., PALESTRINI C., ROLANDO A., 2008: Habitat use and movement patterns in the endangered ground beetle species, *Carabus olympiae* (Coleoptera: Carabidae). *European Journal of Entomology* 105. 105–112.

NEGRO M., ROLANDO A., BARNI E., BOCOLA D., FILIPPA G., FREPPAZ M., ISAIA M., SINISCALCO C., PALESTRINI C., 2013: Differential responses of ground dwelling arthropods to ski-piste restoration by hydroseeding. *Biodiversity and Conservation* 22. 2607–2634.

NENADÁL S., 1998: Využití indexu komunity střevlíkovitých (Coleoptera, Carabidae) pro posouzení antropogenních vlivů na kvalitu přírodního prostředí. *Vlastivědný sborník Vysočiny* 13. 293-312.

OBENBERGER J., 1952: *Krkonoše a jejich zvířena*. Přírodovědecké vydavatelství, Praha. 290 s.

OLSON D. M., DINERSTEIN E., 2002: The Global 200: Priority Ecoregions for Global Conservation. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 89. 199-224.

ÖSTMANN O., 2005. Asynchronous temporal variation among sites in condition of two carabid species. *Ecological Entomology* 30. 63-69.

PAILL W., KOBLMÜLLER S., FRIESS T., GEREKEN-KRENN B.-A., MAIRHUBER C., RAUPACH M.J., ZANGL L., 2021: Relicts from Glacial Times: The Ground Beetle *Pterostichus adstrictus* Eschscholtz, 1823 (Coleoptera: Carabidae) in the Austrian Alps. *Insects* 12. 84.

PILOUS V., 2007: Geografické vymezení. In: FLOUSEK J., HARTMANOVÁ O., ŠTURSA J., POTOCKI J. (eds.): *Krkonoše, příroda, historie, život*. Nakl. Miloš Uhlíř – Baset, Praha. 13-18.

PIZZOLOTTO R., GOBBI M., BRANDMAYR P., 2014: Changes in ground beetle assemblages above and below the treeline of the Dolomites after almost thirty years (1980/2009). *Ecology and Evolution* 4. 1284-1294.

PLAMÍNEK J., 2007: Geologie. In: FLOUSEK J., HARTMANOVÁ O., ŠTURSA J., POTOCKI J. (eds): *Krkonoše, příroda, historie, život*. Nakl. Miloš Uhlíř – Baset, Praha. 83-102.

PODRÁZSKÝ V., VACEK S., 1994: Půdy ochranných lesů Krkonoš. *Opera Corcontica* 31. 5-21.

PODRÁZSKÝ V., VACEK S., MIKESKA M., BOČEK M., HEJCMAN M., 2007 : Půdy. In: FLOUSEK J., HARTMANOVÁ O., ŠTURSA J., POTOCKI J. (eds): *Krkonoše, příroda, historie, život*. Nakl. Miloš Uhlíř – Baset, Praha. 135-146.

PRACH K., ŠTECH M., ŘÍHA P., 2009: *Ekologie a rozšíření biomů na Zemi*. Nakladatelství Scientia, Praha. 151 s.

PRITCHARD K. J., STEPHENS M., DONELLY P., 2000: Inference of population structure using multilocus genotype data. *Genetics* 155. 945-959.

RASO D., SINT D., MAYER R., PLANGG S., RECHEIS T., BRUNNER S., KAUFMANN R., TRAUGOTT M., 2014: Intraguild predation in pioneer predator communities of alpine glacier forelands. *Molecular Ecology* 23. 3744–3754.

RASPLUS J.-Y., GARNIER S., MEUSNIER S., PIRY S., MONDOR G., AUDIOT P., CORNUET J.-M., 2001: Setting conservation priorities: the case study of *Carabus solieri* (Col. Carabidae). *Genetics Selection Evolution* 33. 141-175.

RŮŽIČKA V., 1988: The longtimely exposed the rockdebris pitfalls. *Věstník Československé Společnosti Zoologické* 52. 238-240.

SCHATZ I., 1994: Life strategy of an alpine carabid: *Pterostichus jurinei* (Coleoptera, Carabidae). In: DESENDER K., DUFRÈNE M., LOREAU M., LUFF M., L., MAELFAIT J. P. (eds.): Carabid Beetles: Ecology and Evolution. Series Entomologica 51, Springer, Dordrecht. 213–217.

SLATKIN M., 1987: Gene flow and the geographic structure of natural populations. *Science* 236. 787–792.

SMETANA A., 1950: Příspěvek ku poznání druhu *Pterostichus* (*Orites*) *Negligens* Strm. (Col. Carab.). *Časopis ČS. Společnosti entomologické* XLVII/3. 154–159.

SOMMER D., KRÁL D., SEDLÁČEK O., 2021: Kriminalizace amatérské entomologie. *Vesmír* 100. 52-55.

SOTA T., 1996: Altitudinal Variation in Life Cycles of Carabid Beetles: Life-cycle Strategy and Colonization in Alpine Zones, *Arctic and Alpine Research* 28. 441-447.

SOUKUPOVÁ L., KOCIÁNOVÁ M., JENÍK J., SEKYRA J., 1995: Arctic-alpine tundra in the Krkonoše, the Sudetes. *Opera Corcontica* 32. 5-88.

STILLWELL R. C., 2010: Are latitudinal clines in body size adaptive? *Oikos* 119. 1387–1390.

ŠOUREK J., 1969: Květena Krkonoš. In: FANTA J. (ed.): Příroda Krkonošského národního parku. Státní zemědělské nakladatelství, Praha. 119-160.

ŠTURSA J., 2007a: Prostorové uspořádání krkonošské přírody. In: FLOUSEK J., HARTMANOVÁ O., ŠTURSA J. & POTOCKI J. (eds): Krkonoše, příroda, historie, život. Nakl. Miloš Uhlíř – Baset, Praha. 291-292.

ŠTURSA J., 2007b: Turistika, rekreace a sportovní využívání Krkonoš. In: FLOUSEK J., HARTMANOVÁ O., ŠTURSA J. & POTOCKI J. (eds): Krkonoše, příroda, historie, život. Nakl. Miloš Uhlíř – Baset, Praha. 773-778.

ŠTURSA J., PROCHÁZKA P., 1999: Svět hor. Aventinum, Praha. 112 s.

ŠTURSA J., WILD J., 2014: Kleč a smilka – klíčoví hráči vývoje alpského bezlesí Krkonoš (Vysoké Sudety, Česká republika). Opera Corcontica 51. 5-36.

THIELE H. U., 1977: Carabid Beetles in their Environments. Berlin/Heidelberg: Springer-Verlag. 369 s.

TREML V., KŘÍŽEK M., 2006: Vliv borovice kleče (*Pinus mugo*) na strukturní půdy české části Vysokých Sudet. Opera Corcontica 43, 45–56.

TREML V., DOBÍHAL M., KUPKOVÁ L., LYSÁK J., POTŮČKOVÁ M., 2020: Horní hranice lesa v Krkonoších – jaké faktory podmiňují její změny v čase? Opera Corcontica 57. 5–18.

VACEK S., 2007: Lesy a péče o lesní ekosystémy. In: FLOUSEK J., HARTMANOVÁ O., ŠTURSA J. & POTOCKI J. (eds.): Krkonoše, příroda, historie, život. Nakl. Miloš Uhlíř – Baset, Praha. 749-766.

VACEK S., VAŠINA V., 1991: Poškození smrkových porostů imisně ekologickými vlivy. Opera Corcontica 28. 105-139.

VANĚK J., SÝKORA J., PIVOŇKA J., PAŁUCKI A., 2007: Národní parky. In: FLOUSEK J., HARTMANOVÁ O., ŠTURSA J., POTOCKI J. (eds.): Krkonoše, příroda, historie, život. Nakl. Miloš Uhlíř – Baset, Praha. 793-804.

VANĚK J., MATERNA J., FLOUSEK J., 2013: Jedinečný výskyt reliktních a severských rostlin a živočichů v Krkonoších. *Živa* 4. 175-179.

VÍTKOVÁ M., VÍTEK O., BRANIŠ M., 1999: Cestní síť v subalpinském a alpinském stupni západních Krkonoš. *Historie a současnost. Opera Corcontica* 36. 133-152.

WENG Y., KAVANAUGH D. H., SCHOVILLE S. D., 2020: Drainage basins serve as multiple glacial refugia for alpine habitats in the Sierra Nevada Mountains, California. *Molecular Ecology*. 1-18.

WIEDENMANN R. N., O' NEILL R. J., 1990: Effects of low rates of predation on selected life-history characteristics of *Podisus maculiventris* (Say) (Heteroptera: Pentatomidae). *Canadian Entomologist* 122. 271-283.

WILD J., WINKLER E., 2008: Krummholz and grassland coexistence above the forest-line in the Krkonoše Mountains: Grid-based model of shrub dynamics. *Ecological Modelling* 213. 293–307.

WRIGHT S., 1943: Isolation by distance. *Genetics* 28. 114-138.

7.2 Internetové zdroje

AOPK ČR, ©2022a: Výskyt druhu *Nebria rufescens* na základě dat ND OP. Nálezová databáze ochrany přírody. (on-line databáze; portal.nature.cz). 2022-03-13; [cit. 2022-03-13], dostupné z: https://portal.nature.cz/publik_syst/nd_nalez_public.php?idTaxon=7249

AOPK ČR, ©2022b: Výskyt druhu *Patrobus assimilis* na základě dat ND OP. Nálezová databáze ochrany přírody. (on-line databáze; portal.nature.cz). 2022-03-13; [cit. 2022-03-13], dostupné z: https://portal.nature.cz/publik_syst/nd_nalez_public.php?idTaxon=7857

AOPK ČR, ©2022c: Výskyt druhu *Pterostichus negligens* na základě dat ND OP. Nálezová databáze ochrany přírody. (on-line databáze; portal.nature.cz). 2022-03-13; [cit. 2022-03-13], dostupné z: https://portal.nature.cz/publik_syst/nd_nalez-public.php?idTaxon=8465

AOPK ČR, ©2022d: Výskyt druhu *Carabus sylvestris* na základě dat ND OP. Nálezová databáze ochrany přírody. (on-line databáze; portal.nature.cz). 2022-03-13; [cit. 2022-03-13], dostupné z: https://portal.nature.cz/publik_syst/nd_nalez-public.php?idTaxon=4192

KRNAP, ©2010a: Vegetační výškové stupně Krkonoš (online) [cit.2021.03.05], dostupné z <<https://www.krnep.cz/vegetacni-stupne/>>

KRNAP, ©2010b: Flora a vegetace (online) [cit.2021.03.07], dostupné z <<https://www.krnep.cz/flora-a-vegetace/>>

KRNAP, ©2010c: Historie vlivu člověka na území Krkonoš (online) [cit.2021.03.08], dostupné z <<https://www.krnep.cz/historie-vlivu-cloveka/>>

KRNAP, ©2010d: Natura 2000 (online) [cit.2021.03.09], dostupné z <<https://www.krnep.cz/natura-2000/>>

KRNAP, ©2010e: Nová zonace KRNAP v otázkách a odpovědích (online) [cit.2021.03.09], dostupné z <<https://www.krnep.cz/natura-2000/>>

DRAHNÝ, R., 2020: TZ: Zbývající klidová území vstupují v platnost (online) [cit. 2021.03.25.], dostupné z <<https://www.krnep.cz/aktuality/tz-zbyvajici-klidova-uzemi-vstupuji-v-platnost/>>

7.3 Ostatní zdroje

VESELÝ P., MORAVEC P., STANOVSKÝ J., 2017: Carabidae (střevlíkovití). In: HEJDA J., FARKAČ J., CHOBOT K. (eds.): Červený seznam ohrožených druhů České republiky, Bezobratlí (Red list of threatened species of the Czech Republic Invertebrates). Příroda 36, Praha. 295-301.

HŮRKA K., 1988: Rozmnožování a vývoj střevlíkovitých (Coleoptera, Carabidae). Univerzita Karlova, Přírodovědecká fakulta, Katedra zoologie, Praha. 78 s.+ přílohy. (doktorská disertační práce). „nepublikováno“. Dep.: SIC ČZU v Praze.

KOCIÁNOVÁ M., ŠTURSA J., VANĚK J., 2015: Krkonošská tundra. Správa Krkonošského národního parku, Vrchlabí. 44 s.

ŁABĘDZKI A., MAZUR A., SIENKIEWICZ P., ZAGAJA M. 2021. Badania wybranych grup epigeicznych stawonogów (biegaczowate *Carabidae*, kusakowate *Staphylinidae*, mrówki *Formicidae*) na kołowych powierzchniach monitoringu lasów w Karkonoskim Parku Narodowym: ocena stanu aktualnego, identyfikacja zagrożeń, działania ochronne. Sprawozdanie roczne, Poznań, listopad 2021, 154 s.

MARTIŠ M., 1971: Střevlíkovití (Col., Carabidae) interkalární a alpinské zóny Krkonoš (ekologická studie). Univerzita Karlova, Přírodovědecká fakulta, Praha. 245 s. (diplomová práce). „nepublikováno“. Dep: SIC ČZU v Praze.

MARTIŠ M., 1996: Vliv imisní zátěže na ekosystémy alpinské a subalpinské zóny Krkonoš na základě sukcesních změn carabidocenóz v průběhu posledních desetiletí. Souhrnná zpráva o řešení projektu SPŽP/GA/347. Česká zemědělská Univerzita v Praze, Institut aplikované ekologie, Kostelec nad Černými lesy. 47 s., „nepublikováno“. Dep: SIC ČZU v Praze.

PLŮCHOVÁ V., 2019: Střevlíkovití brouci v alpinské a subalpinské zóně východních Krkonoš-relikty posledních glaciálů. Česká zemědělská univerzita, Fakulta životního prostředí, Praha. 69 s. (diplomová práce). „nepublikováno“. Dep. SIC ČZU v Praze.

ŠTURSA J., 2013: Krkonošská encyklopedie. Krajina, příroda, lidé. Správa Krkonošského národního parku, Vrchlabí. 88 s.

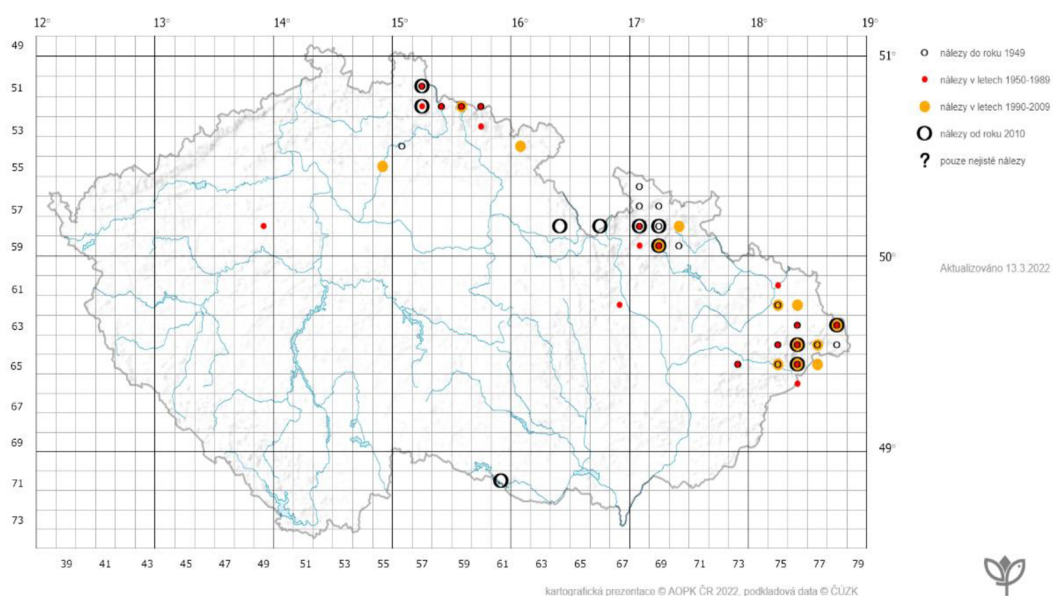
VONIČKA P., 2007: Lyžařský areál Špindlerův Mlýn. Nové sjezdové tratě, lanovky a lyžařské vleky. Zoologický průzkum a zhodnocení vlivů na faunu. 20 s. „nepublikováno“. Dep.: Správa KRNAP, Vrchlabí.

8. Přílohy

Příloha 1

Výskyt druhu *Nebria rufescens* na základě dat z nálezové databáze Agentury ochrany přírody a krajiny ČR.

Výskyt druhu *Nebria rufescens* podle záznamů v ND OP

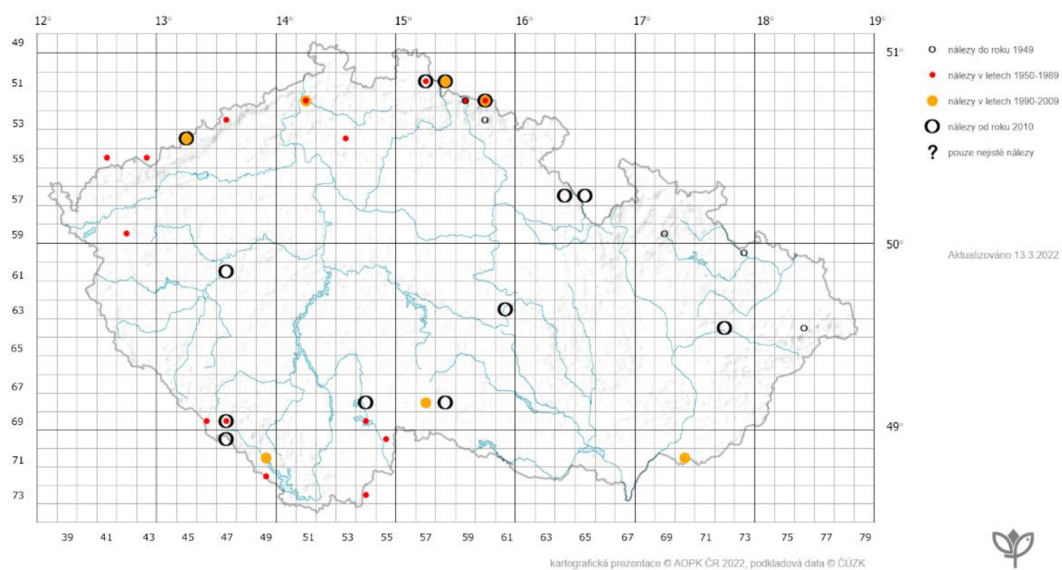


Zdroj: AOPK ČR, ©2022a, Nálezová databáze ochrany přírody

Příloha 2

Výskyt druhu *Patrobus assimilis* na základě dat z náleзовé databáze Agentury ochrany přírody a krajiny ČR.

Výskyt druhu *Patrobus assimilis* podle záznamů v ND OP

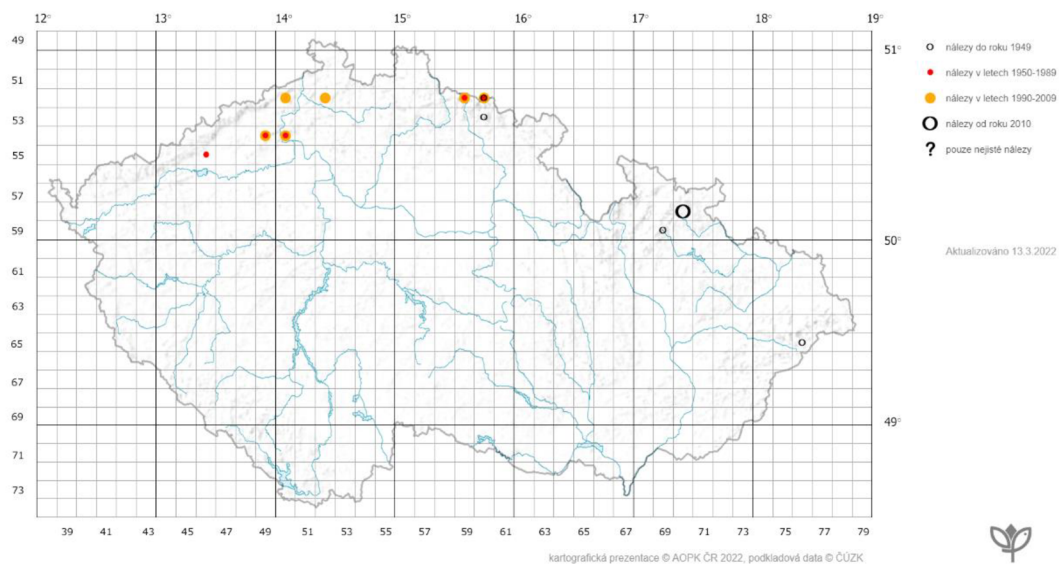


Zdroj: AOPK ČR, ©2022b, Náleзовá databáze ochrany přírody

Příloha 3

Výskyt druhu *Pterostichus negligens* na základě dat z nálezové databáze Agentury ochrany přírody a krajiny ČR.

Výskyt druhu *Pterostichus negligens* podle záznamů v ND OP

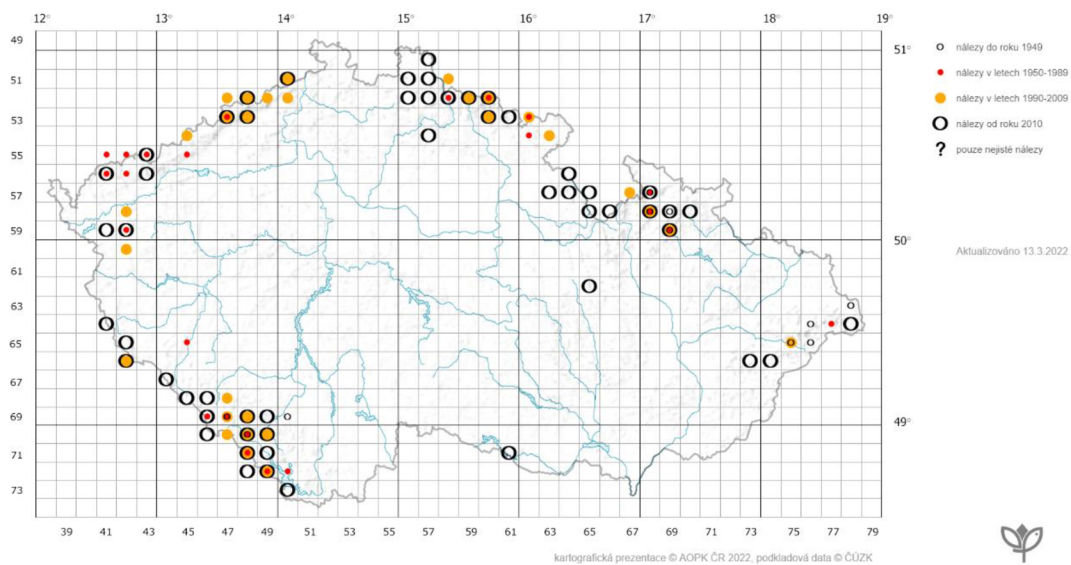


Zdroj: AOPK ČR, ©2022c, Nálezová databáze ochrany přírody

Příloha 4

Výskyt druhu *Carabus sylvestris* na základě dat z náleзовé databáze Agentury ochrany přírody a krajiny ČR.

Výskyt druhu *Carabus sylvestris* podle záznamů v ND OP



Zdroj: AOPK ČR, ©2022d, Náleзовá databáze ochrany přírody