

**Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích**  
**Přírodovědecká fakulta**

**Význam sněhových výležísek v aridních horách**  
**pro brouky a ptáky**

Bakalářská práce

**Lucie Ambrožová**

Školitel Mgr. Lukáš Čížek, Ph.D.

České Budějovice 2015

Ambrožová, L., 2015: Význam sněžových výležísek v aridních horách pro brouky a ptáky. [Importance of alpine snowbeds for beetles and birds in arid mountains. Bc. Thesis, in Czech.] - 34 p., Faculty of Science, University of South Bohemia, České Budějovice, Czech Republic.

Annotation:

Several alpine snowbeds in Altai tundra were studied. Community structure and activity of ground-dwelling arthropods along the moisture gradient in snowbed habitat were examined. Also bird's foraging behavior in different habitats around the snowbed was tested in relation to altered arthropod abundance.

**Prohlašuji, že jsem svoji bakalářskou práci vypracovala samostatně pouze s použitím pramenů a literatury uvedených v seznamu citované literatury.**

**Prohlašuji, že v souladu s § 47b zákona č. 111/1998 Sb. v platném znění souhlasím se zveřejněním své bakalářské práce, a to v nezkrácené podobě elektronickou cestou ve veřejně přístupné části databáze STAG provozované Jihočeskou univerzitou v Českých Budějovicích na jejich internetových stránkách, a to se zachováním mého autorského práva k odevzdanému textu této kvalifikační práce. Souhlasím dále s tím, aby toutéž elektronickou cestou byly v souladu s uvedeným ustanovením zákona č. 111/1998 Sb. zveřejněny posudky školitele a oponentů práce i záznam o průběhu a výsledku obhajoby kvalifikační práce. Rovněž souhlasím s porovnáním textu mé kvalifikační práce s databází kvalifikačních prací Theses.cz provozovanou Národním registrem vysokoškolských kvalifikačních prací a systémem na odhalování plagiátů.**

České Budějovice, 19.4.2015.

Lucie Ambrožová

## **Poděkování**

První a největší dík patří mému školiteli Lukáši Čížkovi za poskytnutí zajímavého tématu a jedinečného materiálu, ale i za jeho nekonečnou trpělivost a podporu při psaní. Další díky patří Simoně Polákové za ptačí data a ochotu zodpovídat záludné dotazy s ptačí i statistickou tematikou, Pavlu Šebkovi za konzultaci analýz a dávky optimismu, Michalu Perlíkovi za čokoládovou podporu a rychlokurz práce s Canocem, Michalu Plátkovi za roztřídění neroztříditelných střevlíků a dalším moudrým hlavám, které možná determinují dodnes.

# Obsah

<b>1</b>	<b>Úvod.....</b>	<b>1</b>
1.1	Voda a vysokohorské ekosystémy v době měnícího se klimatu .....	1
1.2	Sněhová výležiška .....	2
1.3	Význam pro rostliny .....	2
1.4	Význam pro živočichy .....	3
1.4.1	Členovci .....	3
1.4.2	Ptáci .....	5
1.5	Klimatické změny a jejich dopady .....	6
<b>2</b>	<b>Cíle práce .....</b>	<b>6</b>
<b>3</b>	<b>Metodika .....</b>	<b>7</b>
3.1	Lokalita.....	7
3.2	Členovci .....	8
3.2.1	Design pokusu .....	8
3.2.2	Metoda sběru .....	8
3.2.3	Zpracování vzorků.....	8
3.3	Ptáci.....	9
3.3.1	Design.....	9
3.4	Statistické vyhodnocení.....	9
<b>4</b>	<b>Výsledky .....</b>	<b>11</b>
4.1	Členovci .....	11
4.1.1	RDA analýza - skupiny členovců.....	11
4.1.2	CCA analýza - druhy brouků .....	11
4.1.3	RDA analýza - potravní gildy .....	12
4.1.4	Druhová bohatost biotopů .....	12
4.2	Ptáci.....	16
4.2.1	CCA analýza - druhy ptáků .....	16
4.2.2	Druhová bohatost .....	16
4.2.3	Kruskal-Wallisův test.....	16
<b>5</b>	<b>Diskuze .....</b>	<b>19</b>
5.1	Metoda zemních pastí.....	19
5.2	Srovnání výsledků s dostupnou literaturou .....	20
<b>6</b>	<b>Závěr.....</b>	<b>22</b>
<b>7</b>	<b>Literatura.....</b>	<b>23</b>
<b>8</b>	<b>Přílohy .....</b>	<b>32</b>

# 1 Úvod

## 1.1 Voda a vysokohorské ekosystémy v době měnícího se klimatu

Význam vody je pro veškerý život na zemi zcela zásadní. Jedná se o nejběžnější a nejdůležitější rozpouštědlo, které z velké části tvoří vnitřní prostředí buněk. Umožňuje průběh fyziologických procesů spojených s biologickými projevy. Současně je voda celosvětově významným médiem pro rozvod tepla. Pohyb vody a tepla pak zásadně ovlivňuje klimatické podmínky všech světových oblastí. Zároveň voda významně ovlivňuje i další abiotické faktory prostředí - např. pH, množství živin v půdě, modelace terénu, eroze, disturbanční režim apod. Voda pokrývá 70.8 % povrchu Země. Z veškeré vody tvoří sladká voda jen necelá 3 %. Z toho je 68.7 % sladké vody deponováno v pevném skupenství v ledovcích a v podobě sněhu (Kravčík et al. 2007).

Do vysokých hor mimo tropické oblasti se voda dostává převážně v podobě sněhových srážek. Je-li splněna podmínka akumulace převyšující míru odtávání, formují se sněhová pole a horské ledovce. V semiaridním klimatu jsou organismy odkázány na přísun vody pouze z málo četných dešťových srážek nebo z jarního tání sněhu. Přítomnost srážek, sněhu a ledu je tedy zásadním faktorem ovlivňujícím hydrologické poměry oblastí nižších poloh.

Vysokohorské systémy jsou dnes považovány za jedny z nejvíce ohrožených ekosystémů vlivem globálních klimatických změn (Post et al. 2009; Kausrud et al. 2008). Podle Benniston et al. (2003) dojde do roku 2100 v nadmořských výškách 2000 - 2500 m k prodloužení letní sezóny (doby bez přítomnosti sněhu) až o 60 dní. Zima by měla začínat přibližně ve stejné době, nástup jara by ale měl přijít mnohem dříve než v současnosti. To podporuje i analýza satelitních snímků vysokohorských oblastí z let 1972 - 2000, která ukazuje postupující dobu jarního tání (Dye 2002). IPCC (2007) uvádí, že během 21. století můžeme v důsledku globální změny klimatu očekávat v horách mnohem méně sněhu než doposud. Předpovědi sice zahrnují podzimní a zimní zvýšený úhrn srážek, jedná se ale především o srážky dešťové (Björk et Molau 2007). Zvýšená teplota pak i přes dostatek srážek povede k dřívějšímu odtávání horského sněhu a ledu (Benniston 2006, Kivinen et al. 2012). Tím jsou v ohrožení mnohé ekosystémové funkce (zásobení oblasti vodou, stabilizace mikroklimatu, regulace eroze, zajištění koloběhu živin).

## **1.2 Sněhová výležiska**

Sněhová výležiska jsou místa, kde se v během zimní sezóny akumuluje velké množství sněhu. V závislosti na terénním profilu, množství srážek a směru a síle převládajících větrů se formují v terénních sníženinách nebo na závětrných stranách hor (Jeník 1961). Sníh zde přetrvává dlouho do léta a odtává dlouho po začátku jarního tání, nebo neodtává vůbec.

Sněhová výležiska se ukazují jako velmi významná pro lokální zásobení vodou po čas celé letní sezóny (Björk et Molau 2007, Callaghan et al. 2011). Díky dostatku vody a dusíku (Mullen et al. 1998) tu zdejší vegetace dokáže poskytnout živinami bohatou potravu i velkým herbivorům (Wookey 2007, Myrnerud et Austrheim 2014). Během léta se jedná o poměrně produktivní biotopy. Sněhová výležiska jsou úzce kopírována vegetačními formacemi (Evans et al. 1989) a jsou svázána s vysoce specializovanými druhy rostlin i drobných živočichů, např. druhy endemické, konkurenčně slabé, druhy přizpůsobené extrémním podmínkám (Ostler et al. 1982, Dullinger et al. 2000)

Výležiska jsou charakterizována dlouhotrvající sněhovou pokrývkou a nízkými teplotami během vegetační sezóny. Oba tyto abiotické faktory řídící vegetační sezónu rostlin a aktivitu drobných živočichů jsou velmi náchylné ke změnám klimatu, proto je se ztrátou těchto biotopů v ohrožení i značná část biodiverzity (Krammer et Mohl 2002, Schöb et al. 2009, Kivinen et al. 2012). Díky této citlivosti mohou být sněhová výležiska použita jako modely pro výzkum dopadů klimatických změn na horské ekosystémy (Beniston 2003).

## **1.3 Význam pro rostliny**

Pro vegetaci blízkého okolí může být sněhové výležisko zajímavým zdrojem vody (Ostler et al. 1982) a místem s poměrně stabilním mikroklimatem (Shimono et Kudo 2003). Pro vegetaci těsněji s výležisky svázanou je však jeho přítomnost otázkou lokálního přežití (Theurillat et Guisan 2001, Beniston 2003).

Pravidelně se zde vyskytují druhy citlivé ke zmrznutí, které spoléhají na izolační vlastnosti dlouho ležící sněhové pokrývky. Využívají pozdějšího tání sněhu ve výležiscích a začínají svůj růst po roztátí sněhu. Doba vegetace a rozmnožování tak padá do doby vrcholného léta, do podmínek, kdy vymrzání neohrožuje citlivá iniciální stadia (Stanton 1994).

Některé druhy rostlin začínají růst již v době, kdy stále ještě leží tenká vrstva sněhu a proto se na místě objevují mezi prvními. Profitují tak nejen z prodloužené doby vegetace, ale i dřívějšího kvetení, čímž i snižují mezidruhovou kompetici o opylovače

(Galen et Stanton 1995). Na druhou stranu existují i druhy, které sice v podmínkách sněhových výležísek nenachází své růstové optimum, vyhledávají je ale kvůli celkově nižší kompetici (Heegard et Vandvik 2004, Hülber et al. 2011).

## **1.4 Význam pro živočichy**

Do okolí sněhových výležísek se koncentruje poměrně pestrá škála živočichů všech trofických úrovní. Vysoká půdní vlhkost v blízkosti sněhu přitahuje mnoho druhů střevlíků a dvoukřídlých (McKinnon et al. 2012), místa sušší, s rozvinutější vegetací zase hmyzí herbivory (Bale 2002), pavouky (Malumbres-Olarte 2013) a chvostoskoky (Bengston et al. 1974). Během letní sezóny jsou sněhová výležíška a jejich bezprostřední okolí zdrojem potravy pro zde hnízdící ptáky (McKinnon et al. 2012). V pozdějším létě zde nalézají potravu také velcí býložraví savci (Mysterud et Austrheim 2014).

### **1.4.1 Členovci**

#### **Adaptace na chlad**

Členovci sněhová výležíška využívají v létě jako zdroje vody a potravy, ale i během zimy. Půdní mikrofauna, která zimu netráví v dormantním stavu, využívá teplotně stabilní prostor pod sněhem (Shimono et Kudo 2003) pro svůj aktivní život a účastní se na dekompozici organického materiálu (Pauli et al. 2013). Přezimující druhy se musí vyrovnat velmi nízkými zimními teplotami. K tomu si vyvinuly několik odlišných fyziologických strategií - tolerují zmrznutí, vyhýbají se zmrznutí, nebo využívají kryoprotektivní dehydrataci (podle Sinclair et al. 2003). Druhy tolerující zmrznutí (freeze-tolerant) přežívají tvorbu ledových krystalů v těle. Ledové krystalky se formují pouze v hemolymfě a ve střevě, zatímco cukry a vícesytné alkoholy chrání buněčné membrány, membránové proteiny i samotné buňky před poškozením (Ramløy 2000). Druhy vyhýbající se zmrznutí (freeze-avoiding) snižují bod tuhnutí tělních tekutin odstraněním krystalizačních jader, syntézou „nemrznoucí směsi“ (antifreeze proteins) a akumulací cukrů a vícesytných alkoholů (Ramløy 2000). Mechanismus kryoprotektivní dehydratace umožňuje živočichům s vysoce propustnou kutikulou rychle a významně měnit obsah tělní vody. Toto vysychání je spojeno s konverzí glykogenu na trehalózu, která pomáhá stabilizovat membrány a proteiny i za velké ztráty vody (Worland 1998). Takto zakoncentrované tělní tekutiny pak mají snížený bod tuhnutí (Holmstrup et Sømme 1998).

Druhy vyhýbající se zmrznutí se kromě fyziologických adaptací spoléhají i na izolační vlastnosti sněhu. Sníh poskytuje přezimujícím stadiím ochranu před nízkými teplotami a vymrzáním, významnými činiteli ovlivňujícími zimní mortalitu (Bale et Hayward 2010). Zároveň je také faktorem omezujícím délku aktivní sezóny.

### **Fenologie**

Fenologie přezimujících členovců je do značné míry řízena environmentálními podmínkami (fotoperioda, teplota, tání sněhu), které ukončují diapauzu a spouští aktivitu (Danks et Oliver 1972). Pro fenologii členovců sněhových výležisek se jako nejlepší prediktor ukázala doba tání sněhu (Høye et Forchhammer 2008), po čemž následuje charakteristický vrchol v hmyzí abundanci. Vrcholný výskyt dospělců tak koinciduje s vrcholem dostupné potravy, dostupností sexuálních partnerů a vhodnými habitaty pro kladení, nicméně vlastní načasování se mezi skupinami různí (Danks 2004, Høye et Forchhammer 2008).

Potenciálně v ohrožení tak jsou druhy závislé na zdrojích ze sněhových výležisek, z míst pozdního odtávání a s velmi krátkou sezónou (Høye et al. 2007, Høye et Forchhammer 2008). Rozdíly mezi místy časného a pozdějšího tání jsou zřejmé hlavně u skupin s dlouhým fenologickým rozpětím (chvostokoci, dvoukřídlí, roztoči) - ačkoli jsou tyto skupiny nejméně citlivé k trofickým posunům, jsou mnohem citlivější na klimatické podmínky v místech pozdního tání. Klimatické změny vedou k variabilnějšímu odtávání ve sněhových výležiscích. Už v krátkém časovém období se tak mohou klimatické změny projevit rozdílně v místech časného a pozdního tání změněnou fenologií. Z dlouhodobého pohledu tak změny vegetačních poměrů mohou ovlivnit hmyzí druhovou diverzitu. Konečně, tyto změny ve fenologii, rozšíření, abundanci a diverzitě mohou mít silné dopady na celý ekosystém (Høye et Forchhammer 2008).

### **Trofické interakce**

V chladných alpínských ekosystémech jsou členovci ekologicky podstatnou skupinou - najdeme je téměř na všech potravních úrovních, účastní se dekompozice a podílí se na koloběhu uhlíku, najdeme mezi nimi opylovače, parazitoidy i vektory patogenů (Hodkinson et Bird 1998, Kutz et al. 2005, Lundgren et Olesen 2005). V době rapidně se měnícího klimatu jsou mnohé z těchto ekologických funkcí v ohrožení zejména kvůli rozpojení synchronizace různých úrovní (Høye et Forchhammer 2008, Hågvar et Klanderud 2009).



Roztoči, dvoukřídlí a chvostoskoci jsou z větší části primárními konzumenty (žíví se houbami, bakteriálními povlaky, mrtvou organickou hmotou) a pravděpodobně nejsou příliš závislí na sezónně proměnlivých zdrojích (Høye et Forchhammer 2008). Naproti tomu herbivoři jsou závislí na synchronizaci s výskytem živných rostlin, parazitoidi na výskytu larev hostitelů (Stenseth et Mysterud 2002, Callaghan 2004, Høye et Forchhammer 2008). Kvůli jejich úzkému fenologickému rozpětí a hostitelské specializaci mohou být tyto skupiny ohrožené rozpojením synchronicity s hostiteli (Høye et Forchhammer 2008).

Celkově je zde neobvykle vysoké zastoupení dravců v porovnání s velmi málo herbivory (Oksanen et al. 1997, Strathdee et Bale 1998). Podle Voigt et al. (2003) mohou být dravci kaskádovitě ovlivněni změnami ve všech nižších trofických úrovních.

#### **1.4.2 Ptáci**

V alpínské tundře hnízdí během léta velké množství migrujících ptáků, zejména pěvců a bahňáků žívících se hmyzem (Shekerman et al. 2003). Stahují se sem kvůli sezónnímu dostatku potravy, dlouhé denní periodě a poměrně málu parazitů, patogenů a predátorů, kterým by jinak museli čelit v temperátu nebo tropech (Melftofte 1996, Callaghan et al. 2005). Nicméně nepříznivé a velmi variabilní klimatické podmínky značně omezují úspěšnost hnízdění a zvyšují mortalitu mláďat (Melftofte et al. 2008).

Ptáci zde vyvádí mladé velmi brzy, tak, aby se mláďata i dospělci byli schopni před odletem dostatečně vykrmit. Hnízdění je proto synchronizováno s táním sněhu (Green et al. 1977), neboť doba tání sněhu určuje i načasování vrcholu hmyzí abundance (Høye et Forchhammer 2008). Je tedy nutné, aby se čerstvě vylíhlá mláďata časově sešla s hmyzím vrcholem, rychle dospěla a dostatečně vykrmila do doby odletu (Melftofte et al. 2007).

Podle dlouhodobé studie Tulp et Schekerman (2008) došlo na Sibiři k posunu vrcholu hmyzí abundance během 30 let o 7 dní vpřed, podobně tomu tak bylo i v Grónsku (Høye et al. 2007). Rostliny a hmyz na tyto posuny dokáží reagovat poměrně flexibilně, protože je jejich výskyt řízen klimaticky (teplota, doba tání). Ptačí migrace je ale řízena endogenními mechanismy, tedy faktory klimatickými změnami netknutým (Both et Visser 2001), a v průběhu let se u většiny druhů nemění. Dochází tak k časovému rozchodu optimálních hnízdních podmínek a těch reálných. To může vést až k poklesům ptačích populací v důsledku nedostatku potravy (Visser et al. 1998). Ačkoli sílí selekční tlak ve prospěch dřívějšího hnízdění, různá rychlost klimatických změn v hnízdních oblastech a v zimovištích omezuje schopnost adekvátní odezvy (Both et Visser 2001).

## 1.5 Klimatické změny a jejich dopady

Klimatické změny mají potenciál ovlivnit dva zásadní abiotické faktory určující biodiverzitu alpských ekosystémů - teplotu a délku trvání sněhové periody (Krammer et Mohl 2002). S úbytkem letního sněhu, který je důležitým zdrojem vody, budou organismy během jara a léta stále více vystaveny vodními stresu a rychlejšímu vysychání biotopu (Vanham et al. 2009). Redukce sněhu ve prospěch odhalené půdy povede ke snížení albeda dané oblasti. To bude mít za následek větší příjem tepla a sluneční radiace, což může vést k dalšímu zvýšení evaporace a vysychání oblasti (Wang et Davidson 2007, Tian et al. 2014).

Bude se měnit složení vegetačního krytu nejen v bezprostřední blízkosti sněhového výležíška, ale i okolní vegetace na této vodě závislé (Björk et Molau 2007; Schöb et al. 2009). Dřívější doba tání sněhu způsobí prodloužení vegetační sezóny (Dye 2002), ale také větší míru vysychání (IPCC 2007). Kvůli rozdílným ekologickým nárokům (Galen et Stanton 1995) tak některé druhy z delší sezóny budou profitovat (generalisté, oportunisté), jiné na ni naopak doplatí (specialisté, kompetičně slabé druhy) (Heegaard 2004). Větší míra vysychání podpoří byliny na úkor trav. Zároveň to ale povede i k celkové redukci biomasy, protože rostliny vystavené suchu fixují méně uhlíku a méně ho také alokují do podzemních orgánů. Tím může dojít k narušení biogeochemického cyklu uhlíku v dané oblasti (Johnson 2011).

Ačkoli se běžně uvádí, že v alpských a arktických ekosystémech jsou ekologické interakce jednodušší a méně komplexní, než kdekoli jinde na světě, stále ještě ani tady nedokážeme spolehlivě predikovat důsledky globální změny klimatu (Hodkinson et Coulson 2004). Je velmi pravděpodobné, že druhy s odlišnými ekologickými nároky budou reagovat rozdílně (Hodkinson 2005). Výzkum ekologických procesů těchto oblastí proto stále má své místo a jeho výsledky by měly být zohledňovány v teoretických modelech vývoje klimatu.

## 2 Cíle práce

Cílem této práce bylo zjistit, jakým způsobem ovlivňuje přítomnost sněhových výležíšek společenstva epigeických členovců a do jaké vzdálenosti je vliv výležíška patrný. Zároveň jsme zjišťovali, jak přítomnost výležíška ovlivňuje aktivitu ptáků.

## 3 Metodika

### 3.1 Lokalita

Sběr vzorků probíhal v oblasti alpinské stepní tundry na jižním svahu Jihočujského hřbetu v pohoří Altaj. Lokalita sběru se nachází v nadmořské výšce 2500 m, cca 7.5 km severovýchodně od Belyashi (49°45'53"N, 87°30'01"E), v Kosch-Agachské oblasti Altajské republiky v Rusku.

Pohoří Altaj se nachází v centrální Asii, na pomezí Ruska, Kazachstánu, Číny a Mongolska. Dle Köppen-Geiger-Pohlovy klimatické klasifikace lze podnebí charakterizovat jako chladné semiaridní (Encyclopædia Britannica 2015). Průměrná roční teplota je -2.6 °C. Nejteplejším měsícem v roce je červenec s průměrnou teplotou 13.3 °C, nejchladnějším leden s průměrnou teplotou -19.6 °C. Průměrný roční úhrn srážek činí 147 mm, v nejvlhčích letních měsících pak spadne průměrně kolem 38 mm (údaje pro níže položené, cca 100 km vzdálené město Tashanta (2102 m n. m.); Climate-data.org 2015).

Díky poměrně strmému výškovému gradientu tu na krátké vzdálenosti přechází horské jehličnaté pásy přes rozvolněné jehličnaté porosty a zakrslé dřeviny postupně do suchých alpínských stepí. Výš leží už jen subnivální travino-bylinná společenstva, zejména v okolí mokřadů a sněhových polí, a mechové a lišejníkové porosty. Právě na tato společenstva jsme se v práci zaměřili.

## 3.2 Členovci

### 3.2.1 Design pokusu

V dané oblasti bylo zvoleno 6 sněhových výležísek. V jejich bezprostředním okolí byly ve 14 transektech rozmístěny zemní pasti pro zachycení epigeických členovců. Každý z transektů obsahoval 5 pastí v různé vzdálenosti od okraje sněhového pole a s odlišnou půdní vlhkostí (Obr. 10, v příloze):

1. přímo na okraji sněhu, podmáčená půda (dále jen *okraj*)
2. mokrá bahnitá půda, do cca 0,5 m od okraje sněhu (dále jen *bahno*)
3. velmi vlhká půda (dále jen *vlhko*)
4. vlhká až vysychající půda (dále jen *polosucho*)
5. vyschlá půda (dále jen *sucho*)

Celkem tedy bylo položeno 70 pastí v 5 vlhkostně odlišných biotopech a se 14 opakováními. Vzdálenost od sněhu k nejsuššímu biotopu nebyla konstantní, ale záležela na modelaci terénu, vždy však byla řádově v jednotkách metrů. Vzdálenost mezi jednotlivými transektů byla od 10 m do několika set metrů.

### 3.2.2 Metoda sběru

Pro sběr epigeického hmyzu a ostatních členovců bylo použito zemních padacích pastí. Jako pasti jsme využili zelené plastové kelímky o objemu 2 dl. Kelímky byly zakopané horním okrajem do úrovně země a ponechané na místě po dobu 4 dnů (15.-19. 6. 2011). Pro usmrcení a fixaci byl použit ethylenglykol. Nebyly použity žádné zakrývací stříšky, protože záchyt drobných hlodavců ani organického opadu nebyl pravděpodobný. Pasti byly nanejvýš přitlačeny menším kamenem, aby se zabránilo vystoupení kelímku při nočním promrznutí půdy.

### 3.2.3 Zpracování vzorků

Materiál byl uložen v 70% roztoku ethanolu, v zimě 2014 pak spočítán, roztríděn do řádů a vyhodnocen. Brouci byli nalepeni na papírové štítky, označeni kódem pasti, lokalitním štítkem, rozřazeni do morfodruhů a zasláni k určení specialistům. Ze vzorků pro další určení byli vyřazeni chvostokoci (*Collembola*).

### 3.3 Ptáci

#### 3.3.1 Design

Na témže území byla paralelně se sběrem hmyzu shromažďována i data týkající se potravního chování ptáků. Zaznamenával se typ biotopu, počet druhů, počet jedinců, celková doba strávená na pozorovaném území a z toho doba krmení jednotlivých ptáků.

Pro pozorování bylo zvoleno 10 sněhových polí. U každého sněhového pole pak 4 vlhkostně odlišné biotopy (sníh, okraj sněhu, vlhko, sucho) o šířce přibližně 10 m a délce 50 m. V každém biotopu trvalo pozorování 10 minut.

Pozorování probíhalo vizuálně z povzdálí, za pomoci dalekohledu. Pozorovalo se v době po ranním choru (cca po 9. hodině ráno), kdy se ptáci věnují krmení. Pozorování a determinaci provedla zkušená ornitoložka se znalostí místní avifauny RNDr. Simona Poláková.

### 3.4 Statistické vyhodnocení

Pro vyhodnocení vlivu přítomnosti sněhového výležíška a potažmo vlhkosti na složení společenstva pozemních členovců byla použita přímá ordinační analýza v programu Canoco 5 (ter Braak & Šmilauer 2012). Vstupními daty byly údaje o abundanci hmyzích řádů na daných mikrobiotopech. Jako environmentální proměnná bylo použito označení charakterizující vlhkost stanoviště (*okraj, bahno, vlhko, polosucho, sucho*). Jako druhová data byly použity abundance příslušných řádů. Pro statistické vyhodnocení byla použita redundanční analýza (RDA), protože délka gradientu byla 0.9 jednotek SD. Rozdíly mezi biotopy byly otestovány pomocí Monte Carlo permutačního testu o 499 permutacích. Pro odfiltrování vlivu blízkosti biotopů v rámci jednoho opakování byla jako kovariáta použita příslušnost vzorku k opakování.

Pro zhodnocení vlivu vlhkosti na druhové složení brouků byla použita kanonická korespondenční analýza (CCA), protože délka gradientu dat byla 3.4 jednotky SD. Jako environmentální proměnná bylo opět použito označení charakterizující vlhkost stanoviště (*okraj, bahno, vlhko, polosucho, sucho*) a jako druhová data byly použity abundance příslušných broučích druhů. Jako kovariáta opět vystupuje příslušnost k opakování a biotopová odlišnost byla testována pomocí Monte Carlo permutačního testu o 499 permutacích.

Pomocí redundanční analýzy (RDA, délka gradientu 2.3 jednotky SD) byla hodnocena habitatová preference čtyř potravních skupin (herbivor, karnivor, saprofág, generalista). Příslušnost konkrétních druhů k potravní gildě (Tab. II) byla stanovena na základě informací v dostupné literatuře. Drabčící (*Staphylinidae*) byli z této analýzy vyřazeni kvůli jejich obtížné determinaci a rozmanitým potravním strategiím. Jako druhová data byly použity sumy jedinců každé potravní gildy a jako environmentální proměnná bylo použito označení charakterizující vlhkost stanoviště (*okraj, bahno, vlhko, polosucho, sucho*). Rozdíly mezi biotopy byly otestovány pomocí Monte Carlo permutačního testu o 499 permutacích.

K vyhodnocení odpovědi ptáků na vlhkost stanoviště byla použita kanonická korespondenční analýza (CCA), protože délka gradientu byla mnohem větší než 3 jednotky SD. Environmentální proměnnou zde bylo označení biotopu (sníh, okraj, vlhko, sucho) a jako druhová data byly použity abundance ptačích druhů na daných biotopech. Jako kovariáta zde vystupuje příslušnost k opakování a odlišnost biotopů se testovala pomocí Monte Carlo permutačního testu o 499 permutacích.

Vyhodnocení ptačích dat bylo provedeno Kruskal-Wallisovým testem (neparametrická statistická metoda pro nezávislé výběry; Lepš 1996) v programu Statistica 12 (StatSoft, Inc. 2013).

Pro odhad počtu druhů na různě vlhkých biotopech byly pro ptáky a brouky vytvořeny akumulární křivky v programu EstimateS 9 pro Windows (Colwell 2013).

## 4 Výsledky

Zemní pasti zachytily celkem 7008 zvířat sedmi skupin členovců a řádově tisíce chvostoskoků (Collembola). Bylo zachyceno 4908 dvoukřídlých (Diptera), 1140 brouků (Coleoptera), 607 pavouků (Araneae), 142 ploštic (Heteroptera), 95 blanokřídlých (Hymenoptera), 82 roztočů (Acari) a 34 housenek motýlů (Lepidoptera). Brouky jsme určili do 43 druhů včetně zatím blíže neurčených morfodruhů. Během ptačích pozorování jsme zaznamenali 75 jedinců 30 druhů.

### 4.1 Členovci

#### 4.1.1 RDA analýza - skupiny členovců

Pomocí RDA analýzy byl zkoumán vliv vlhkosti na výskyt a početnost zástupců jednotlivých skupin členovců. Ordinační diagram (Obr. 1) zobrazuje rozložení skupin podél vlhkostního gradientu. Zároveň odděluje stanoviště vlhká od suchých na 1. ordinační ose a mezické stanoviště (*vlhko*) od ostatních na 2. ordinační ose. Z obrázku je patrné, že většina skupin tíhne spíše k sušším stanovištím. Pouze brouci výrazněji vybočují směrem k vlhčím stanovištím. Biotopy dohromady vysvětlují 17.9 % variability.

*polosucho*: pseudo-F = 7.1, **P = 0.002**

*sucho*: pseudo-F = 3.9, **P = 0.006**

*vlhko*: pseudo-F = 1.7, P = 0.13

*bahno*: pseudo-F = 0.3, P = 0.916

#### 4.1.2 CCA analýza - druhy brouků

Ordinační diagram CCA analýzy (Obr. 2) zobrazuje vztah druhů brouků ke stanovištím s různými vlhkostními poměry. 1. ordinační osa oddělila vlhká stanoviště od suchých, 2. ordinační osa pak oba sušší biotopy (*polosucho* a *sucho*) od sebe navzájem. Biotopy dohromady vysvětlují 12.2 % variability.

*sucho*: pseudo-F = 3.4, **P = 0.002**

*polosucho*: pseudo-F = 3.4, **P = 0.002**

*vlhko*: pseudo-F = 0.9, P = 0.66

*okraj*: pseudo-F = 0.6, P = 0.91

Vrstevnicový diagram (Obr. 3) zobrazuje druhovou diverzitu biotopů. Druhovým složením a bohatostí společenstva jsou si nejpodobnější biotopy *okraj*, *bahno* a *vlhko*.

Biotop *polosucho* je poněkud chudší než vlhké biotopy a liší se i druhovým složením. Biotop *sucho* je druhově nejchudší.

#### 4.1.3 RDA analýza - potravní gildy

Pomocí RDA analýzy (Obr. 4) byla zjišťována biotopová preference čtyř skupin využívajících stejné zdroje potravy - herbivoři, karnivoři, saprofágové a generalisté. Z ordinačního diagramu je patrné, že karnivorní druhy se více chytaly v biotopech vlhkých, ne však přímo při zvodnělém okraji sněhového pole. Druhy herbivorní byly zaznamenávány nejvíce v biotopech mezických, generalisté a saprofágové v biotopech sušších. Vlastnostmi biotopů můžeme vysvětlit 23.4 % variability.

*sucho*: pseudo-F = 7.0, **P = 0.002**

*polosucho*: pseudo-F = 9.6, **P = 0.002**

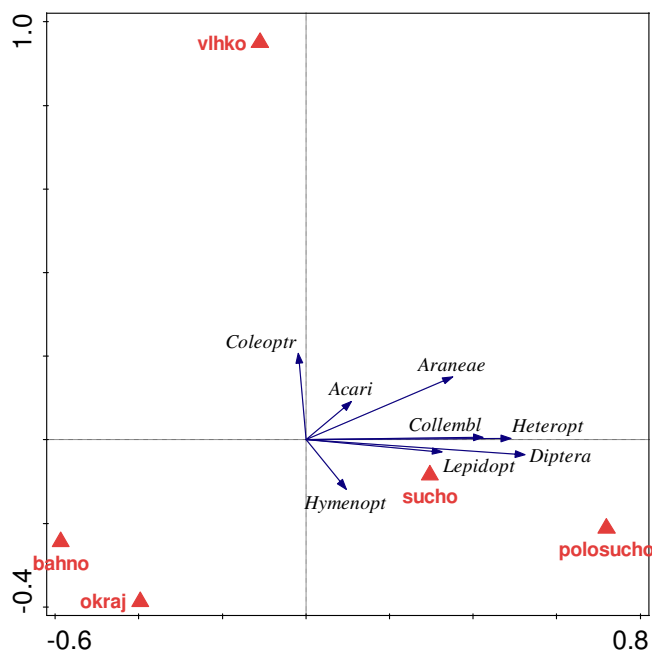
*vlhko*: pseudo-F = 1.0, P = 0.382

*okraj*: pseudo-F = 0.3, P = 0.834

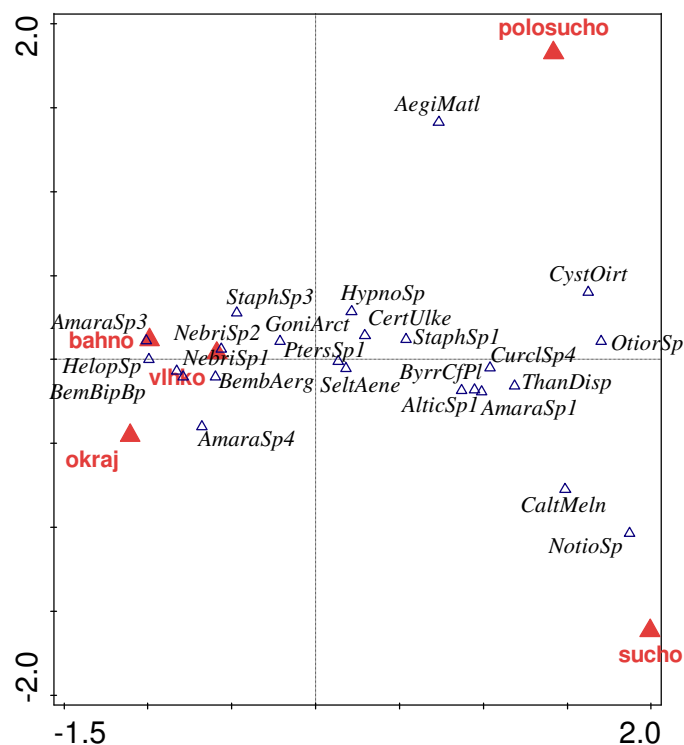
#### 4.1.4 Druhová bohatost biotopů

Pro zachycení a porovnání kumulativní druhové bohatosti na cílových biotopech byly vytvořeny akumulací křivky s 95% konfidenčními intervaly (Obr. 5). Nejjasněji se od sebe odlišují biotopy *vlhko* a *polosucho*. Biotop *polosucho* se ukazuje jako druhově nejbohatší, zatímco biotop *vlhko* jako nejchudší. V druhové bohatosti biotopů *okraj*, *bahno* a *sucho* nebyl významnější rozdíl.

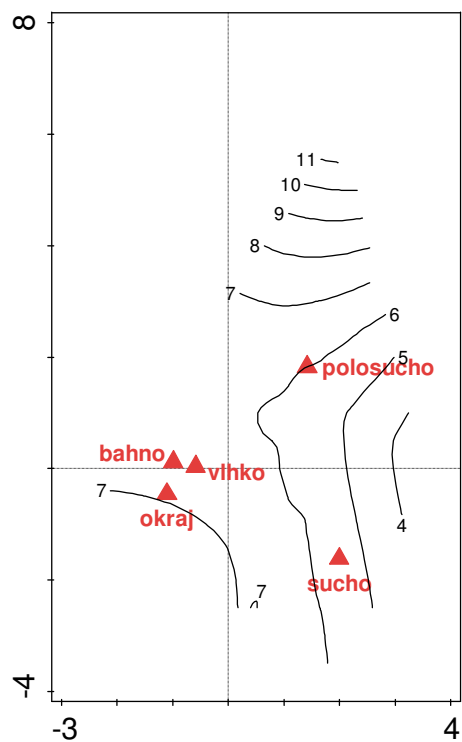




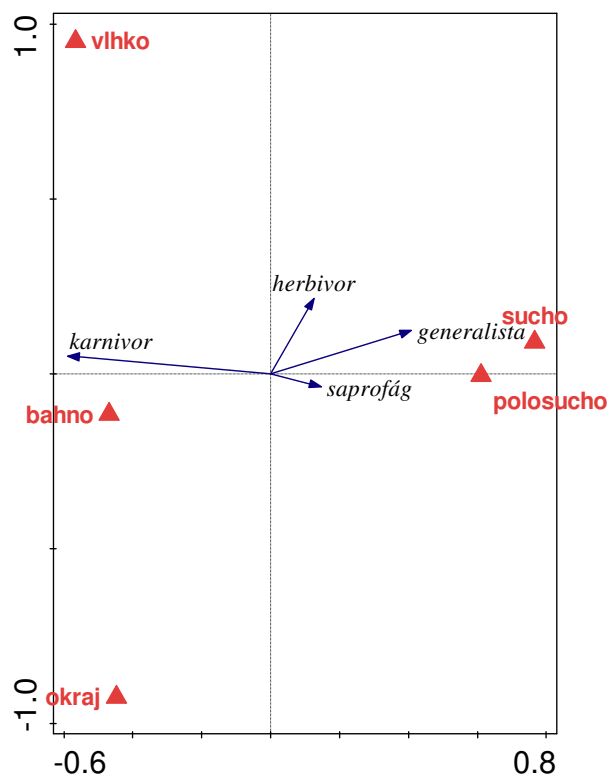
Obr. 1: Ordinační diagram RDA analýzy pro jednotlivé skupiny členovců. 1. a 2. ordinační osa vysvětluje 17.27 % variability.



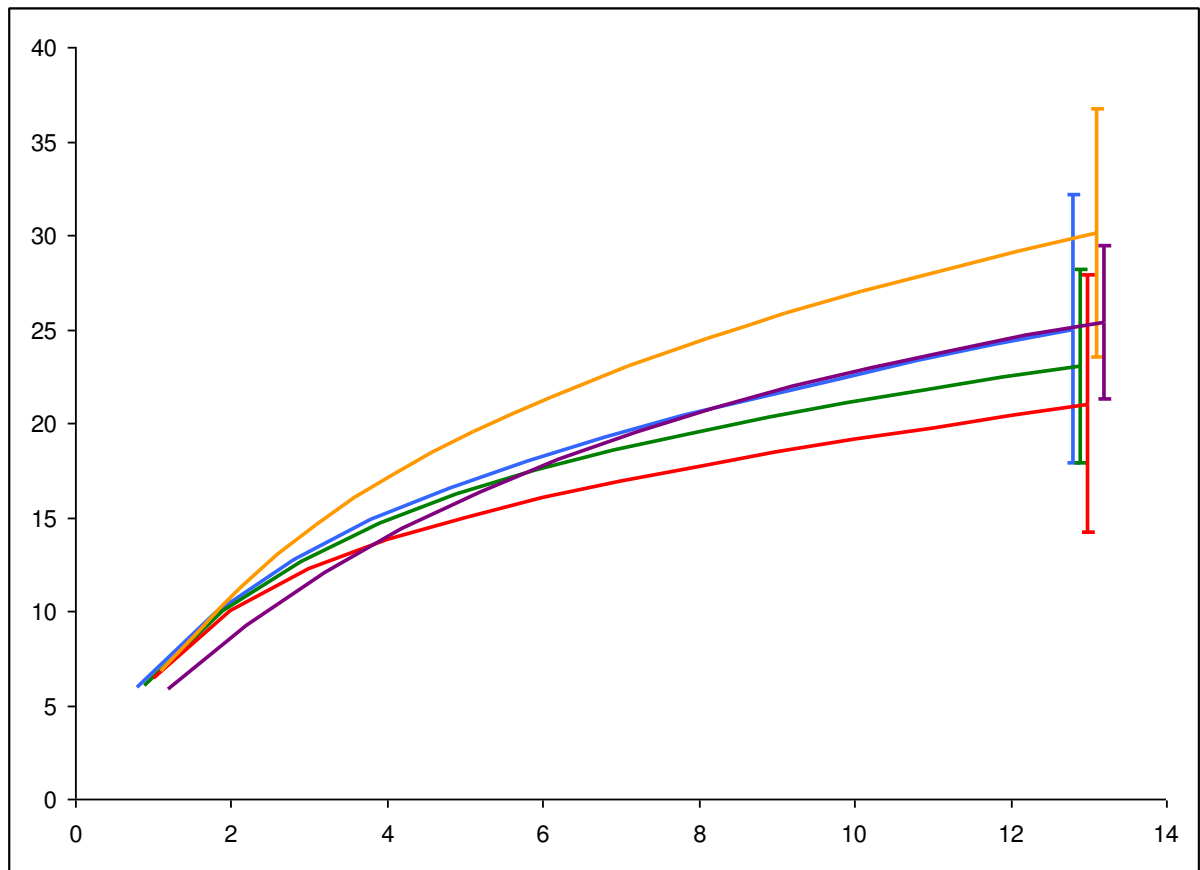
Obr. 2: Ordinační diagram CCA analýzy pro druhy brouků. 1. a 2. ordinační osa vysvětluje 10.27 % variability. Zobrazeny jsou jen druhy s 5 a více zachycenými jedinci. Celá jména druhů jsou uvedena v příloze (Tab. II).



Obr. 3: Vrstevnicový diagram druhové bohatosti brouků daných stanovišť.



Obr. 4: Ordinační diagram RDA analýzy pro potravní gildy. 1. a 2. ordinační osa vysvětlují 22.82 % variability. Příslušnost druhů k potravní skupině je uvedena v tabulce přílohy (Tab. II).



Obr. 5: Akumulační křivky broučí druhové bohatosti na různých biotopech. Vysvětlivky: *okraj* (modrá), *bahno* (zelená), *vlhko* (červená), *polosucho* (oranžová), *sucho* (fialová).

## **4.2 Ptáci**

### **4.2.1 CCA analýza - druhy ptáků**

Ordinační diagram CCA analýzy (Obr. 6) zobrazuje vztah ptačích druhů ke stanovištím s různými vlhkostními poměry. Nepodařilo se ale prokázat statisticky významný rozdíl v druhovém složení na jednotlivých biotopech.

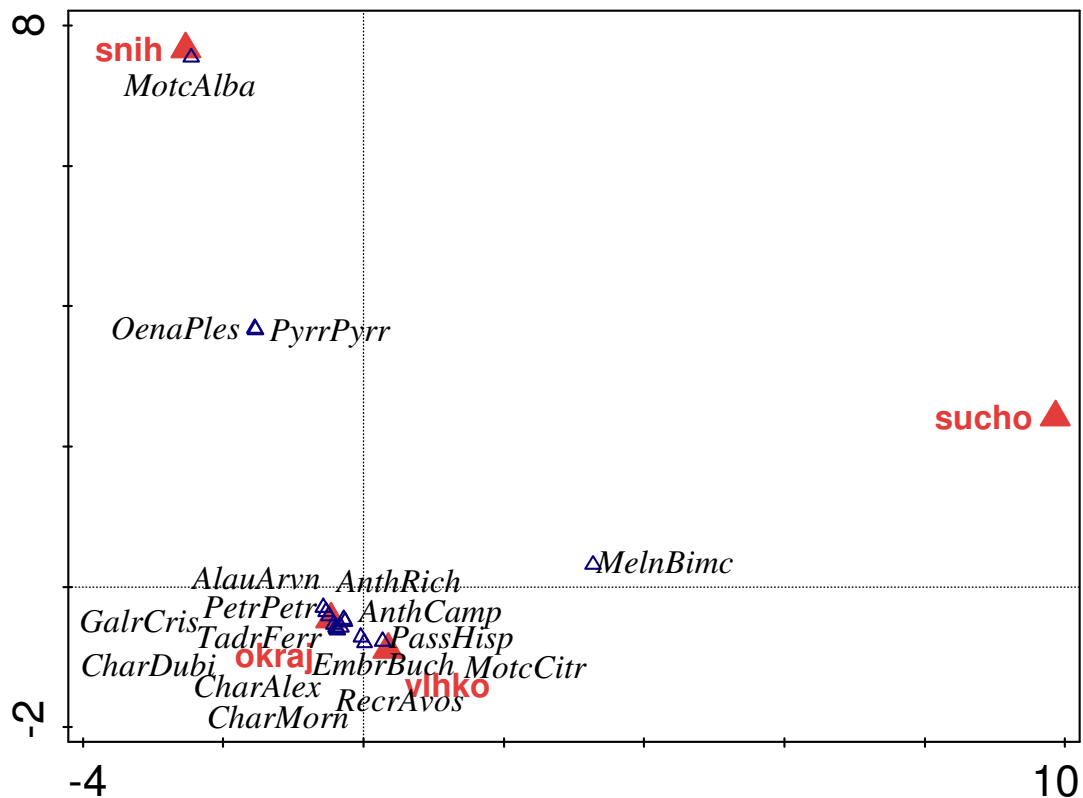
### **4.2.2 Druhová bohatost**

Pro zachycení a porovnání ptačí druhové bohatosti cílových biotopů byly vytvořeny akumulací křivky s 95% konfidenčními intervaly (Obr. 7). Ukázalo se, že druhově nejbohatší byly okrajové a vlhké biotopy. Naopak počet druhů ptáků na sněhu a v suchu je průkazně menší.

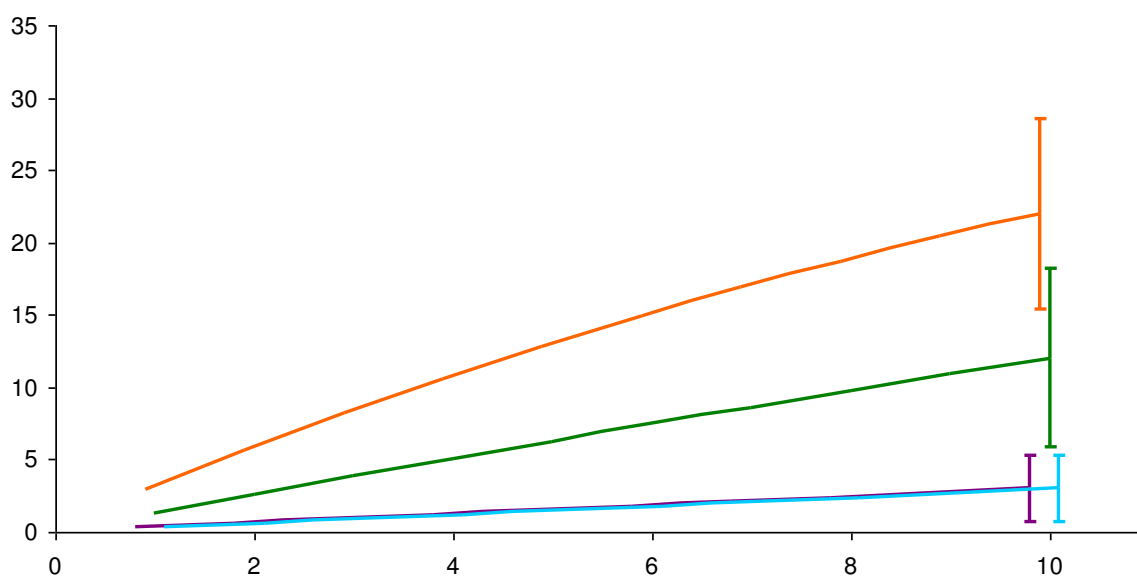
### **4.2.3 Kruskal-Wallisův test**

Kruskal-Wallisovým testem ( $H$  ( $df = 3, N = 40$ ) = 28.86;  $p < 0.01$ ) byla hodnocena doba krmení ptáků na cílových stanovištích (Obr. 8). Ptáci se krmili téměř výlučně na okrajových a vlhkých biotopech, naopak na sněhu a v suchu takřka nikdy. Průkazné rozdíly byly párovým testem zjištěny mezi dvojicí biotopů okraj-sněh a okraj-sucho (Tab. I).

Pro srovnání doby strávené na sledovaném biotopu proti vlastní době krmení byl vytvořen graf (Obr. 9), ze kterého je jasné, že ptáci na biotopy létali za účelem sháňky potravy.



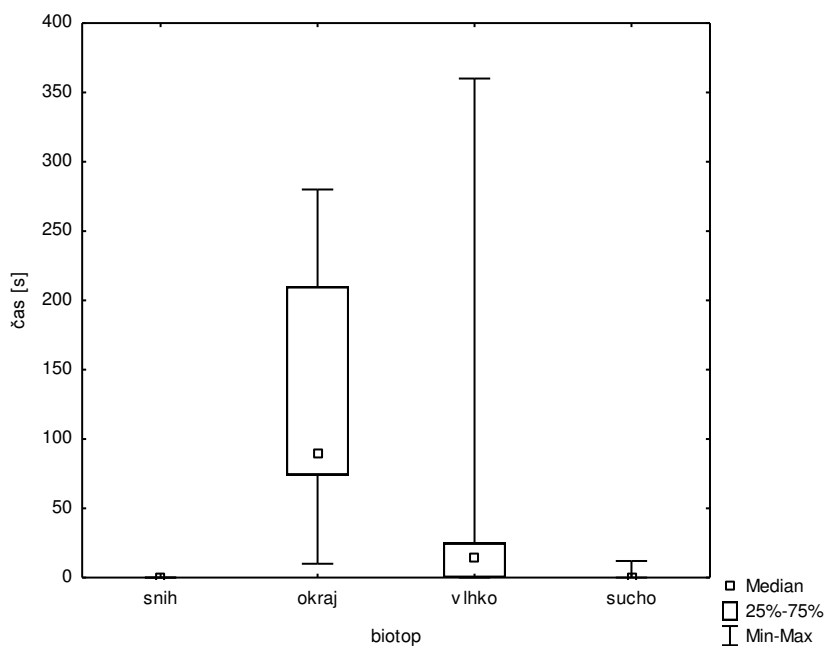
Obr. 6: Ordinační diagram CCA analýzy pro odpověď ptačích druhů na vlhkostní poměry stanoviště. Zobrazeny jsou pouze druhy s více než jedním záznamem. Celá jména druhů jsou uvedena v příloze (Tab.III).



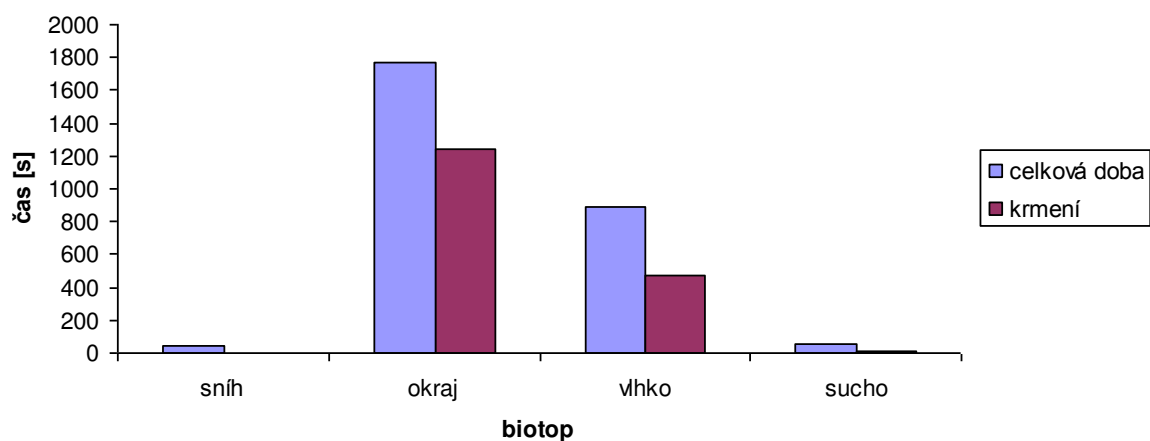
Obr. 7: Akumulační křivky druhové diverzity ptáků s 95% konfidenčními intervaly. Vysvětlivky: snih (fialová), okraj (oranžová), vlhko (zelená), sucho (modrá).

Tab. I: Párová porovnání pro dobu krmení na biotopech.

	sníh	okraj	vlhko	sucho
sníh		<b>0.000115</b>	0.111839	1.000000
okraj	<b>0.000115</b>		0.327413	<b>0.000354</b>
vlhko	0.111839	0.327413		0.217325
sucho	1.000000	<b>0.000354</b>	0.217325	



Obr. 8: Doba krmení ptáků na cílových biotopech.



Obr. 9: Porovnání celkové doby strávené na biotopu a doby věnované krmení.

## 5 Diskuze

Vliv vlhkosti na organismy v alpínských ekosystémech je jednou ze stále diskutovaných otázek (Williams et al. 2015). Existují dílčí studie zabývající se významem vlhkosti pro vybrané skupiny organismů (rostliny, chvostoskoci, pavouci), ale komplexnější poznatky zatím stále chybí (Lensing et al. 2005, Björk et Molau 2007).

V této práci bylo cílem zjistit, jakým způsobem ovlivňují sněhová výležiska aktivitu členovců a ptáků. Hlavním srovnávacím gradientem prostředí byla míra vlhkosti stanoviště, je ale možné, že se do analýzy kromě vlhkosti promítly i další abiotické (teplota, délka sezóny, pH, mocnost organické vrstvy, síla větru) a biotické (vegetace) faktory s podobným gradientem.

### 5.1 Metoda zemních pastí

Zemní padací pasti jsou velmi hojně využívanou metodou pro studium epigeické entomofauny. Více než reálnou abundanci členovců však odráží početnost kombinovanou s mírou aktivity jedinců, tzv. *activity-density* (Honěk 1988, Thomas et al. 2006). Navíc mohou být záchyty ovlivněny mnoha způsoby - datem sběru a počasím, tvarem, velikostí, materiálem a barvou pastí, zvoleným fixačním médiem, různou schopností druhů, pohlaví či velikostí z pastí unikát, pastem se vyhnout, nebo naopak být k pastem extrémně přitahovány (Spence et Nielmä 1994, Knapp et Růžička 2012). Nicméně při použití této metody pro celý experiment je možné tyto stejným způsobem zatížené výsledky srovnávat (Knapp et Růžička 2012). Je však vhodné mít tato omezení při interpretaci výsledků stále na paměti.

V případě tohoto experimentu bylo zjištěno omezení efektivity metody v důsledku kolísání teplot mezi dnem a nocí. Ve vybrané oblasti se denní teploty pohybují nad nulou, během noci však klesají pod bod mrazu. V zamokřených biotopech (*okraj, bahno, vlhko*) tak vlivem opakovaného zmrzání a rozmrzání půdy došlo k vytlačení okrajů pastí nad povrch země a doba jejich funkčnosti tak byla kratší, než u biotopů nezamokřených (*polosucho, sucho*). Z toho důvodu lze očekávat, že je počet záchyťů epigeických členovců v mokřích biotopech podhodnocený, což by odpovídalo i pozorování v terénu.

Protože v průběhu experimentu došlo i k odtátí zčásti ležícího sněhu. Okrajové pasti (*okraj, bahno, vlhko*) se tak posunuly dále od centra výležiska a tím se prakticky setřely vlhkostní rozdíly mezi těmito biotopy. Pravděpodobně z toho důvodu žádná z analýz nedokázala tyto tři biotopy od sebe odlišit. Podmínka vysoké půdní vlhkosti

však zůstala u těchto biotopů zachována, proto je stále možné je srovnávat s biotopy *polosucho* a *sucho*.

K nepoměrně velkému počtu záchytů chvostoskoků v biotopech *polosucho* a *sucho* došlo v jediném transektu (14), což bylo pravděpodobně způsobeno lokální charakteristikou daného sněhového výležíška. Podle Joosse (1969) se toto agregační chování chvostoskoků objevuje ve specifických vlhkostních podmínkách z důvodu lepší ochrany a zároveň jako způsob shlukování jedinců před reprodukcí.

Konečně, mírné zkreslení výsledků mohlo být způsobeno i subjektivním ohodnocením vlhkosti mikrostanoviště, a to i přesto, že bylo prováděno stejným člověkem a fotograficky dokumentováno. Nicméně pro hrubší odhad významu vlhkosti pro společenstva členovců semiaridních hor patrně tato práce sloužit může.

## 5.2 Srovnání výsledků s dostupnou literaturou

Podél gradientu stresových faktorů (vlhkost, teplota, délka sezóny) v oblasti sněhového výležíška pozorovali Schöb et al. (2009) pokles rostlinné diverzity, dokonce i na velmi malých měřítcích. Až 50% pokles diverzity byl zaznamenán směrem k pozdějším dobám tání a nižším maximálním denním teplotám, tedy směrem do centra výležíška. Na stejné stresové podněty ale reagují rostliny jiným způsobem než živočichové. Například podle studie Tolbert et al. (1977) měli chvostoskoci v horách Colorada větší abundance v habitatech mezických, než v suchých, zatímco roztoči reagovali opačně. Zároveň pozorovali trend nárůstu suché biomasy půdních členovců s klesající půdní vlhkostí. Podobně tomu bylo i u epigeických členovců - celková suchá biomasa byla největší v habitatech mezických a podstatně menší v zamokřených a xerických.

V našem případě nelze spolehlivě posuzovat vliv vlhkosti na abundanci hmyzu, protože během experimentu došlo ke změně vlhkostních poměrů v prvních třech biotopech (*okraj*, *bahno*, *vlhko*) a zároveň byla doba funkčnosti pastí kratší, než u zbývajících dvou biotopů. Největší počet druhů brouků byl zaznamenán v biotopu *polosucho*, což je pravděpodobně způsobeno i tím, že tvořil přechodovou zónu mezi biotopy s velmi vysokou a velmi nízkou půdní vlhkostí. Naproti tomu z vrstevnicového diagramu (Obr. 3) vyplývá, že místa s největší druhovou diverzitou byla v trojici vlhkých biotopů. Znamená to tedy, že část zde zachycených druhů měla výskyt pouze ve vlhku, zatímco suchým biotopům se vyhýbala.

Z ordinačního diagramu rozlišujícího potravní skupiny brouků (Obr. 4) je patrné, že draví brouci se nejvíce chytají ve vlhkých biotopech. Jedním z vysvětlení by mohla být



pozitivní hydrotaxe jejich potravy, zejména chvostoskoků, kteří jsou limitováni rychlým vysycháním těla (Lensing et al. 2005). Verdeny-Vilalta et Moya-Laraño (2014) poukazují na všeobecně vyšší predatoří preferenci vlhkých míst, spíše než na jejich zvýšenou mobilitu. Vysvětlení preference herbivorních brouků pro mezické biotopy se zdá být jednodušší - z fotografické dokumentace (viz přílohy) je jasně patrné, že podmáčená místa při okraji odtála krátce před položením pastí, a že souvislejší vegetační kryt byl zastoupen až v místech vzdálenějších od centra výležíška (naše *vlhko* až *sucho*).

Ptačí habitatové preference zkoumal Antor ve své studii zabývající se významem sněhových polí pro pěvce hnízdící ve vysokých nadmořských výškách v Pyrenejích. Zjistil, že některé druhy pěvců hojně využívají sněhová pole jako místa se snadno dostupnou potravou, kterou sem zavál vítr z nižších poloh (Antor 1994, Antor 1995). Také Watson (1997) během dlouhodobé studie ve skotském pohoří Cairngorms zaznamenal vysokou navštěvovanost habitatů sousedících se sněhem v souvislosti se shánkou potravy, dokonce vyšší než na samotném sněhu. V našem případě nebyly zjištěny rozdíly v abundanci ani v druhovém složení mezi jednotlivými biotopy, pravděpodobně kvůli nízkému počtu pozorování. Zjistili jsme ale rozdíly v době krmení mezi dvojicemi biotopů okraj-sníh a okraj-sucho, a to vždy ve prospěch okrajového (vlhkého) biotopu.

## 6 Závěr

V úvodní části jsem nastínila několik způsobů, jakými mohou být ekologické vazby mezi vegetací, hmyzem a ptáky ve vysokých horách vlivem globálních klimatických změn narušeny.

Na základě výsledků vlastní práce a informací ve výše zmíněné literatuře je zřejmé, že se v okolí sněhových výležísek koncentruje velké množství členovců; v absolutních číslech vedou biotopy mezické s největším zastoupením drobných dvoukřídlých, chvostoskoků a herbivorních brouků. Různá vzdálenost od výležíška a gradienty prostředí ovlivňují druhové složení broučích společenstev. I přes pravděpodobně mírně podhodnocené údaje o druhové diverzitě vychází jako místa s nejvyšší druhovou diverzitou biotopy vlhké. Navíc se ukázalo, že jsou tato místa velmi atraktivní pro dravé brouky.

Díky předchozímu zjištění a výzkumu chování ptáků ve sledovaných biotopech můžeme tvrdit, že výležíška slouží hmyzožravým ptákům jako hojně využívaný zdroj potravy během hnízdní sezóny.

## 7 Literatura

Antor, R. J. (1994). Arthropod fallout on high alpine snow patches of the Central Pyrenees, northeastern Spain. *Arctic and Alpine Research*, 72-76.

Antor, R. J. (1995). The importance of arthropod fallout on snow patches for the foraging of high-alpine birds. *Journal of avian biology*, 81-85.

Bale, J. S., & Hayward, S. A. L. (2010). Insect overwintering in a changing climate. *The Journal of Experimental Biology*, 213(6), 980-994.

Bale, J., Masters, G., Hodkinson, I., Awmack, C., Bezemer, T., Brown, V., Butterfield, J., Buse, A., Coulson, J., Farrar, J., Good, J., Harrington, R., Hartley, S., Jones, T., Lindroth, R., Press, M., Symrnioudis, I., Watt, A., & Whittaker, J. (2002). Herbivory in global climate change research: direct effects of rising temperature on insect herbivores. *Global Change Biology*, 8(1), 1-16.

Bengtson, S. A., Fjellberg, A., & Solhøy, T. (1974). Abundance of tundra arthropods in Spitsbergen. *Insect Systematics & Evolution*, 5(2), 137-142.

Beniston, M. (2003). Climatic change in mountain regions: a review of possible impacts. In *Climate Variability and Change in High Elevation Regions: Past, Present & Future* (pp. 5-31). Springer Netherlands.

Beniston, M. (2006). Mountain weather and climate: a general overview and a focus on climatic change in the Alps. *Hydrobiologia*, 562(1), 3-16.

Björk, R. G., & Molau, U. (2007). Ecology of alpine snowbeds and the impact of global change. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research*, 39(1), 34-43.

Both, C., & Visser, M. E. (2001). Adjustment to climate change is constrained by arrival date in a long-distance migrant bird. *Nature*, 411(6835), 296-298.

Callaghan, T. V., Björn, L. O., Chapin, T., Chernov, Y., Christensen, T. R., Huntley, B., Ims, R., Jolly, D., Matveyeva, N., Panikov, N., Oechel, W., & Shaver, G. (2005). Arctic tundra and polar desert ecosystems. *Arctic climate impact assessment*, 243-352.

Callaghan, T., Björn, L., Chernov, Y., Chapin, T., Christensen, T., Huntley, B., Ims, R., Johansson, M., Jolly, D., Jonasson, S., Matveyeva, N., Panikov, N., Oechel, W., Shaver, G., & Henttonen, H. (2004). Effects on the structure of arctic ecosystems in the short-and long-term perspectives. *Ambio: A Journal of the Human Environment*, 33(7), 436-447.

Callaghan, T., Johansson, M., Brown, R., Groisman, P., Labba, N., Radionov, V., Bradley, R., Blangy, S., Bulygina, O., Christensen, T., Colman, J., Essery, R., Forbes, B., Forchhammer, M., Golubev, V., Honrath, R., Juday, G., Meshcherskaya, A., Phoenix, G., Pomeroy, J., Rautio, A., Robinson, D., Schmidt, N., Serreze, M., Shevchenko, V., Shiklomanov, A., Shmakin, A., Sköld, P., Sturm, M., Woo, M., & Wood, E. (2011). Multiple effects of changes in Arctic snow cover. *Ambio*, 40(1), 32-45.

Climate-data.org. (2015). Tashanta. *Climate-data.org* [online]. Dostupné z: <http://en.climate-data.org/location/203597/>.

Colwell, R. K. (2013). EstimateS: Statistical estimation of species richness and shared species from samples. Version 9. Persistent URL <[purl.oclc.org/estimates](http://purl.oclc.org/estimates)>.

Danks, H. V. (2004). Seasonal adaptations in arctic insects. *Integrative and Comparative Biology*, 44(2), 85-94.

Danks, H. V., & Oliver, D. R. (1972). Seasonal emergence of some high arctic Chironomidae (Diptera). *The Canadian Entomologist*, 104(05), 661-686.

Dullinger, S., Dirnböck, T., & Grabherr, G. (2000). Reconsidering endemism in the North-eastern Limestone Alps. *Acta Botanica Croatica*, 59(1), 55-82.

Dye, D. G. (2002). Variability and trends in the annual snow - cover cycle in Northern Hemisphere land areas, 1972–2000. *Hydrological Processes*, 16(15), 3065-3077.

Encyclopædia Britannica (2014). Köppen climate classification.. Encyclopædia Britannica, Inc. *Encyclopædia Britannica* [online]. Dostupné z:

<http://www.britannica.com/EBchecked/topic/322068/Koppen-climate-classification>

Evans, B. M., Walker, D. A., Benson, C. S., Nordstrand, E. A., & Petersen, G. W. (1989). Spatial interrelationships between terrain, snow distribution and vegetation patterns at an arctic foothills site in Alaska. *Ecography*, 12(3), 270-278.

Galen, C., & Stanton, M. L. (1995). Responses of snowbed plant species to changes in growing-season length. *Ecology*, 1546-1557.

Green, G. H., Greenwood, J. J. D., & Lloyd, C. S. (1977). The influence of snow conditions on the date of breeding of wading birds in north - east Greenland. *Journal of Zoology*, 183(3), 311-328.

Hågvar, S., & Klanderud, K. (2009). Effect of simulated environmental change on alpine soil arthropods. *Global Change Biology*, 15(12), 2972-2980.

Heegaard, E., & Vandvik, V. (2004). Climate change affects the outcome of competitive interactions—an application of principal response curves. *Oecologia*, 139(3), 459-466.

Hodkinson, I. D. (2005). Terrestrial insects along elevation gradients: species and community responses to altitude. *Biological Reviews*, 80(3), 489-513.

Hodkinson, I. D., & Bird, J. (1998). Host-specific insect herbivores as sensors of climate change in arctic and Alpine environments. *Arctic and Alpine Research*, 78-83.

Hodkinson, I. D., & Bird, J. M. (2004). Anoxia tolerance in high Arctic terrestrial microarthropods. *Ecological entomology*, 29(4), 506-509.

Hodkinson, I. D., & J Coulson, S. (2004). Are high Arctic terrestrial food chains really that simple?—The Bear Island food web revisited. *Oikos*, 106(2), 427-431.

Holmstrup, M., & Sømme, L. (1998). Dehydration and cold hardiness in the Arctic collembolan *Onychiurus arcticus* Tullberg 1876. *Journal of Comparative Physiology B*, 168(3), 197-203.

Honěk, A. (2013). The effect of temperature on the activity of Carabidae (Coleoptera) in a fallow field. *EJE*, 94(1), 97-104.

Høye, T. T., & Forchhammer, M. C. (2008). Phenology of high-arctic arthropods: effects of climate on spatial, seasonal, and inter-annual variation. *Advances in ecological research*, 40, 299-324.

Høye, T. T., Post, E., Meltofte, H., Schmidt, N. M., & Forchhammer, M. C. (2007). Rapid advancement of spring in the High Arctic. *Current Biology*, 17(12), 449-451.

Hülber, K., Bardy, K., & Dullinger, S. (2011). Effects of snowmelt timing and competition on the performance of alpine snowbed plants. *Perspectives in plant ecology, evolution and systematics*, 13(1), 15-26.

IPCC (2007). Climate change 2007: synthesis report. Summary for policymakers. In *Climate change 2007: synthesis report. Summary for policymakers*. IPCC.

Jeník, J. (1961). Alpínská vegetace Krkonoš, Králického Sněžníku a Hrubého Jeseníku: teorie anemo-orografických systémů. Nakladatelství Československé Akademie Věd.

Johnson, D., Vachon, J., Britton, A. J., & Helliwell, R. C. (2011). Drought alters carbon fluxes in alpine snowbed ecosystems through contrasting impacts on graminoids and forbs. *New Phytologist*, 190(3), 740-749.

Joosse, E. N. (1969). The formation and biological significance of aggregations in the distribution of Collembola. *Netherlands Journal of Zoology*, 20(3), 299-314.

Kammer, P. M., & Möhl, A. (2002). Factors controlling species richness in alpine plant communities: an assessment of the importance of stress and disturbance. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research*, 398-407.

Kausrud, K., Mysterud, A., Steen, H., Vik, J., Østbye, E., Cazelles, B., Framstad, E., Eikeset, A., Mysterud, I., Solhøy, T., & Stenseth, N. (2008). Linking climate change to lemming cycles. *Nature*, 456(7218), 93-97.

Kivinen, S., Kaarlejärvi, E., Jylhä, K., & Räisänen, J. (2012). Spatiotemporal distribution of threatened high-latitude snowbed and snow patch habitats in warming climate. *Environmental Research Letters*, 7(3), 034024.

Knapp, M., & Růžička, J. (2012). The effect of pitfall trap construction and preservative on catch size, species richness and species composition of ground beetles (Coleoptera: Carabidae). *European Journal of Entomology*, 109(3), 419-426.

Kravčík, M. (2008). *Water for the recovery of the climate: A new water paradigm*. TypoPress.

Kutz, S. J., Hoberg, E. P., Polley, L., & Jenkins, E. J. (2005). Global warming is changing the dynamics of Arctic host–parasite systems. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 272(1581), 2571-2576.

Lensing, J. R., Todd, S., & Wise, D. H. (2005). The impact of altered precipitation on spatial stratification and activity - densities of springtails (Collembola) and spiders (Araneae). *Ecological Entomology*, 30(2), 194-200.

Lepš, J. (1996). *Biostatistika*. (1. vyd., 166 s.) České Budějovice: Jihočeská univerzita.

Lundgren, R., & Olesen, J. M. (2005). The dense and highly connected world of Greenland's plants and their pollinators. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research*, 37(4), 514-520.

Malumbres - Olarte, J., Vink, C. J., Ross, J. G., Cruickshank, R. H., & Paterson, A. M. (2013). The role of habitat complexity on spider communities in native alpine grasslands of New Zealand. *Insect Conservation and Diversity*, 6(2), 124-134.

McKinnon, L., Picotin, M., Bolduc, E., Juillet, C., & Bêty, J. (2012). Timing of breeding, peak food availability, and effects of mismatch on chick growth in birds nesting in the High Arctic. *Canadian Journal of Zoology*, 90(8), 961-971.

Meltofte, H. (1996). Are African wintering waders really forced south by competition from northerly wintering conspecifics? Benefits and constraints of northern versus southern wintering and breeding in waders. *ARDEA-WAGENINGEN*-, 84, 31-44.

Meltofte, H., Høye, T. T., & Schmidt, N. M. (2008). Effects of food availability, snow and predation on breeding performance of waders at Zackenberg. *Advances in Ecological Research*, 40, 325-343.

Meltofte, H., Høye, T. T., Schmidt, N. M., & Forchhammer, M. C. (2007). Differences in food abundance cause inter-annual variation in the breeding phenology of High Arctic waders. *Polar Biology*, 30(5), 601-606.

Mullen, R. B., Schmidt, S. K., & Jaeger III, C. H. (1998). Nitrogen uptake during snowmelt by the snow buttercup, *Ranunculus adoneus*. *Arctic and Alpine Research*, 121-125.

Mysterud, A., & Austrheim, G. (2014). Lasting effects of snow accumulation on summer performance of large herbivores in alpine ecosystems may not last. *Journal of Animal Ecology*, 83(3), 712-719.

Oksanen, L., Aunapuu, M., Oksanen, T., Schneider, M., Ekerholm, P., Lundberg, P. A., Armulik, T., Aruoja, V., & Bondstad, L. (1997). Outlines of food webs in a low arctic tundra landscape in relation to three theories on trophic dynamics. In: *Multitrophic interactions in terrestrial systems*, 351-373.

Ostler, W. K., Harper, K. T., McKnight, K. B., & Anderson, D. C. (1982). The effects of increasing snowpack on a subalpine meadow in the Uinta Mountains, Utah, USA. *Arctic and Alpine Research*, 203-214.

Pauli, J. N., Zuckerberg, B., Whiteman, J. P., & Porter, W. (2013). The subnivium: a deteriorating seasonal refugium. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 11(5), 260-267.



Post, E., Forchhammer, M., Bret-Harte, M., Callaghan, T., Christensen, T., Elberling, B., Fox, A., Gilg, O., Hik, D., Høye, T., Ims, R., Jeppesen, E., Klein, D., Madsen, J., McGuire, A., Rysgaard, S., Schindler, D., Stirling, I., Tamstorf, M., Tyler, N., Van der Wal, R., Welker, J., Wookey, P., Schmidt, N., & Aastrup, P. (2009). Ecological dynamics across the Arctic associated with recent climate change. *Science*, 325(5946), 1355-1358.

Ramløy, U. B. (2000). Aspects of natural cold tolerance in ectothermic animals. *Human reproduction*, 15(suppl 5), 26-46.

Shimono, Y., & Kudo, G. (2003). Intraspecific variations in seedling emergence and survival of *Potentilla matsumurae* (Rosaceae) between alpine fellfield and snowbed habitats. *Annals of Botany*, 91(1), 21-29.

Schekkerman, H., Tulp, I., Piersma, T., & Visser, G. H. (2003). Mechanisms promoting higher growth rate in arctic than in temperate shorebirds. *Oecologia*, 134(3), 332-342.

Schöb, C., Kammer, P. M., Choler, P., & Veit, H. (2009). Small-scale plant species distribution in snowbeds and its sensitivity to climate change. *Plant Ecology*, 200(1), 91-104.

Sinclair, B. J., Vernon, P., Klok, C. J., & Chown, S. L. (2003). Insects at low temperatures: an ecological perspective. *Trends in Ecology & Evolution*, 18(5), 257-262.

Spence, J. R., & Niemelä, J. K. (1994). Sampling carabid assemblages with pitfall traps: the madness and the method. *The Canadian Entomologist*, 126(03), 881-894.

Stanton, M. L., Rejmanek, M., & Galen, C. (1994). Changes in vegetation and soil fertility along a predictable snowmelt gradient in the Mosquito Range, Colorado, USA. *Arctic and Alpine Research*, 364-374.

StatSoft, Inc. (2013). STATISTICA (data analysis software system), version 12. [www.statsoft.com](http://www.statsoft.com).

Stenseth, N. C., & Mysterud, A. (2002). Climate, changing phenology, and other life history traits: nonlinearity and match–mismatch to the environment. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *99*(21), 13379-13381.

Strathdee, A. T., & Bale, J. S. (1998). Life on the edge: insect ecology in arctic environments. *Annual review of entomology*, *43*(1), 85-106.

ter Braak C.J.F. & Šmilauer P. (2012). Canoco reference manual and user's guide: software for ordination, version 5.0. Microcomputer Power, Ithaca, USA, 496 pp.

Theurillat, J. P., & Guisan, A. (2001). Potential impact of climate change on vegetation in the European Alps: a review. *Climatic change*, *50*(1-2), 77-109.

Thomas, C. F. G., Brown, N. J., & Kendall, D. A. (2006). Carabid movement and vegetation density: Implications for interpreting pitfall trap data from split-field trials. *Agriculture, ecosystems & environment*, *113*(1), 51-61.

Tian, L., Zhang, Y., & Zhu, J. (2014). Decreased surface albedo driven by denser vegetation on the Tibetan Plateau. *Environmental Research Letters*, *9*(10), 104001.

Tolbert, W. W., Tolbert, V. R., & Ambrose, R. E. (1977). Distribution, abundance, and biomass of Colorado alpine tundra arthropods. *Arctic and Alpine Research*, 221-234.

Tulp, I., & Schekkerman, H. (2008). Has prey availability for arctic birds advanced with climate change? Hindcasting the abundance of tundra arthropods using weather and seasonal variation. *Arctic*, 48-60.

Vanham, D., Fleischhacker, E., & Rauch, W. (2009). Impact of an extreme dry and hot summer on water supply security in an alpine region. *Water Science*, *59*(3), 469-477.

Verdeny-Vilalta, O., & Moya-Laraño, J. (2014). Seeking water while avoiding predators: moisture gradients can affect predator–prey interactions. *Animal Behaviour*, *90*, 101-108.

Visser, M. E., Van Noordwijk, A. J., Tinbergen, J. M., & Lessells, C. M. (1998). Warmer springs lead to mistimed reproduction in great tits (*Parus major*). *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 265(1408), 1867-1870.

Voigt, W., Perner, J., Davis, A., Eggers, T., Schumacher, J., Bährmann, R., Fabian, B., Heinrich, W., Köhler, G., Lichter, D., Marstaller, R., & Sander, F. (2003). Trophic levels are differentially sensitive to climate. *Ecology*, 84(9), 2444-2453.

Wang, S., & Davidson, A. (2007). Impact of climate variations on surface albedo of a temperate grassland. *Agricultural and forest meteorology*, 142(2), 133-142.

Watson, A. (1997). Habitat use by snow buntings in Scotland from spring to autumn. *Scottish Birds*, 19, 105-113.

Williams, C. M., Henry, H. A., & Sinclair, B. J. (2014). Cold truths: how winter drives responses of terrestrial organisms to climate change. *Biological Reviews*.

Wookey, P. A. (2007). Climate change and biodiversity in the Arctic—Nordic perspectives. *Polar Research*, 26(2), 96-103.

Worland, M. R., Grubor-Lajsic, G., & Montiel, P. O. (1998). Partial desiccation induced by sub-zero temperatures as a component of the survival strategy of the Arctic collembolan *Onychiurus arcticus* (Tullberg). *Journal of Insect Physiology*, 44(3), 211-219.

## 8 Přílohy

Tab. II: Seznam druhů brouků a jejich zkratk použitých v ordinační analýze.

druh	zkratka	potravní skupina	počet
<i>Aegialia (Psammoporus) matalini</i>	<i>AegiMatl</i>	saprofág	10
<i>Alticinae sp. 1</i>	<i>AlticSp1</i>	herbivor	18
<i>Alticinae sp. 2</i>		herbivor	3
<i>Amara sp. 1</i>	<i>AmaraSp1</i>	generalista	118
<i>Amara sp. 2</i>		generalista	1
<i>Amara sp. 3</i>	<i>AmaraSp3</i>	generalista	12
<i>Amara sp. 4</i>	<i>AmaraSp4</i>	generalista	14
<i>Apioninae sp.</i>		herbivor	2
<i>Bembidion bipunctatum bipunctatum</i>	<i>BemBipBp</i>	karnivor	215
<i>Bembidion aeruginosum</i>	<i>BembAerg</i>	karnivor	66
<i>Bembidion (Testediolum) sp.</i>		karnivor	1
<i>Byrrhus cf. pilula</i>	<i>ByrrPilu</i>	herbivor	15
<i>Calathus melanocephalus</i>	<i>CaltMeln</i>	karnivor	6
<i>Ceratomegilla ulkei</i>	<i>CertUlke</i>	herbivor	151
<i>Curculionidae sp. 1</i>		herbivor	2
<i>Curculionidae sp. 2</i>		herbivor	2
<i>Curculionidae sp. 3</i>		herbivor	3
<i>Curculionidae sp. 4</i>	<i>CurclSp4</i>	herbivor	13
<i>Curculionidae sp. 5</i>		herbivor	2
<i>Curculionidae sp. 6</i>		herbivor	1
<i>Cymindis vaporariorum</i>		generalista	2
<i>Cystocnemis oirata</i>	<i>CystOirt</i>	herbivor	12
<i>Dermestes cf. depressus</i>		saprofág	1
<i>Gonioctena arctica</i>	<i>GoniArct</i>	herbivor	38
<i>Harpalus affinis</i>		generalista	3
<i>Harpalus sp. 2</i>		generalista	2
<i>Helophorus sp.</i>	<i>HelopSp</i>	karnivor	5
<i>Hypnoidus sp.</i>	<i>HypnoSp</i>	herbivor	63
<i>Chrysolina marginata marginata</i>		herbivor	1
<i>Chrysolina sp.</i>		herbivor	1
<i>Nebria sp. 1</i>	<i>NebriSp1</i>	karnivor	66
<i>Nebria sp. 2</i>	<i>NebriSp2</i>	karnivor	107
<i>Notiophilus sp.</i>	<i>NotioSp</i>	karnivor	6
<i>Otiorhynchus sp.</i>	<i>OtiorSp</i>	herbivor	6
<i>Pterostichus sp. 1</i>	<i>PtersSp1</i>	karnivor	33
<i>Pterostichus sp. 2</i>		karnivor	1
<i>Selatosomus aeneus</i>	<i>SeltAene</i>	herbivor	57
<i>Staphylinidae sp. 1</i>	<i>StaphSp1</i>	?	29
<i>Staphylinidae sp. 2</i>		?	3
<i>Staphylinidae sp. 3</i>	<i>StaphSp6</i>	?	6
<i>Staphylinidae sp. 4</i>		?	2
<i>Staphylinidae sp. 5</i>		?	2
<i>Thanatophilus cf. dispar</i>	<i>ThanDisp</i>	?	39

Tab. III: Seznam druhů ptáků a jejich zkratk použitých v ordinační analýze.

<b>druh</b>	<b>zkratka</b>	<b>počet</b>
<i>Aegithalos caudatus</i>		1
<i>Alauda arvensis</i>	<i>AlauArvn</i>	4
<i>Anthus campestris</i>	<i>AnthCamp</i>	3
<i>Anthus richardi</i>	<i>AnthRich</i>	4
<i>Anthus trivialis</i>		1
<i>Calandrella brachydactyla</i>		1
<i>Emberiza bruniceps</i>		1
<i>Emberiza buchanani</i>	<i>EmbrBuch</i>	4
<i>Emberiza cioides</i>		1
<i>Emberiza leucocephalos</i>		1
<i>Galerida cristata</i>	<i>GalrCris</i>	3
<i>Himantopus himantopus</i>		1
<i>Charadrius alexandrinus</i>	<i>CharAlex</i>	14
<i>Charadrius dubius</i>	<i>CharDubi</i>	5
<i>Charadrius morinellus</i>	<i>CharMorn</i>	2
<i>Limosa limosa</i>		1
<i>Luscinia luscinia</i>		1
<i>Melanocorypha bimaculata</i>	<i>MelnBimc</i>	3
<i>Monticola saxatilis</i>		1
<i>Motacilla alba</i>	<i>MotcAlba</i>	2
<i>Motacilla citreola</i>	<i>MotcCitr</i>	3
<i>Oenanthe isabellina</i>		1
<i>Oenanthe oenanthe</i>		1
<i>Oenanthe pleschanka</i>	<i>OenaPles</i>	2
<i>Passer hispaniolensis</i>	<i>PassHisp</i>	2
<i>Petronia petronia</i>	<i>PetrPetr</i>	4
<i>Phoenicurus phoenicurus</i>		1
<i>Pyrrhonorax pyrrhonorax</i>	<i>PyrrPyrr</i>	2
<i>Recurvirostra avosetta</i>	<i>RecrAvos</i>	2
<i>Saxicola rubetra</i>		1
<i>Tadorna ferruginea</i>	<i>TadrFerr</i>	2





Obr. 10: Habitaty sledovaného území. 1 - pohled na sněhové výležíško, 2 - biotop *okraj*, 3 - biotop *bahno*, 4 - biotop *vlhko*, 5 - biotop *polosucho*, 6 - biotop *sucho*. Foto: L. Čížek.