

Sledování epigeických brouků na výškovém transektu na Plechém (Šumava) v roce 2009

Jaroslav Boháč¹⁾, Karel Matějka²⁾

¹⁾ Alšova 837, 373 41 Hluboká nad Vltavou

²⁾ IDS, Na Komořsku 2175/2a, 143 00 Praha 4

Úvod

Nejdůležitějším úkolem evropského lesnictví je udržitelné hospodaření a to jak z hlediska produkce dřeva tak i udržení mimoprodukčních funkcí lesa včetně podpory biodiversity (LINDENMEYER ET AL. 2000). V minulosti byla většina původních lesů v podhorských a horských oblastech střední Evropy vykácena a přeměněna na smrkové monokultury (RÖHLE 1991; PRETZCH 1996; VACEK ET AL. 2009). Tyto stejnověkové smrkové porosty mají sice vysokou produkci, jsou však velmi citlivé k povětrnostním podmínkám (zejména větrným kalamitám) a hmyzím škůdcům (ROTHE ET BORCHERT 2003). Acidifikace půdy (KREUTZER 1995) a zvýšený obsah sloučenin dusíku ve vodách a půdách (ROTHE ET AL. 2002) tyto monokultury ještě více oslabují. Také biodiversita takových smrkových porostů je velmi nízká ve srovnání s přirozeným lesem (LEPŠOVÁ ET AL. 2009). Z uvedených důvodů je jedním z hlavních cílů převedení smrkových monokultur na les s přirozeným složením (smíšený les). V některých zemích v našem sousedství se les dlouhodobě cíleně obnovuje právě v tomto směru. Tak například v sousedním Bavorsku se zvýšila plocha smíšeného lesa z 25 % od roku 1987, na 30 % v současnosti (HUBER ET BAUMGARTEN 2005). Pro převod smrkových monokultur na smíšený les se používá v Bavorsku dvojitý způsob: v soukromých lesích je to skupinová těžba (0.5 - 1 ha), ve státních lesích je to výběrná těžba.

Během zmíněné obnovy lesa směrem k přirozené skladbě byl studován její vliv na různé skupiny bezobratlých živočichů (HUBER ET BAUMGARTEN 2005; RUSEK 2009). Jejich druhová rozmanitost je v těchto stanovištích nejvyšší ve srovnání s jinými skupinami organismů. Bezobratlí zde zastávají významné funkce, podílejí se na rozkladu rostlinných zbytků, uplatňují se i jako predátoři a paraziti dalších takzvaně „škodlivých“ druhů aj. Mnohé skupiny bezobratlých také citlivě indikují změny hospodaření v lese (BOHÁČ 2003).

Jak již bylo řečeno, přestože patří bezobratlí živočichové k nejpočetnější skupině organismů ve středoevropském lese, je jejich druhová rozmanitost ve smrkových monokulturách velmi nízká ve srovnání s přirozenými lesními porosty (například ASSMANN 1999; HELIÖLÄ ET AL. 2001; MAGURA ET AL. 2000; POOLE ET AL. 2003; LEPŠOVÁ ET AL. 2009; RUSEK ET AL. 2009). Dominuje zde několik hlavních skupin (např. střevláci, pavouci, drabčáci, chvostokoci, roztoči, hlístice a další). Bezprostředně po vykácení smrkové monokultury (v prvním roce) na malých plochách lesa druhová rozmanitost bezobratlých na těchto plochách prudce stoupá (HUBER ET BAUMGARTEN 2005). To je způsobeno zejména invazí drobných druhů bezobratlých z otevřených nelesních ploch a současným přežíváním lesních druhů. Také množství jedinců se na vykácených plochách zvyšuje vlivem invaze z okolí. Ve druhém roce však počet druhů a jedinců, zejména těch primárně žijících v lesích, prudce klesá. Druhy žijící uvnitř lesa jsou reprezentovány především pavouky, kteří si dělají síť (druhy čeledí *Amaurobiidae* a *Linyphiidae*). Dalšími typicky lesními skupinami jsou některé čeledi brouků (např. drabčáci a nosatci). Druhy otevřených plošek tvoří např. někteří měkkýši a pavouci lovcí na nezastíněných místech (např. čeleď *Lycosidae*).

Výsledky studií ukázaly, že mozaika lesních a otevřených stanovišť zvyšuje biodiverzitu bezobratlých (HUBER ET BAUMGARTEN 2005). Platí to však jen do určité rozlohy otevřených ploch, při jejich převaze lesní druhy mizí a biodiverzita bezobratlých se prudce snižuje. Selektivní kácení smrkových monokultur umožňuje lesním druhům přežít během regeneračního procesu vedoucího ke vzniku smíšeného lesa.

Zajímavé výsledky poskytují studie vlivu kácení přirozeného boreálního lesa. Kácením severských lesů v Severní Americe je silně ohrožena i jejich biodiverzita. Hypoteticky se předpokládá, že vykácení menších ploch lesa je pro různé druhy organismů méně nebezpečné, než velkoplošné holiny. Odborníci studují odpověď různých skupin organismů na nové způsoby lesnického managementu například v Kanadě. V provincii Quebec byla studována společenstva drabčáků, kteří patří k nejhojnějším obyvatelům opadu a vrchních vrstev půdy (KLIMASZEWSKI ET AL. 2008). Srovnávala se společenstva brouků v kontrolním, člověkem neovlivněném lese a na stejně velkých plochách (1.44 ha) s různě velkými vytěženými kruhovými ploškami – 2 plošky (2513 m²), 4 plošky (1257 m²) a 8 plošek (628 m²). Kromě velikosti ploch byla studována odpověď brouků na přípravu půdy pro vysazování nového lesa (semenáčků) na ploše s 2 ploškami. U jedné z nich byla vrchní vrstva půdy stržena, aby byla obnažena minerální vrstva a tak usnadněna výsadba semenáčků, jak se to běžně v lesnické praxi provádí. Ukázalo se, že společenstva drabčáků citlivě reagovala na zvětšování ploch. Celkový počet jedinců byl prokazatelně nejvyšší na plochách kontrolních (netěžených). Na testovaných plochách s různě velkými vytěženými kruhovými plochami se struktura společenstev významně lišila. Společenstva na plochách se středními a malými plochami se svou strukturou více podobala netěženým (kontrolním) plochám. Odstraňování vrchních vrstev půdy, jako příprava pro výsadbu semenáčků, mělo také silně negativní vliv na společenstva brouků.

Předkládaná studie se zabývá popisem druhové struktury společenstev epigeických a hemiedafických brouků v rámci dlouhodobě sledovaného výškového gradientu lesních ekosystémů na Šumavě. Na studovaných plochách byl v minulosti proveden průzkum půdních poměrů (PODRÁZSKÝ 2007), vegetace (MATĚJKA ET VIEWEGH 2008), makromycet (LEPŠOVÁ ET MATĚJKA 2009) a pancířníků (MATĚJKA ET STARÝ 2009; STARÝ ET MATĚJKA 2009). Gradient zasahuje ekosystémy smíšeného bukového lesa (6. lesní vegetační stupeň) až klimaxové smrčiny (8. lesní vegetační stupeň). Přitom byly lesní porosty dominované smrkem (*Picea abies*) výrazně poškozeny gradací lýkožrouta smrkového (*Ips typographus*) a větrnou kalamitou v roce 2007. Výzkum epigeických a hemiedafických brouků umožní srovnání indikačních schopností této skupiny hmyzu s jinými, dříve sledovanými taxocenózami. Založení rozsáhlé holiny na rakouské straně státní hranice (holina vzdálená pouhých několik desítek metrů od nejvýše položených sledovaných výzkumných ploch) v posledních dvou letech dovolilo porovnat dva přístupy managementu k rozpadajícím se porostům horských smrčín. Jeden přístup s pasivním managementem je reprezentován takzvaným bezzásahovým režimem uplatňovaným na české straně hranice - tento režim je prosazován v horských smrčínách v Národním parku Šumava. Druhým typem je klasický management pasečnických hospodářských lesů, kdy při rozšíření kůrovce je i v horských klimaxových smrčínách prováděna rozsáhlá těžba, při níž se tvoří mnohdy velkoplošné holiny. Tento přístup byl zvolen na rakouské straně hranice. Na této holině tedy byla umístěna další srovnávací výzkumná plocha.

Metodika

Výzkumné plochy

Pro výzkum byly využity plochy P12 až P20 ve výškovém transektu na jihovýchodním svahu Plechého v NP Šumava. Základní charakteristiky sledovaných ploch jsou uvedeny v tabulce 1, rozbor vegetace provedli MATĚJKA ET VIEWEGH (2008). Těchto devět ploch bylo doplněno o plochu "A" lokalizovanou na rakouské straně státní hranice, v místech s aktuálně vytěženým porostem. Tato plocha je paralelní k P18 (shodují se nadmořská výška a sklon, přibližně i expozice, vytěžený porost měl obdobnou strukturu).

Tabulka 1. Charakteristika trvalých výzkumných ploch (TVP) založených v r. 1997-1998 v oblasti Šumavy. Označení porostní skupiny (PSK) a věk podle LHP platného od roku 2004 (LHC Modrava), resp. roku 2002 (LHC Plešný). Platnost LHC Stožec 2003, LHC Boubín 2 2005. Složení dřevin dle LHP: SM - *Picea abies*, BK - *Fagus sylvatica*, JD - *Abies alba*, KL - *Acer pseudoplatanus*, JR - *Sorbus aucuparia*, BR - *Betula sp.* (*B. pubescens* + *B. pendula*), s - souše.

Plocha	LHC	PSK	Etáž	Věk	Lesní typ	Nadm. výška	Orientace a sklon	Dřeviny dle LHP
P12	Plechý	2Cc _{3/2/1}	1	10	6S1	1024	JV 5%	BK85 SM9 JR5 JD1 BK85 SM10 JR5 BK75 KL15 SM10
			2	25				
			3	221				
P13	Plechý	2Cc _{3/2/1}	1	10	6S2	1050	JV 2%	BK85 SM9 JR5 JD1 BK85 SM10 JR5 BK75 KL15 SM10
			2	25				
			3	221				
P14	Plechý	3Cc _{4/3/1}	1	15	6S2	1053	JZ 5%	BK94 SM5 JD1 BK75 JR15 SM10 BK85 SM9 KL5 JD1
			3	25				
			4	206				
P15	Plechý	3Aa _{3/2/1}	1	15	6S2	1064	JV 17%	BK90 SM9 JD1 BK90 SM9 JR1 BK65 SM30 KL3 JD2
			2	25				
			3	206				
P16	Plechý	4Aa _{6/2/1}	1	12	6S1	1118	JV 25%	BK53 SM40 JR5 JD2 BK80 SM18 JR1 JD1 SM51 BK25 JD3 KL1 s20 SM74 BK20 JR1 s5
			2	25				
		4Aa ₅	6	196				
			5	83				
P17	Plechý	4Aa _{6/2/1}	1	12	7S1	1158	JV 25%	BK53 SM40 JR5 JD2 BK80 SM18 JR1 JD1 SM51 BK25 JD3 KL1 s20
			2	25				
			6	196				
P18	Plechý	4Aa _{6/2/1}	1	12	7S1/8N1	1245	JV 25°	BK53 SM40 JR5 JD2 BK80 SM18 JR1 JD1 SM51 BK25 JD3 KL1 s20
			2	25				
			6	196				
P19	Plechý	5Aa _{3/1}	1	15	8Y1	1313	JV 40°	SM67 JR30 JD1 BR1 BK1 SM81 MD1 JD1 BR1 BK1 s15
			3	156				
P20	Plechý	5Aa _{3/1}	1	15	8N1	1361	SV 5°	SM67 JR30 JD1 BR1 BK1 SM81 MD1 JD1 BR1 BK1 s15
			3	156				

Popis použití zemních pastí a determinace materiálu

Na každé lokalitě bylo umístěno 5 zemních pastí tak, aby podchytily variabilitu podmínek na lokalitě. Jako pasti byly použity plastové kelímky s průměrem 7 cm. Každá past byla naplněna roztokem ethylenglykolu. Pasti nebyly zakryty. Vybírání materiálu z pastí a jejich naplnění novým roztokem proběhlo jedenkrát měsíčně v období 6. června až 5. prosince 2009. Materiál byl převezen do laboratoře, kde proběhlo jeho třídění a determinace.

Zpracování dat

Data byla zapsána v databázi DBreleve (MATĚJKA 2009). V tomto prostředí proběhlo základní zpracování dat (například výpočty druhové diversity a parametrů dynamiky společenstev). Základní jednotkou s níž se v databázi pracuje je údaj o počtu jedinců jednotlivých zjištěných druhů na jedné výzkumné ploše (suma počtu jedinců ve všech pěti pastech) při jednom odběru.

Pro klasifikaci a ordinaci byla použita data počtu jedinců (n) logaritmičticky transformovaná podle vztahu

$$x = \log(n+1)$$

Aplikována byla hierarchická aglomerativní klasifikace Wardovou metodou s Euklidovskou distancí jako mírou nepodobnosti (WARD 1963). Klasifikovány byly výzkumné plochy jak samostatně pro jednotlivé odběry, tak na základě sumy odchycených jedinců v průběhu celého roku 2009. Alternativně byla použita klasifikace TWINSPAN (HILL 1979; použity byly hodnoty cut-levels odpovídající počtu 0, 10 a 100 jedinců), která sloužila zvláště pro rozlišení různých skupin zjištěných druhů.

Ordinační analýza (detrended correspondence analysis, DCA) byla provedena v programu CANOCO, verze 4.5 (TER BRAAK ET ŠMILAUER 2002)

Výsledky a diskuse

Faunistické složení společenstva brouků

Celkem bylo determinováno cca 3111 jedinců brouků na deseti pokusných plochách v devíti odběrech, které representovaly měsíce červen až listopad 2009. Seznam zjištěných druhů je uveden v Tabulce 2. Druhy byly ekologicky charakterizovány (rozdělení do skupin podle citlivosti k antropogenním vlivům, rozdělení do skupin podle nároků k zastínění a podle trofických skupin). Celkem bylo zjištěno 126 druhů.

Ze zjištěných druhů jsou zvláště významné takzvané pralesní relikty, charakterizující zbytky původních lesních ekosystémů. Byl zjištěn jeden takový druh - pralesní reliktní druh druhé kategorie (MÜLLER ET AL. 2005) *Ceruchus chrysomeloides* (Obr. 1). Dále mezi nejčennější nálezy patří pět druhů Červeného seznamu ČR (FARKAČ ET AL. 2005). Jedná se o následující druhy (en – ohrožený, vu – zranitelný, tn – téměř ohrožený): *Anthophagus alpestris* (vu), *Bryoporus rufus* (vu), *Carabus irregularis* (tn), *Oxypoda brachyptera* (en) a *Quedius subunicolor* (vu). Indikátorem původních horských lesů je *Carabus irregularis* (HŮRKA 1996).

Ekologické skupiny druhů brouků a jejich výskyt na plochách

Byly zjištěny různé potravní specializace u zjištěných brouků (9 hlavních typů; BOHÁČ ET AL. 2008). Vzhledem k použité metodě zemních pastí převládaly dravé druhy, ale velmi početné byly i mycetofágní, sapofágní, fytofágní a xylofágní druhy.

Celkem logicky v pastech umístěných v lesních biotopech převládaly druhy vyžadující zastínění. Je zajímavé, že řada druhů vyžadujících zastínění se vyskytovala i v mrtvém lese po poškození lýkožroutem. Výskyt těchto druhů byl velmi silně omezen na těžené ploše A s odvozem mrtvého dřeva. Sem pronikalo jen několik silně vagilních druhů (např. některé druhy rodu *Carabus*).

Na plochách v dolní části transektu převládaly lesní druhy z nichž řada druhů patří mezi ohrožené.

Naše výsledky potvrzují zjištěné údaje z Bavorské strany Šumavy, ukazující na nezastupitelný význam mrtvého dřeva v lesních ekosystémech pro všechny skupiny brouků, zvláště však pro skupiny xylofágní a mycetofágní se zvláštním důrazem na takzvané pralesní relikty (MÜLLER ET AL. 2005). Jeden z těchto druhů pralesních reliktních roháček *Ceruchus chrysomeloides* byl zjištěn v bukovém smíšeném lese. Odvoz mrtvého dřeva tedy výrazně snižuje biodiverzitu brouků v horských lesích.



Obr. 1. Samice roháčka *Ceruchus chrysomeloides* (Foto J. Matějček).



Obr. 2. Pestrokrovečník *Thanasimu formicarius* je významným predátorem lýkožrouta smrkového (foto Michal Wieszik).



Obr. 3. Drabčik *Nudobius lentus* je dalším významným predátorem lýkožrouta smrkového.

Tabulka 2. Přehled zjištěných druhů na studovaných plochách. Druhy jsou uspořádány podle klasifikace TWINSPAN. Uveden je počet jedinců nalezených v pastech za celé období sledování.

Rozdělení druhů do ekologických skupin (podle HŮRKA 1996, 2005; HŮRKA ET AL. 1996; BOHÁČ ET MATĚJČEK 2004; BOHÁČ ET AL. 2005, 2008; KOCH 1989): Ant - Rozdělení do skupin podle citlivosti k antropogenním vlivům (r – reliktní druhy, a – adaptabilní druhy, e – ubikvistní druhy). Zast - rozdělení do skupin podle nároků k zastínění (z – druhy vyžadující zastínění, n – druhy nevyžadující zastínění). Trof - trofická skupina (p – predátoři, s – saprofágové, n – nekrofágové, k – koprofágové, m – mycetofágové, f – fytofágové, x – xylofágové, p – žíví se pylem, b – žíví se mechy).

	Ant	Zast	Trof	Plocha										
				P12	P13	P14	P15	P16	P17	P18	P19	P20	A	
Klasifikace TWINSPAN				*0001	*0001	*0000	*001	*001	*01	*100	*100	*11	*101	
<i>Ampedus pomorum</i> (Herbst, 1784)	a	z	p	1										
<i>Ceruchus chrysomeloides</i> (Hochenwarth, 1785)	a	z	x	2										
<i>Cis boleti</i> (Scopoli, 1763)	a	z	m	1										
<i>Cryptophagus</i> sp.			s,m	1										
<i>Oxypoda brachyptera</i> (Kirby, 1832)	r	z	p	1										
<i>Agathidium badium</i> Erichson, 1854	a	z	m	1	2	1								
<i>Anthobium melanocephalum</i> (Illiger, 1794)	a	z	s,m	2	2	1								
<i>Abax ovalis</i> (Duftschmid, 1812)	a	z	p	3	3	5	1							
<i>Abax parallelus</i> (Duftschmid, 1812)	a	z	p	1	6	1	3							
<i>Atheta euryptera</i> (Stephens, 1832)						1								
<i>Barypeithes araneiformis</i> (Schränk, 1781)	a	z	f	1	1	1	1							
<i>Proteinus atomarius</i> Erichson, 1840	a	z	m	9	16	9	3							
<i>Acrotrichis</i> sp.	a	z	s	15	9	12	10	2						
<i>Anoplotrupes stecorosus</i> (Hartmann in L. Scriba, 1791)	a	z	k	239	393	373	208	50	26					
<i>Atheta aeneipennis</i> C. G. Thomson, 1856)	a	z	m	9	12	10	8	2				1		
<i>Catops fuscus</i> (Panzer, 1794)	e	n	n	2	1		1	2						
<i>Phosphuga atrata</i> (Linnaeus, 1758)	a	z	p	3	7	1	2	1						
<i>Melanotus villosus</i> (Forcroy, 1785)	a	z	p		1		1	3						
<i>Quedius nitipennis</i> (Stephens, 1833)	a	z	p			1	1							
<i>Plataraea nigrifrons</i> (Erichson, 1839)	a	z	p			1	1	1						
<i>Acidota cruentata</i> (Mannerheim, 1831)	a	z	s	2	1				3					
<i>Proteinus brachypterus</i> (Fabricius, 1792)	a	z	m	4	10	10	8	5	1	1				
<i>Trechus pulchellus</i> Putzeys, 1846	a	z	p	1	1	1	1		1					
<i>Anatis ocellata</i> (Linnaeus, 1758)	e	n	p						2					
<i>Quedius paradisianus</i> (Heer, 1839)	a	z	p		1		2	2	3					
<i>Lordithon lunulatus</i> (Linnaeus, 1761)	a	z	m	3	4		1	1				1		
<i>Platynus assimilis</i> (Paykull, 1790)	a	z	p	7	6		6	1	1	3				
<i>Atomaria</i> sp.					2	3	1	4		1				
<i>Oxypoda rufa</i> Kraatz, 1856	a	z	p	1		2	1	2	1	1				
<i>Pterostichus oblongopunctatus</i> (Fabricius, 1787)	a	z	p	1	2	9	4	3	3	1	1	1		

	Ant	Zast	Trof	Plocha											
				P12	P13	P14	P15	P16	P17	P18	P19	P20	A		
<i>Quedius fuliginosus</i> (Gravenhorst, 1802)	a	z	p				1	4	4	1					
<i>Sphaerites glabratus</i> (Fabricius, 1773)	a	z	p				2	2	1			1			
<i>Quedius cincticollis</i> Kraatz, 1857	a	z	p				4	5	1				1		
<i>Leptusa pulchella</i> (Mannerheim, 1830)	a	z	p	3	5	2	1				3	1			
<i>Atheta ebenina</i> (Mulsant et Rey, 1873)	a	z	m	1			1					1			
<i>Calathus micropterus</i> (Duftschmid, 1812)	a	z	p			2	4	2	1			1			1
<i>Pterostichus niger</i> (Schaller, 1783)	a	z	p				1	1	1			1			1
<i>Carabus irregularis</i> (Fabricius, 1792)					1					1	1				
<i>Sciodrepoides fumatus</i> (Spence, 1815)	e	n	n	1	2	1				4	2	2			
<i>Atheta crassicornis</i> (Fabricius, 1792)	e	n	s,m	5	3	6	11	1	1	1	1	2			41
<i>Leistus piceus</i> Frölich, 1799	a	z	p		1	1	1		1			2	1		
<i>Catops morio</i> (Fabricius, 1792)	e	n	n	6	4	7	6	5	3	7	4	1			
<i>Domene scabricollis</i>	a	z	p	2	1	4	4	1	6	4	5	6			
<i>Nicrophorus vespilloides</i> Herbst, 1807	e	n	n	6	10	6	5	14	8	3	1	2	2		6
<i>Pterostichus pumilio</i> (Dejean, 1828)	a	z	p	1	2	3	2	3	1	2	2	3			
<i>Carabus auronitens</i> Fabricius, 1792	a	n	p	11	9	4	8	15	21	21	19	23	12		
<i>Carabus sylvestris</i> Panzer, 1910	a	z	p	3	1	2		4	5	6	11	4	2		
<i>Mycetoporus lepidus</i> (Gravenhorstr, 1802)	a	n	m	3	4	6		1	4	6	6	2	1		
<i>Omalium caesum</i> Gravenhorst, 1802	e	n	s,m	8	5	12	7	4	5	6	3	1	19		
<i>Quedius obscuripennis</i> Bernhauer, 1900	a	z	p	2	8	7	4	7	14	14	13	6			
<i>Dexiogyia corticina</i> (Erichson, 1837)	a	z	p	1						1					
<i>Mycetoporus</i> sp.			m			1	2				2	5			
<i>Pterostichus burmeisteri</i> Heer, 1841	a	z	p	1	1	3	2	8	6	9	4	9			
<i>Carabus problematicus</i> Herbst, 1786	a	z	p		1		2	2	1	4	1	2			
<i>Acidota crenata</i> (Fabricius, 1792)	a	n	s					1	1	2		2			
<i>Othius myrmecophilus</i> Kiesenwetter, 1843	a	z	p				2				2				
<i>Enicmus transversus</i>	e	n	s,m		2			2		4					5
<i>Omalium rivulare</i> (Paykull, 1789)	e	n	s,m	2	3	3	1	3	10	10	8	3	42		
<i>Gabrieus splendidulus</i> (Gravenhorst, 1802)	a	z	p			1		3		3	2	1			
<i>Carabus violaceus</i> Linnaeus, 1758	a	z	p				1	1	2	3	3	2	2		
<i>Sciodrepoides watsoni</i> (Spence, 1815)	e	n	n	2		1	8		16	21	7	3	25		
<i>Dinaraea aequata</i> (Erichson, 1837)	a	z	s,m		1		1			6	6	1	2		
<i>Carabus linnaei</i> Panzer, 1810	a	z	p					1	3	8	9	5			
<i>Carabus glabratus</i> Paykull, 1790	a	n	p						1	1	2	1			
<i>Rhizophagus dispar</i> (Paykull, 1800)	a	z	p						1	3	2	2			
<i>Othius angustus</i> Stephens, 1833	a	n	p						1	3	1				
<i>Otiorhynchus subdentatus</i> Bach, 1854	e	n	f						1	1	1				

	Ant	Zast	Trof	Plocha										
				P12	P13	P14	P15	P16	P17	P18	P19	P20	A	
<i>Athous subfuscus</i> (O.F Müller, 1767)	a	z	p				2			1	1			
<i>Quedius boopoides</i>	a	z	p				1			1				3
<i>Agriotes obscurus</i> (Linnaeus, 1758)	e	n	f						2	8	4	3		8
<i>Hylobius abietis</i> (Linnaeus, 1758)	e	n	f						2	7	6	6		13
<i>Ips typographus</i> (Linnaeus, 1758)	e	n	x							1	6	7	3	19
<i>Anotylus rugosus</i>	e	n	s		1			3		3	1			17
<i>Otiorhynchus singularis</i> (Linnaeus, 1767)	e	n	f		3									9
<i>Epuraea variegata</i> (Herbst, 1793)	a	z	p										3	
<i>Isarthron castaneum</i> (Linnaeus, 1758)	a	z	x										3	
<i>Mycetoporus erichsonanus</i> Fagel, 1965	a	n	m										1	
<i>Oxypoda soror</i> C. G. Thomson, 1855	a	n	p										1	
<i>Quedius subunicolor</i> Korge, 1961	r	z	p										1	
<i>Quedius cruentus</i> (Olivier, 1795)	e	n	p										1	5
<i>Xyleborus dispar</i> (Fabricius, 1792)	a	z	x										2	2
<i>Anthophagus omalinus arrowi</i> Koch, 1933	r	n	p								3	4		
<i>Atrecus affinis</i> (Paykull, 1789)	a	z	p								4	6		
<i>Bryoporus rufus</i> (Erichson, 1839)	r	n	m								5	4		
<i>Eucnecosum brachypterum</i> (Gravenhorst, 1802)	r	n	p								2	2		
<i>Quedius punctatellus</i> (Heer, 1839)	a	z	p								2	1		
<i>Anthophagus alpestris</i> Heer, 1839	r	n	p							4	8	7		
<i>Nudobius lentus</i> (Gravenhorst, 1806)	a	z	p							2	3	1		
<i>Quedius plagiatus</i> Mannerheim, 1843	a	z	p							6	5	5		
<i>Hylastes cunicularius</i> Erichson, 1839	e	n	x							3	5	2		6
<i>Tachinus laticollis</i> (Gravenhorst, 1802)	e	n	p							2	5	3		6
<i>Tachinus pallipes</i> (Gravenhorst, 1806)	e	n	p						4	12	17	3		10
<i>Thanasimus formicarius</i> (Linnaeus, 1758)	e	n	p							2	4	6		
<i>Notiophilus biguttatus</i> (Fabricius, 1779)	a	z	p							2		1		13
<i>Phyllobius oblongus</i>												1	2	3
<i>Bryaxis bulbifer</i> (Reichenbach, 1816)	e	n	p									1		
<i>Isarthron fuscum</i> (Fabricius, 1787)	a	z	x									2		
<i>Ischnoglossa prolixa</i> (Gravenhorst, 1802)	a	z	p									1		
<i>Rhizophagus grandis</i> Gyllenhal, 1827	a	z	p									1		
<i>Acritus</i> sp.	a	z	p								1			
<i>Byrrhus fasciatus</i> (Forster, 1771)	e	n	b								1			
<i>Pitiophagus ferrugineus</i> (Linnaeus, 1761)	a	z	p								2			
<i>Pogonocherus decoratus</i> Fairmaire, 1855	a	z	x								1			
<i>Rhagium bifasciatum</i> (Fabricius, 1755)	a	n	x								1			

	Ant	Zast	Trof	Plocha											
				P12	P13	P14	P15	P16	P17	P18	P19	P20	A		
<i>Rhagium inquisitor</i> (Linnaeus, 1758)	a	n	x								1				
<i>Trachodes hispidus</i> (Linnaeus, 1758)	a	z	f								1				
<i>Zyras humeralis</i> (Gravenhorst, 1802)	a	n	p								5				
<i>Epuraea depressa</i> (Illiger, 1798)	a	z	p								1	5			
<i>Phyllobius arborator</i> (Herbst, 1797)	e	n	f								1	1			
<i>Agabus guttatus</i> (Paykull, 1798)	e	n	p								2	2			1
<i>Cantharis fusca</i> Linnaeus, 1758	e	n	p								1	1			1
<i>Phyllopertha horticola</i> (Linnaeus, 1758)	e	n	f								1				5
<i>Xyleborus saxeseni</i> (Ratzeburg, 1837)	a	z	x								1				3
<i>Amara consularis</i> (Duftschmid, 1812)	e	n	p												5
<i>Amara convexior</i> Stephens, 1828	e	n	p												3
<i>Anotylus tetracarينات</i> (Block, 1799)	e	n	s,k												3
<i>Bembidion lampros</i> (Herbst, 1784)	e	n	p												7
<i>Cercyon</i> sp.	e	n	s,k												1
<i>Coccinella septempunctata</i> Linnaeus, 1758	e	n	p												6
<i>Glischrochilus quadripunctatus</i> (Linnaeus, 1758)	e	n	s												3
<i>Chaerthartha seminulum</i> (Herbst, 1797)	e	n	f												1
<i>Lathrobium fulvipenne</i> Gravenhorst, 1806	e	n	p												2
<i>Meligethes aeneus</i> (Fabricius, 1755)	e	n	f,p												7
<i>Philonthus cognatus</i> Stephens, 1832	e	n	p												4
<i>Poecilus versicolor</i> (Sturm, 1824)			p												5
<i>Quedius lucidulus</i> Erichson, 1839	a	z	p												1
<i>Rhagonycha fulva</i>	e	n	p												1
<i>Tachinus signatus</i> (Gravenhorst, 1802)	e	n	p								2				12
<i>Tachyporus nitidulus</i> (Fabricius, 1781)			p												15

Odlišnost společenstev v rámci sledovaného transektu

Na jednotlivých lokalitách bylo celkem odchytnuto 159 až 550 jedinců v průběhu celého roku 2009. Počet druhů kolísal mezi 37 a 63. Největší počet druhů byl nalezen na ploše P18, která představuje jednak jakýsi ekoton mezi smíšenými lesy a klimaxovými smrčinami (z hlediska lesnické typologie je řazena na spodní okraj 8. lesního vegetačního stupně), jednak zde došlo k rozpadu stromového patra již v roce 2007 (Vývoj vegetace na TVP Šumava, www.infodatasys.cz/sumava/vegdyn_cz.htm), ale byl aplikován bezzásahový management, kdy dřevní hmota suchých stromů je ponechána na místě. Druhová diversity byla nejnižší na plochách P12 až P15 - ve smíšeném bukovém lese, nejvyšší pak v klimaxových smrčinách (P18 až P20). Tento rozdíl je dán zvláště výrazně sníženou vyrovnaností (a tedy zvýšenou dominancí jednoho nebo několika málo druhů) ve smíšených bukových lesích (Tabulka 3).

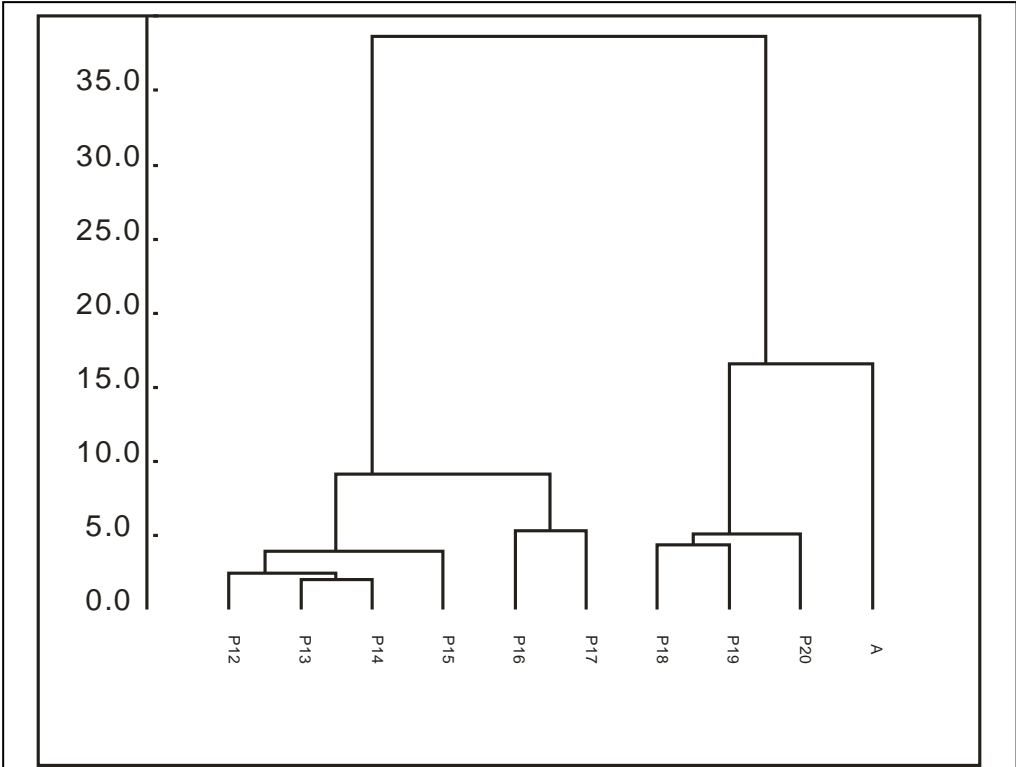
Klasifikace ploch podle složení společenstva brouků (Obr. 4-8) je podobná ve všech sledovaných měsících (červen-říjen), prakticky se shoduje v jarně-časné letním období (červen-červenec), kdy jsou zřetelně odděleny plochy smíšených listnatých lesů (P12 až P17) od ekosystémů horského jehličnatého lesa s *Picea abies* (8. lesní vegetační stupeň, nadmořská výška nad 1150 m). Jarní maximum počtu jedinců v ekosystémech smíšených lesů bylo způsobeno zejména velkou aktivitou dospělců druhu *Anoplotrupes stecorosus*. V dalším období se situace postupně začíná měnit a plochy přechodného charakteru se stávají podobnějšími plochám se smrkovým lesem. V listopadovém odběru již bylo zastoupeno málo jedinců.

Z hlediska klasifikace lokalit má největší význam porovnání užívající počty jedinců odchycené v průběhu všech sledovaných měsíců (červen až listopad; Obr. 9). Tam je zřejmé, že za typické representanty ekosystémů horského smíšeného bukového lesa v rámci sledovaného výškového transektu lze považovat ty, které se nacházejí na plochách P12 až P15. Lokality P16 a P17 mají přechodný charakter, což odpovídá jejich pravděpodobnému zařazení do 7. lesního vegetačního stupně. Lokality P18 až P20 odpovídají klimaxovým smrčinám

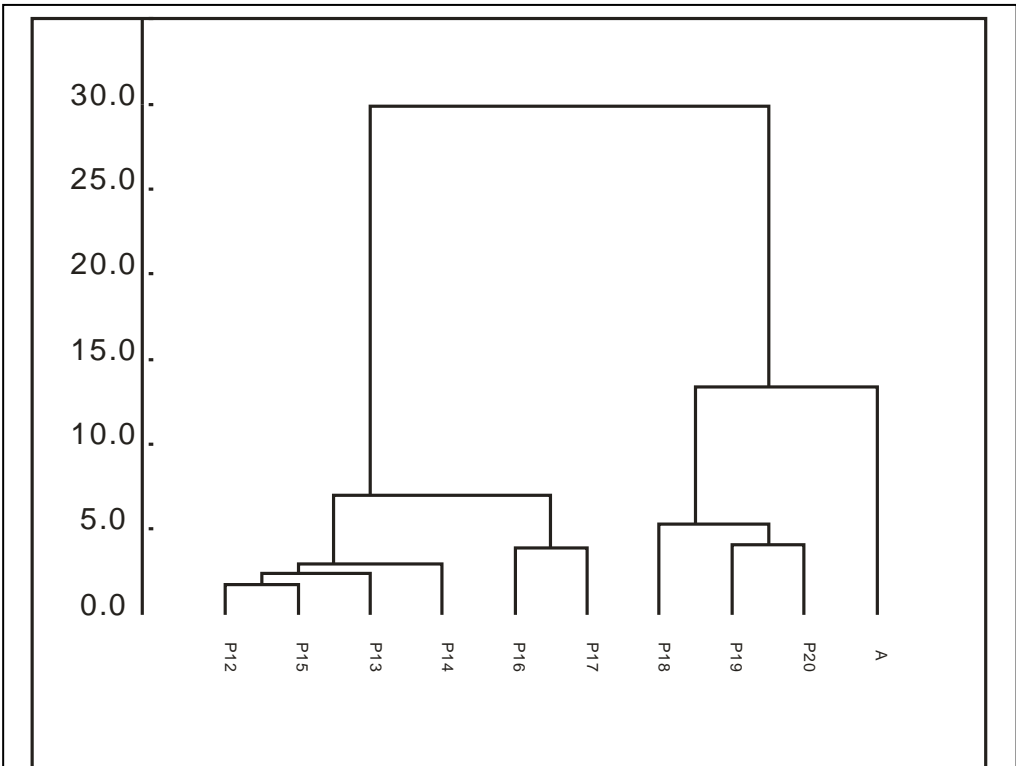
Vysokou odlišností se vykazuje holina (plocha A) a to jak z hlediska celého roku (Obr. 9), tak ve všech měsících sledování, nejvýrazněji však v srpnu, t.j. v období vrcholného léta, kdy na holině je dosahováno extrémních mikroklimatických hodnot. Srovnáme-li holinu s paralelní plochou suchého lesa (P18), je možné konstatovat snížení druhové bohatosti i celkové diversity na holině a to při vyšším počtu odchycených jedinců (Tabulka 3).

Tabulka 3. Základní charakteristiky společenstev na sledovaných plochách podle celoročního sledování.

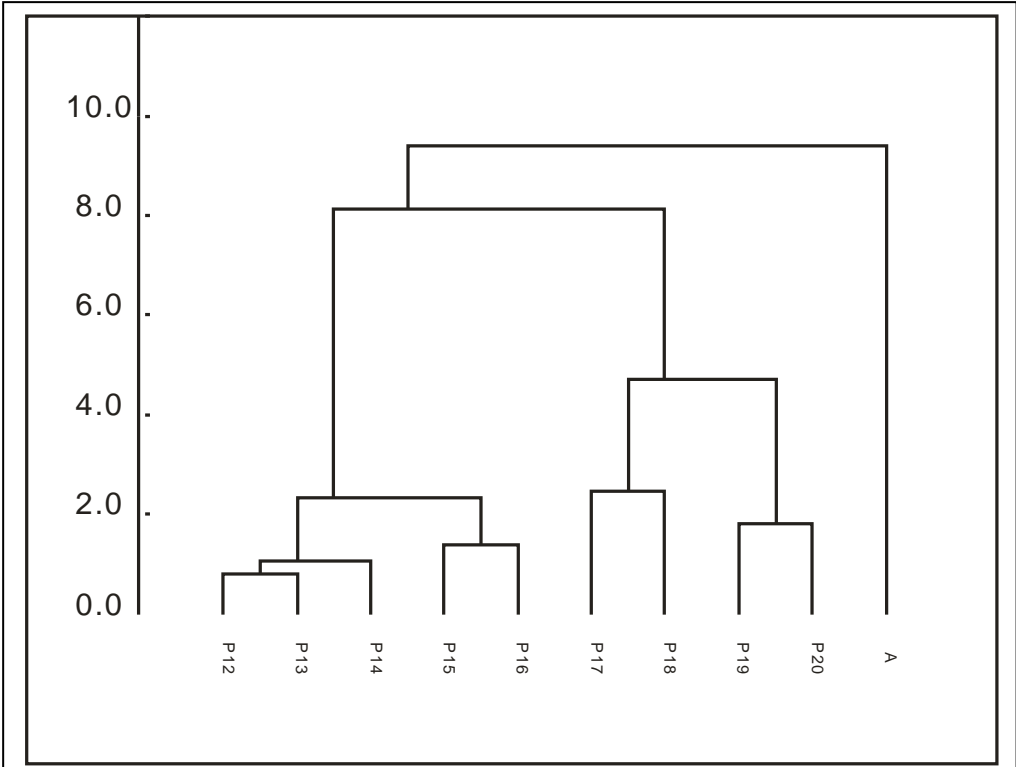
Lokalita	Počet jedinců	S	H'	e
P12	368	40	2.5974	0.4881
P13	550	42	2.2406	0.4155
P14	516	37	2.1458	0.4119
P15	346	46	2.9642	0.5367
P16	171	38	4.2067	0.8016
P17	174	41	4.5292	0.8454
P18	244	63	5.3516	0.8953
P19	224	59	5.3368	0.9072
P20	159	49	5.1029	0.9088
A	359	46	4.7952	0.8681



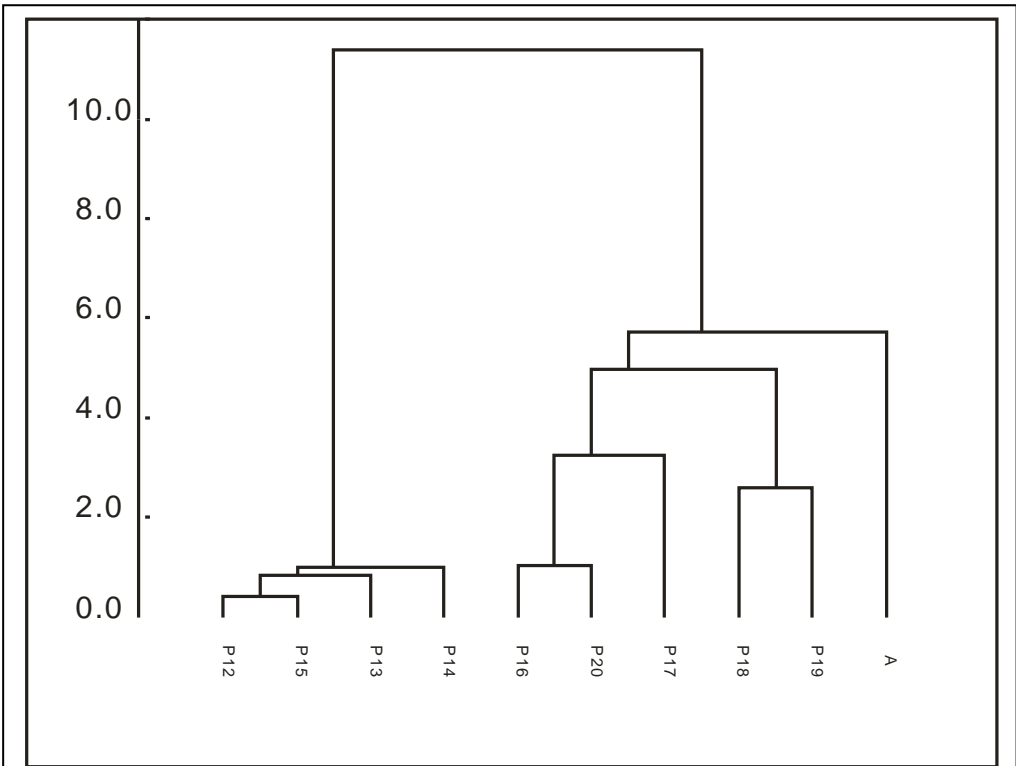
Obr. 4. Klasifikace lokalit Wardovou metodou s kvadrátem euklidovské distance. Červen 2009.



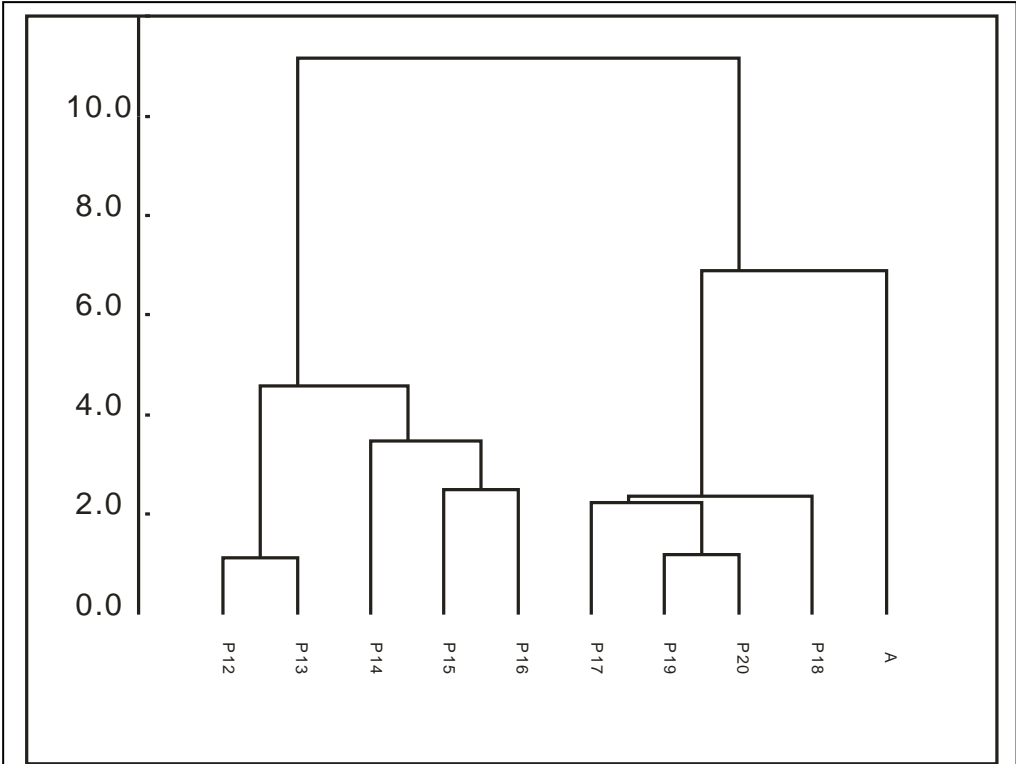
Obr. 5. Klasifikace lokalit Wardovou metodou s kvadrátem euklidovské distance. Červenec 2009.



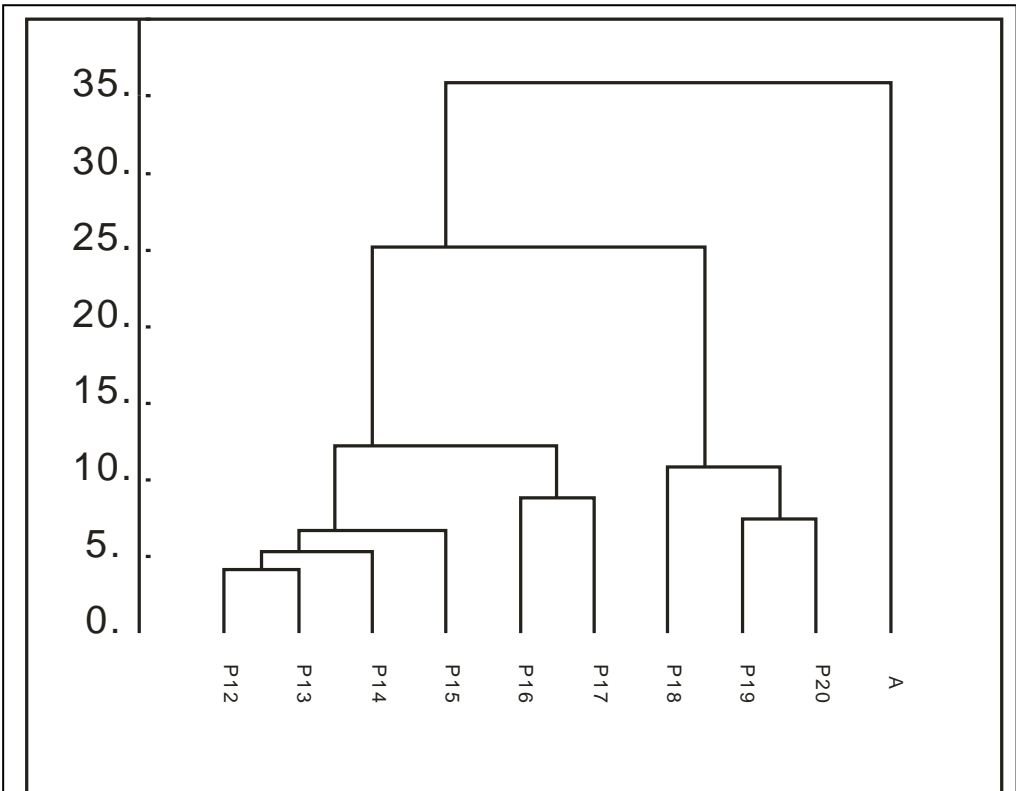
Obr. 6. Klasifikace lokalit Wardovou metodou s kvadrátem euklidovské distance. Srpen 2009.



Obr. 7. Klasifikace lokalit Wardovou metodou s kvadrátem euklidovské distance. Září 2009.



Obr. 8. Klasifikace lokalit Wardovou metodou s kvadrátem euklidovské distance. Říjen 2009.



Obr. 9. Klasifikace lokalit Wardovou metodou s kvadrátem euklidovské distance. Druhy jsou reprezentovány celkovým počtem jedinců odchycených v průběhu celého roku 2009 (červen až listopad)

Tabulka 4. Ordinační analýza - DCA

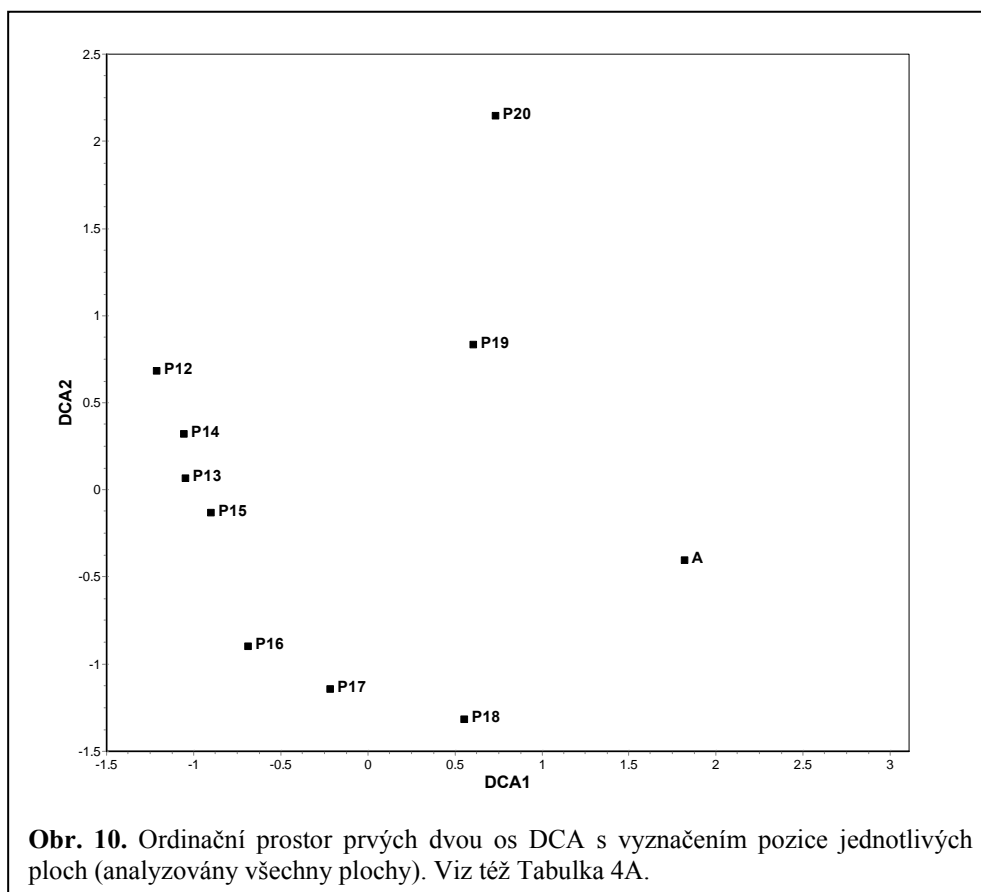
A. Všechny lokality

Osa	1	2	3
Vlastní číslo	0.524	0.193	0.090
Kumulativní variance dat (%)	33.7	46.1	52.0

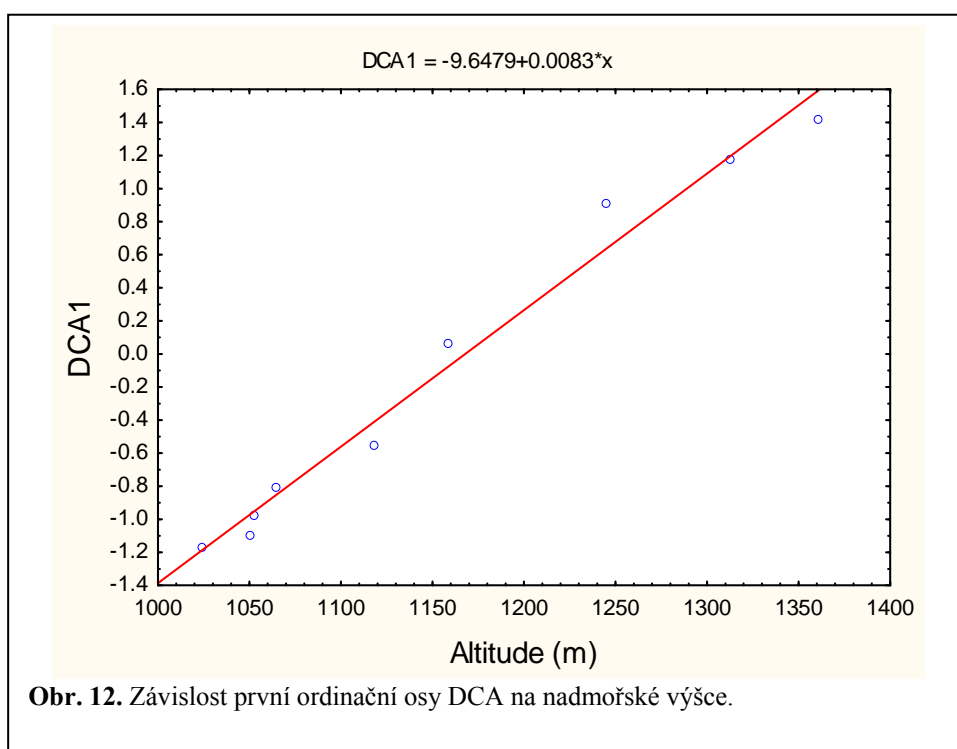
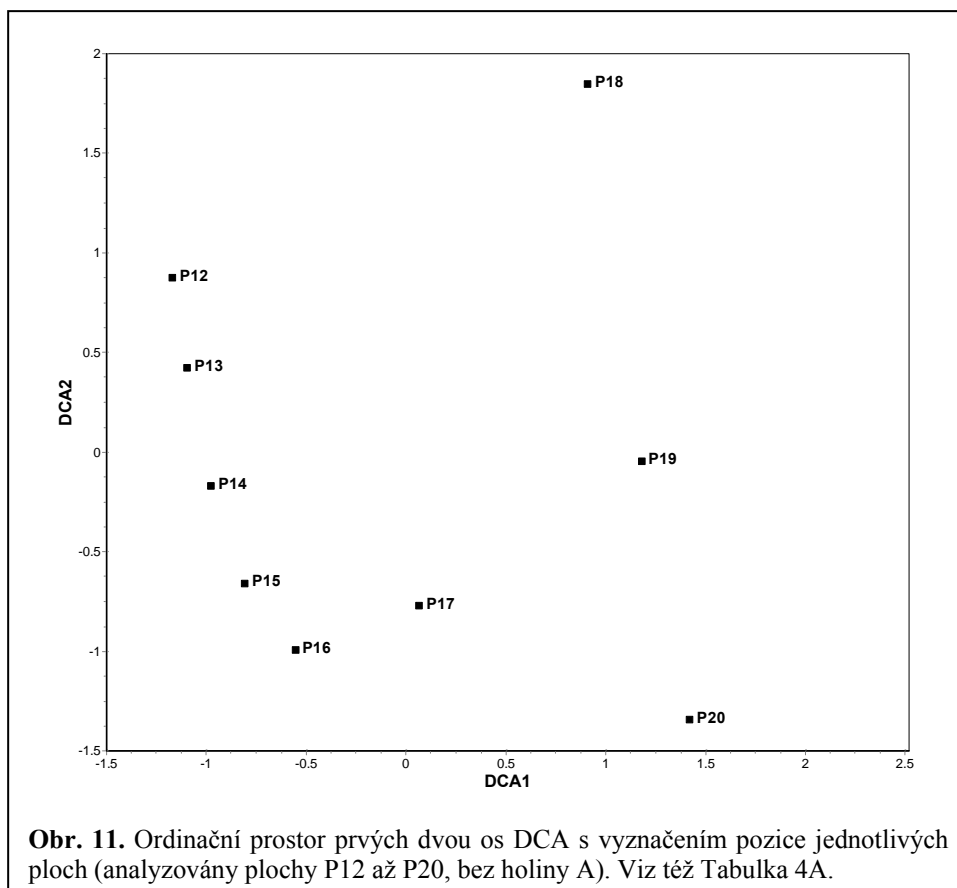
B. Pouze lokality P12 až P20 (bez holiny A)

Osa	1	2	3
Vlastní číslo	0.491	0.169	0.073
Kumulativní variance dat (%)	40.4	54.4	60.4

Ordinační analýza (Tabulka 4, Obr. 10-11) ukazuje na vysokou odlišnost vykácené holiny (plocha A), jejíž vyloučení způsobí změnu rozložení zbývajících ploch v ordinačním prostoru. Dále je vidět silnou závislost první ordinační osy na nadmořské výšce (Obr. 12). Zjištěná hodnota korelačního koeficientu ($r = 0.99$) je nejvyšší hodnotou v porovnání s různými taxocenózami šetřenými v rámci sledovaného výškového gradientu - pro vegetaci ($r = 0.93$; MATĚJKA ET VIEWEGH 2008), pancířníky ($r = 0,89$; STARÝ ET MATĚJKA 2009) a houby (pro saprotrofní druhy $r = 0,97$; LEPŠOVÁ ET MATĚJKA 2009a, b). Význam nadmořské výšky je rovněž patrný z faktu, že první ordinační osa vypovídá o více jak 40 % datové variance (Tabulka 4B).



Obr. 10. Ordinační prostor prvních dvou os DCA s vyznačením pozice jednotlivých ploch (analyzovány všechny plochy). Viz též Tabulka 4A.



Vliv holosečné těžby na strukturu společenstva

Srovnání druhového složení podle Tabulky 2. ukazuje na odlišnost paseky po těžbě na rakouské straně. Převládají zde ubikvistní druhy brouků. Počet druhů pravidelně se zde vyskytujících je nižší než na ostatních plochách.

Plochy na české straně s ponechaným mrtvým dřevem se také liší od ostatních. Je to zejména prevalence podkor-
ních druhů, z nichž některé (např. pestrokrovečník *Thanasimus formicarius*, lesknáček *Pitiophagus ferrugineus*,
některé druhy drabčků, zvláště *Nudobius lentus*) jsou význačnými predátory lýkožrouta smrkového. Na těchto
plochách se vyskytovalo několik horských druhů často charakteristických pro alpské bezlesí Krkonoš (např.
Eucnecosum brachypterum, *Anthophagus alpestris*).

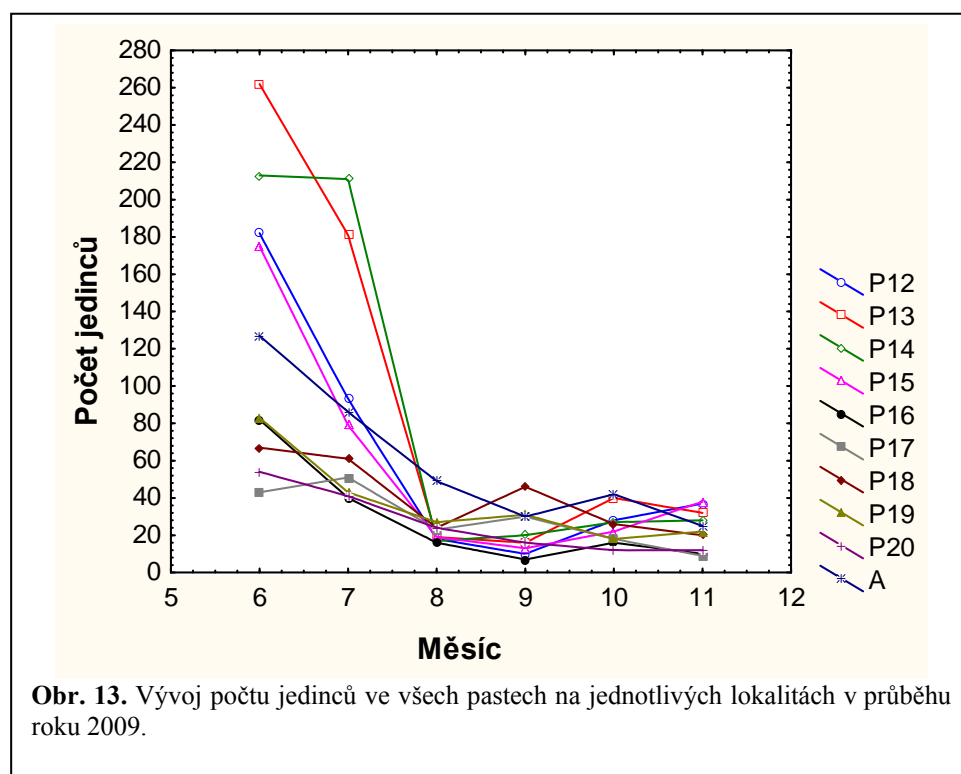
Obdobné výsledky byly zjištěny pro jiné druhy bezobratlých některými jinými autory (např. střevlíci - ASSMANN
1999; HELIÖLÄ ET AL. 2001; MAGURA ET AL. 2000; POOLE ET AL. 2003; chvostoskoci - RUSEK ET AL. 2009),
kteří také potvrdili nízkou druhovou rozmanitost uvedených skupin bezobratlých ve smrkových monokulturách
při srovnání s přirozenými lesními porosty střední Evropy. Také velikost holin významně ovlivňuje druhovou
diversitu drabčků v Kanadě (KLIMASZEWSKI ET AL. 2008). Tyto výsledky potvrdily zjištění z naší studie, kdy na
rozsáhlé holině na rakouské straně byl zjištěn malý počet druhů brouků včetně drabčků s převahou ubikvistních
a dobře létajících druhů se schopností rychle osídlit nově vzniklé biotopy (BOHÁČ 1999).

Sezónní dynamika sledovaných společenstev

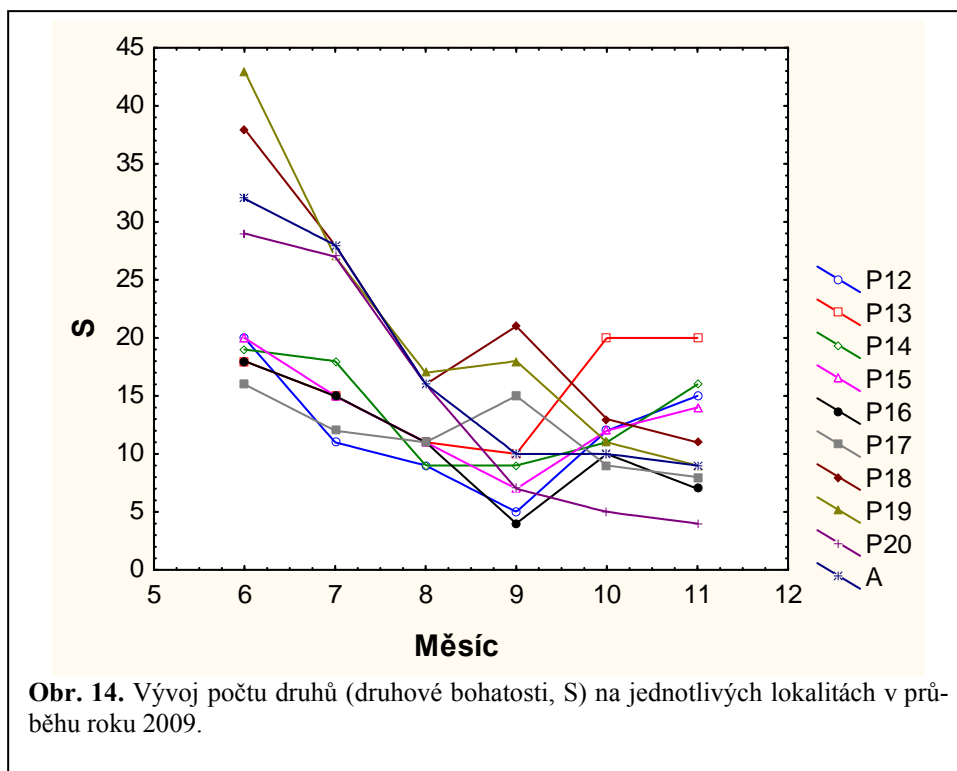
Počet jedinců zachycených v zemních pastech se postupně snižoval od červnového maxima do srpna (Obr. 13),
poté mírně fluktoval. V září až říjnu jsme ještě svědky malého navýšení počtu jedinců. Rozdíl mezi počtem
jedinců zachycených ve smíšených a v horských smrkových lesích se od června snižoval a ve vrcholném létě již
nebyl pozorován. V listopadu byl počet odchytených jedinců nepřímo úměrný nadmořské výšce lokality.

Obdobný obraz je vidět u počtu zaznamenaných druhů (druhové bohatosti) s tím, že letní minimum není tak
hluboké, jako je tomu u počtu jedinců (Obr. 14). Společenstvo epigeických brouků horského smrkového lesa
bylo bohatší v porovnání s ekosystémy níže položenými. Zajímavá je situace na ploše P13, kde pozdně podzimní
počet druhů byl dokonce vyšší než tento počet zjištěný v časném létě.

Uvedená zjištění mohou být způsobena tím, že ekologické podmínky (mikroklima, potravní nabídka aj.) ve smí-
šeném lese jsou vyrovnanější než v horském smrkovém lese. Mezi druhy horského smrkového lesa je také vyšší
zastoupení některých druhů s maximem aktivity dospělců v podzimním a zimním období (např. druhy podčeledi
Omalinae; BOHÁČ 1999).

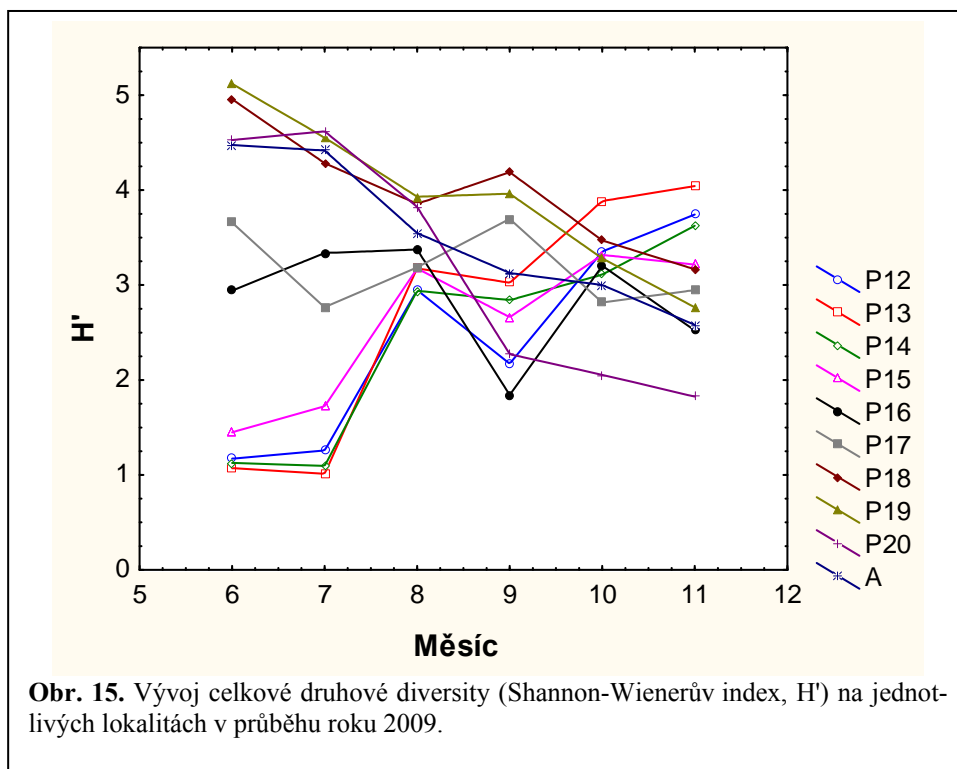


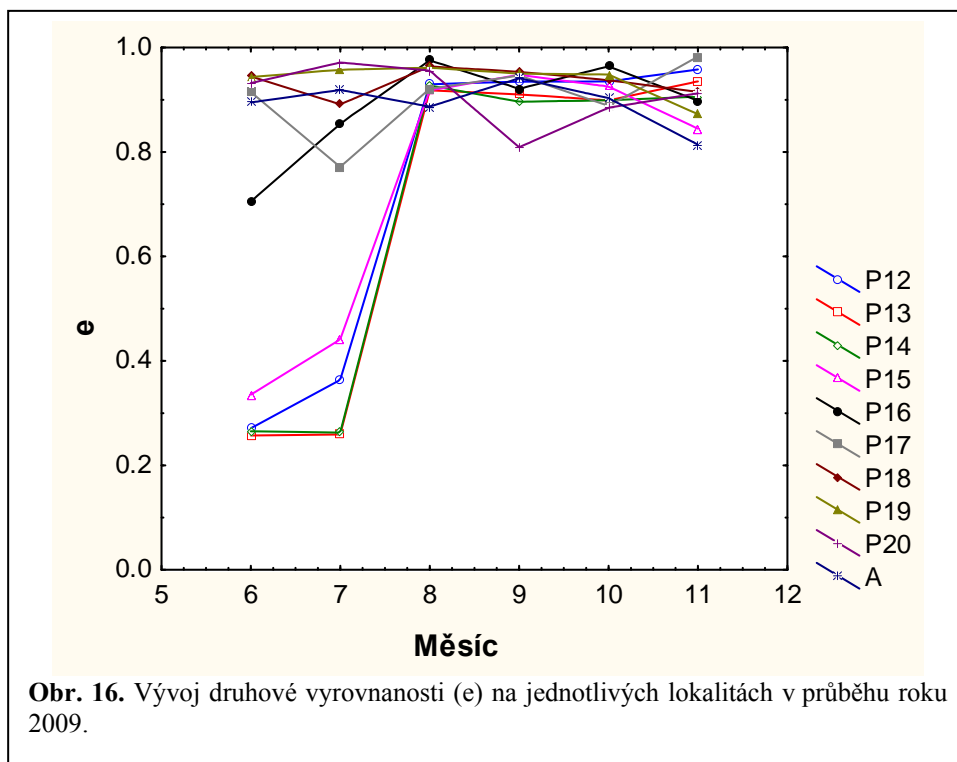
Obr. 13. Vývoj počtu jedinců ve všech pastech na jednotlivých lokalitách v průběhu roku 2009.



Masivní výskyt jediného druhu (*Anoplotrupes stecorosus*) v ekosystémech smíšeného lesa (P12 až P15) byl příčinou výrazného snížení vyrovnanosti (Obr. 16) a sekundárně i celkové druhové diversity (Obr. 15) na těchto plochách v červnu až červenci. Druhová diversity je zvláště v prvních měsících nejvyšší v podmínkách ekosystému horského smrkového lesa a až do listopadu více-méně plynule klesá, pouze na nejvýše položené a nejexponovanější ploše P20 nad horní hranou karu Plešného jezera je pozorovatelné skokové snížení druhové diversity od září.

Zdá se, že v extrémních klimatických podmínkách klimaxových smrčín není žádný epigeický druh schopen dosáhnout výrazné dominance, jako je tomu na plochách níže položených.





Závěr

Sledování společenstev brouků ve výškovém transektu na jihovýchodním svahu Plechého (NP Šumava) v lesních ekosystémech s různým managementem (přirozená obnova lesa s bezzásahovým režimem v ČR versus holosečná těžba v Rakousku) prokázalo následující:

- Vertikální rozšíření brouků vykazuje jasné rozdíly mezi společenstvy bukových lesů, přechodové zóny a horské smrčiny. Přitom přechodová zóna vykazuje nejvyšší počet druhů zřejmě vzhledem ke svému ekotónnímu charakteru.
- Sledování sezónního výskytu brouků prokázalo nejvyšší počet zjištěných jedinců v červnu. Na podzim byl počet zjištěných jedinců nejnižší. Tyto charakteristiky se lišily u společenstev horského smrkového a horského smíšeného lesa - v horském smrkovém lesu byl počet jedinců i druhů na podzim druhově i početně vyšší než u smíšeného lesa.
- Vliv holosečného hospodaření výrazně ovlivnil strukturu společenstev brouků. Počet druhů zde byl nižší než na ostatních plochách a převládaly zde ubikvistní druhy tolerantní k výrazným změnám mikroklimatu a charakteristické pro nezastíněné biotopy. Odvoz mrtvého dřeva na rakouské straně výrazně ochudil počet potravních skupin brouků (schází xylofágní a mycetofágní druhy) a zcela eliminoval náročné reliktní a pralesní druhy.
- Plochy v sousedství rakouských holin na české straně s ponechaným mrtvým dřevem se liší společenstvy brouků s výrazně vyšším zastoupením náročnějších, zejména lesních druhů brouků, od společenstev holin. Vysoké je zastoupení některých podkorních druhů, zejména predátorů kůrovců jako pestrokrovec mravenčí (*Thanasimus formicarius*), podkorní drabčici (*Nudobius lentus*, *Quedius plagiatus*) a lesknáček podlouhlý (*Pitiophagus ferrugineus*). Na těchto plochách se vyskytují některé náročnější druhy z hlediska vlhkosti půdního substrátu (např. drabčici *Acidota crenata* a *Quedius obscuripennis*) a borealpinní druhy alpinského bezlesí (např. drabčici *Eucnecosum brachypterum* a *Anthophagus alpestris*).
- Na studovaných plochách byly učiněny některé významné faunistické nálezy. Pralesní reliktní roháček *Ceruchus chrysomoloides* byl zjištěn v bukovém smíšeném lese. Zde se také vyskytoval ohrožený druh drabčika *Oxypoda brachyptera* z červené knihy bezobratlých ČR. V bukovém smíšeném lese byl nalezen také indikátor původních horských lesů střevlík *Carabus irregularis*, který však zasahoval až do přechodné zóny mezi smíšeným lesem a klimaxovou smrčinou. Pro danou lokalitu je významný nález borealpinních druhů brouků (drabčici *Eucnecosum brachypterum*, *Anthophagus alpestris*, *Anthophagus omalinus arrowi*, *Quedius subunicolor*), kteří patří v ČR mezi nejhroženější druhy bezobratlých.

Literatura

- ASSMANN T. (1999): The ground beetle fauna of ancient and recent woodlands in the lowlands of north-west Germany (Coleoptera, Carabidae). - *Biodiversity and Conservation*, 8: 1499-1517.
- BOHÁČ J. (2003): Využití epigeických bezobratlých pro sledování změn ekosystémů a krajiny v chráněných oblastech (case study). - URL: <http://www.infodatasys.cz/vav2003/drabcikoviti.pdf>
- BOHÁČ J., MATĚJČEK J. (2004): Inventarizační průzkum brouků (*Coleoptera*) na monitorovacích plochách v lesích Boubínské masivu z hlediska dalšího monitorování stavu biotopů. In: Dvořák L., Šustr P. (eds.), *Aktuality šumavského výzkumu II. - Správa NP a CHKO Šumava, Vimperk*, pp. 212-217.
- BOHÁČ J., MATĚJČEK J., ROUS R. (2005): Staphylinidae (drabčikoviti). In: Farkač J., Král D., Škorpík M. (eds.), *Červený seznam ohrožených druhů České republiky. Bezobratlí. Red list of threatened species in the Czech Republic. Invertebrates. - AOPK ČR, Praha*, pp. 435-449.
- BOHÁČ J., MATĚJČEK J., ROUS R. (2008): Check-list of staphylinid Beetles (*Coleoptera, Staphylinidae*) of the Czech Republic and the division of species according to their ecological characteristics and sensitivity to human influence. - *Čas. Slez. Muz. Opava (A)*, 56: 227-276.
- FARKAČ J., KRÁL D., ŠKORPÍK M. (eds.) (2005): *Červený seznam ohrožených druhů České republiky. Bezobratlí. Red list of threatened species in the Czech Republic. Invertebrates. - Agentura ochrany přírody a krajiny ČR, Praha*, 760 p.
- HELIÖLÄ J., KOIVULA M., NIEMELÄ J. (2001): Distribution of carabid beetles (Coleoptera, Carabidae) across a Boreal forest-clearcut ecotone. - *Conservation Biology*, 15: 370-377.
- HILL M. O. (1979): TWINSpan - a FORTRAN program for arranging multivariate data in an ordered two way table by classification of individuals and attributes. - *Cornell Univ. Ithaca*, 48 p.
- HUBER CH., BAUMGARTEN M. (2005): Early effects of forest regeneration with selective and small scale clear-cutting on ground beetles (Coleoptera, Carabidae) in Norway spruce stand in Southern Bavaria (Höglwand). - *Biodiversity and Conservation*, 14: 1989-2007.
- HŮRKA K. (1996): *Carabidae of the Czech and Slovak Republics. Carabidae České a Slovenské republiky. - Kabourek, Zlín*, 565 p.
- 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 p.
- JELÍNEK J. (1993): Check-list of Czechoslovak Insects IV (Coleoptera). *Seznam československých brouků. - Folia Heyrovskyana, Suppl. 1: 3-172.*
- KLIMASZEWSKI J., LANGOR D. W., WORK T. T., HAMMOND J. H. E., SAVARD K. (2008): Smaller and more numerous harvesting gaps emulate natural forest disturbances: a biodiversity test case using rove beetles (Coleoptera, Staphylinidae). - *Diversity and Distributions*, 14: 1-14.
- KOCH K. (1989): *Die Käfer Mitteleuropas, Ökologie Bd. 1. - Goecke & Evers, Krefeld*, 439 p.
- LEPŠOVÁ A., MATĚJKA K. (2008): Makromycety ve výškovém transektu na vrcholu Plechý (Šumava). - URL: http://www.infodatasys.cz/biodivkrsu/rep2007_makromyc.pdf
- LEPŠOVÁ A., MATĚJKA K. (2009a): Makromycety ve výškovém transektu na vrcholu Plechý (Šumava) II. - URL: http://www.infodatasys.cz/biodivkrsu/rep2008_makromyc.pdf
- LEPŠOVÁ A., MATĚJKA K. (2009b): Mykocenologický průzkum lesních ekosystémů na příkladu výškového transektu Plechý (Šumava). - *Příroda, Praha*, 28: 162-183.
- LEPŠOVÁ A., STARÝ J., EŠNEROVÁ J., MÁNEK J., MATĚJKA K., VACEK S. (2009): Biodiverzita v lesních ekosystémech. In: Vacek S., Krejčí F. et al., *Lesní ekosystémy v Národním parku Šumava. Lesnická práce, s.r.o., Kostelec nad Černými lesy*, pp. 409-448.
- LINDENMAYER D. B. (1999): Future directions for biodiversity conservation in managed forests: indicator species, impact studies and monitoring programs. - *Forest Ecology and Management*, 115: 277-287.
- LINDENMAYER D. B., MARGUES C. R. & BOTKIN D. B. (2000): Indicators of biodiversity for ecologically sustainable forest management. - *Conservation Biology*, 14: 941-950.

- MAGURA T., ELEK Z., TOTHMERESZ B. (2002): Impacts on non-native spruce reforestation on ground beetles. - *European Journal of Soil Biology*, 38: 291-295.
- MATĚJKA K. (2009): Nápořádání k programu DBreleve / DBreleve program help. - URL: http://www.infodatasys.cz/software/hlp_dbreleve/dbreleve.htm
- MATĚJKA K., VIEWEGH J. (2008): Vegetace na trvalých výzkumných plochách v lesích Šumavy a její vývoj. - URL: <http://www.infodatasys.cz/sumava/vegetacetvp.htm>
- MATĚJKA K., STARÝ J. (2009): Differences in top-soil features between beech-mixture and Norway spruce forests of the Šumava Mts. - *Journal of Forest Science*, 55: 540-555.
- MOLNAR T., MAGURA T., TOTHMERESZ B., ELEK Z. (2001): Ground beetles (carabidae) and the edge effects in oak-hornbeam and grassland transects. - *European Journal of Soil Biology*, 37: 297-300.
- MÜLLER J., BUSSLER H., BENSE U., BRUSTEL H., FLETCHNER G., FOWLES A., KAHLEN M., MÖLLER G., MÜHLE H., SCHMIDL J., ZABRANSKY P. (2005): Urwald relict species – saproxylic beetles indicating structural qualities and habitat tradition. - *Waldökologie Online*, 2: 106-113.
- PODRÁZSKÝ V. (2007): Stav lesních půd ve výškovém transektu na lokalitě Plechý - NP Šumava. - *Lesnícky časopis - Forestry Journal*, 53: 333-345.
- POOLE A., GORMALLY M., SKEFINGTON M. S. (2003): The flora and carabid beetle fauna of a mature and regenerating semi-natural woodland in a south east Ireland. - *Forest Ecology and Management*, 177: 207-220.
- PRETSCH H. (1996): Growth trends of forests in Southern Germany. In: Spiecker H., Mielikäinen K., Köhl M., Skovsgaard J. P. (eds.), *Growth trends in european forests*, European forest institute report No. 5. - Springer Berlin, Heidelberg, New York, pp. 107-131.
- RAINIO J., NIMEMELÄ J. (2003): Ground beetles (Coleoptera. Carabidae) as bioindicators. - *Biodiversity and Conservation* 12: 487-506.
- RÖHLE H. (1991): Entwicklung der wichtigsten ertragskundlichen Kenngrößen des Fichtenwalbestandes Högwald in der 6-jährigen Beobachtungsperiode 1083-1988. - *Forstwissenschaftlichen Forschung* H. 39: 30-34.
- ROTHE A., BORCHERT H. (2003): Der Wald von morgen. Eine Naturbilanz über 25 Jahre naturnahe Forstwirtschaft im Bayerischen Staatswald. LWF 39. - Bayerische Landesanstalt für Wald und Forstwirtschaft, Munich, Germany.
- RUSEK J. (2009): Dynamika vývoje půdní fauny a dynamika humusu v sukcesi ke klimaxovým smrččinám a bučinám Šumavy. - Ms. [Dílčí závěrečná zpráva za rok 2009, Depon. in: Ústav půdní biologie AV ČR], 38 p.
- STARÝ J., MATĚJKA K. (2008): Pancířníci (Acari: Oribatida) vybraných lokalit horských lesů na Šumavě. - URL: http://www.infodatasys.cz/biodivkrsu/rep2007_Oribatida.pdf
- STARÝ J., MATĚJKA K. (2009): Společenstva pancířníků (Acari: Oribatida) ve výškovém gradientu v horských lesích postižených kůrovcem na Šumavě. - URL: http://www.infodatasys.cz/biodivkrsu/rep2007_Oribatida.pdf
- TER BRAAK C.J.F., ŠMILAUER P. (2002): CANOCO reference manual and CanoDraw for Windows user's guide: Software for canonical community ordination (version 4.5). Microcomputer Power, Ithaca (NY), 500 p.
- VACEK S., KREJČÍ F., MATĚJKA K., PODRÁZSKÝ V., REMEŠ J., ULBRICOVÁ I., ZATLOUKAL V., SIMON J., MINX T., JANKOVSKÝ L., TURČÁNI M., LEPŠOVÁ A., STARÝ J., VIEWEGH J., BEDNAŘÍK J., MALÍK K., BÍLEK L., ŠTÍCHA V., SEMELOVÁ V., VOKOUN J., MIKESKA M., PRAUSOVÁ R., EŠNEROVÁ J., MÁNEK J., KUČERA A., VOJTĚCH O., JAKUŠ R., KOZEL J., MALÍK V., VOJTÍŠEK R., BALÁŠ M. (2009): Lesní ekosystémy v Národním parku Šumava. Druhé, aktualizované vydání. - *Lesnická Práce*, Kostelec nad Černými Lesy, 512 p.
- WARD J. H. (1963): Hierarchical grouping to optimize an objective function. - *Journal of the American Statistical Association*, 58(301): 236-244.