

Struktura zajednica trčaka (Coleoptera, Carabidae) ekotona šume bukve i jele i otvorenih staništa Dinarida Hrvatske

Brigić, Andreja

Doctoral thesis / Disertacija

2012

Degree Grantor / Ustanova koja je dodijelila akademski / stručni stupanj: **University of Zagreb, Faculty of Science / Sveučilište u Zagrebu, Prirodoslovno-matematički fakultet**

Permanent link / Trajna poveznica: <https://um.nsk.hr/um:nbn:hr:217:440290>

Rights / Prava: [In copyright](#) / [Zaštićeno autorskim pravom.](#)

Download date / Datum preuzimanja: **2024-04-19**



Repository / Repozitorij:

[Repository of the Faculty of Science - University of Zagreb](#)





SVEUČILIŠTE U ZAGREBU
PRIRODOSLOVNO-MATEMATIČKI FAKULTET
BIOLOŠKI ODSJEK

Andreja Brigić

**STRUKTURA ZAJEDNICA TRČAKA
(COLEOPTERA, CARABIDAE) EKOTONA ŠUME
BUKVE I JELE I OTVORENIH STANIŠTA
DINARIDA HRVATSKE**

DOKTORSKI RAD

Zagreb, 2012.



UNIVERSITY OF ZAGREB
FACULTY OF SCIENCE
DIVISION OF BIOLOGY

Andreja Brigić

**CARABID BEETLE (COLEOPTERA, CARABIDAE)
ASSEMBLAGES ACCROSS BEECH-FIR FOREST -
OPEN HABITAT ECOTONES IN CROATIAN
DINARIC ALPS**

DOCTORAL THESIS

Zagreb, 2012.

Ovaj je doktorski rad izrađen u Zoologijskom zavodu Biološkog odsjeka Prirodoslovno-matematičkog fakulteta Sveučilišta u Zagrebu, pod vodstvom prof. dr. sc. Borisa Hrašovca, u sklopu Sveučilišnog poslijediplomskog doktorskog studija Biologije pri Biološkom odsjeku Prirodoslovno-matematičkog fakulteta Sveučilišta u Zagrebu.

ZAHVALA

Želim se ponajprije zahvaliti prof. dr. sc. Miloradu Mrakovčiću i prof. dr. sc. Borisu Hrašovcu, koji su mi omogućili izradu ove doktorste disertacije. Veliko hvala prof. dr. sc. Miloradu Mrakovčiću, koji me je podržao u mom znanstvenom radu. Prof. dr. sc. Borisu Hrašovcu dugujem veliku zahvalnost što je prihvatio svog „novog“ znanstvenog novaka, i omogućio mi samostalan rad, slobodu definiranja problema i njihovo rješavanje. Zahvaljujem mu, također, na pomoći prilikom odabira područja istraživanja.

Na snimkama hemisfernih fotografija s istraživanih postaja zahvaljujem kolegi dr. sc. Stjepanu Mikcu (ŠF Zagreb), kao i na ustupljenoj literaturi o prašumama. Damiru Delaču, dipl.ing.šum. zahvaljujem na pomoći prilikom odabira područja istraživanja.

Zahvaljujem kolegama iz Šumarije Ravna Gora, g. Vilku Ivančiću i g. Tomislavu Šporeru, kao i kolegama iz NP Plitvička jezera, g. Stipi Špoljariću i g. Nikoli Magdiću, na podršci prilikom terenskih istraživanja i osjećaju dobrodošlice.

Zahvaljujem i kolegama iz Laboratorija za ekologiju životinja, koji su uvijek našli lupu viška za mene.

Veliko hvala dugujem mojoj „cretnoj ekipi“: doc. dr. sc. Antunu Alegru, doc. dr. sc. Renati Šoštarić, Vedranu Šegoti, dipl. ing. biol. i Zorani Sedlar, dipl. ing. biol., bez kojih opisi vegetacije s istraživanih lokaliteta i analiza tla ne bi bili tako potpuni. Hvala im na prijateljstvu i podršci, brojnim „malim“ i „velikim“ znanstvenim razgovorima oko istraživane problematike, a ponajprije na tome što su davali smisao znanosti kada ga ja nisam vidjela.

Veliko hvala dugujem studentici Mariji Starčević na nesebičnoj pomoći tijekom izolacije materijala u laboratoriju. Mare, uspjele smo (iako se ponekad činilo da nema kraja)! Također, zahvalna sam Jeleni Bujan, prof. biol. i kem. (University of Oklahoma, USA) i dr. sc. Ani Previšić na slanju brojnih znanstvenih radova, na našim znanstvenim razgovorima (posebice onim u sitne noćne sate), ali ponajprije na prijateljstvu i podršci tijekom pisanja ovog rada.

Neizmjereno hvala mom „undercover“ mentoru doc. dr. sc. Renati Matoničkin Kepčija, na iskrenom prijateljstvu i podršci, i brojnim satima raspravljanja o problematici ekotona i rezultatima ovog rada.

I na kraju najveće hvala mojoj obitelji, koja je bila uz mene na svakom koraku ovog puta. Bili ste najbolja terenska ekipa na svijetu!!! Neizmjereno hvala mojim roditeljima Veri i Stjepanu, bratu Zdenku i šogorici Ljiljani, te nećacima Denisu i Filipu na podršci i ljubavi. Posebno hvala mome tati Stjepanu koji je napravio najljepše krovčiće na svijetu i električnom ogradom otjerao sve medvjede od mojih posuda. Hvala i mojim „drugim roditeljima“ na nesebičnoj ljubavi i čuvanju male Marte i Jane, koje su se trudile biti strpljive dok je mama određivala kukce i sjedila za kompjuterom. Curke moje, hvala vam!

I na kraju...najveće hvala mom Dariu na bezrezervnoj podršci, iznimnoj pomoći na terenu, strpljenju i brojnim poticajima.

Struktura zajednica trčaka (Coleoptera, Carabidae) ekotona šume bukve i jele i otvorenih staništa Dinarida Hrvatske

Andreja Brigić

Zoologijski zavod, Biološki odsjek, Prirodoslovno-matematički fakultet, Sveučilište u Zagrebu,
Rooseveltov trg 6, 10 000 Zagreb

Trčci (Coleoptera, Carabidae) su istraživani duž šumsko-livadnog ekotona, te oštrog i sukcesijskog šumskog ruba dinarske bukovo-jelove šume (as. *Omphalodo-Fagetum*) i susjednih otvorenih staništa na području Gorskog Kotara. Dodatna istraživanja provedena su i na području prašume Čorkova uvala (NP Plitvička jezera). Trčci su sakupljani metodom lovni posuda od travnja do studenog 2009. godine. Ukupno su sakupljene 31 574 jedinke svrstane u 89 vrsta trčaka. Bogatstvo vrsta i raznolikost trčaka na ekotonu nisu značajno viši na području ekotona u odnosu na susjedna staništa, što nije u skladu s klasičnom hipotezom ekotona. Nasuprot tome, raznolikost je bila viša na oštrom i sukcesijskom rubu. Zajednica trčaka u ekotonu sličnija je zajednici trčaka unutrašnjosti šume nego li livade, a slične rezultate pokazuju i istraživanja na šumskim rubovima. Trčci nisu izbjegavali zonu ekotona i šumskih rubova, ali isključivi rubni specijalisti nisu zabilježeni, već su detektirane vrste koje pokazuju pozitivan odgovor prema ekotonu i rubu. Ekoton uklopljenog šumskog ruba predstavlja barijeru za većinu vrsta otvorenih staništa, dok je za pojedine šumske vrste filter koji uspješno prolaze. Temperatura tla, vlaga tla i otvorenost sklopa su značajno utjecali na sastav i strukturu trčaka na ekotonu i šumskim rubovima. Broj vrsta i brojnost jedinki trčaka su značajno veći u gospodarenoj šumi, nego li u prašumi, a fauna trčaka obje šume pokazuje visok stupanj sličnosti.

(XXXII+209 stranica, 64 slike, 42 tablice, 336 literaturnih navoda, jezik izvornika hrvatski)

Rad je pohranjen u Nacionalnoj i sveučilišnoj knjižnici, Av. Hrvatske bratske zajednice 4, 10000 Zagreb

Glavne riječi: ekoton, šumski rub, rubni efekt, Carabidae, prašuma, raznolikost

Mentor: dr. sc. Boris Hrašovec, redoviti profesor

Ocjenjivači: dr. sc. Sanja Gottstein, izvanredni profesor
dr. sc. Boris Hrašovec, redoviti profesor
dr. sc. Srećko B. Ćurčić, izvanredni profesor

Rad prihvaćen: 07. studenog 2012.

University of Zagreb
Faculty of Science
Division of Biology

Doctoral thesis

Carabid beetle (Coleoptera, Carabidae) assemblages accross beech-fir forest - open habitat ecotones in Croatian Dinaric Alps

Andreja Brigić

Department of Zoology, Division of Biology, Faculty of Science, University of Zagreb,
Rooseveltova trg 6, 10000 Zagreb

Carabid beetles (Coleoptera, Carabidae) were studied across a forest-meadow ecotones and at abrupt and gradual forest edges of Dinaric beech-fir forests (as. *Omphalodo-Fagetum*) in the Gorski Kotar. Additional research was conducted in the virgin forest Čorkova uvala (NP Plitvice Lakes). Beetles were collected by pitfall traps from April to November 2009. A total of 31 574 individuals belonging to 89 species were collected. Carabid species richness and diversity were not significantly higher in ecotones compared to adjacent habitats, which is not in accordance with the classical ecotone hypothesis. However, diversity was considerably higher at the abrupt and gradual forest edges than in the forest interior. Carabid assemblages in the ecotones and forest edges were more similar to assemblages in the forest interior than to assemblages in the meadows. Carabids did not avoid ecotones and forest edges, but no strict edge specialists were found. However, positive responses of carabid species towards the ecotones and forest edges were observed. Embedded forest edges acted as barriers for most of open habitat species, while for some forest species they acted as filters. Soil temperature and humidity, and canopy openness significantly affected the carabid beetle assemblages in the ecotones and forest edges. Carabid species richness and activity density were significantly higher in managed forests, than in the virgin forest, though the carabid assemblages of both forests showed a high degree of similarity.

(XXXII+209 pages, 64 figures, 42 tables, 336 references, original in Croatian)

Keywords: ecotone, edge effect, forest edge, Carabidae, virgin forest, diversity

Supervisor: Boris Hrašovec, PhD, Full Professor

Reviewers: Sanja Gottstein, PhD, Associate Professor
Boris Hrašovec, PhD, Full Professor
Srećko B. Čurčić, PhD, Associate Professor

Thesis accepted: 7 November 2012

SADRŽAJ

1. UVOD	1
1.1. Ciljevi i hipoteze istraživanja	3
2. LITERATURNI PREGLED	6
2.1. Koncepti i definicije ekotona	6
2.2. Terminologija – problematika i neusklađenost nazivlja	9
2.3. Klasifikacija i značajke ekotona i rubova	10
2.4. Rubni efekt	14
2.4.1. Definicija	14
2.4.2. Abiotički i biotički rubni efekt	14
2.4.3. Matriks i ekotonalni rubni efekt	15
2.4.4. Intenzitet rubnog efekta	17
2.4.5. Odgovori vrsta prema rubu	17
2.5. Opće značajke trčaka	18
2.5.1. Biologija i ekologija trčaka	18
2.5.2. Utjecaj abiotičkih čimbenika na trčke	19
2.5.3. Morfološka i ekološka svojstva vrsta kao pokazatelji poremećaja na staništu	20
2.5.4. Trčci u šumskim ekosustavima	21
2.5.5. Utjecaj gospodarenja na faunu trčaka	22
2.5.6. Što nam prašume mogu reći o trčcima?	23
3. PODRUČJE ISTRAŽIVANJA	24
3.1. Dinarska bukovo-jelova šuma	24
3.1.1. Prašuma – opće značajke	24
3.1.2. Gospodarske značajke dinarske bukovo-jelove šume	25

3.2. Opis postaja i dizajn eksperimenta	25
3.2.1. Ekotoni	26
3.2.1.1. Šumsko-livadni gradijent	26
3.2.2. Šumski rub	29
3.2.2.1. Oštar šumski rub	31
3.2.2.2. Sukcesijski šumski rub	32
3.2.3. Prašuma	33
4. MATERIJALI I METODE	35
4.1. Metoda lovnih posuda	35
4.1.1. Postavljanje lovnih posuda na istraživanim staništima	36
4.2. Postavljanje električne ograde	37
4.3. Taksonomsko određivanje materijala	39
4.4. Otvorenost sklopa	39
4.5. Mjerenje pedoloških značajki tla	41
4.6. Statistička analiza	41
4.6.1. Učestalost (dominantnost)	41
4.6.2. Konstantnost (frekventnost)	42
4.6.3. Ekološka i morfološka svojstva vrsta trčaka	43
4.6.3.1. Morfologija krila i dužina tijela	43
4.6.3.2. Ekološka valencija vrsta	43
4.6.3.3. Preferencije vrsta prema vlazi tla i tipu staništa	44
4.6.4. Srednja individualna biomasa trčaka	44
4.6.5. Indikatorska analiza vrsta	45
4.6.6. Ostale statističke analize	47
5. REZULTATI	49

<i>5.1. Fauna trčaka</i>	49
<i>5.2. Utjecaj ekotona na zajednicu trčaka</i>	54
5.2.1. Određivanje ekotona	54
5.2.2. Analiza okolišnih čimbenika	54
5.2.2.1. Temperatura tla na 5 cm dubine	54
5.2.2.2. Temperatura tla na 10 cm dubine	56
5.2.2.3. Vлага tla	58
5.2.2.4. pH tla	61
5.2.2.5. Otvorenost sklopa	61
5.2.3. Sastav i struktura zajednice trčaka duž ekotona	63
5.2.3.1. Dominantnost i konstantnost vrsta trčaka	66
5.2.3.2. Matriks i ekotonalni rubni efekt vrsta trčaka	71
5.2.3.3. Promjene u strukturi zajednice trčaka duž ekotona	76
5.2.3.4. Analiza ekoloških i morfoloških značajki vrsta trčaka	81
5.2.3.5. Indikatorska analiza vrsta	83
5.2.3.6. Trčci i okolišni čimbenici	84
<i>5.3. Utjecaj šumskih rubova na faunu trčaka</i>	89
5.3.1. Analiza okolišnih čimbenika	89
5.3.1.1. Temperatura tla na 5 cm dubine	89
5.3.1.2. Temperatura tla na 10 cm dubine	91
5.3.1.3. Vлага tla	94
5.3.1.4. pH tla	96
5.3.1.5. Otvorenost sklopa	97
5.3.2. Bogatstvo vrsta, brojnost i raznolikost trčaka	98
5.3.3. Dominantnost i konstantnost vrsta trčaka	101
5.3.4. Sezonska dinamika dominantnih vrsta trčaka	107
5.3.5. Promjene u zajednici trčaka na šumskim rubovima	110

5.3.6. Analiza ekoloških i morfoloških značajki vrsta trčaka	114
5.3.6.1. Zasjenjenost staništa	114
5.3.6.2. Morfologija krila	116
5.3.6.3. Odabir staništa	118
5.3.6.4. Afinitet vrsta prema vlazi u tlu	119
5.3.7. Analiza sličnosti zajednica trčaka	120
5.3.8. Indikatorske vrste trčaka	122
5.3.9. Trčci i okolišni čimbenici	124
<i>5.4. Zajednica trčaka gospodarene šume i prašume</i>	<i>129</i>
5.4.1. Analiza okolišnih čimbenika	129
5.4.1.1. Temperatura tla na 5 cm dubine	129
5.4.1.2. Temperatura tla na 10 cm dubine	130
5.4.1.3. Vlaga tla	132
5.4.1.4. pH tla	133
5.4.1.5. Otvorenost sklopa	134
5.4.2. Bogatstvo vrsta, brojnost i raznolikost trčaka	135
5.4.3. Dominantnost i konstantnost vrsta trčaka	139
5.4.4. Sezonska dinamika dominantnih i subdominantnih vrsta trčaka	142
5.4.5. Analiza ekoloških i morfoloških značajki vrsta trčaka	145
5.4.5.1. Morfologija krila	145
5.4.5.2. Zasjenjenost staništa	145
5.4.5.3. Odabir staništa	147
5.4.5.4. Afinitet vrsta prema vlazi u tlu	147
5.4.5.5. Dužina tijela	148
5.4.6. Srednja individualna biomasa trčaka	149
5.4.7. Sličnost zajednica trčaka prašume i gospodarene šume	151
5.4.8. Trčci i okolišni čimbenici	153

6.	RASPRAVA	158
6.1.	<i>Utjecaj ekotona na zajednicu trčaka</i>	158
6.1.1.	Utjecaj rubnog efekta na sastav i strukturu zajednice trčaka	158
6.1.2.	Rubni efekt i ekološka svojstva vrsta	161
6.1.3.	Rubni efekt i vrste	162
6.1.4.	Implikacije za zaštitu	166
6.2.	<i>Utjecaj šumskog ruba na zajednicu trčaka</i>	168
6.2.1.	Rubni efekt i zajednica trčaka	168
6.2.2.	Trčci i okolišni čimbenici	170
6.2.3.	Ekološka svojstva vrsta trčaka i rubni efekt	171
6.2.4.	Život na rubu ili „living on the edge“	172
6.2.4.1.	Postoje li trčci rubni specijalisti?	174
6.2.5.	Indikatori matriks staništa	176
6.2.6.	Implikacije za zaštitu	177
6.2.7.	Dinamika vegetacije i zajednice trčaka	178
6.3.	<i>Zajednice trčaka prašume i gospodarene šume</i>	180
6.3.1.	Sastav i struktura zajednice trčaka	180
6.3.2.	Ekološka i morfološka svojstva vrsta trčaka i vrijednosti MIB-a	184
6.3.3.	Sezonska dinamika vrsta trčaka	185
7.	ZAKLJUČAK	187
8.	LITERATURA	189
9.	PRILOZI	X
10.	ŽIVOTOPIS	XXV

1. UVOD

Fragmentacija i gubitak staništa su jedan od osnovnih razloga smanjenja broja i izumiranja vrsta širom svijeta (DAVIES i MARGULES 1998, MURCIA 1995, SAUNDERS i sur. 1991). Temeljna posljedica procesa fragmentacije i gubitka staništa jesu promjene u veličini i strukturi staništa, koje utječu na smanjenje unutrašnje površine staništa ili matriksa i povećanje površine ruba (HILTY i sur. 2006, MURCIA 1995, SAUNDERS i sur. 1991). Na rubu se dešavaju značajne promjene u abiotičkim i biotičkim čimbenicima, poznatije pod nazivom rubni efekt. Rubni efekt može imati značajan utjecaj na: raznolikost vrsta, dinamiku populacija i strukturu zajednica, pospješivanje širenja invazivnih vrsta, interakcije među vrstama, poput predacije i parazitizma, te na funkcionalnost ekosustava u cjelini (c.f. LAURANCE i sur. 2007, MURCIA 1995, WATLING i ORROCK 2010).

U terestričkim ekosustavima ekotoni su vidljivi kao diskontinuiteti u vegetaciji ili strukturi tla, a najbolji primjer tome su šumski rubovi (FARINA 2006, SARLÖV HERLIN 2001). Definicija ekotona i šumskog ruba ponajprije ovisi o postavljenom istraživačkom pitanju, kao i o dizajnu eksperimenta, što je u skladu s nizom konceptualnih radova (npr. CADENASSO i sur. 2003ab, KOLASA i ZALEWSKI 1995, YARROW i SALTHER 2008). Stoga šumski rub može biti ekoton interpretiran na razini zajednice i mesoprostornoj razini (HANSEN i DI CASTRI 1992, HOLLAND i sur. 1991), ali i sučelje između šumskog i nešumskog ekosustava (HARPER i sur. 2005).

Mikroklimatske prilike na šumskim rubovima se značajno razlikuju od istih prilika u unutrašnjosti susjednih matriksa (MURCIA 1995). Abiotičke promjene koje se javljaju na šumskim rubovima uključuju povećanje temperature, količine svjetlosti i zračnih strujanja, te niže vrijednosti vlage (KAPOS i sur. 1997, MURCIA 1995, RISSER 1995, SAUNDERS i sur. 1991). To su, također, područja gdje je povećana smrtnost stabala, povećano širenje peluda i sjemenki i povećano širenje invazivnih vrsta biljaka (HARPER i sur. 2005, HONNAY i sur. 2002, KAPOŠ i sur. 1997). Međutim, ova svojstva se mogu znatno razlikovati ovisno o starosti šumskog ruba i matriksa koji okružuje isti šumski rub (KOLASA i ZALEWSKI 1995, MATLACK 1994, MURCIA 1995, RIES i sur. 2004). Utjecaj rubnog efekta je daleko izraženiji na ostrim šumskim rubovima (nedavno nastalih uslijed antropogenog utjecaja) nego li na uklopljenim šumskim rubovima starim više od 100-tinjak godina (MATLACK 1994). Sukcesijske promjene u vegetaciji na rubnim staništima utječu na strukturu vegetacije, a posredno i na faunu tla (BAKER i sur. 2007).

Nestabilnost ekoloških uvjeta i struktura vegetacije utječu na rasprostranjenje i sastav životinjskih zajednica na rubu (DIDHAM 1997, MURCIA 1995) na različitim prostornim i vremenskim skalama (GOSZ 1993, KOLASA i ZALEWSKI 1995, PETERS i sur. 2006). Osim toga, ekotoni i rubovi mogu biti područja u

kojima se organizmi natječu za izvore hrane i potencijalno se prilagođavaju novim ekološkim nišama, a napetost se odražava ne samo u nestabilnosti ekoloških uvjeta već i u nasumičnoj prilagodbi populacija na međusobne kompeticijske odnose (FARINA 2006, HOLLAND i sur. 1991). Klasična hipoteza ekotona je isticala ekotone kao područja ili zone veće biološke raznolikosti i produktivnosti (CLEMENTS 1905, LEOPOLD 1933), što su kasnije potvrdila istraživanja ponajprije na kralješnjacima, tj. pticama i pojedinim skupinama sisavaca (BEECHER 1942, LEOPOLD 1933, ODUM 1953). Međutim, recentne publikacije dovode u pitanje klasičnu hipotezu ekotona jer su rezultati često oprečni, te se čini da vrste pokazuju idiosinkratičan odgovor prema rubu (RIES i sur. 2004).

Zajednica beskralješnjaka u području ekotona i šumskog ruba sastoji se od vrsta koje naseljavaju oba susjedna staništa (KOTZE i SAMWAYS 1999). Time ekotoni i šumski rubovi služe kao barijere ili koridori između populacija, te predstavljaju pogodno stanište za pojedine vrste dok istovremeno mogu biti nepovoljni za druge vrste (HOLLAND i sur. 1991, LINDENMAYER i FISCHER 2006). Primjerice, rubna staništa mogu biti izrazito nepovoljna za šumske specijaliste koji preferiraju unutrašnjost šumskog staništa (NIEMELÄ i sur. 2007, STEVENS i HUSBAND 1998).

Trčci se koriste u brojnim ekološkim istraživanjima i prikladna su skupina za istraživanje rubnog efekta. Oni su brojni u različitim tipovima staništa (LÖVEI i SUNDERLAND 1996, NIEMELÄ i sur. 1996, THIELE 1977), njihova taksonomija je dobro poznata i sistematika relativno stabilna (LÖVEI i SUNDERLAND 1996). Ekologija i biologija trčaka je relativno dobro poznata, posebice na području sjeverne i središnje Europe (LINDROTH 1992, LÖVEI i SUNDERLAND 1996, THIELE 1977), te ih možemo grupirati u skupine ovisno o afinitetu prema staništu, vlazi, zasjenjenosti, itd. Trčci su osjetljivi na promjene u okolišnim čimbenicima i na promjene na staništu (npr. DESENDER i TURIN 1989, EYRE i RUSHTON 1989, NIEMELÄ i sur. 1993), te se zbog svoje osjetljivosti često koriste kao bioindikatori (DE VRIES 1994, KOIVULA 2011, MAELFAIT i DESENDER 1990, PEARCE i VENIER 2006, RAINIO i NIEMELÄ 2003). NIEMELÄ (2000) ističe kako bioindikatori mogu biti pojedinačne vrste, ali i cjelokupna zajednica. Ekološki čimbenici mogu općenito utjecati na pojavljivanje određene vrste na staništu, te na rasprostranjenost vrsta, brojnost jedinki i bogatstvo vrsta na istraživanom staništu (npr. BRANDMAYR 1981, KOIVULA i sur. 2004, RAINIO i NIEMELÄ 2003, MAGURA i sur. 2003).

Razumijevanje funkcionalne uloge šumskih rubova i ekotona u krajoliku je od osobitog značaja zbog sve većeg antropogenog pritiska na šumska staništa širom svijeta (LAURANCE i sur. 2007, NIEMELÄ i sur. 2007). Općenito vrste mogu pokazivati pozitivan, negativan i neutralan odgovor prema rubu (RIES i sur. 2004), a poznavanje osjetljivosti vrsta je izuzetno značajno s aspekta konzervacijske biologije. Također, LIDICKER (1999) ističe kako vrste mogu pokazati matriks i ekotonalni efekt, ovisno o

prisustvu emergentnih svojstava. Ekotoni su dugo vremena proučavani s aspekta vegetacije i raznolikosti kralješnjaka (posebice ptica) (npr. LAHTI 2001, LIDICKER 1999, PASITSCHNIAK-ARTS i MESSIER 1998, RIES i sur. 2004, STRAYER i sur. 2003) dok su istraživanja na kukcima, pa tako i trčcima, znatno manje zastupljena (npr. BAKER i sur. 2007, HELIÖLÄ i sur. 2001, RIES i SISK 2004). Trčci, kao model organizmi, su korišteni u nekolicini istraživanja utjecaja fragmentacije (NIEMELÄ i sur. 1993, SPENCE i sur. 1996, itd.), te se pokazalo da su dobri indikatori promjena izazvanih istim procesom. Međutim, dosadašnja istraživanja trčaka na rubnim staništima pokazala su oprečne rezultate (HELIÖLÄ i sur. 2001, KOIVULA i sur. 2004, KOTZE i SAMWAYS 2001, MAGURA 2002, MÁTHÉ 2006). Također, prethodnim istraživanjima nisu obuhvaćeni šumski rubovi različite starosti koji se značajno razlikuju u fizionomiji, te posredno utječu na mikroklimatske prilike na staništu, a time i na faunu tla.

Kopneni ekotoni do danas nisu sustavno istraživani u Hrvatskoj, te ne postoje ekološki radovi koji se bave problemom raznolikosti i dinamikom biljnih i životinjskih zajednica na ekotonu. Izuzetak predstavljaju dva fitocenološka rada koja daju prikaz biljnih zajednica koje se pojavljuju na šumskim rubovima u Istri (ČARNI 2003) i Slavoniji (ČARNI i sur. 2002). Nasuprot tome, ekotoni u vodenim ekosustavima proučavani su u anihalinim staništima (GOTTSTEIN i sur. 2007, GOTTSTEIN i sur. 2012), hipotelminoreičkoj zoni (CULVER i sur. 2006, MEŠTROV 1962) i krškim izvorima (GOTTSTEIN i sur. 1999), a problematiku ugroženosti krških ekotonskih područja iznose BONACCI i sur. (2009). Utjecaj ekotona i šumskog ruba na zajednicu trčaka nije do sada istraživan u Hrvatskoj.

1.1. Ciljevi i hipoteze istraživanja

Istraživanje ovog rada je podijeljeno na tri cjeline: (1) određivanje utjecaja ekotona na zajednice trčaka, pri čemu su ekotoni promatrani kao gradijenti, (2) proučavanje utjecaja šumskog ruba na zajednice trčaka, pri čemu su šumski rubovi promatrani kao sučelja i (3) usporedba faune trčaka između gospodarene šume i prašume. U okviru ovog istraživanja postavljeni su sljedeći ciljevi i hipoteze:

Ekoton

- testirati klasičnu hipotezu ekotona na zajednici trčaka
 - Prema klasičnom konceptu ekotona broj vrsta trčaka bit će veći na ekotonu nego li u unutrašnjosti šume ili na livadi.
- odrediti postoji li rubni efekt na razini vrsta, odnosno predstavlja li ekoton barijeru ili filter za vrste, te pokazuju li vrste trčaka matriks ili ekotonalni odgovor prema ekotonu

- o Šumski generalisti pokazivat će ekotonalni rubni efekt, dok će za vrste šumske specijaliste i vrste otvorenih staništa biti značajan matriks efekt, ali suprotnog smjera.
- odrediti može li se detektirati rubni efekt na temelju analize ekoloških i morfoloških svojstava vrsta, kao što su: preferencije prema tipu staništa, zasjenjenosti i vlazi, mogućnosti leta, veličini tijela
 - o Velike vrste i vrste koje ne mogu letjeti biti će brojnije u unutrašnjosti šume, dok će na ekotonu i šumskom rubu biti veći broj srednjih i manjih vrsta trčaka te vrsta koje mogu letjeti. Higrofilne vrste biti će brojnije u unutrašnjosti šume nego li na ekotonu, šumskom rubu i livadi. Stenovalentne šumske vrste biti će brojnije u unutrašnjosti šume, dok će njihova brojnost biti znatno manja na livadi ili će iste vrste u potpunosti izostati.
- utvrditi da li vrste otvorenog staništa prodiru u unutrašnjost šume ili se isključivo zadržavaju u zoni ekotona
 - o Vrste otvorenih staništa neće prodirati duboko u unutrašnjost šume, već će se zadržavati u užoj zoni ekotona, zbog drugačijih ekoloških zahtjeva prema staništu (prvenstveno zasjenjenosti, vlazi, itd.) i veličine kontinuuma šumskog matriksa.
- odrediti postoje li na ekotonu trčci tzv. rubni specijalisti
 - o Među trčcima ne postoje vrste tzv. rubni specijalisti, već će vrste pokazivati pozitivan, negativan ili neutralan odgovor prema ekotonu.
- odrediti utjecaj okolišnih varijabli koje mogu značajno utjecati na rasprostranjenost trčaka na staništu i tako utjecati na rubni efekt
 - o Razlike u okolišnim čimbenicima utjecat će na promjene u sastavu i strukturi zajednice trčaka duž šumsko-livadnog gradijenta.

ŠUMSKI RUB

- testirati klasičnu hipotezu ekotona na zajednici trčaka na šumskim rubovima
 - o U skladu s klasičnom hipotezom ekotona, broj vrsta trčaka i raznolikost će biti veća na šumskim rubovima nego li u unutrašnjosti šume ili na livadi.
- odrediti utjecaj oštrog i sukcesijskog šumskog ruba na zajednicu trčaka, te postoje li razlike između ovih dvaju rubova na razini zajednice trčaka

- Zajednica trčaka oštih i sukcesijskih šumskih rubova međusobno se razlikuje, pri čemu je zajednica trčaka sukcesijskog šumskog ruba sličnija zajednici trčaka unutrašnjosti šume nego li zajednici oštrog ruba ili livade. Rubni efekt je izraženiji na oštrom šumskom rubu.
- odrediti može li se detektirati rubni efekt na temelju analize ekoloških svojstava vrsta, kao što su: preferencije prema tipu staništa, zasjenjenosti i vlazi, mogućnosti leta, veličini tijela.
 - Na oštrom šumskom rubu dominirat će male i srednje velike vrste trčaka, te vrste koje mogu letjeti. Isti rub naseljavat će veći broj vrsta otvorenih staništa. U zajednici trčaka sukcesijskog ruba će dominirati velike vrste i vrste koje ne mogu letjeti. Trčci šumski specijalisti biti će brojniji na sukcesijskom nego li na oštrom šumskom rubu.
- odrediti postoje li na šumskim rubovima trčci tzv. rubni specijalisti
 - Među trčcima ne postoje vrste tzv. rubni specijalisti već će vrste pokazivati pozitivan, negativan ili neutralan odgovor prema šumskom rubu.
- odrediti utjecaj okolišnih varijabli koje mogu značajno utjecati na rasprostranjenost trčaka na staništu i tako utjecati na rubni efekt
 - Okolišne varijable poput otvorenosti sklopa, temperature i vlage tla značajno će se razlikovati između unutrašnjosti šume i šumskih rubova što će posredno utjecati i na promjene u sastavu i strukturi zajednice trčaka.
- analizirati postoje li razlike u permeabilnosti šumskog ruba u odnosu na vrijeme nastanka
 - Oštri šumski rub biti će permeabilniji i podložniji naseljavanju vrsta otvorenih staništa nego li sukcesijski i uklopljeni šumski rub. Sukcesijski i uklopljeni šumski rubovi djelovat će kao barijere koje onemogućuju prodor vrsta otvorenih staništa u unutrašnjost šume.

PRAŠUMA I GOSPODARENA ŠUMA

- odrediti postoje li razlike u sastavu, strukturi i ekološkim svojstvima vrsta između zajednice trčaka u prašumi i gospodarenoj šumi
 - Broj vrsta trčaka i raznolikost biti će veći u prašumi nego li u gospodarenoj šumi.
- testirati hipotezu povećanja prosječne duljine tijela trčaka
 - U prašumi će dominirati velike brahpterne vrste trčaka.

2. LITERATURNI PREGLED

2.1. Koncepti i definicije ekotona

Prva definicija ekotona potječe s početka 20. stoljeća, a definira ekoton kao zonu napetosti između dviju biljnih zajednica ili većih staništa, u kojoj glavne vrste iz susjednih zajednica ili staništa dosežu svoje ograničenje (CLEMENTS 1905). Etimološki gledano riječ ekoton potječe od dviju riječi grčkog korijena: *oikos*, što znači dom, domaćinstvo, i *tonos*, što znači napetost. Upravo je Frederic Clements bio prvi ekolog koji je uveo u ekologiju pojam ekoton (engl. *ecotone*). Na tragu njegovih saznanja SHELFORD (1913) i LEOPOLD (1933) svojim istraživanjima potvrđuju da je bogatstvo vrsta veće duž ekotona nego li u unutrašnjosti susjednih matriksa. Stoga ekotoni u terestričkim sustavima postaju poželjna svojstva krajolika, posebice s lovnog aspekta upravljanja i iskorištavanja divljači (LEOPOLD 1933), čija je brojnost veća na takvim rubnim staništima. U početnim istraživanjima, koja obuhvaćaju vremenski period od 30-tih do 60-tih godina 20. stoljeća, ekotoni su promatrani na tri izrazito različite prostorne skale, a to su: lokalna (LEOPOLD 1933, SHELFORD 1935), granica drveća (GRIGGS 1938) i biomi (WEAVER i ALBERTSON 1956). Upravo zbog primjene različitih skala, početna saznanja o ulozi ekotona bila su fragmentarna (RISSE 1995). ODUM (1953, 1971) kasnije naglašava važnost ekotona, te definira ekoton kao prijelaznu zonu između dviju ili više različitih zajednica (npr. između šume i travnjaka ili između kamenog i pješčanog morskog dna), te nastavlja da su to pojasevi napetosti ili zone spajanja koje mogu biti prilično dugačke, ali su znatno uže u odnosu na susjedna staništa, tj. matriks koji ih okružuje. Istovremeno istraživanja ornitofaune u ekotonu ukazuju na povećanje vrsta i brojnosti jedinki ptica (ODUM 1953), kao i na povećanu uspješnost gniježđenja (BEECHER 1942), dok će rezultati kasnijih istraživanja ornitofaune pokazati suprotan trend (npr. LAHTI 2001).

Iako se pojam ekotona relativno rano spominje u ekologiji, do kraja 70-tih godina 20. stoljeća mali je broj ekoloških istraživanja usmjeren na problematiku ekotona (LIDICKER 1999). Naime, većina prethodnih ekoloških istraživanja populacija bazirala se na istraživanju različitih procesa u relativno homogenim staništima ili što homogenijim zajednicama (FAGAN i sur. 1999, HOLLAND i RISSE 1991, LIDICKER 1999). No, cjelokupni krajolik je kompleksan i vrlo rijetko homogen. Stoga se pogled na značaj ekotona počinje mijenjati krajem 70-tih godina 20. stoljeća, kada znanstvena istraživanja mijenjaju smjer, te su fokusirana na promatranje ekosustava kao cjeline (RISSE 1995). Nadalje, isti autor ističe kako su istraživanja sukcesijskih promjena u vegetaciji dala nove naznake o funkcioniranju ekotona, te je postalo jasno kako su ekotoni dinamični elementi krajolika, koji pojačavaju, ako ne i kontroliraju, kretanje materije i utječu na ekološke procese.

Kasnije, brojni autori prepoznaju važnost istraživanja ekotona (GOSZ 1993, HOLLAND 1988, HOLLAND i sur. 1991, NAIMAN i sur. 1988, RISSER 1995), te se nadograđuje definicija i mijenja koncept ekotona kako napreduju spoznaje o njihovom značaju u ekosustavu. Tako krajem 80-tih i početkom 90-tih godina 20. stoljeća nastaje novi konceptualni okvir ekotona. Začeci novog koncepta vidljivi su iz definicije HOLLAND (1988), prema kojoj su ekotoni prijelazne zone između susjednih ekosustava čije su značajke definirane jedinstvenom prostornom i vremenskom skalom i snagom interakcija između susjednih ekosustava. Istom definicijom ekoton postaje dinamičan multidimenzionalan element krajolika. Gosz (1991) ističe nemogućnost određivanja temeljnih značajki ekotona uslijed nedostatka kvantitativnih podataka o funkcionalnim značajkama ekotona. Stoga je ova relativno općenita definicija predstavljala polaznu točku u budućim istraživanjima koncepta ekotona i kompleksnijem pristupu zadanoj problematici (GOSZ 1991, HOLLAND i sur. 1991).

Definicija ekotona prema HOLLAND i sur. (1991) razlikuje se od prethodnih definicija (npr. CLEMENTS 1905, ODUM 1971) uključivanjem prostorne i vremenske skale, te snagom interakcija između susjednih ekosustava. Prostorna skala izuzetno je značajna u proučavanju ekotona (GOSZ 1993), te isti autor daje temelje hijerarhijskom konceptu ekotona. Gosz (1993) navodi četiri hijerarhijske razine ekotona: ekoton bioma, ekoton krajolika (mozaik staništa), točkasti ekoton (engl. *patch*) i populacijski ekoton (biljne zajednice). U svakoj hijerarhijskoj razini postoji niz različitih vjerojatnih ograničenja između kojih se dešavaju interakcije (npr. na razini bioma - klima i reljef; na razini točkastog ekotona - značajke tla, biološki vektori, interspecijske interakcije, mikroreljef i mikroklima). U okviru ove teorije, niže hijerarhijske razine ekotona odlikuju se većim brojem ograničenja i interakcija, te mogu doprinijeti povećanju varijabilnosti brojnih ekoloških procesa. Stoga je modeliranje nižih hijerarhijskih razina ekotona otežano, te je u konačnici teško predvidjeti ponašanje ekotona (GOSZ 1993). Prema VAN DER MAAREL (1990) ekotoni su nestabilne, stohastičke ekološke prijelazne zone koje imaju miješane značajke obaju susjednih homogenih tipova zajednica. FORMAN i MOORE (1992) uspoređuju ekotone sa staničnim membranama, te ističu da ekotoni funkcioniraju kao filteri, barijere, izvori, staništa koji omogućuju protok energije, te aktivan i pasivan transport različite materije. Zanimljivo je istaknuti kako njihova definicija uključuje koncepte populacijske ekologije (stanište, izvor) i funkcionalne koncepte (filteri, barijere) (YARROW i SALTHER 2008).

Porastom broja različitih istraživanja dovedena je u pitanje uloga ekotona u određenom sustavu. Najbolji primjer tome su istraživanja CHASKO i GATES (1982) i GATES i GYSEL (1978) koja pokazuju kako su predacija i parazitizam kod ptica povećani na šumskim rubovima. Na temelju ovog obrasca, zajedno s povećanjem brojnosti ptica na rubovima (npr. ODUM 1953), isti autori šumskim rubovima

pridaju svojstvo "*ekoloških zamki*" (engl. "*ecological traps*") (GATES i GYSEL 1978). Nadalje, BRITTINGHAM i TEMPLE (1983) i WILCOVE (1985) ističu kako je moguće da fenomen "*ekoloških zamki*" pridonosi smanjenju brojnosti ptica pjevica na šumskim rubovima. Kasnija istraživanja povezuju ekotone sa smanjenom kvalitetom staništa za vrste tzv. stanišne specijaliste (MILLS 1995), te s prodorom alohtonih invazivnih vrsta u unutrašnjost matriksa (HONNAY i sur. 2002, MORGAN 1998). Prethodno spomenute publikacije ističu negativne učinke ekotona, te se ekotoni (posebice antropogeno nastali rubovi) tumače kao negativne sastavnice krajolika ili ekosustava (RIES i sur. 2004, SAUNDERS i sur. 1991).

Ekotoni, s aspekta recentnih publikacija, su dinamične, višedimenzionalne tranzicijske zone čija je unutrašnja heterogenost znatno veća nego li heterogenost susjednih ekosustava (CADENASSO i sur. 2003ab, PETERS i sur. 2006). CADENASSO i sur. (2003a) opisuju ekoton kao područje ekološki značajnih interakcija između heterogenih entiteta povezanih protokom organizama, energije, materije ili informacija kroz različito permeabilne ili reaktivne površine na različitim prostornim i vremenskim skalama. Iz definicije je vidljivo da novi koncept obuhvaća širok raspon procesa koji se javljaju na ekotonu, a posebno se odnosi na utjecaj protoka energije, nutrijenata i vrsta kroz granicu dvaju susjednih staništa. Rezultat toga su promjene u sastavu i brojnosti vrsta, strukturi i ekološkim procesima. PETERS i sur. (2006) promatraju ekotone u sklopu hijerarhijskog koncepta (Gosz 1993), te definiraju "biotičke prijelaze" koji se javljaju na nekoliko hijerarhijski determiniranih organizacijskih razina. Prema ovom konceptualnom modelu ekotoni se javljaju između ekoloških jedinica koje se nalaze na istoj prostornoj skali i organizacijskoj razini. Na taj način autori impliciraju na položaj ekotona, koji se prema ovom konceptu nalazi na istoj sinekološkoj hijerarhijskoj razini kao i susjedna područja, koja mogu biti npr. staništa, ekosustavi, biomi (PETERS i sur. 2006). FARINA (2006) definira ekoton kao tranzicijsko, prijelazno područje između dva susjedna ekološka sustava, zajednice ili staništa, koje postoji na svim prostornim (mikro-, meso-, makro-, megaekoton) i vremenskim razinama (kratkotrajni, sezonski, trajni), a može nastati uslijed egzogenih (topografija, hidrografija, klima) i endogenih čimbenika (antropogeni utjecaj, stres, sukcesije). Vremenska skala uključuje trajnu (npr. vegetacijske promjene uzrokovane klimatskim promjenama u prošlosti), godišnju (npr. ekotoni nastali poplavama), sezonsku (npr. ekotoni nastali u tlu uslijed otapanja snijega i povećane količine vode u tlu) i dnevnu skalu (npr. ekotoni nastali uslijed temperaturnih promjena u tlu) (FARINA 2006).

Naime, na temelju trenutnih saznanja moguće je zaključiti kako je prvotni koncept ekotona isključivo stavljao naglasak na povećanu raznolikost i produktivnost ekotona, ne dovodeći u pitanje procese koji uzrokuju promjene, kao ni glavne čimbenike koji su pokretači istih procesa. Također, u početnim istraživanjima ekoton je shvaćan kao statični element krajolika ili ekosustava (RISSE 1995),

dok kasnija istraživanja potvrđuju njegovu multidimenzionalnost i dinamičnost (CADENASSO i sur. 2003a, PETERS i sur. 2006, YARROW i SALTHER 2008). Također, CADENASSO i sur. (2003a) ističu da su ekotoni osnovni strukturni i funkcionalni dijelovi mozaičnog krajolika i ekosustava, bez kojih je nemoguće objasniti dinamiku cjelokupnog sustava. Svakako treba istaknuti kako je razvoj nove znanstvene grane ekologije - ekologije krajolika uvelike doprinio i dalje doprinosi stjecanju novih saznanja o nastanku i održavanju, funkciji i strukturi ekotona.

2.2. Terminologija – problematika i neusklađenost nazivlja

Ekotoni (ekološke granice) i gradijenti su trenutno najčešće istraživane teme u ekologiji, a znanje o njihovoj strukturi, funkciji i procesima ima važan značaj u različitim granama ekologije. Usprkos tome što su koncept ekotona i njihova uloga u ekosustavu sastavni dijelovi konzervacijske biologije, ekologije krajolika i populacijske ekologije, do danas u brojnim znanstvenim radovima i različitim udžbenicima nije usklađena osnovna terminologija o korištenju pojma ekoton (engl. *ecotone*), već se često uz ili umjesto pojma ekotona koriste i drugi manje ili više slični pojmovi, kao što su: granica (engl. *boundary*, *landscape boundary*, *boundary layer*, *boundary line*, *boundary zone*), prijelazna zona (engl. *transition zone*), rub (engl. *edge*, *margin*, *border*), ekoklina (engl. *ecocline*) ili gradijent (engl. *gradient*) (FARINA 2006, HILTY i sur. 2006, HOLLAND i sur. 1991). Dapače, brojni autori smatraju ove pojmove sinonimima (CADENASSO i sur. 2003a, FARINA 2006, HELIÖLÄ i sur. 2001, HILTY i sur. 2006, SEASTEDT i sur. 2004, SHAW i HARTE 2001, WEATHERS i sur. 2001). ERDŐS i sur. (2011) po prvi puta ističu nedosljednost i proturječnost u korištenju termina ekoton, granica, gradijent i sličnih pojmova u brojnim znanstvenim publikacijama. Upravo zbog nedostataka široko prihvaćene terminologije autori ističu kako je često otežano uspoređivanje rezultata dvaju različitih istraživača (CADENASSO i sur. 2003a, ERDŐS i sur. 2011).

Na temelju dosadašnjih saznanja, distinkcija, a potom i definicija ekotona i ruba ovisi ponajprije o postavljenom istraživačkom pitanju i dizajnu eksperimenta. Konceptualni radovi stavljaju naglasak na istraživačko pitanje kao ključni segment i temelj za opis granice i susjednih staništa (CADENASSO i sur. 2003ab, KOLASA i ZALEWSKI 1995, YARROW i SALTHER 2008). Obzirom na ciljeve i dizajn eksperimenta doktorske disertacije, ova dva pojma ne smatraju se sinonimima. Za pojam ekotona prihvaćena je definicija CADENASSO i sur. (2003a). Isti autori definiraju ekoton kao područje ekološki značajnih interakcija između heterogenih entiteta povezanih protokom organizama, energije, materije ili informacija kroz različito permeabilne ili reaktivne površine na različitim prostornim i vremenskim skalama. U prostornom smislu važno je staviti naglasak na pojam područje. Naime, u prirodi ne postoji granica koja je oštra na svakoj prostornoj skali, već što je skala preciznija (finija) to je granica

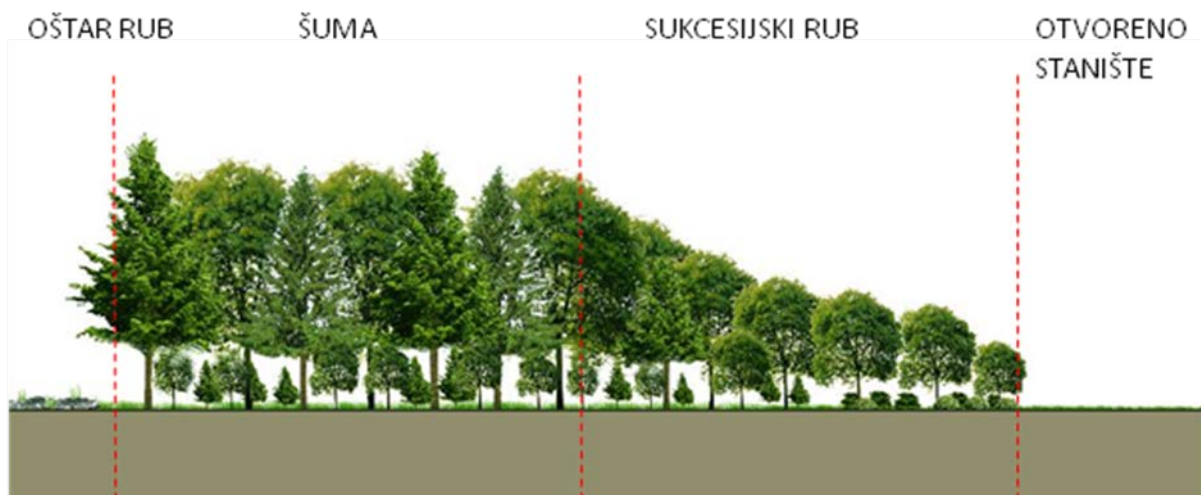
zamagljenija, te govorimo o zoni. Možda je najbolje doslovno citirati ARMANDA (1992), koji tvrdi: "*Svaka prirodna granica je u stvarnosti prijelazna zona, koja ima svoje dvije granice. One su prijelazne zone koje imaju svoje granice, i tako dalje u beskraj*". Stoga ovisno o skali, svaka granica može biti linija (engl. *boundary line*), ali i zona (engl. *boundary zone*). U prvom slučaju je granica uska, te je dovedena u vezu s rubom, konkretnije šumskim rubom kao jednim od predmeta disertacije. U drugom slučaju ima svoju dužinu, širinu, visinu i gustoću, te je riječ o višedimenzionalnoj strukturi, što je na tragu posljednjih definicija ekotona (CADENASSO i sur. 2003a, KOLASA i ZALEWSKI 1995).

Šumski rubovi su najčešće vidljivi kao diskontinuiteti u klimi, strukturi vegetacije ili tipu tla. Nastali su kao rezultat tradicijskog korištenja krajolika i dinamičnih svojstava rubne vegetacije. Različiti autori definiraju šumski rub na različite načine. Šumski rub je vrsta ekotona interpretirana na razini zajednice i mesoprostornoj razini (HANSEN i DI CASTRI 1992, HOLLAND i sur. 1991). Prema MATLACK (1994) šumski rub je prijelazna zona između klimatskih fluktuacija otvorenog sklopa i relativno stabilnog okoliša unutrašnjosti šume. Nedavno su HARPER i sur. (2005) dali jednostavniju definiciju šumskog ruba, te su ga definirali kao sučelje između šumskog i nešumskog ekosustava ili između dvaju strukturno različitih šuma, te je ista, obzirom na dizajn eksperimenta, prihvaćena u ovom radu.

2.3. Klasifikacija i značajke ekotona i rubova

Ekotoni postoje na svim prostornim i vremenskim razinama, te bi pokušaj njihova sveobuhvatnog klasificiranja bio prilično nerealan (FARINA 2006). Naime, postoji veći broj općenitih podjela koje se uglavnom temelje na čovjeku vidljivoj prepoznatljivosti ekotona i šumskog ruba u okolišu (npr. prema porijeklu, strukturi, vremenu nastanka, itd.). Prema porijeklu šumski rubovi se dijele na prirodne i antropogene (inducirane), pri čemu su posljednji nastali ponajprije uslijed procesa fragmentacije (FARINA 2006, HILTY i sur. 2006, SARLÖV HERLIN 2001). Prirodni rubovi nastaju uslijed različitih prirodnih poremećaja, npr. požara, lavine, vjetrova i sl. Antropogeni šumski rubovi su formirani na mjestima gdje je šuma sječena i paljena, ali i u područjima gdje su otvorene površine pošumljavane. Nadalje, rubove možemo podijeliti na sukcesijske (engl. *successional, gradual, soft, transitional*) i oštre (engl. *hard, abrupt*), a među njima postoje značajne razlike u strukturi vegetacije (LINDENMAYER i FISCHER 2006) (Slika 1). Sukcesijski ili postepeni rubovi nastaju uslijed procesa sukcesije, a karakterizira ih blag prijelaz u vegetaciji. Oštri rubovi su najčešće nastali djelovanjem čovjeka, i tranzicijska zona (vidljiva u strukturi vegetacije) najčešće ne postoji (FARINA 2006, LINDENMAYER i FISCHER 2006). SARLÖV HERLIN (2001) dijeli prijelaznu zonu između šume i otvorenog staništa prema obliku (ravna i zakrivljena) i rezoluciji (oštra i meka). Oštri i ravni šumski rubovi najčešće nastaju uslijed izgradnje autocesta,

dalekovoda, naftovoda i naselja. Zakrivljeni i meki rubovi vidljivi su primjerice između pašnjaka i šume, pri čemu je prijelazna zona široka i u njoj dominira sloj grmlja.



Slika 1. Prikaz oštrog i sukcesijskog šumskog ruba.

Ekotoni se odlikuju nizom značajki, a ovisno o sustavu unutar kojeg se promatraju (npr. akvatički, terestrički) autori stavljaju naglasak na različite značajke. KOLASA i ZALEWSKI (1995) navode dva značajna svojstva ekotona, a to su: zavojitost i rezolucija. Zavojitost se odnosi na stupanj zakrivljenosti i fragmentiranosti, a rezolucija na prostornu skalu. Povećavanje zavojitosti uzrokuje povećanje dužine i širine ekotona, te njegove kompleksnosti. Obje značajke su vidljive između akvatičkog i terestričkog ekosustava, ali i unutar svakog sustava zasebno. STRAYER i sur. (2003) su prikazali sveobuhvatnu klasifikaciju ekotona ili ekoloških granica (kako ih autori nazivaju), koja se temelji na četiri osnovna svojstva ekotona, a to su: (1) porijeklo i održavanje, (2) prostorna struktura, (3) funkcija i (4) vremenska dinamika (Tablica 1). FARINA (2006) na temelju radova HANSEN i DI CASTRI (1992) i STRAYER i sur. (2003) dijeli značajke ekotona na strukturne i funkcionalne. Strukturne značajke uključuju: veličinu, oblik, biološku strukturu, kontrast između susjednih staništa i unutrašnju heterogenost, a funkcionalne značajke: stabilnost, otpor, protok materije i energije, funkcionalni kontrast i poroznost. Također, isti autor ističe da ekotoni mogu biti horizontalni i vertikalni, a tipičan primjer vertikalnog ekotona predstavljaju termička svojstva tla, vode i zraka. Primjerice, neki autori hiporeičku zonu smatraju vertikalnim ekotonom između podzemne vode i nadzemnih tekućica

(BOULTON i sur. 1998). U konceptualnom radu CADENASSO i sur. (2003a) ističu šest općenitih značajki ekotona, koje se mogu primijeniti u različitim sustavima i na različitim razinama, a to su:

- Ekotoni mogu imati neke zajedničke značajke susjednih staništa koja ih okružuju, ili mogu biti u potpunosti jedinstveni.
- Susjedna staništa se međusobno razlikuju na temelju određenih značajki, a promjene u istim značajkama su izraženije na ekotonu nego li u susjednim staništima.
- Ekotoni mogu biti široki ili uski, ovisno o gradijentu promjena između susjednih staništa.
- Ekoton za određenu značajku može se razlikovati u magnitudi i položaju od ekotona definiranog drugom značajkom.
- Funkcija ekotona određena je protokom organizama, materije, energije i informacije.
- Ekotone je najbolje analizirati kao trodimenzionalne.

Permeabilnost je važna funkcionalna značajka ekotona i ruba, koja utječe na kretanje organizama kroz ekoton i rub na način da inhibira ili povećava kretanje (DUELLI i sur. 1990). Time ekotoni i rubovi djeluju kao filteri ili barijere za biljne i životinjske organizme (FORMAN i MOORE 1992). Na permeabilnost ekotona i šumskog ruba utječu: struktura (gustoća vegetacijskih slojeva, gustoća pojedinačnih stabala) (KOLASA i ZALEWSKI 1995, SARLÖV HERLIN 2001), kontrast između dvaju susjednih staništa (RIES i sur. 2004) i brojnost jedinki određene vrste u susjednim staništima (SARLÖV HERLIN 2001). Sjeme biljaka prolazi ekoton i rub pomoću abiotičkih (vjetar ili voda) i biotičkih vektora (životinje i ljudi), dok je kretanje životinja određeno brojnošću jedinki, veličinom, ponašanjem, obrambenim mehanizmima, predacijskim pritiskom i kompeticijom (FARINA 2006, SARLÖV HERLIN 2001), te emergentnim svojstvima (LIDICKER 1999). Nadalje, na rubna kretanja utječe i udaljenost koju organizam mora proći. Tako su istraživanja na voluharicama (vrste roda *Microtus* Schrank 1798) pokazala kako će voluharice proći udaljenost 1 do 4 m, ali udaljenost veću od devet metara rijetko prolaze (LIDICKER 1999). Također, pojedine vrste malih sisavaca izbjegavaju otvorena staništa, te ne prelaze rub (LIDICKER 1999). Dosadašnji radovi su pokazali da trčci mogu uspješno proći zonu ekotona i šumskog ruba (HELIÖLÄ i sur. 2001, KOIVULA i sur. 2004, MAGURA 2002, MOLNÁR i sur. 2001), a uspješnost prelaska može ovisiti o stabilnosti (KOIVULA i sur. 2004) i emergentnim svojstvima susjednog staništa (LIDICKER 1999). ROUME i sur. (2011) ističu da je permeabilnost šumski rubova koji se nalaze u okruženju poljoprivrednih površina osobito značajna za agrikulturu jer omogućuje disperziju predatorskih šumskih vrsta trčaka na poljoprivredne površine.

Tablica 1. Osnovna svojstva ekotona uvjetovana nastankom, strukturom, funkcijom i vremenskom dinamikom (preuzeto iz: STRAYER i sur. 2003).

KAKO JE NASTAO EKOTON I KAKO SE ODRŽAVA?
• Istraživ ili vidljiv • Uzročan ili posljedičan • Privremen ili reliktn • Endogenog ili egzogenog porijekla • Endogene ili egzogene kontrole
KAKVA JE PROSTORNA STRUKTURA EKOTONA?
• Veličina čestica • Dužina • Debljina i dimezionalnost • Geometrijska blizina • Interaktivnost ili neinteraktivnost • Strmost • Kontrast između staništa • Integritet (ispresijecan ili kontinuiran) • Geometrijski oblik i zavojitost • Brojnost svojstava (jedno ili više) • Višestruka svojstva
KOJE SU FUNKCIJE EKOTONA?
• Transformacija • Transmisija • Apsorpcija • Amplifikacija • Refleksija • Neutralnost
KAKO SE EKOTON MIJENJA KROZ VRIJEME?
• Promjene u strukturi i funkcionalnim značajkama • Mobilnost (stacionarno, usmjereno, oscilirajuće ili nasumično) • Godine i povijest

2.4. Rubni efekt

2.4.1. Definicija

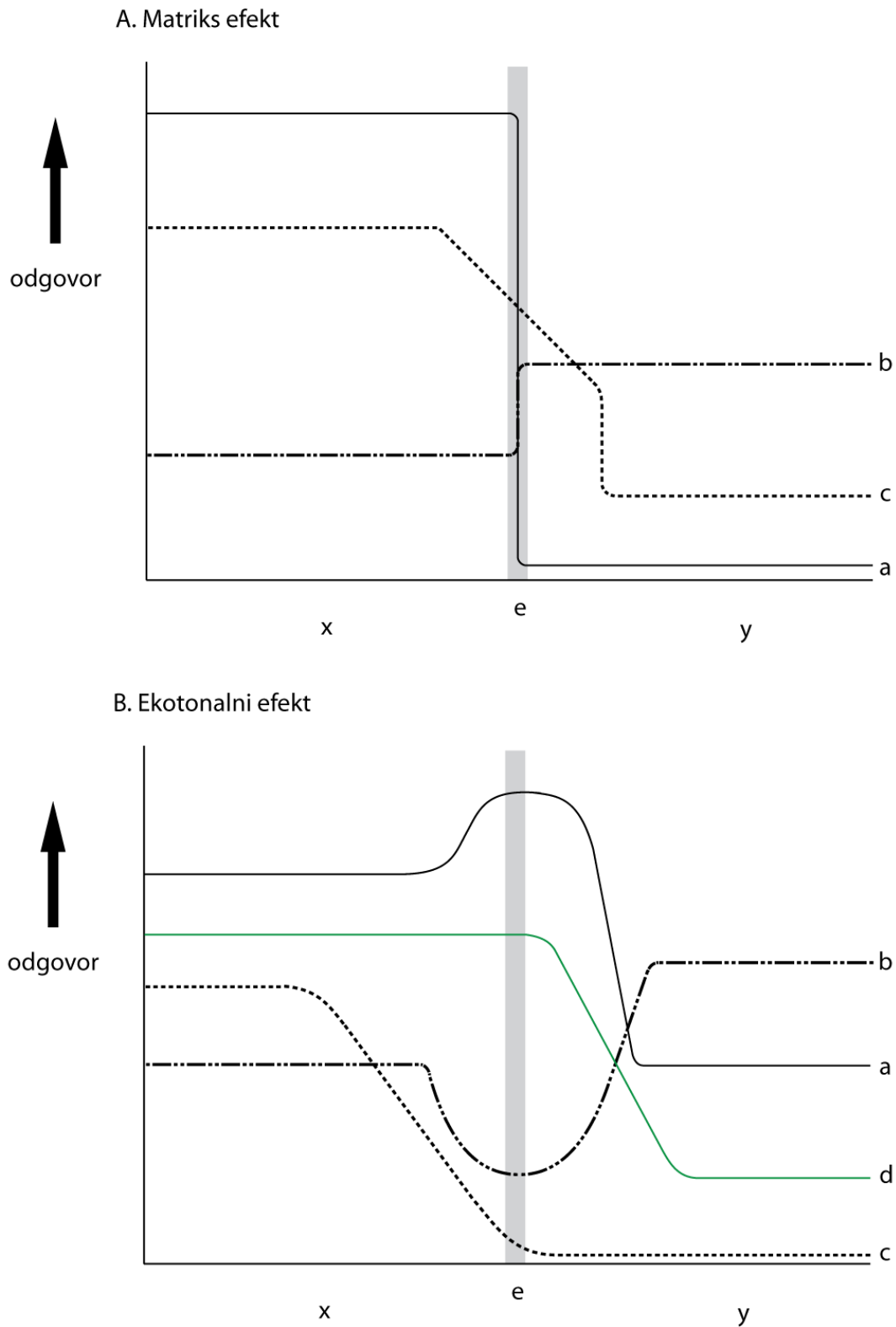
Klasični koncept ekotona isticao je ekotone kao područja povećane raznolikosti i visoke produktivnosti (LEOPOLD 1933). To je posljedica rubnog efekta (engl. *edge effect*), kojeg kao pojam prvi put u ekologiju uvodi LEOPOLD (1933). Stoga se prvotno pod pojmom rubnog efekta smatralo da je riječ o povećanoj raznolikosti organizama na rubu (LEOPOLD 1933, ODUM 1953), a pojedini autori i danas definiraju rubni efekt na isti način (FARINA 2006). LINDENMAYER i FISCHER (2006) definiraju rubni efekt kao promjene u abiotičkim i biotičkim čimbenicima na samom rubu staništa i unutar susjednih staništa. HARPER i sur. (2005) ističu kako se uz pojam rubnog efekta često misli na povećanu raznolikost organizama, te stoga koriste pojam rubnog utjecaja (engl. *edge influence*). Rubni utjecaj je učinak abiotičkih i biotičkih procesa na rubu koji rezultiraju jasnim razlikama u sastavu, strukturi ili funkciji u blizini ruba i na rubu u odnosu na susjedna staništa (HARPER i sur. 2005).

2.4.2. Abiotički i biotički rubni efekt

Rubni efekt se dijeli na abiotički, koji obuhvaća promjene u abiotičkim svojstvima, i biotički, koji obuhvaća promjene koje se odnose na biotu (LINDENMAYER i FISCHER 2006, MURCIA 1995). Abiotički rubni efekt uzrokuje mikroklimatske promjene na rubu, uslijed kojih dolazi do povećanja temperature (LOVEJOY i sur. 1984, SAUNDERS i sur. 1991) i količine svjetlosti (CHEN i sur. 1995, SAUNDERS i sur. 1991), smanjenja vlage (SAUNDERS i sur. 1991) i promjena u zračnom strujanju (SAUNDERS i sur. 1991, ZENG i sur. 2004). Mikroklimatske promjene na rubu utječu na promjene u sastavu biljnih i životinjskih zajednica. Stoga biotički rubni efekt uključuje niz promjena u ekološkim zajednicama u blizini i na rubu, ali isto tako može utjecati na sastav i strukturu zajednica u unutrašnjosti matriksa (LINDENMAYER i FISCHER 2006, MURCIA 1995). MURCIA (1995) dijeli biotički rubni efekt na direktni i indirektni. Direktni biotički efekt se očituje u strukturnim promjenama vegetacije na šumskom rubu, a indirektni uključuje moguće promjene u interspecijskim interakcijama koje se dešavaju uslijed nastanka istog ruba. Posljedice biotičkog rubnog efekta odražavaju se i na biljne i životinjske zajednice. Primjerice, kada su u pitanju biljne zajednice, rubovi utječu na: rast biljaka i širenje sjemenki (CADENASSO i PICKETT 2000), prodor pionirskih ruderalnih vrsta (YATES i sur. 2004), širenje neofitskih vrsta (HONNAY i sur. 2002), povećanu smrtnost (MURCIA 1995), itd. Promjene u životinjskim zajednicama očituju se u: povećanoj predaciji jaja kod ptica i gmazova (HUHTA i sur. 2004, LAHTI 2001), povećanoj brojnosti predatora i parazita (ANDRÉN 1992, ROBINSON i sur. 1995), povećanom unosu bolesti (ALLAN i sur. 2003), itd.

2.4.3. Matriks i ekotonalni rubni efekt

LIDICKER (1999) navodi dva osnovna tipa rubnog efekta: matriks efekt i ekotonalni efekt. Oba tipa rubnog efekta međusobno se razlikuju u prisustvu ili odsustvu emergentnih svojstava koja se javljaju u području ruba u odnosu na istraživanu vrstu. Emergentna svojstva su različita za pojedine vrste, primjerice to može biti povećana količina potencijalnog plijena na rubu, povoljnija temperatura na rubu i sl. Za matriks efekt je značajno odsustvo emergentnih svojstava u odnosu na istraživanu vrstu, a utjecaj ruba na vrstu moguće je utvrditi odvojeno promatrajući ponašanje vrste u oba susjedna staništa. Ponašanje vrste se razlikuje unutar dvaju susjednih zajednica, a na samom rubu dolazi do nagle promjene u ponašanju (Slika 2A a) ili je pak promjena postupna, ali simetrična prolaskom kroz rub (Slika 2A b). Ukoliko rub nije oštar između dvaju susjednih staništa, odgovor vrste prema rubu ne mora biti oštar ili nagao, već će reflektirati miješanje dvaju staništa na rubu (Slika 2A c). Ekotonalni efekt je obilježen prisustvom emergentnih svojstava, a odgovor vrste prema rubu nije objašnjiv njenim ponašanjem u dva tipa staništa koja su međusobno izolirana. Nadalje, nije moguće ni predvidjeti prirodu novih svojstava jednostavno na temelju promatranja organizama u jednom stanišnom tipu. Odgovor vrsta prema rubu može biti različit, te može uzrokovati povećanje funkcije na ili u blizini ruba (Slika 2B a), smanjenje funkcije (Slika 2B b) ili odgovor može biti asimetričan neovisno o miješanju dvaju tipova staništa (Slika 2B c i d). Prema LIDICKER i PETERSON (1999) matriks efekt predstavlja nultu hipotezu, a bilo kakva značajna odstupanja ukazuju na ekotonalni efekt. U slučaju kada imamo dva jako različita staništa (npr. ekoton između terestričkog i akvatičnog sustava; nagle promjene u tipu tla) moguće je očekivati matriks rubni efekt. I matriks i ekotonalni rubni efekt su utvrđeni za veći broj sisavaca na području Sjeverne Amerike (c.f. LIDICKER 1999), dok isti odgovori nisu istraženi na zajednicama trčaka.



Slika 2. Teorijski prikaz dva osnovna tipa rubnog efekta: A) matriks efekt (bez emergentnih svojstava); B) ekotonalni efekt (s emergentnim svojstvima); x i y su susjedna staništa, e je rub između njih; a , b , c i d (na slikama A i B) prikazuju moguće odgovore vrsta prema rubu (preuzeto iz: LIDICKER 1999).

2.4.4. Intenzitet rubnog efekta

Intenzitet rubnog efekta ovisi o kontrastu između susjednih staništa, orijentaciji ruba i veličini i obliku fragmenta. Ukoliko je kontrast između dvaju susjednih staništa veći, intenzitet rubnog efekta je veći (RIES i sur. 2004). DUELLI i sur. (1990) su pokazali da je rubni efekt veći na oštrim rubovima nego li na sukcesijskim rubovima. Rubovi, koji imaju južne ekspozicije na sjevernoj Zemljinoj polutci primaju veću količinu sunčevog zračenja, te je snaga rubnog efekta izraženija (RIES i sur. 2004). Intenzitet rubnog efekta je jači u fragmentima koji imaju manju površinu unutrašnjosti staništa i veliku površinu ruba (SAUNDERS i sur. 1991). Intenzitet rubnog efekta moguće je izraziti kao duljinu d , koja označava udaljenost do koje rubni efekt prodire u unutrašnjost matriksa (MURCIA 1995). Prema MURCIA (1995) i HARPER i sur. (2005) najveći dio rubnog efekta nestaje nakon prvih 50 m ulaska u unutrašnjost matriksa. Međutim, intenzitet rubnog efekta može biti i veći npr. leptiri prilagođeni na poremećaje prodiru 250 m u unutrašnjost matriksa u tropskim kišnim šumama (c.f. LINDENMAYER i FISCHER 2006).

2.4.5. Odgovori vrsta prema rubu

Rezultati brojnih istraživanja pokazuju kako brojne vrste životinja reagiraju na rubove na različite načine (c.f. RIES i sur. 2004). Ovisno o tipu ruba, brojnost jedinki određene vrste može se povećati, smanjiti ili ostati ista tj. ne pokazati promjene. Promjene brojnosti određene vrste mogu biti posljedica abiotičkih ili biotičkih čimbenika na rubu (MURCIA 1995), ekološkog protoka kroz rub (CADENASSO i sur. 2003a), promjena u interspecifičnim interakcijama (FAGAN i sur. 1999) ili kombinacija tih i drugih čimbenika. Postoji nekoliko mehanizama koji objašnjavaju povećanje brojnosti na rubovima, a to su: (1) prelijevanje (engl. *spillover*) (SHMIDA i WILSON 1985); (2) rubovi kao bolja staništa (LIDICKER 1999) i (3) distribucija uslijed komplementarnih resursa (FAGAN i sur. 1999). Prema RIES i SISK (2004) povećanje brojnosti moguće je objasniti pomoću četiri temeljna mehanizma: ekološki protok, pristup prostorno odvojenim resursima, mapiranje resursa i interakcije među vrstama. Brojni procesi koji se dešavaju na ekotonu dovedu u konačnici do formiranja ekotonske zajednice koja se sastoji od vrsta obaju susjednih staništa i vrsta tzv. rubnih specijalista. Smanjenje brojnosti na rubu najčešće se dovodi u vezu s vrstama tzv. stanišnim specijalistima, kao što su vrste unutrašnjosti matriksa (engl. *interior species* ili *interior-inhabiting species*). Ove vrste su osobito osjetljive, te ili u potpunosti izbjegavaju zonu ekotona ili jedva preživljavaju u istoj zoni (LIDICKER 1999). Neke vrste mogu pokazati neutralan odgovor prema rubu (tj. neće doći ni do povećanja ni do smanjenja njihove brojnosti). Takvi odgovori su najčešće slabo dokumentirani u literaturi, iako su i oni važni za predviđanje modela i funkcioniranje ekotona u cijelosti (RIES i sur. 2004).

2.5. Opće značajke trčaka

2.5.1. Biologija i ekologija trčaka

Trčci (Carabidae) su jedna od najbrojnijih porodica reda kornjaša (Coleoptera) s preko 40 000 opisanih vrsta (LÖVEI i SUNDERLAND 1996), a od toga prema preliminarnom popisu VUJČIĆ-KARLO i BRIGIĆ (neobjavljeni podaci) u Hrvatskoj dolazi oko 820 vrsta i podvrsta trčaka. Prema vanjskim morfološkim značajkama trčci čine jedinstvenu skupinu kukaca monofiletičkog porijekla (THIELE 1977). U odraslom i ličinačkom obliku edafski su organizmi, koji nastanjuju različite slojeve tla (THIELE 1977, TRAUTNER i GEIGENMÜLLER 1987). Obično se kreću trčanjem po površini tla, a kroz slojeve tla mogu brzo napredovati već postojećim tunelima koje su iskopale neke druge edafske životinje. Vlastite tunele kopaju vrste podporodice Scaritinae Bonelli, 1810. Samo nekoliko palearktičkih vrsta provodi arborealni način života, koji je tipičan za više od 30% tropskih vrsta (STORK 1987). Rasprostranjeni su u gotovo svim kopnenim staništima, osim pustinja (LÖVEI i SUNDERLAND 1996).

Većinom su predatori koji se hrane različitim plijenom ovisno o njihovoj veličini i makromorfološkim prilagodbama za lov, a vrste svega nekoliko rodova su herbivorne, poput vrsta rodova *Amara* Bonelli, 1810 i *Zabrus* Clairville, 1806 (THIELE 1977, TOFT i BILDE 2002). Najčešći plijen trčaka su puževi, gujavice, ličinke drugih kukaca i skokunci. No, mnogobrojne karnivorne vrste u pojedinim razvojnim fazama upotunjuju svoju prehranu gljivama, sjemenkama, voćem i drugim dijelovima biljaka (THIELE 1977, TRAUTNER i GEIGENMÜLLER 1987). Većina vrsta trčaka traži plijen olfaktorno, a manji broj vrsta pomoću vida, poput vrsta rodova *Cicindela* Linné, 1758 i *Notiophilus* Duméril, 1806. Obzirom na veliku brojnost i široku rasprostranjenost, trčci su značajni u hranidbenoj mreži unutar postojećih ekosustava (THIELE 1977, HOLLAND 2002). Smatraju se posebice korisnim na poljoprivrednim dobrima ili u šumama gdje se hrane različitim stadijima gospodarski štetnih vrsta (SUNDERLAND 2002). Također, trčci čine znatan udio u prehrani brojnih vrsta ptica i sisavaca (HOLLAND 2002, THIELE 1977).

Razvoj trčaka je holometabolan, što znači da njihov razvoj uključuje i stadij kukuljice. Prema vremenu razmnožavanja trčke možemo podijeliti na proljetne, jesenske i bimodalne vrste. Proljetne vrste se razmnožavaju u proljeće i rano ljeto, te prezimljuju kao odrasli, a jesenske vrste se razmnožavaju u jesen i prezimljuju u stadiju ličinke. Bimodalne vrste se razmnožavaju u proljeće i u jesen, te prezimljuju u oba oblika (THIELE 1977). Vrijeme razmnožavanja se može promijeniti ovisno o nadmorskoj visini i zemljopisnoj širini (BRANDMAYR 1981). Ženka pomoću teleskopske leglice polaže jaja na površinu tla ili u prethodno iskopanu jamicu, u sjeni nekog kamena ili biljke. Prekriva ih

grudicama zemlje za zaštitu od predatora i gljivica. Ženke nekih vrsta brinu o leglu dok se iz jaja ne izlegu mlade ličinke (THIELE 1977, TRAUTNER i GEIGENMÜLLER 1987).

2.5.2. Utjecaj abiotičkih čimbenika na trčke

Trčci su osjetljivi na promjene mikroklimatskih uvjeta na staništu, a najvažniji čimbenici koji utječu na njihovo rasprostranjene na staništu su: vlaga, temperatura i zasjenjenost (THIELE 1977). Nadalje i druge pedološke značajke tla mogu imati veći ili manji utjecaj na faunu trčaka, a to su primjerice struktura tla i pH tla. Tlo i vegetacija značajno utječu na prethodno spomenute čimbenike.

Vlaga tla je jedan od najvažnijih čimbenika koji utječe na brojnost, raznolikost i strukturu trčaka (HOLOPAINEN i sur. 1995, LINDROTH 1992, LUFF 1996). Vrste trčaka se značajno razlikuju prema preferencijama prema vlazi. Općenito šumske vrste preferiraju vlažna staništa, dok vrste otvorenih staništa preferiraju suša tla ili su indiferentne prema vlazi. Izuzetak predstavljaju vrste trčaka koje naseljavaju otvorena staništa močvarnih staništa, kao što su cretovi ili poplavne livade. Sezonske fluktuacije vlage u tlu razlikuju se između različitih tipova tla, te najvjerojatnije utječu na podzemne razvojne stadije trčaka (HOLLAND 2002). Veća količina vlage u tlu osobito je značajna za tzv. proljetne vrste trčaka koje imaju ljetne ličinke koje su izložene višim temperaturama tijekom razvoja.

Temperatura utječe na aktivnost brojnih vrsta trčaka (HONĚK 1997), a njeno povišenje uzrokuje povećanu aktivnost trčaka (ALTHOFF i sur. 1994, HONĚK 1988, NÈVE 1994). Istraživanja ATIENZA i sur. (1996) su pokazala da temperatura utječe i na aktivnost trčaka tijekom sunčanih i oblačnih dana. Općenito su razlike u temperaturnim preferencijama veće između vrsta nego li između mužjaka i ženki. Međutim, ženke mogu promijeniti temperaturne zahtjeve kako se približava vrijeme odlaganja jaja i tražiti mjesta koja najbolje odgovaraju razvoju stadiju jaja, kukuljice i stadiju ličinke (ATIENZA i sur. 1996). Ličinke su osjetljivije na temperaturne promjene, te temperatura ima važnu ulogu u njihovu razvoju (EKSCHMITT i sur. 1997). Temperatura snažno utječe na dnevnu aktivnost, te se aktivnost diuralnih vrsta povećava s porastom temperature, a negativno korelira s nokturalnim vrstama (KEGEL 1990).

Struktura vegetacije snažno utječe na mikroklimatske prilike, posebice na vlagu i temperaturu. Naime, zasjenjenost sklopa snižava temperaturne fluktuacije i održava veću vlažnost na površini tla, što je osobito važno za šumske vrste. Također, struktura vegetacije utječe na prezimljavanje pojedinih vrsta trčaka (HOLLAND 2002, THOMAS i sur. 2002) i mogućnost kretanja (THIELE 1977).

Koliki je utjecaj pH na zajednicu trčaka teško je reći. THOMAS i sur. (2002) ističu kako su rezultati dosadašnjih istraživanja proturječni i nedosljedni. Također, HOLOPAINEN i sur. (1995) su utvrdili da pH

ima najmanji utjecaj na zajednicu trčaka u odnosu na onečišćivače, udio gline, udio vode i organsku tvar. Međutim, PAJE i MOSSAKOWSKI (1984) su pokazali da je pet od sedam vrsta trčaka pokazalo preferenciju prema tlu određenog pH, a taj pH je odgovarao tlima na staništu na kojima su vrste izvorno ulovljene.

Struktura tla i veličina čestica izravno utječu na brojnost ličinki trčaka i na vrste trčaka koje se zakopavaju u tlo, te na sposobnost zadržavanja vode u tlu (THIELE 1977, THOMAS i sur. 2002). Općenito je brojnost i raznolikost trčaka veća na glinenim nego li na pješčanim tlima, najvjerojatnije uslijed većeg udjela vlage, gušćeg vegetacijskog sklopa, veće organske produktivnosti koja osigurava bolju ponudu hrane (THIELE 1977).

Prisutnost vrste na određenom dijelu staništa je uvelike određena okolišnim čimbenicima koje vrsta preferira. THIELE (1977) ističe kako je teško reći da li na rasprostranjenost vrste u staništu utječe jedan, nekoliko ili kombinacija čimbenika. No, kada govorimo o trčcima, moramo imati na umu da je riječ o pokretnim organizmima, a prostorni raspored pokretnih vrsta mijenja se na dinamičan i kompleksan način često ovisno o vremenskim prilikama (THOMAS i sur. 2002).

2.5.3. Morfološka i ekološka svojstva vrsta kao pokazatelji poremećaja na staništu

Poremećaj na staništu se može detektirati preko morfoloških i ekoloških svojstava vrsta (BLAKE i sur. 1994, RIBERA i sur. 2001, SZYSZKO 1983, ŠUSTEK 1987). Općenito u fauni trčaka, na staništima gdje je zabilježen poremećaj dominiraju trčci manje dužine tijela (BLAKE i sur. 1994, SZYSZKO 1983, ŠUSTEK 1987), dok u stabilnijim staništima prevladavaju velike vrste trčaka (RIBERA i sur. 2001). Naime, Szyszko (1983) je preko indeksa srednje individualne biomase ili skraćeno MIB-a pokušao detektirati sukcesijske promjene u borovim šumama u fauni tla. Postavio je sljedeću hipotezu: smanjenje poremećaja na staništu podržava veću srednju dužinu tijela. BLAKE i sur. (1994) u svom istraživanju dolaze do sličnih rezultata, te su postavili hipotezu prema kojoj povećanje poremećaja na staništu uzrokuje smanjenje dužine tijela trčaka. Ista hipoteza poznata je pod nazivom Blake-ova hipoteza. U osnovi, obje hipoteze imaju isti smisao, ali su različito formulirane. Stoga prema pravilu prvenstva LÖVEI i MAGURA (2006) predlažu naziv Szyszko-va hipoteza ili hipoteza povećanja prosječne dužine tijela. Također, s dužinom tijela najčešće je povezana i sposobnost leta, pa su mali i srednje veliki trčci makropterni i mogu letjeti (BLAKE i sur. 1994, RIBERA i sur. 2001), dok je mogućnost rasprostriranja velikih brahipternih vrsta znatno manja (DEN BOER 1990). Novonastale promjene na staništu općenito utječu na: promjenu sastava vrsta i brojnosti jedinki, te na smanjenje brojnosti velikih i slabije pokretnih vrsta trčaka i povećanje brojnosti manjih vrsta koje mogu letjeti (RAINIO i NIEMELÄ 2003). Klasifikacija vrsta u određene funkcionalne skupine pokazuje stupanj specijalizacije različitih vrsta.

Više specijalizirane vrste su osjetljivije na promjene na staništu nego li vrste koje imaju širu ekološku valenciju. Iste vrste mogu biti usko vezane za određenu biljku, plijen ili tip staništa, te se teže mogu prilagoditi na novonastale promjene na staništu (RAINIO i NIEMELÄ 2003). Trčci su u ovom istraživanju podijeljeni u grupe ovisno o njihovom afinitetu prema staništu, vlazi i zasjenjenosti.

2.5.4. Trčci u šumskim ekosustavima

Istraživanja faune trčaka u šumskim zajednicama na području Europe počela su sredinom 20. stoljeća (iz THIELE 1977 prema RÖBER i SCHMIDT 1949). Jedan dio istraživanja oslanjao se na fitocenološko određivanje biljne zajednice (BRAUN-BLANQUET 1964), a drugi dio na florističke opise sastava biljnih zajednica i mjerenje pojedinih ekoloških čimbenika (npr. vlaga, temperatura) (THIELE 1977). Primjena metode lovnih posuda omogućila je kvalitativnu i kvantitativnu analizu podataka, te uspoređivanje rezultata različitih istraživanja. Stoga su u nepunih 30-tak godina određene dominantne vrste trčaka pojedinih biljnih sveza i asocijacija (THIELE 1977). Istraživanja su pokazala kako su neke vrste trčaka dominantne u različitim šumskim biljnim zajednicama i svezama, dok pojedine dominiraju u određenoj biljnoj zajednici, prisutne su u drugoj zajednici, ali im je u njoj brojnost znatno manja. Naravno, ni jedna vrsta trčaka nije isključivo vezana uz jednu biljnu zajednicu (THIELE 1977). Početna istraživanja uglavnom su bila faunistička, kvantitativna i uključivala su pojedine okolišne čimbenike koji utječu na sastav zajednica trčaka (vlaga, temperatura, nadmorska visina, itd.), a provedena su u homogenim ili što homogenijim staništima. Osim popisima vrsta, istraživanja su rezultirala distinkcijom između šumske faune i faune trčaka otvorenih staništa, te razlikama u sastavu zajednica trčaka u različitim šumskim zajednicama. Nadalje, istraživanja su pokazala da je fauna trčaka otvorenih staništa raznolika, a u zajednicama dominiraju male do srednje velike vrste trčaka koje imaju dobru mogućnost rasprostriranja (THIELE 1977). Iste vrste imaju drugačiju životnu strategiju u odnosu na šumske vrste trčaka (BRANDMAYR 1981).

Kasnija istraživanja šumske faune trčaka, koja su obuhvaćala vremenski period od početka 80-tih godina 20. stoljeća pa do danas, imala su različite smjerove, te je fauna trčaka proučavana s različitih aspekata od: raznolikosti (NIEMELÄ i sur. 1990, MAGURA i sur. 2003), koncepta zajednice (SPENCE i NIEMELÄ 1994), invazivnih vrsta (NIEMELÄ i SPENCE 1999), životnih ciklusa (KHOBRAKOVA i SHAROVA 2005) do različitih utjecaja, primjerice: šumsko-uzgojnih zahvata (HUBER i BAUMGARTEN 2005, NIEMELÄ 1999, NIEMELÄ i sur. 1993, PIHLAJA i sur. 2006), sastava listinca i odabira mikrostaništa (KOIVULA i sur. 1999), starosti šumskih sastojina (ASSMANN 1999), sukcesije (KOIVULA i sur. 2002), fragmentacije (FOURNIER i LOREAU 2001, MAGURA i sur. 2001), itd. Istraživanjima su dobiveni brojni podaci o rasprostranjenosti, biologiji i ekologiji vrsta trčaka u različitim šumskim zajednicama. Međutim, geografski gledano

većina navedenih istraživanja provedena je na području sjevernih borealnih šuma Finske i Kanade, a relativno je mali broj takvih istraživanja na području južne i jugoistočne Europe.

Fauna trčaka Hrvatske u šumskim staništima istraživana je u više navrata, samo na pojedinim područjima sustavno i u dužem vremenskom razdoblju. Prva istraživanja faune trčaka u šumskim ekosustavima, koja su obuhvaćala vremenski period od početka 19. pa gotovo do polovice 20. stoljeća, temeljila su se na faunističkim podacima o prisutnosti i rasprostranjenosti vrsta trčaka (BREGOVIĆ 1985, KOČA 1905, KOVAČEVIĆ 1958, NOVAK 1952, LANGHOFFER 1913, SCHLOSSER-KLEKOVSKI 1877-1879, 1882). Kasnije faunu trčaka Hrvatske istražuju DROVENIK i PEKS (1994), koji daju popis vrsta i podvrsta za područje bivše Jugoslavije.

U posljednjih tridesetak godina trčci su istraživani u različitim šumskim zajednicama gorske i nizinske Hrvatske. U kontinentalnoj Hrvatskoj raznolikost zajednica trčaka istraživana je u: poplavnim šumama Lonjskog polja (DURBEŠIĆ i sur. 2000, VUJČIĆ-KARLO 1999, VUJČIĆ-KARLO i DURBEŠIĆ 2004) i Kopačkog rita (DOMIĆ 2009), šumskim zajednicama Medvednice (DURBEŠIĆ i sur. 1994, ŠERIĆ JELASKA 2005, VUJČIĆ-KARLO 1999), šumama hrasta lužnjaka i običnog graba (BRIGIĆ 2008, BRIGIĆ, neobjavljeni podaci), te je također praćen utjecaj starosti bukovih šuma na raznolikost i srednju vrijednost biomase (ŠERIĆ JELASKA i sur. 2011).

Fauna trčaka šumskih zajednica Gorskog kotara istraživana je sustavno i u dužem vremenskom razdoblju, a istraživanja su obuhvaćala faunističku, zoogeografsku i ekološku komponentu (DURBEŠIĆ 1982, 1984, 1986, 1988, 1992, DURBEŠIĆ i sur. 1994, DURBEŠIĆ i VUJČIĆ-KARLO 2001, RUCNER 1994, ŠERIĆ JELASKA i DURBEŠIĆ 2009, VUJČIĆ-KARLO 1992, 1999). Fauna trčaka istraživana je u različitim šumskim sastojinama na području Velebita (VUJČIĆ-KARLO, neobjavljeni podaci). No, za razliku od brojnih ekoloških istraživanja na području sjeverne i središnje Europe, u Hrvatskoj su upravo takva istraživanja malobrojna i nedostatna za bolje poznavanje biologije i ekologije šumskih vrsta i njihove povezanosti s okolišnim čimbenicima.

2.5.5. Utjecaj gospodarenja na faunu trčaka

Danas je antropogeni pritisak na šume uslijed ekonomskog iskorištavanja sve veći širom svijeta, a šumsko-uzgojni zahvati utječu ne samo na šumske sastojine kao takve, već i na ostalu biotu koja u njima obitava (NIEMELÄ 1999). O utjecaju gospodarenja na sastav i strukturu zajednica trčaka objavljen je niz istraživanja (npr. DU BUS DE WARNAFFE i LEBRUN 2004, HELIÖLÄ i sur. 2001, KOIVULA 2001, 2002, KOIVULA i sur. 1999, NIEMELÄ 1999, PIHLAJA i sur. 2006, PONTÉGNIE i sur. 2005, SKŁODOWSKI 2006), a rezultati su pokazali kako gospodarenje ima velik utjecaj na zajednice trčaka, a kao uzrok smanjenja raznolikosti trčaka navode se: čista sječa, smanjene dobne starosti šumskih sastojina (manje od 2%

borealnih šuma u Finskoj je starije od 150 godina), homogenizacija šumskih sastojina i eliminacija gospodarski nevažnih drvenastih vrsta, te znatne promjene u šumskom tlu uslijed oranja i uklanjanja odumrlih stabala. Prethodno navedena istraživanja su pokazala da čista sječa manjih ili većih razmjera rezultira porastom broja vrsta trčaka, što je posljedica prodora vrsta otvorenih staništa i povećanja njihove brojnosti, te brojnosti šumskih generalista. Šumski generalisti opstaju na takvim staništima, barem kratkoročno. Nasuprot tome, brojnost vrsta trčaka šumskih specijalista se drastično smanjuje ili iste vrste u potpunosti nestaju. Za oporavak zajednice trčaka na ovakvim novonastalim staništima često je potreban niz godina, a mogućnost oporavka uvelike ovisi o veličini zahvaćene površine i udaljenosti od obližnjeg šumskog matriksa (NIEMELÄ i sur. 2007). Primjerice, intenzivan način gospodarenja uzrokovao je smanjenje populacija oko 35% ugroženih šumskih vrsta u Finskoj (iz KOIVULA i sur. 1999 prema RASSI i sur. 2000), a u konačnici i izumiranje pojedinih vrsta (NIEMELÄ i sur. 2007).

Koncept bioraznolikosti uvelike je doprinio promjeni u načinima gospodarenja šumama u pojedinim zemljama Europe stavivši naglasak na održivo gospodarenje (SIMBERLOFF 2001). Istraživanja su pokazala da selektivna sječa ima znatno manji utjecaj na zajednice trčaka, te takva staništa zadržavaju izvorno šumsku faunu trčaka (KOIVULA 2002). Slične rezultate su pokazala i druga istraživanja (ATLEGRIM i sur. 1997, HUBER i BAUMGARTEN 2005). VANCE i NOL (2003) su pokazali da zajednica trčaka na područjima koja su selektivno sječena prije 15-20 godina ima isti sastav i strukturu kao zajednica trčaka u šumi u kojoj nije provedena sječa.

2.5.6. Što nam prašume mogu reći o trčcima?

Prašume su iznimno rijetke na području srednje i jugoistočne Europe (LEIBUNDGUT 1983), te su istraživanja faune trčaka u istim ekosustavima izuzetno malobrojna. Na području srednje i sjeverne Europe postoji veći broj istraživanja faune trčaka u tzv. starim šumama (engl. *ancient woodlands*), čija starost iznosi oko 150 godina, a iste šume imaju često male površine i nalaze se unutar heterogenog krajolika (ASSMANN 1999, SROKA i FINCH 2006). Stare šume sjevera Europe su važna staništa za različite reliktno biljne i životinjske vrste, pa tako i za trčke (ASSMANN 1999, HERMY i sur. 1999, NIEMELÄ i sur. 1988, SROKA i FINCH 2006). Reliktne vrste trčaka brojnije su u starim šumama, a njihova brojnost u gospodarenim šumama se drastično smanjuje ili ih iste vrste uopće ne naseljavaju (ASSMANN 1999, NIEMELÄ i sur. 1988). Dosadašnja istraživanja su pokazala postojanje značajnih razlika između sastava zajednice trčaka starih šuma i dobno mlađih šuma (ASSMANN 1999, SKŁODOWSKI 2006). Prema ASSMANN (1999) sastav zajednice trčaka u starim šumama je karakteriziran šumskim vrstama i velikim vrstama trčaka. Mrtvo drvo je važan strukturni element prašume, a trčcima služi kao ekološki mikrorefugiji (zimski hibernacija i dnevni refugij) (NIȚU i sur. 2009, SKŁODOWSKI 2003).

3. PODRUČJE ISTRAŽIVANJA

Većina terenskih istraživanja faune trčaka provedena je u dinarskoj bukovo-jelovoj šumi i otvorenim staništima koja su nastala krčenjem iste šume, primjerice livade, te široke prosjeke nastale uslijed izgradnje naftovoda, dalekovoda i autoceste. Stoga se u ovom pregledu daje kratki osvrt na opće značajke dinarske bukovo-jelove šume, razlike između prašume i gospodarene šume, opis izabranih postaja, te dizajn eksperimenta.

3.1. Dinarska bukovo-jelova šuma

Dinarske bukovo-jelove šume (as. *Omphalodo-Fagetum* /Tregubov 1957/Marinček i sur. 1993) prostiru se u dinarskoj vegetacijskoj zoni europsko-altimontanskoga vegetacijskog pojasa eurosibirsko-sjevernoameričke regije (VUKELIĆ i sur. 2008). Kod nas rastu u Gorskom kotaru (Risnjak) i Lici (Velika i Mala Kapela, Velebit i Plješivica), a zauzimaju u kontinuumu površinu od 140 000 ha. Razvijaju se na nadmorskoj visini od 550 do 1 200 m, na više-manje svim terenima, nagibima i ekspozicijama (ALEGRO 2000). Rastu na dolomitnoj i karbonatnoj geološkoj podlozi, na lesiviranim tlima, smeđim karbonatnim tlima i karbonatnim crnicama. U arealu ovih šuma prosječna godišnja temperatura zraka iznosi 6 do 8°C, a prosječna godišnja količina oborina između 1 200 i 2 350 mm (VUKELIĆ i sur. 2008). Dinarske bukovo-jelove šume su bogata flornog sastava i stanište brojnih zaštićenih vrsta. Dominantne drvenaste vrste su bukva (*Fagus sylvatica* L.) i jela (*Abies alba* Mill.), uz njih rastu i gorski javor (*Acer pseudoplatanus* L.), gorski brijest (*Ulmus glabra* Huds.), a u sloju grmlja čest je likovac (*Daphne mezereum* L.). Prizemni sloj je bogat i karakteriziraju ga mnogobrojne ilirske vrste (ALEGRO 2000, VUKELIĆ i sur. 2008). Zbog znanstvenih proučavanja prašumskih ekosustava dio ovih sastojina stavljen je izvan sustava gospodarenja, a ostalim se sastojinama gospodari prebornim načinom.

3.1.1. Prašuma – opće značajke

Prašuma je od čovjeka izolirano područje izuzeto iz sustava gospodarenja, te su prirodni čimbenici glavni pokretači dinamike. Prema definiciji prašuma je ekološki stabilna šuma sa čvrstim i dinamički uravnoteženim odnosima između klime, tla (staništa) i organizama (biocenoze), a očuvana je od antropogenog utjecaja koji bi mogao izmijeniti zakonitost životnih procesa i njenu strukturu (KORPEL 1995). Razvojni ciklus prašume podijeljen je na nekoliko faza: inicijalna, preborna, optimalna i terminalna (starenje i raspadanje). Temeljni pokretač dinamike u prašumama umjerene europske zone je vjetar u kombinaciji s patogenim gljivicama (NAGEL i sur. 2006). Tada nastaju progale, gdje započinje inicijalna faza naseljavanja i prirodan proces obnove prašume (VUKELIĆ i MIKAC 2010). U

strukturnom smislu prašumu odlikuje velika drvna masa (do 1 500 m³/ha) te bogatstvo mrtvog dubećeg i ležećeg drva (prašume umjerene zone: 50-150 m³/ha). Mrtvo drvo je od osobitog značaja za brojne skupine životinja, primjerice saproksilne kukce (JONSSON i sur. 2005, SIITONEN 2001), trčke (NIȚU i sur. 2009, SKŁODOWSKI 2003), ptice (SMITH 2007) i dr.

Prirodne šume su iznimno rijetke u Srednjoj i Jugoistočnoj Europi, te se u pravilu radi o manjim fragmentima i ostacima prašuma na nepristupačnim područjima (LEIBUNDGUT 1983). Naime, nakon krčenja šume (uslijed poljoprivrede, stočarstva, urbanizma, ekonomskog iskorištavanja i sl.) u srednjoj i sjevernoj Europi su na staništima koja su nekad zauzimale prašume podizane monokulture smreke ili bora. Nasuprot tome, antropogeni utjecaj je u dinarskim bukovo-jelovim šumama bio slab, te su u Hrvatskoj sačuvani veliki šumski kompleksi. Tako je očuvano i više prašuma, kao što su Čorkova uvala u sklopu NP Plitvička jezera, Devčića tavani i Štirovača u sklopu NP Sjeverni Velebit, Plješivička uvala na Ličkoj Plješivici i Klepina duliba pokraj Krasna (ALEGRO 2000, VUKELIĆ i sur. 2008).

3.1.2. Gospodarske značajke dinarske bukovo-jelove šume

U Hrvatskoj se bukvo-jelovim šumama gospodari prebornim načinom. Ovakvim načinom gospodarenja na određenoj površini postoje stabla svih dimenzija i različite starosti, te je cijeli sklop sastojine ispunjen krošnjama stabala svih uzrasta (od ponika pa do starih stabala). Preborno gospodarenje stablimičnim sječama uvelike podržava prirodnost, dok su kod regularnog gospodarenja odstupanja znatno veća. Pomlađivanje je u ovim šumama uvijek trajno i prisutno. Glavni pokretač dinamike u gospodarenim šumama jest čovjek. Zahvaljujući načinu gospodarenja, vegetacijski je pokrov stalan, te pruža zaštitu šumskom tlu od nepovoljnih utjecaja (npr erozije), a također je očuvana raznolikost biljnih vrsta i bogatstvo mikrostaništa (JELASKA 2009, VUKELIĆ i MIKAC 2010). Količina drvne mase je manja u gospodarenim šumama (184 m³/ha) (MATIĆ i SKENDEROVIĆ 1992), kao i količina mrtvog drva (VUKELIĆ i MIKAC 2010). Uklanjanjem odumrlih stabala iz gospodarene šume nestaju brojna mikrostaništa, te se smanjuje brojnost, ponajprije saproksilnih vrsta kukaca (JONSELL i HANSSON 2011).

3.2. Opis postaja i dizajn eksperimenta

Terenska istraživanja faune trčaka provedena su na području Gorskog kotara (u blizini naselja Ravna Gora i Stara Sušica) i Like (NP Plitvička jezera). Fauna trčaka sustavno je istraživana na ukupno 38 postaja u vremenskom razdoblju od kraja ožujka 2009. do sredine studenog 2009. godine, a ukupno su provedena 23 terenska istraživanja. Najveći broj postaja nalazio se na području Gorskog kotara, njih 34, a četiri postaje su smještene u prašumi Čorkova uvala (NP Plitvička jezera). Postaje su

odabrane pomoću satelitskog prikaza Google Maps (<http://maps.google.com/>) i na temelju preliminarnog pregleda terena. Postaje su korištene kao replikati, a obuhvaćaju pet tipova staništa: gospodarena i prirodna dinarska bukovo-jelova šuma, sukcesijski i oštri šumski rub dinarske bukovo-jelove šume i otvorena staništa (livade i prosjeke). Istraživani šumski rubovi značajno su se razlikovali prema vremenu nastanka, te ih možemo podijeliti na: nedavne (oštri rub na naftovodu), zatvorene (sukcesijski šumski rub, nastao prije više od 20 godina), uklopljene (sastavni su dio kontinuuma šumskog matriksa, stariji od 100 godina, promatrani u sklopu šumsko-livadnog gradijenta). U gospodarenoj dinarskoj bukovo-jelovoj šumi nalazilo se osam postaja, dok su četiri postaje bile u prašumi. Na šumskim rubovima nalazilo se 16 postaja (osam postaja na sukcesijskom i osam na oštrom rubu). Na otvorenim staništima nalazilo se 10 postaja (osam postaja na livadi i dvije postaje na prosjeci naftovoda). Postaje na središnjem dijelu naftovoda i dalekovoda korištene su kao kontrola i nisu uključene u daljnje analize. Različiti broj postaja određen je dizajnom eksperimenta (objašnjen ispod u tekstu).

3.2.1. Ekotoni

Na temelju istraživanja MEINERS i PICKETT (1999) ekotoni su istraživani kao gradijenti. Gradijenti su obuhvaćali unutrašnjost dinarske bukovo-jelove šume, ekoton i otvoreno livadno stanište (Slike 3 i 5ab). Gradijent se protezao od šumskog ruba 60 m u unutrašnjost šume i 60 m od ruba prema livadi. Udaljenost od 60 m izabrana je prvenstveno zbog činjenice da većina utjecaja rubnog efekta nestaje na toj udaljenosti u unutrašnjosti šume (MURCIA 1995). Postaje su bile paralelne jedna u odnosu na drugu, a postavljene su na slijedeći način: nulta postaja se nalazila na samom šumskom rubu, četiri postaje smještene su u šumi (15 m od ruba šume prema unutrašnjosti šume, 30 m od ruba, 45 m od ruba i 60 m od ruba), a četiri su se nalazile na livadi (15 m od ruba šume prema livadi, 30 m od ruba, 45 m od ruba, 60 m od ruba). Ovakav gradijent imao je devet postaja, a postavljena su dva takva replikata (Slike 3 i 4). Na svakoj postaji postavljeno je 5 lovniha posuda u transektu, što znači ukupno 90 lovniha posuda. Zbog velike gustoće lovne divljači i velikih zvijeri, na jednom gradijentu postavljena je električna ograda (Slika 5b). Električna ograda bila je udaljena najmanje 2 m od najbliže lovne posude i omogućila je nesmetan tijek terenskih istraživanja uz minimalan broj izvađenih lovniha posuda.

3.2.1.1. Šumsko-livadni gradijent

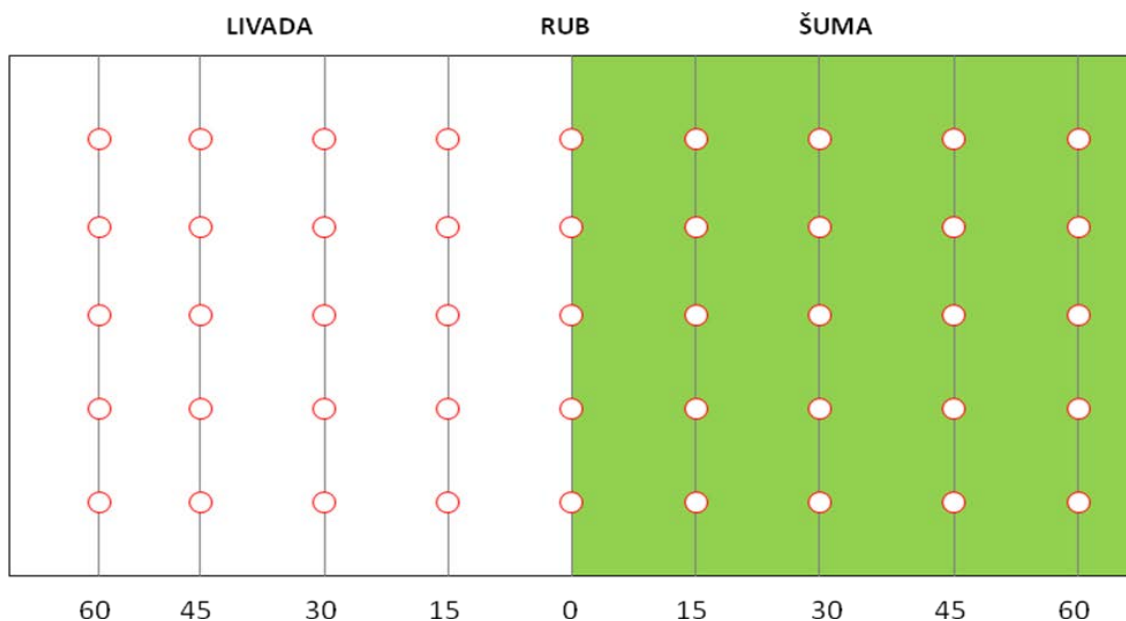
Gospodarena dinarska šuma bukve i jele nalazila se na nadmorskoj visini od 945 metara (replikati 1: 5499433, 5022398; replikat 2: 5499799, 5022149). Bukva (*Fagus sylvatica*) i jela (*Abies alba*) su bile dominantne vrste u sloju drveća i grmlja. Uz njih, u sloju drveća dolaze i gorski javor (*Acer*

pseudoplatanus L.), smreka (*Picea abies* (L.) Karsten) i planinska oskoruša (*Sorbus aucuparia* L.). Prizemni sloj je bogat, te je utvrđeno 40 vrsta biljaka. U istom sloju dominiraju sljedeće zeljaste biljke: proljetno mišje uho (*Omphalodes verna* Moench), mirisna lazarkinja (*Galium odoratum* (L.) Scop.), šumski cecelj (*Oxalis acetosella* L.), bijela šumarica (*Anemone nemorosa* L.), trolisna režuha (*Cardamine trifolia* L.), velika mrtva kopriva (*Lamium orvala* L.) i divlji luk (*Allium ursinum* L.). Broj biljnih vrsta se kretao od 32 do 45 (Prilozi 1 i 2). Shannonov indeks raznolikosti (H') se kretao od 3,402 bit/jed. do 3,747 bit/jed., a Simpsonov indeks raznolikosti ($1-\lambda$) od 0,976 do 0,984 (Prilog 1). Visina vegetacije je iznosila prosječno oko 25 m. Tlo je smeđi kalkokambisol na vapnencu (MARTINOVIĆ 1997), duboko je i bogato listincem.

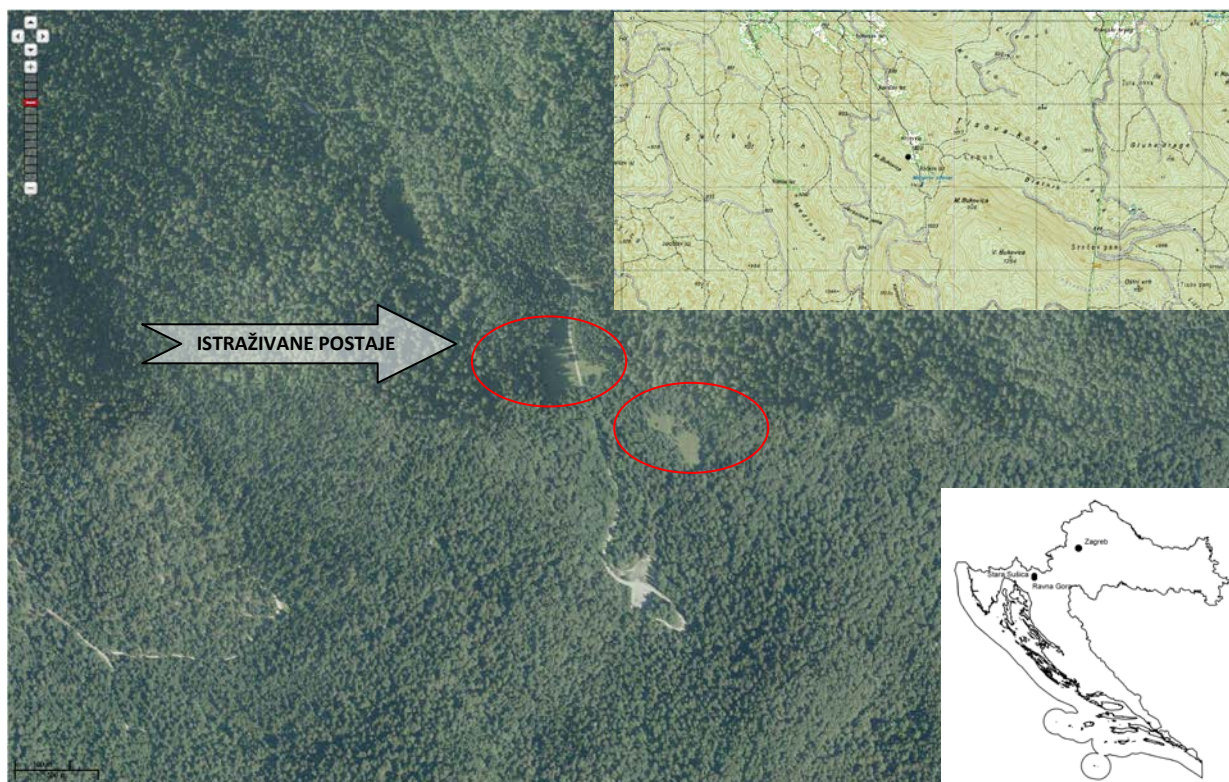
Uklopljeni šumski rub nalazi se na granici između šume i livade (replikat 1: 5499455, 5022361; replikat 2: 5499767, 5022169) (Slika 5ab). U sloju drveća i grmlja dominiraju iste biljne vrste kao i u unutrašnjosti šume. Izuzetak predstavlja smreka (*Picea abies*) koja je brojnija na šumskom rubu. Prizemni sloj je bogat i gust, a u njemu dominiraju proljetno mišje uho (*Omphalodes verna*), čvorasta oštrica (*Dactylis glomerata* L.) i perasta kostrika (*Brachypodium pinnatum* (L.) P.Beauv). Brojnost biljnih vrsta je veća na rubu nego li na livadi i u unutrašnjosti šume. Broj biljnih vrsta se kretao u rasponu od 45 do 64 (Prilozi 1 i 2). Visina vegetacije je iznosila prosječno oko 19 m. Shannonov indeks raznolikosti (H') se kretao od 3,806 bit/jed. do 4,105 bit/jed., a Simpsonov indeks raznolikosti ($1-\lambda$) od 0,984 do 0,988 (Prilog 1).

Na livadama su razvijene biljne zajednice *Alchemillo-Trisetetum* Horvat 1962 i *Festuco-Agrostetum* Horvat 1962, koje se nalaze u dinamičkoj vezi, te kako se gube nutrijenti iz tla i ono se zakiseljuje, prva zajednica prelazi u drugu (replikat 1: 5499495, 5022350; replikat 2: 5499736, 5022185). Obje biljne zajednice pak spadaju u svezu *Arrhenatherion elatioris* Br.-Bl. ex Scherrer 1925. U sastavu ove zajednice dominiraju brojne zeljaste vrste, poput: čvoraste oštrice (*Dactylis glomerata*), peraste kostrike (*Brachypodium pinnatum*), livadne broćike (*Galium mollugo* L.), srednje treslice (*Briza media* L.), crnkaste zečine (*Centaurea nigrescens* Willd.) i običnog stolisnika (*Achillea millefolium* L.). Sastav vrsta ove sastojine je vrlo raznolik, što pokazuju i fitocenološke snimke, te se broj biljnih vrsta kreće od 44 do 60 (Prilozi 1 i 2). Vrijednosti Shannonovog indeksa raznolikosti (H') su se kretale u rasponu od 3,747 bit/jed. do 4,039 bit/jed., a vrijednosti Simpsonovog indeksa raznolikosti ($1-\lambda$) od 0,984 do 0,988 (Prilog 1). Zajednica je razvijena na dubokim ispranim smeđim kalkokambisolnim tlima (MARTINOVIĆ 1997). Prosječna visina vegetacije iznosila je 65 cm, izuzev rubnog dijela livade gdje se nalazila enklava naočitog kolotoča (*Telekia speciosa* (Schreb.) Baumg.) te je visina vegetacije ovog dijela livade iznosila 150 cm. Zajednica je najvjerojatnije nastala krčenjem šume, te se duži vremenski period koristila kao košenica ili pašnjak (Slika 5ab). Gustoća sastojine je

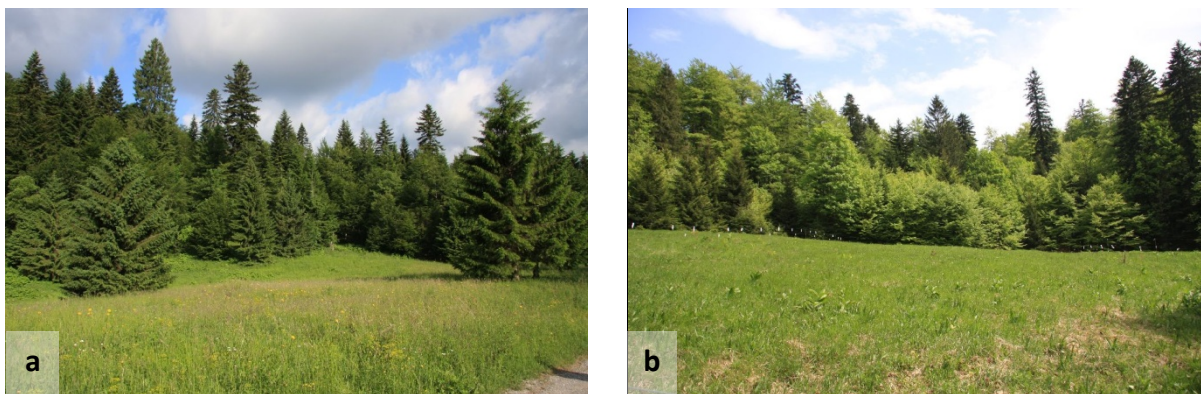
velika. Sukcesivne promjene vidljive su u pojedinačnim stablima smreke, te ukoliko se livada prepusti prirodnoj sukcesiji ove livade će relativno sporo osvojiti smreka.



Slika 3. Prikaz dizajna eksperimenta duž šumsko-livadnog gradijenta. Brojevi prikazuju udaljenost (m) od uklopljenog šumskog ruba prema unutrašnjosti šume i livadi. Kružići predstavljaju lovne posude.



Slika 4. Satelitski prikaz i geografski položaj odabranih lokaliteta u blizini naselja Ravna Gora. (preuzeto iz: Geoportal DGU, <http://geoportal.dgu.hr/viewer/>, mjerilo 1:5 000)



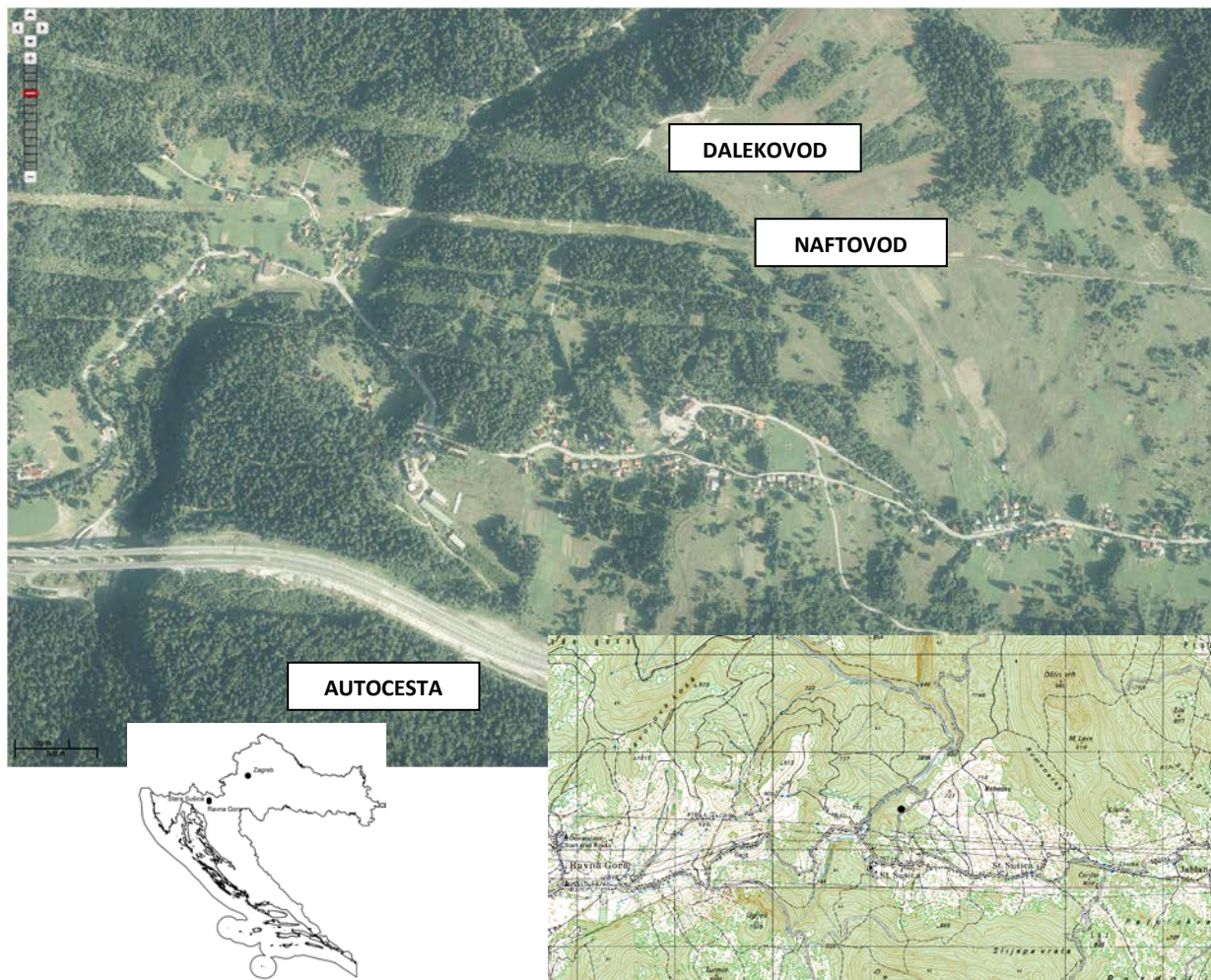
Slika 5. Fotografski prikaz istraživanih lokaliteta u blizini naselja Ravna Gora: a) šumsko-livadni gradijent; b) postavljena električna ograda duž šumsko-livadnog gradijenta.

3.2.2. Šumski rub

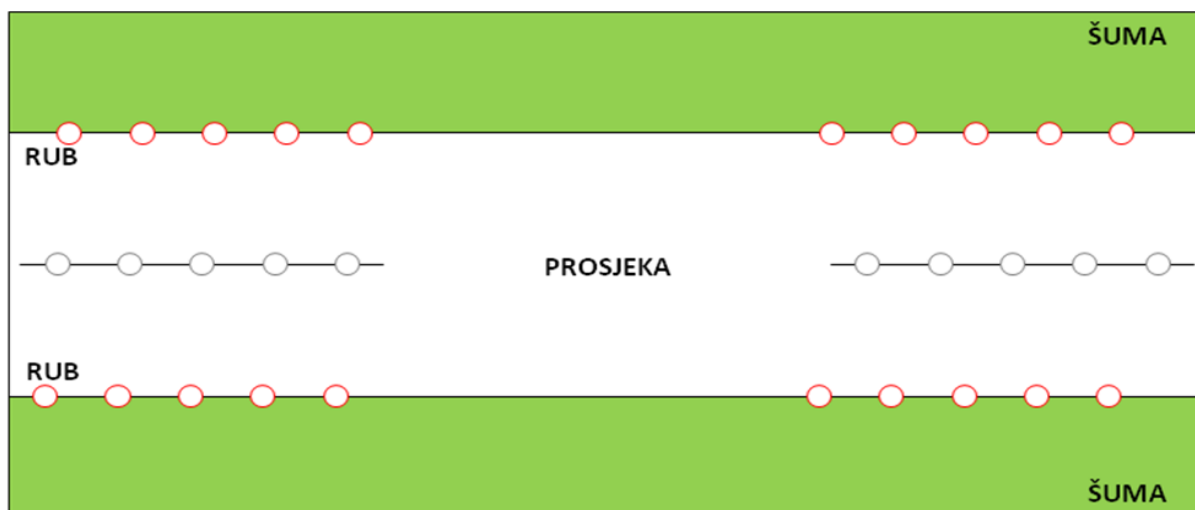
Šumski rubovi nastali su uslijed izgradnje autoceste Zagreb-Rijeka, Jadranskog naftovoda i dalekovoda, te procesom sukcesije. Postaje su se nalazile u blizini naselja Stara Sušica (naftovod: 5499156, 5026313; dalekovod: 5499245, 5026267; autoput: 5499173, 5025430) (Slika 6). Sjećom dinarske bukovo-jelove šume stvorene su široke prosjeke koje se razlikuju prema vremenu nastanka, tipovima šumskih rubova, strukturi tla i vegetaciji. U vremenskom slijedu najstarija prosjeka jest ona ispod dalekovoda, koji je izgrađen 1989. godine. Potom slijede mlađe prosjeke Jadranskog naftovoda (izgrađen 2005. godine) i autoceste Zagreb-Rijeka (dionica od Vrbovskog do Ravne Gore puštena u promet krajem 2008. godine) (Slika 8ab). Područje ispod dalekovoda prepušteno je sukcesiji, te se s obje strane prosjeke nalaze sukcesijski šumski rubovi (Slika 9ab). Također, sukcesijski šumski rubovi nastali su i uslijed zaraštanja planinskih travnjaka smrekom (*Picea abies*). Oštri šumski rubovi se nalaze s obje strane prosjeke Jadranskog naftovoda i s jedne strane autoceste Zagreb-Rijeka.

Šumski rub je istraživao kao sučelje, a lovne posude postavljene su u transektu na šumskom rubu. Ispod dalekovoda nalazilo se šest postaja, a postaje su smještene na šumskom rubu (s obje strane prosjeke) i u središtu prosjeke (Slika 7). Središnji dio prosjeke ispod dalekovoda sastavni je dio sukcesijskog šumskog ruba. Na isti način smještene su postaje iznad Jadranskog naftovoda, dok su se na oštrom šumskom rubu iznad autoceste nalazile dvije postaje. Središnji dio prosjeke iznad Jadranskog naftovoda, znatno se razlikovao od unutrašnjosti šume i oštrog šumskog ruba. Postaje na središnjim dijelovima ruba bile su kontrola i nisu uključene u kasnije analize. U sukcesijskom rubu smreke nalazile su se dvije postaje.

Sukcesijski šumski rub je obuhvaćao postaje ispod dalekovoda i postaje u smreki (ukupno šest postaja), a oštri šumski rub obuhvaćao je postaje iznad Jadranskog naftovoda i autoceste Zagreb-Rijeka (ukupno šest postaja). Sukcesijski i oštri šumski rub uspoređeni su s unutrašnjošću dinarske bukovo-jelove šume (šest postaja) i livadom (šest postaja).



Slika 6. Satelitski prikaz i geografski položaj oštirih i sukcesijskih šumskih rubova u blizini naselja Stara Sušica (preuzeto iz: Geoportal DGU, <http://geoportal.dgu.hr/viewer/>, mjerilo 1: 5 000). Oštri šumski rubovi nalaze se na Jadranskom naftovodu i iznad autoceste Zagreb-Rijeka, a sukcesijski šumski rubovi ispod dalekovoda.



Slika 7. Prikaz dizajna eksperimenta na oštom i sukcesijskom šumskom rubu. Kružići predstavljaju lovne posude.

3.2.2.1. Oštar šumski rub

Na oštrom šumskom rubu u sloju drveća i grmlja je izražena dominacija smreke (*Picea abies*). Uz nju u sloju drveća dominiraju bukva (*Fagus sylvatica*), jela (*Abies alba*) i gorski javor (*Acer pseudoplatanus*). Sloj grmlja je izuzetno bogat i u njemu dominira veći broj biljnih vrsta, poput žestike (*Rhamnus alpinus* s. *fallax* (Boiss.) Maire et Petitm.), obične lijeske (*Corylus avellana* L.), maline (*Rubus idaeus* L.), oštrodlakave kupine (*Rubus hirtus* Waldst. et Kit.), obične borovnice (*Vaccinium myrtillus* L.) i obične pavitine (*Clematis vitalba* L.). Broj biljnih vrsta se kretao od 49 do 56 (Prilozi 1 i 2). Prizemni sloj je bogat i gust, a u istom sloju dominira proljetno mišje uho (*Omphalodes verna*), konopljuša (*Eupatorium cannabinum* L.) i šumska kostrika (*Brachypodium sylvaticum* (Huds.) P.Beauv.). Postaje su djelomično zasjenjene, a tijekom jednog dijela dana izložene suncu. Shannonov indeks raznolikosti (H') se kretao od 3,823 bit/jed. do 3,986 bit/jed., a Simpsonov indeks raznolikosti ($1-\lambda$) od 0,985 do 0,988 (Prilog 1). Prosječna visina vegetacije je iznosila oko 26 m na Jadranskom naftovodu, te oko 18 m iznad autoceste Zagreb-Rijeka. Tlo je smeđi kalkokambisol na vapnencu (MARTINOVIĆ 1997), pliće je znatno skeletnije u odnosu na unutrašnjost šume ili na livadu. Skeletnost tla je posljedica građevinskih radova (Slika 8ab).



Slika 8. Fotografski prikaz oštarih šumskih rubova u blizini naselja Stara Sušica: a) oštar šumski rub iznad Jadranskog naftovoda; b) oštar šumski rub iznad autoceste Zagreb-Rijeka.

3.2.2.2. Sukcesijski šumski rub

Sukcesijski šumski rub predstavlja postupan prijelaz prema unutrašnjosti šume. U sloju drveća i grmlja dominiraju smreka (*Picea abies*), obična lijeska (*Corylus avellana*) i vrba iva (*Salix caprea* L.). U prizemnom sloju nalaze se brojne biljne vrste, a izraženija je dominacija proljetnog mišjeg uha (*Omphalodes verna*). Najveći broj biljnih vrsta zabilježen je upravo na sukcesijskom rubu ispod dalekovoda, a iznosio je 57 vrsta (Prilozi 1 i 2). Shannonov indeks raznolikosti (H') se kretao od 3,902 bit/jed. do 3,983 bit/jed., dok su vrijednosti Simpsonovog indeksa raznolikosti ($1-\lambda$) bile gotovo iste, te iznosile 0,988 (Prilog 1). Prosječna visina vegetacije je iznosila od 4 do 12 m, a gustoća sklopa je velika. Postaje su stalno zasjenjene (Slika 9). Tlo iznad vapnenačke podloge je dublje, te je formiran veći broj horizonata tla nego li na oštrim šumskim rubovima.



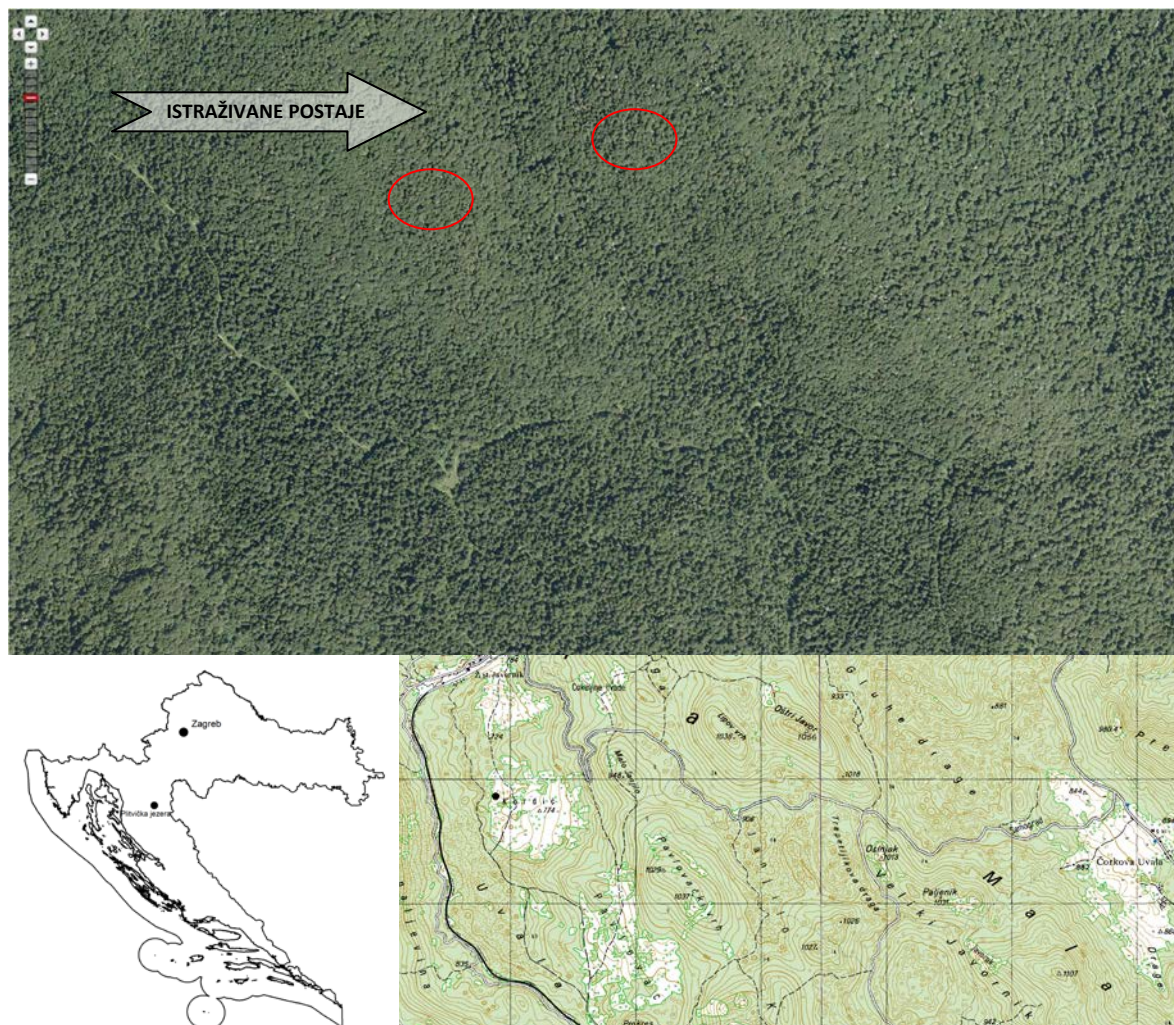
Slika 9. Fotografski prikaz sukcesijskog šumskog ruba u blizini naselja Stara Sušica: a) sukcesijski šumski rub ispod dalekovoda; b) sukcesijski šumski rub (lijevo) i oštar šumski rub (sredina) iznad Jadranskog naftovoda.

3.2.3. Prašuma

Prašuma Čorkova uvala zauzima površinu od 80,5 ha, a nadmorska visina se kreće u rasponu od 860 do 1 028 m (ANIĆ i MIKAC 2008, PRPIĆ 1972). Prašuma se nalazi na krškom terenu koji se odlikuje vrtačama, škrapama, strminama i kamenim blokovima. Tlo je planinska crnica (kalkomelanosol), a na plićim dijelovima se nalaze smeđa tla na vapnencu i dolomitu (kalkokambisol). Količina drvene mase iznosi 671,2 m³/ha, tj. u prosjeku se kreće od 650 m³/ha do 950 m³/ha (ANIĆ i MIKAC 2008). Najveća stabla su visoka preko 50 m (ANIĆ i MIKAC 2008). Prema istim autorima, po hektaru površine prašume nalazi se u prosjeku deset odumrlih (suhih i trulih) dubećih stabala koja su u različitim fazama razgradnje. Heterogenost okolnog staništa je izrazito mala (Slika 10).

U prašumi Čorkova uvala izabrane su četiri postaje (Slika 11ab), koje su se nalazile na nadmorskoj visini od 965 do 988 m (5539880, 4974844). Lovne posude su postavljene u transektu, a transekt dvaju postaja je bio bogatiji mrtvim ležećim i dubećim drvom. Ove postaje su uspoređene s četiri postaje koje se nalaze u unutrašnjosti dinarske bukovo-jelove šume u Ravnoj Gori.

U sloju drveća dominiraju bukva (*Fagus sylvatica*) i jela (*Abies alba*), a mjestimično su prisutni gorski javor (*Acer pseudoplatanus*) i bijeli jasen (*Fraxinus excelsior* L.). U sloju grmlja je brojna oštrodlakava kupina (*Rubus hirtus*). Šumska paprat (*Dryopteris filix-mas* (L.) Schott), višelisna režuha (*Cardamine kitaibelii* Becherer) i mišjakinja (*Stellaria nemorum* L. ssp. *glochidiosperma* Murb.) dominiraju u prizemnom sloju. Broj biljnih vrsta bio je manji nego li u gospodarenoj šumi, te se kretao od 25 do 35 (Prilozi 1 i 2). Vrijednosti Shannonovog indeksa (H') i Simpsonov indeksa (1-λ) raznolikosti bile su uglavnom niže u prašumi nego li u gospodarenoj šumi (Prilog 1). Dubina tla je jako varijabilna, a sloj listinca je velik. U vrtači se nalazila planinska crnica (kalkomelanosol), a u plićim dijelovima smeđe tlo (kalkokambisol). U šumi se nalaze brojna mrtva dubeća i ležeća stabla. Postaje su znatno udaljene od velikih šumskih prosjeka, a uokolo se također ne nalaze otvorena livadna staništa (Slika 10).



Slika 10. Satelitski prikaz i geografski položaj istraživanih lokaliteta u prašumi Čorkova uvala (NP Plitvička jezera) (preuzeto iz: Geoportal DGU, <http://geoportal.dgu.hr/viewer/>, mjerilo 1:5 000).



Slika 11. Fotografski prikaz istraživanih postaja u prašumi Čorkova uvala (NP Plitvička jezera): a) prikaz staništa; b) postaje bogatije mrtvim dubećim i ležećim stablima.

4. MATERIJALI I METODE

4.1. Metoda lovnih posuda

Metoda lovnih posuda (*pitfall traps*, *Barber pitfall traps*) je i danas jedna od najznačajnijih i najprimjenjenijih metoda u ekološkim istraživanjima kvantitativnih odnosa faune beskralješnjaka tla (WOODCOCK 2005), posebice predatorskih skupina kao što su trčci (Coleoptera, Carabidae) (THIELE 1977), kusokrilci (Coleoptera, Staphylinidae) (FRANK 1991), mravi (Hymenoptera, Formicidae) (BESTELMEYER i sur. 2000) i pojedine skupine pauka (Aranea, Lycosidae i Clubionidae) (UETZ i UNZICKER 1976). Metodu prvi puta koristi Hertz (HERTZ 1927 iz SPENCE i NIEMELÄ 1994), a ubrzo potom i Barber (BARBER 1931) za istraživanje špiljske faune beskralješnjaka. Iako je izvorno zamišljena kao kvalitativna metoda, sredinom 50-tih godina 20. stoljeća primjenjuje se za dobivanje kvantitativnih podataka o fauni trčaka određenog područja. Stoga je ova metoda primijenjena u gotovo svim tipovima terestričkih staništa od špilja (SALGADO i ORTUÑO 1998), pustinja (FARAGALLA i ADAM 1985), preko travnjaka, pašnjaka i livada (GRANDCHAMP i sur. 2005, IRMLER i HOERNES 2003), močvara i cretova (BEZDĚK i sur. 2006, ŠUSTEK 1994), do šuma (KOIVULA i sur. 1999, MAGURA i sur. 2003) i arktičke tundre (CHERNOV i MAKAROVA 2008), te urbanih staništa (NIEMELÄ i sur. 2002). Nadalje, ovom metodom prikupljeni su brojni novi podaci o trčcima, npr. opisi novih vrsta (SALGADO i ORTUÑO 1998), podaci o životnim ciklusima (MATALIN i MAKAROV 2008), strukturi zajednica trčaka (COMANDINI i VIGNA TAGLIANTI 1990), veličini populacija (BRIGIĆ i sur. 2009), prostornoj raspodjeli (NIEMELÄ 1990) itd.

Metoda se temelji na činjenici da se predstavnici faune tla aktivno kreću po površini i slučajno padaju u lovne posude iz kojih ne mogu izaći. Obzirom da metoda izravno ovisi o aktivnosti trčaka na površini tla, zbog toga se ne govori samo o gustoći populacija, već HEYDEMANN (1956) uvodi pojam '*aktivna gustoća*' (njem. *Aktivitätsdichte*, engl. *activity density*). Efikasnost lovnih posuda ovisi o većem broju čimbenika, npr. materijalu od kojeg su napravljene lovne posude (LUFF 1975), obliku (SPENCE i NIEMELÄ 1994) i veličini lovne posude (LUFF 1975), krovicu postavljenom iznad lovne posude (BAARS 1979, SPENCE i NIEMELÄ 1994), atraktantu i prezervativu (ERICSON 1979, THIELE 1977), broju lovnih posuda i njihovom prostornom rasporedu (WOODCOCK 2005) i vremenskom periodu sakupljanja (DEN BOER 1979). Nadalje, na veličinu ulova ponajprije utječu aktivnost i gustoća populacije pojedinačne vrste (ADIS 1979, GREENSLADE 1964), ali i drugi čimbenici poput vremenskih prilika (ADIS 1979, HONĚK 1997), vegetacije koja okružuje lovnu posudu (GREENSLADE 1964) i vlage tla (EYER i LUFF 1990, THIELE 1977).

Već je i FICHTER (1941) opazio kako metoda lovnih posuda ima brojne prednosti, ali i nedostatke. Najveća prednost ove metode je što omogućuje kontinuirano sakupljanje faune trčaka i na taj način maksimizira vjerojatnost ulova vrsta koje imaju kratku vremensku aktivnost (LUFF 2002) i vrsta koje imaju manju gustoću populacija (MELBOURNE 1999), te se njenom primjenom postižu veliki ulovi (EKSCHMITT i sur. 1997). Nadalje, lovne posude su jeftine, jednostavne za nošenje i relativno se brzo mogu postaviti na terenu. No, postoje i problemi u primjeni ove metode i interpretaciji rezultata, primjerice veličina ulova ovisi o aktivnosti vrste, pa su manje pokretne vrste podzastupljene u ulovu, pojedine vrste u potpunosti izostaju npr. vrste trčaka koje više lete (vrste iz roda *Cicindela* Linné, 1758) (BRAID i PANIZZI 1994) i arborealne vrste (vrste iz rodova *Calosoma* Weber, 1801 i *Dromius* Bonelli, 1810) (THIELE 1977, WOODCOCK 2005), potom male vrste trčaka mogu pobjeći iz lovnih posuda (vrste iz roda *Bembidion* Latreille, 1802) (THIELE 1977). Nadalje, nedostaci su vezani i uz brojne prethodno navedene čimbenike koji utječu na efikasnost ulova (BRAID i PANIZZI 1994, WOODCOCK 2005). Također, primjenom ove metode nije moguće odrediti apsolutnu veličinu populacije zbog pokretljivosti vrsta, sezonskih promjena u staništu i periodu inaktivnosti (BRAID i PANIZZI 1994, WOODCOCK 2005). Svaka metoda sakupljanja ima nedostataka (što je najčešće uvjetovano ponašanjem pojedine vrste), te iako će pojedine vrste biti podzastupljene, većina ostalih vrsta biti će ulovljena u frekvencijama koje reflektiraju njihovu pravu relativnu gustoću na staništu (WOODCOCK 2005). Stoga se primjenom istog broja jednakih lovnih posuda raspoređenih na postaji mogu donositi zaključci ne samo o fauni nekog područja, već i o gustoći populacija (ADIS 1979, SCUDDER 1998), te je također moguća primjena zahtjevnih statističkih analiza (SPENCE i NIEMELÄ 1994).

4.1.1. Postavljanje lovnih posuda na istraživanim staništima

Fauna trčaka sakupljana je standardnom metodom lovnih posuda. Na svakoj postaji postavljeno je 5 lovnih posuda, odnosno ukupno je postavljeno 190 lovnih posuda (38 postaja x 5 lovnih posuda). Lovne posude su postavljene u transektu i međusobno razmaknute 5 m. Volumen pojedinačne posude iznosio je 0,6 dm³ (visina 13,5 cm; unutarnji promjer otvora 9,4 cm; donji vanjski promjer 6,2 cm). Stijenke plastičnih posuda su glatke i onemogućuju bijeg upalim jedinkama trčaka. Posude su ukopane do gornjeg ruba u tlo te natkrivene plastičnim krovčićima smeđe boje kako bi se zaštitile od oborina i listinca (BRAID i PANIZZI 1994, SCUDDER 1998), te bile što manje uočljive drugim životinjama, posebice kralješnjacima (Slika 12ab). U posude je stavljena otopina 75% etanola, vinskog octa i vode u jednakim omjerima do visine ½ posude. Pripravljena otopina služila je kao atraktant i konzervans. Ne bi li se smanjila površinska napetost tekućine, dodana je kap detergenta neutralnog mirisa. Isti konzervans korišten je i u drugim istraživanjima faune trčaka na području Hrvatske (DURBEŠIĆ 1982, DURBEŠIĆ i sur. 1994, DURBEŠIĆ i sur. 2000, KRIŽANIĆ 2002, VUJČIĆ-KARLO 1999, VUJČIĆ-KARLO i DURBEŠIĆ

2004, itd.). Sadržaj pojedinačnih posuda pri svakom terenskom izlasku (jednom mjesečno) je procijeđen kroz sito i stavljen zajedno s odgovarajućom oznakom u PVC vrećicu. Vrećice su isti dan zaleđene u škrinji Zanussi ZFC 321 WBB na temperaturi od -16°C.



Slika 12. Prikaz lovne posude: a) lovna posuda na otvorenom staništu; b) lovna posuda na sukcesijskom šumskom rubu.

Uzorkovanje je provedeno u skladu s dozvolama Ministarstva kulture Republike Hrvatske, Uprava za zaštitu prirode (KLASA: UP/I-612-07/09-33/253; URBROJ: 532-08-01-01/1-09-02).

4.2. Postavljanje električne ograde

Električna ograda ili električni pastir postavljena je zbog povećane gustoće velikih sisavaca na području šumarije Ravna Gora (Slika 13ab). Naime, na području lovišta Ravna Gora (površine oko 8 000 ha) obitava oko 200 jedinki mrkog medvjeda (*Ursus arctos* (Linné, 1758)), 300 jedinki srne (*Capreolus capreolus* (Linné, 1758)), 200 jedinki jelena (*Cervus elaphus* (Linné, 1758)) i 150 jedinki divlje svinje (*Sus scrofa* (Linné, 1758)) (ŠPÖRER, usmeno priopćenje). Veliki sisavci, poput medvjeda, divlje svinje, srne i jelena, mogu izvaditi lovnu posudu iz tla ili izrovati područje oko nje, te na taj način utjecati na efikasnost primijenjene metode. Nadalje, njima je sadržaj lovne posude primamljiv te se mogu vraćati uzastopce na isto mjesto i onemogućiti daljnje istraživanje (VUJČIĆ-KARLO, usmeno priopćenje). Naime, neposredno nakon postavljanja eksperimenta veći broj lovnih posuda na području Ravne Gore (dio eksperimenta koji se odnosio na problem ekotona) bio je izvađen ili izgažen (Slika 13b). Obzirom da na tržištu ne postoji efikasni repelent koji odbija većinu velikih sisavaca od lovnih posuda (HUBER, usmeno priopćenje), a ujedno i ne utječe na ulov trčka, postavljena je električna ograda. Električne ograde koriste se u poljoprivredi kao korisno sredstvo za kontrolu domaćih životinja, te za zaštitu poljoprivrednih površina. Također, predstavljaju i učinkovito sredstvo za obranu domaćih životinja od napada divljih životinja, kao što su vukovi, medvjedi i divlje svinje (HUBER i sur. 2008, SINDIČIĆ i sur. 2010, ŠTRBENAC 2010).

Električna ograda postavljena je početkom svibnja 2009. godine, a obuhvatila je oko 2 100 m² livade i 2 100 m² šume (Slika 13a). Dužina ograde iznosila je oko 340 m, a minimalna udaljenost od lovne posude 2 m. Električna ograda sastojala se od: automobilske baterije od 12 V, ispravljača, željeznih stupova visine 150 cm (1 željezni stup postavljen je na svakih 4 m ograde tj. ukupno je postavljeno 85 željeznih stupova), elektrovodljive pocinčane žice i PVC izolatora. Automobilaska baterija jakosti 60 A je predstavljala izvor energije i ona je bila spojena na ispravljač. Ispravljač je generator impulsa koji svake sekunde proizvodi strujne impulse napona 10.000 do 12.000 V. On se sastojao od prekidača i visokonaponskog transformatora, gdje se jedan broj sekundarnog navoja spajao s žicom električne ograde, a drugi se uzemljuje. Prekidač određuje trajanje i broj impulsa. Elektrovodljiva pocinčana žica postavljena je na PVC nosače na željeznim stupovima. Nosači su bili dugi 15 cm i predstavljaju izolator, a napravljeni su od užeta za zalijevanje. Elektrovodljiva pocinčana žica postavljena je na tri razine: u razini tla, na 50 cm i 100 cm visine. Jednom postavljena, žica ne smije dodirivati travu i grmlje, jer se time također gubi napon u mreži. Uzemljenje predstavlja željezna žica zabijena do 1 m u tlo. Ograda funkcionira po principu da električni impulsi, koji kroz nju prolaze, predstavljaju neugodan šok za životinju koja dodirne ogradu, ali joj ne ugrožavaju život. Stoga svaka životinja, bilo vuk, medvjed ili ovca, nakon prvog iskustva upamti da je dodir električne ograde neugodan i više joj se ne približava. Kako bi ograda bila uočljiva stavljene su uokolo bijele trakice.



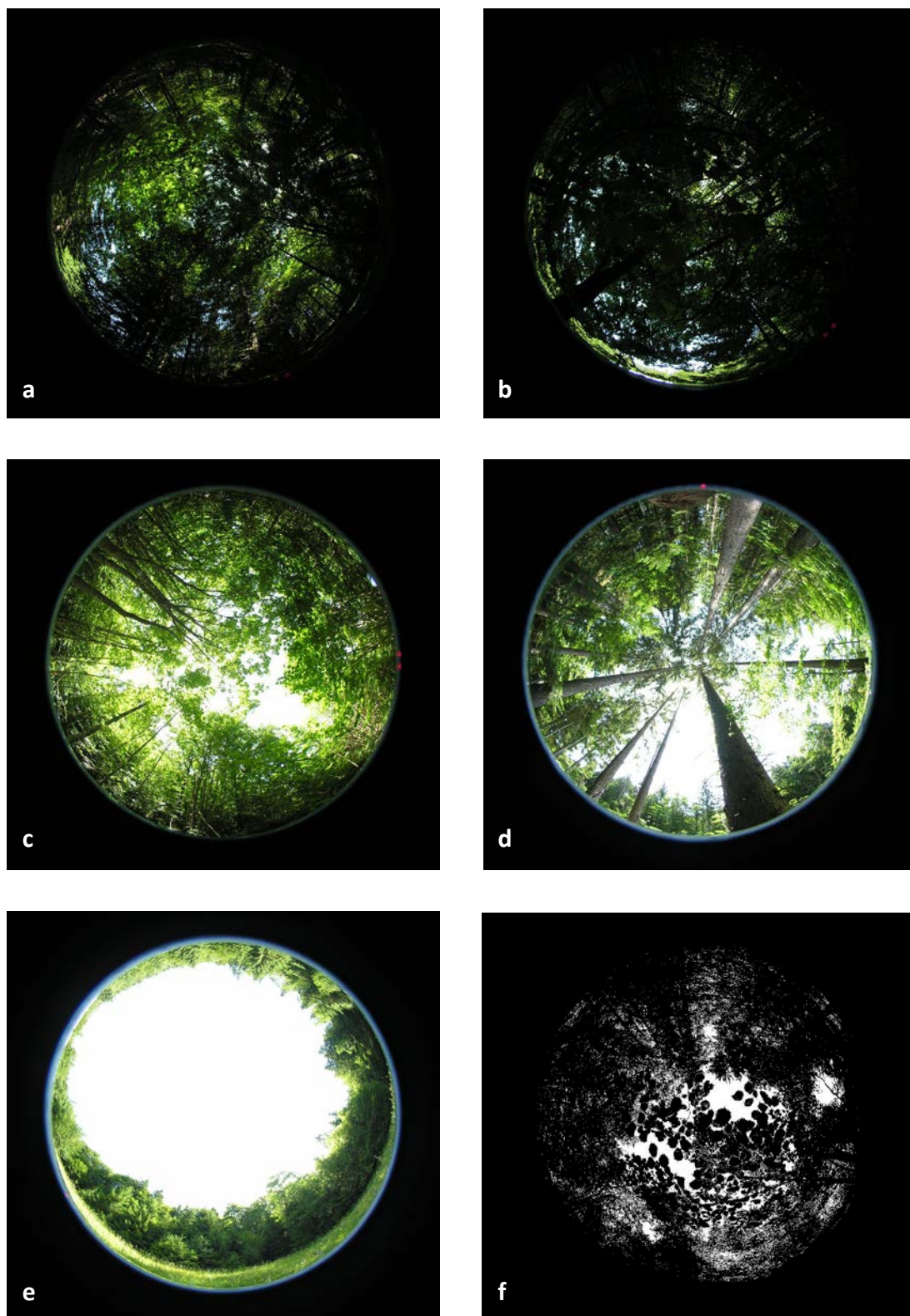
Slika 13. Električna ograda postavljena zbog velike gustoće velikih sisavaca na istraživanom području: a) postavljanje električne ograde; b) izgažena lovna posuda.

4.3. Taksonomsko određivanje materijala

U laboratoriju je analiziran ulov svih lovni posuda. Materijal je prvo odleđen, a zatim pregledan pod binokularnim lupama Zeiss Stemi 2000-C i Pro-lux XTJ-5400D, nakon čega su izolirani trčci. Dio materijala je prepariran na entomološke igle i kartone i pohranjen u entomološke kutije, dio je osušen i pohranjen u pisma kukaca, a dio je pohranjen u 75% etilnom alkoholu. Determinacija vrsta trčaka obavljena je prema standardnim ključevima za determinaciju (CSIKI 1946, GANGLBAUER 1892, FREUDE i sur. 2006, HŮRKA 1996, LUFF 2007, MLYNÁŘ 1977, TRAUTNER i GEIGENMÜLLER 1987, TURIN i sur. 2003). Klasifikacija svih sistematskih kategorija prihvaćena je prema LÖBL i SMETANA (2003). Materijal je pohranjen zbirci autora.

4.4. Otvorenost sklopa

Hemisferne fotografije snimljene su pomoću digitalnog fotoaparata Nikon Coolpix 8400 (8 megapiksela ED) i kalibriranog širokokutnog Nikon FC E9 objektiva (tzv. riblje oko). Fotografije su snimljene u srpnju 2009. godine, kada su krošnje stabala pružale maksimalnu zasjenjenost. Na svakoj postaji slikano je od 3 do 5 fotografija na visini od 1,3 m iznad tla, dok je na livadi visina bila manja i iznosila je 0,7 m. Najbolje hemisferne fotografije, s najvećim kontrastom, mogu se dobiti u ranu zoru, neposredno nakon izlaska sunca ili u sumrak. Na terenu nije bilo moguće izbjeći direktno sunce ili njegovu refleksiju, pa su pojedine slike obrađene ručno u Adobe Photoshop-u CS4 kako bi se uklonila refleksija s debala, grana ili trave, a slično je primijenjeno i u drugim istraživanjima (npr. JELASKA 2004). Istraživana staništa razlikovala su se u otvorenosti sklopa, što je najbolje vidljivo iz prikazanih fotografija (Slika 14abcdef). Otvorenost sklopa predstavlja postotak otvorenog neba vidljivog kroz krošnje stabala (tzv. žablja perspektiva). Otvorenost sklopa izračunata je pomoću programa WinScanopy Pro 2006 softvera (REGENT 2006). Izračunate su srednje vrijednosti za svaku postaju.



Slika 14. Prikaz hemisfernih fotografija snimljenih na istraživanim postajama: a) unutrašnjost šume; b) uklopljeni šumski rub; c) sukcesijski šumski rub; d) oštri šumski rub; e) livada (postaja udaljena 30 m od uklopljenog šumskog ruba; f) bitonalna fotografija otvorenosti sklopa oštrog šumskog ruba iz programa WinScanopy Pro 2006 (REGENT 2006).

4.5. Mjerenje pedoloških značajki tla

Pedološke analize uključivale su mjerenja fizikalno-kemijskih čimbenika tla. Trčci su osjetljivi na promjene mikroklimatskih uvjeta na staništu, a jedan od najvažnijih čimbenika koji utječe na njihovo rasprostranjenje u staništu je vlaga (LUFF 1996). Temperatura, zasjenjenost i fizikalno-kemijske značajke tla (poput tipa tla, pH, itd.) također imaju znatan utjecaj na raznolikost i brojnost ove skupine životinja u staništu (HOLLAND 2002). Stoga su tijekom razdoblja istraživanja, mjereni sljedeći parametri: vlaga tla, temperatura tla i pH reakcija tla.

Temperatura tla mjerena je na dubini od 5 i 10 cm u tlu pomoću P300 Dostmann elektroničkog termometra. Mjerenja su provedena na svih 38 istraživanih postaja. Prilikom svakog terenskog izlaska temperatura tla je mjerena na obje dubine tri puta na svakoj istraživanoj postaji.

Vlaga u tlu mjerena je pomoću FieldScout™ TDR 100/200 vlagomjera tla na dubini od 15 cm. Mjerenja su provedena na svakoj od 38 istraživanih postaja pri svakom terenskom izlasku, pri čemu je na svakoj postaji vlaga mjerena tri puta. Vlagomjer prikazuje volumetrijski udio vode u tlu (udio volumena vode u određenom volumenu tla/ukupan volumen tla). Mjerenje vlagomjera se zasniva na promjenama elektroprovodljivosti tla ovisno o vlažnosti.

pH reakcija tla određena je u laboratoriju pomoću WTW pH 330i pH-metra. Tlo je sakupljeno na terenu, a u laboratoriju je određen aktualni i supstitucijski aciditet. Aktualni aciditet mjeri se u otopini tla i destilirane vode u omjeru 1:2,5 (10 g tla/ 25 ml H₂O), a supstitucijski u otopini tla i kalijevog klorida u omjeru 1:2,5 (10 g tla/ 25 ml 0,1M otopine KCl). Za svaku od 38 postaja napravljena su 3 mjerenja.

4.6. Statistička analiza

4.6.1. Učestalost (dominantnost)

Brojnost jedinki različitih vrsta trčaka je međusobno različita na različitim staništima. Vrste se međusobno razlikuju i prema ekološkoj niši koju zauzimaju. Stoga je udio vrsta u cjelokupnoj zajednici trčaka značajan čimbenik u razumijevanju funkcioniranja određene zajednice. Dominantnost se izračunava prema Smithovoj jednadžbi:

$$D_i = \frac{a_i}{\sum_{i=1}^n a_i} 100$$

Gdje su:

D_i – učestalost (dominantnost) odraslih jedinki (imaga)

a_i – broj odraslih jedinki (imaga) vrste i

$\sum_{i=1}^n a_i$ – ukupni broj odraslih jedinki (imaga) na jednoj postaji

Prema dominantnosti vrste su podijeljene u četiri skupine (TİETZE 1973):

Dominantne vrste	>5%
Subdominantne vrste	1 - 4,99%
Recendentne vrste	0,5 - 0,99%
Subrecendentne vrste	0,01 - 0,49%.

4.6.2. Konstantnost (frekventnost)

Konstantnost (frekventnost) vrste na staništu označava omjer posuda u kojima je neka vrsta ulovljena u odnosu na broj postavljenih posuda. Izračunava se prema izrazu:

$$C_i = \frac{a_i}{\sum_{i=1}^n a_i} 100$$

Gdje su:

C_i – indeks konstantnosti za i -tu vrstu

a_i – broj posuda u kojima je i -ta vrsta prisutna

$\sum_{i=1}^n a_i$ – ukupan broj posuda

Prema konstantnosti vrste su podijeljene u četiri skupine (DROVENIK 1978, TISCHLER 1949):

Eukonstantne	75 - 100%
Konstantne	50 - 75%
Akcesorne	25 - 50%
Akcidentalne	0.1 - 25%.

4.6.3. Ekološka i morfološka svojstva vrsta trčaka

4.6.3.1. Morfologija krila i dužina tijela

Oba morfološka svojstva su dobri indikatori stabilnosti staništa (BLAKE i sur. 1994, RIBERA i sur. 2001). Prema građi stražnjih krila trčke možemo podijeliti na: makropterne (krila su potpuno razvijena), brahipterne (krila ne postoje ili su skraćena) i dimorfne (dužina krila je različita, najčešće kod različitih populacija) (HŮRKA 1996, THIELE 1977). Prilikom determinacije trčaka pregledana su i stražnja krila, te je za svaku vrstu određen tip krila.

Dužina tijela kod trčaka je važna značajka koja ukazuje na postojanje poremećaja na staništu (BLAKE i sur. 1994, SZYSZKO 1983, ŠUSTEK 1987). Dužina tijela vrsta trčaka preuzeta je iz FREUDE i sur. (2006). Prilikom analize trčaka duž šumsko-livadnog gradijenta trčci su podijeljeni u tri kategorije: mali (do 6,5 mm), srednje veliki (7-10 mm) i veliki trčci (više od 10,5 mm), a ovakva podjela je primjenjena i u drugim radovima (npr. KOIVULA i sur. 2004). Veličinski razredi su bili brojniji u analizi odnosa zajednice trčaka prašume i gospodarene šume (jedan razred iznosio je 2 mm, ukupno 14 razreda).

4.6.3.2. Ekološka valencija vrsta

Ekološka valencija je raspon intenziteta nekog ekološkog čimbenika unutar kojeg je moguć život određene vrste. S obzirom na ekološku valenciju i odabir staništa trčke možemo podijeliti na: eurivalentne i stenovalentne vrste. Eurivalentne vrste su generalisti koji naseljavaju različite tipove staništa (2 ili više), dok su stenovalentne vrste specijalisti koji naseljavaju manji broj staništa (tj. uglavnom 1 tip staništa). Podaci o odabiru staništa određeni su za svaku sakupljenu vrstu na temelju vlastitih terenskih opažanja i literaturnih podataka (DESENDER i sur. 2008, HŮRKA 1996, LINDROTH 1992, LUKA i sur. 2009, TURIN i sur. 2003, WACHMANN i sur. 1995).

4.6.3.3. Preferencije vrsta prema vlazi tla i tipu staništa

Obzirom na staništa koja naseljavaju, trčci su podijeljeni na: šumske vrste, vrste otvorenih staništa i vrste koje su indiferentne na zasjenjenost. Obzirom na preferencije prema prosječnoj vlazi na staništu, vrste trčaka možemo podijeliti u tri osnovne kategorije: higrofilne, mezofilne i kserofilne. Higrofilne vrste preferiraju staništa s većim udjelom vlage u tlu, dok kserofilne preferiraju suha staništa. Mezofilne vrste predstavljaju prijelazni tip i nemaju izražene preferencije bilo prema suhim bilo prema vlažnim staništima. Podaci se temelje na vlastitim terenskim istraživanjima i literaturnim podacima (DESENDER i sur. 2008, HŮRKA 1996, LINDROTH 1992, LUKA i sur. 2009, TURIN i sur. 2003, WACHMANN i sur. 1995).

4.6.4. Srednja individualna biomasa trčaka

Srednja individualna biomasa ili skraćeno MIB (engl. *Mean Individual Biomass*) je indikatorska metoda koja se sve učestalije primjenjuje za praćenje sukcesijskih promjena na staništu (SZYSZKO 1990, SZYSZKO i sur. 2000). Metodu je prvi puta opisao SZYSZKO (1983) prilikom opsežnog istraživanja faune tla. MIB je najjednostavnije izračunati na način da se sve jedinke trčaka upalih u živolovke izvažu, a njihova ukupna masa se potom podijeli s ukupnim brojem jedinki (SZYSZKO i sur. 2000). Na taj način nije potrebno odrediti jedinke do vrste, već ih razlikovati na nivou porodice, što SZYSZKO i sur. (2000) ističu kao prednost. Nadalje, MIB je moguće izračunati i iz mrtvolovki i starijih istraživanja, a aproksimacije se postižu jednadžbom koja opisuje odnos između duljine tijela pojedine jedinke trčka (x) i njene biomase (y) (SZYSZKO 1983), prema jednadžbi:

$$\ln y = - 8.50956394 + 2.55549621 * \ln x$$

$\ln y$ - procjena biomase (žive jedinke/jedinka)

x - duljina tijela

MIB se izračunava na način da se ukupna biomasa svih jedinki trčaka na istraživanom staništu podijeli s ukupnim brojem jedinki trčaka na istom staništu. Vrijednosti MIB-a rastu u sukcesijski starijim staništima, tj. napredovanjem sukcesije, a u istima je izražena dominacija velikih vrsta trčaka (SCHWERK i SZYSZKO 2011). Primjenom gore navedene jednadžbe dobiju se vrijednosti MIB-a u

gramima. Dužina tijela trčaka preuzeta je iz FREUDE i sur. (2006), pri čemu su korištene srednje vrijednosti dužine tijela.

4.6.5. Indikatorska analiza vrsta

Metoda indikatorske vrijednosti (engl. *Indicator Value method*) ili skraćeno IndVal temelji se na matriksu zajednice (engl. *assemblage matrix*) te se pomoću kvantitativnih podataka zajednice ili prisustva/odsustva vrsta iz zajednice može odrediti potencijalna indikatorska vrsta (DUFRÊNE i LEGENDRE 1997). Metoda uzima u obzir stupanj specifičnosti vrste i njene vjernosti tj. frekventnosti prema određenom ekološkom stanju, kao što su tip staništa ili razina stresa. Povezivanje specifičnosti i frekvencije vrste omogućuje dobivanje indikatorske vrijednosti za svaku pojedinu vrstu u zajednici. Metodu su razvili DUFRÊNE i LEGENDRE (1997), a prvi je puta primijenjena na zajednice trčaka u istraživanju koje je uključivalo 9 tipova staništa i 69 lokacija u južnoj Belgiji. Indikatorske vrste su najkarakterističnije vrste svake skupine, prisutne najčešće u jednoj skupini (npr. tipu staništa) i zabilježene na većini postaja koje pripadaju toj istoj skupini (tj. istom staništu) (DUFRÊNE i LEGENDRE 1997). Prema istim autorima razlikujemo: asimetrične indikatore (rijetke vrste, prisutnost vrste ne može se predvidjeti na svim postajama jednog tipa staništa, ali pridonosi stanišnoj specifičnosti) i prave simetrične indikatore (prisustvo vrste pridonosi specifičnosti staništa i vrsta je prisutna na svim postajama određenog tipa staništa).

Broj rijetkih ili slučajnih vrsta trčaka u zajednici je uvijek velik, te da bi se umanjio njihov utjecaj na analizu, iste vrste moramo isključiti iz analize (DUFRÊNE i LEGENDRE 1997, MOSSAKOWSKI i DORMANN 2011). Stoga su vrste trčaka koje su zastupljene u ukupnom ulovu s manje od 20 jedinki isključene iz IndVal analize.

Indikatorska vrijednost se računa prema sljedećima jednadžbama:

$$A_{ij} = N_{jedinki_{ij}} / N_{jedinki_i}$$

A_{ij} - MJERA SPECIFIČNOSTI; srednja brojnost vrste i na postajama skupine j u odnosu na sve skupine u istraživanju

$N_{jedinki_{ij}}$ - srednja vrijednost broja jedinki vrste i duž postaja skupine j

$N_{jedinki_i}$ - suma srednje vrijednosti broja jedinki vrste i duž svih istraživanih skupina

$$B_{ij} = N_{postaja_{ij}} / N_{postaja_j}$$

B_{ij} – MJERA VJERNOSTI (FREKVENCIJA POJAVLJIVANJA, FREKVENCIJA KONSTANTNOSTI)

$N_{postaja_{ij}}$ - broj postaja u skupini (npr. tipu staništa) j gdje je prisutna vrsta i

$N_{postaja_j}$ - ukupni broj postaja u istoj skupini

$$INDVAL = A_{ij} \times B_{ij} \times 100$$

INDVAL - indikatorska vrijednost

A_{ij} je maksimalan kada je vrsta i prisutna samo u skupini j . B_{ij} je maksimalan kada je vrsta i prisutna na svim postajama skupine j . Indikatorska vrijednost je maksimalna kada su jedinke vrste i zabilježene na svim postajama samo jednog tipa staništa. Indikatorska vrijednost svake vrste izražena je u postocima, a kreće se u rasponu od 0 do 100%. Vrste koje imaju visok stupanj specifičnosti i visoku stupanj vjernosti imaju veliku indikatorsku vrijednost. Odnosno, vrste koje imaju visok i značajan IndVal udio su dobri indikatori. Visoka vjernost (ili frekvencija pojavljivanja) vrsta uzduž istraživanih postaja je uglavnom povezana s velikom brojnošću jedinki. Značaj vrijednosti indikatorskih vrsta određen je pomoću Monte Carlo permutacijskog testa, 4 999 permutacija (LEGENDRE i LEGENDRE 1998, MCGEOCH i CHOWN 1998).

IndVal metoda ima brojne prednosti pred ostalim metodama ekološke bioindikacije (MCGEOCH i CHOWN 1998). Primjerice, računa se neovisno za svaku vrstu i nema ograničenja u kategorizaciji npr. staništa/postaja (subjektivno ili kvantitativno), godišnje alternacije u abundanciji ne utječu na indikatorske vrijednosti karakterističnih vrsta, a vremenske prilike imaju tek minorni efekt na indikatorske vrijednosti (MCGEOCH i sur. 2002).

Granična vrijednost udjela koji određuje karakteristične indikatorske vrste je različita, te u nekim istraživanjima iznosi minimalno 55% (DUFRÈNE i LEGENDRE 1997), do visokih 70% (MCGEOCH i sur. 2002). U ovom istraživanju vrste koje su imale udio veći od 61% smatraju se karakterističnim indikatorskim vrstama. Postaje su uzete kao skupine unutar grupe. Analiza je provedena u PCOrd-u, verzija 5.0 (MCCUNE i MEFFORD 2006).

4.6.6. Ostale statističke analize

U prikazu podataka su korištene standardne statističke mjere, kao što su srednja vrijednost, standardna devijacija, standardna pogreška, minimum i maksimum, te koeficijent varijacije. Normalna raspodjela varijabli testirana je putem Shapiro-Wilk W testa. Varijable koje nisu slijedile normalnu raspodjelu transformirane su slijedom: drugi korijen, četvrti korijen, logaritam. U slučajevima kada ni nakon transformacije nije postignuta normalna raspodjela varijabli, korištena je neparametarska analiza.

Raznolikost zajednica trčaka je određena pomoću Shannonova (H') i Simpsonova ($1-\lambda$) indeksa raznolikosti, a jednolikost pomoću Pielouvog indeksa jednolikosti (J'). Bogatstvo vrsta je najjednostavniji način opisivanja određene zajednice, no ova mjera je nepouzdana ukoliko se u obzir ne uzme da se kumulativni broj svojti povećava s uzorkovanjem. Stoga su napravljene krivulje povećanja kumulativnog broja svojti. Akumulacijska krivulja predstavlja povećanje kumulativnog broja svojti s uzorkovanjem, a rarefakcijska krivulja prikazuje aritmetičke sredine kumulativnog broja svojti nakon dodavanja novog uzorka koji se izračunava ponovnim slučajnim izvlačenjem uzoraka iz ukupnog skupa od N uzoraka. Rarefakcijska krivulja izračunata je permutacijom 999 puta iz polaznog skupa uzoraka. Najzastupljenije vrste neke zajednice moguće je ustanoviti u nekoliko početnih uzoraka, te ove krivulje pokazuju nagli rast na početku uzorkovanja. Međutim, nakon toga se njihov rast uspori jer se daljnjim uzorkovanjem povećava samo broj akcidentalnih vrsta. Tek kada krivulje dosegnu asimptotu, gdje se broj vrsti više ne povećava, moguće je međusobno uspoređivati zajednice s obzirom na bogatstvo svojti. Međusobna sličnost zajednica testirana je analizom hierarhijskog klasteriranja (engl. *hierarchical clustering*) i NMDS analizom (engl. *non-metric multi-dimensional scaling*) pri čemu se kao mjera sličnosti koristio Bray-Curtisov koeficijent sličnosti. Analize su rađene pomoću računalnog paketa PRIMER 6.0 (CLARKE i GORLEY 2006, CLARKE i WARWICK 2001).

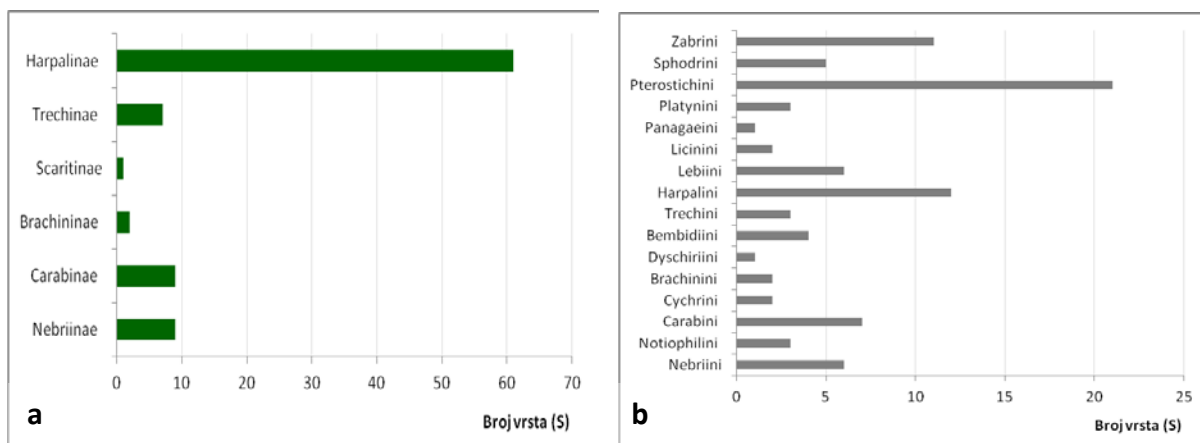
Razlike između sastava, brojnosti, raznolikosti i jednolikosti zajednice trčaka i postaja testirane su analizom varijance (1-way ANOVA). Za *post-hoc* analizu koristio se Tukey HSD test, a ukoliko isti test nije izdvojio statistički značajne razlike, primijenjen je manje strog Fisher LSD test. Kao neparametarska alternativa korišten je Kruskal-Wallis test, te test multiple usporedbe (engl. *Multiple Comparison*). Test multiple usporedbe rađen je za nejednak broj podataka u testiranim skupinama (npr. nejednak broj postaja duž šumsko-livadnog gradijenta). U slučaju kada su testirane razlike u zoocenološkim svojstvima zajednice trčaka između dvije skupine podataka (kao u slučaju prašume i gospodarene šume), a podaci su slijedili normalnu raspodjelu, primijenjen je t-test ili kao

neparametarska alternativa Mann Whitney U test. Razlike u pedološkim značajkama tla (temperatura i vlaga tla) između postaja, mjeseca i postaja-mjeseca testirane su analizom varijance (2-way ANOVA). Analiza varijance (one-way ANOVA) je primjenjena kako bi se utvrdile razlike u vrijednostima pH tla i otvorenosti sklopa. Za *post-hoc* analizu koristio se Tukey HSD test, a ukoliko isti test nije izdvojio statistički značajne razlike, primijenjen je manje strog Fisher LSD test. Pearsonov koeficijent korelacije je primijenjen kako bi se odredila korelacija između temperature tla na 5 i 10 cm dubine, te njihov odnos prema udjelu vlage u tlu. Korelacije između broja vrsta i brojnosti jedinki trčaka te mjerenih okolišnih čimbenika izračunate su pomoću Spearmanova koeficijenta korelacije. Analize su rađene pomoću programskog paketa Statistica, ver. 10.0 (STATSOFT INC. 2010). Utjecaj okolišnih čimbenika na zajednice trčaka na istraživanim staništima testiran je pomoću CCA analize (engl. *canonical correspondence analysis*) u programu CANOCO ver 4.5 (TER BRAAK i SMILAUER 2002).

5. REZULTATI

5.1. Fauna trčaka

Tijekom jednogodišnjeg istraživanja na svim postajama ukupno je sakupljeno 89 vrsta trčaka iz šest potporodica i 16 tribusa. Najveći broj vrsta pripada potporodici Harpalinae Bonelli, 1810 - 61 vrsta, a potom slijede potporodice Nebriinae Laporte, 1834 i Carabinae Latreille, 1802 svaka s po devet vrsta (Slika 15a, Tablica 2). Najbrojniji vrstama su tribusi Pterostichini Bonelli, 1810 (21 vrsta) i Harpalini (12 vrsta) (Slika 15b). Ulovljene vrste pripadaju u 32 roda, od kojih je vrstama najbrojniji rod *Amara* (11 vrsta), a potom slijede rodovi: *Pterostichus* Bonelli, 1810 (10 vrsta), *Harpalus* Latreille, 1802 (8 vrsta) i *Carabus* Linné, 1758 (7 vrsta). Prilikom istraživanja zabilježeno je šest novih vrsta trčaka za faunu Hrvatske, a to su: *Amara famelica* C. Zimmermann, 1832, *Bembidion inustum*, Jacquelin du Val, 1857, *Calathus luctuosus* Latreille, 1804, *Notiophilus quadripunctatus* Dejean, 1826, *Pterostichus subsinuatus* Dejean, 1828, i *Trechus amplicollis* Fairmaire, 1859. Ukupno je sakupljeno 31 574 jedinke trčaka.



Slika 15. Broj vrsta trčaka unutar: a) potporodica na istraživanim staništima; b) tribusa na istraživanim staništima tijekom 2009. godine.

Tablica 2: Sistematska pripadnost vrsta/podvrsta trčaka utvrđenih na istraživanom području.

Porodica: Carabidae Latreille, 1802

Potporodica: Nebriinae Laporte, 1834

Tribus: Nebriini Laporte, 1834

	Rod	Vrsta/podvrsta
1.	<i>Leistus</i> Frölich, 1799	<i>Leistus (Leistus) ferrugineus</i> Linné, 1758
2.		<i>Leistus (Leistus) nitidus</i> Duftschmid, 1812
3.		<i>Leistus (Leistus) piceus piceus</i> Frölich, 1799
4.		<i>Leistus (Pogonophorus) rufomarginatus</i> Duftschmid, 1812
5.		<i>Leistus (Pogonophorus) spinibarbis rufipes</i> Chaudoir, 1843
6.	<i>Nebria</i> Latreille, 1802	<i>Nebria (Alpaeus) dahlia dahlia</i> Duftschmid, 1812

Tribus: Notiophilini Motschulsky, 1850

7.	<i>Notiophilus</i> Duméril, 1806	<i>Notiophilus biguttatus</i> Fabricius, 1779
8.		<i>Notiophilus palustris</i> Duftschmid, 1812
9.		<i>Notiophilus quadripunctatus</i> Dejean, 1826

Potporodica: Carabinae Latreille, 1802

Tribus: Carabini Latreille, 1802

10.	<i>Carabus</i> Linné, 1758	<i>Carabus (Eucarabus) catenulatus catenulatus</i> Scopoli, 1763
11.		<i>Carabus (Megodontus) croaticus croaticus</i> Dejean, 1826
12.		<i>Carabus (Megodontus) violaceus azureus</i> Dejean, 1826
13.		<i>Carabus (Platycarabus) creutzeri creutzeri</i> Fabricius, 1801
14.		<i>Carabus (Platycarabus) irregularis irregularis</i> Fabricius, 1792
15.		<i>Carabus (Procrustes) coriaceus excavatus</i> Charpentier, 1825
16.		<i>Carabus (Tomocarabus) convexus convexus</i> Fabricius, 1775

Tribus: Cychrini Laporte, 1834

17.	<i>Cychrus</i> Fabricius, 1794	<i>Cychrus attenuatus attenuatus</i> Fabricius, 1792
18.		<i>Cychrus caraboides</i> Linné, 1758

Potporodica: Brachininae Bonelli, 1810

Tribus: Brachinini Bonelli, 1810

19.	<i>Aptinus</i> Bonelli, 1810	<i>Aptinus bombardia</i> Illiger, 1800
20.	<i>Brachinus</i> Weber, 1810	<i>Brachinus (Brachinus) crepitans</i> Linné, 1758

Potporodica: Scaritinae Bonelli, 1810

Tribus: Dyschiriini W. Kolbe, 1880

21.	<i>Reicheiodes</i> Ganglbauer, 1891	<i>Reicheiodes (Reicheiodes) rotundipennis rotundipennis</i> Chaudoir, 1843
-----	-------------------------------------	---

Tablica 2: Sistematska pripadnost vrsta/podvrsta trčaka utvrđenih na istraživanom području. Nastavak tablice s prethodne stranice.

Potporodica: Trechinae Bonelli, 1810

Tribus: Bembidiini Stephens, 1827

Subtribus: Bembidiina Stephens, 1827

Rod	Vrsta/podvrsta
22. <i>Bembidion</i> Latreille, 1802	<i>Bembidion (Metallina) lampros</i> Herbst, 1784
23.	<i>Bembidion (Metallina) properans</i> Stephens, 1828
24.	<i>Bembidion (Peryphanes) brunnicornis brunnicornis</i> Dejean, 1831
25.	<i>Bembidion (Sinechostictus) inustum</i> Jacquelin du Val, 1857

Tribus: Trechini Bonelli, 1810

26. <i>Trechus</i> Clairville, 1806	<i>Trechus (Trechus) amplipollis</i> Fairmaire, 1859
27.	<i>Trechus (Trechus) croaticus</i> Dejean, 1831
28.	<i>Trechus (Trechus) quadristriatus</i> Schrank, 1781

Potporodica: Harpalinae Bonelli, 1810

Tribus: Harpalini Bonelli, 1810

Subtribus: Harpalina Bonelli, 1810

29. <i>Harpalus</i> Latreille, 1802	<i>Harpalus (Harpalus) atratus</i> Latreille, 1804
30.	<i>Harpalus (Harpalus) caspius</i> Steven, 1806
31.	<i>Harpalus (Harpalus) honestus honestus</i> Duftschmid, 1812
32.	<i>Harpalus (Harpalus) laevipes</i> Zetterstedt, 1828
33.	<i>Harpalus (Harpalus) latus</i> Linné, 1758
34.	<i>Harpalus (Harpalus) luteicornis</i> Duftschmid, 1812
35.	<i>Harpalus (Harpalus) marginellus</i> Gyllenhal, 1827
36.	<i>Harpalus (Pseudophonus) rufipes</i> DeGeer, 1774
37. <i>Ophonus</i> Dejean, 1821	<i>Ophonus (Metophonus) puncticeps</i> Stephens, 1828
38.	<i>Ophonus (Metophonus) puncticollis</i> Paykull, 1798
39.	<i>Ophonus (Metophonus) schaubergerianus</i> Puel, 1937
40. <i>Trichotichnus</i> A. Morawitz, 1863	<i>Trichotichnus (Trichotichnus) laevicollis laevicollis</i> Duftschmid, 1812

Tribus: Lebiini Bonelli, 1810

Subtribus: Dromiina Bonelli, 1810

41. <i>Dromius</i> Bonelli, 1810	<i>Dromius (Dromius) agilis</i> Fabricius, 1787
42. <i>Microlestes</i> Schmidt-Göbel, 1846	<i>Microlestes minutulus</i> Goeze, 1777
43. <i>Paradromius</i> Fowler, 1887	<i>Paradromius (Manodromius) linearis linearis</i> Olivier, 1795

Tablica 2: Sistematska pripadnost vrsta/podvrsta trčaka utvrđenih na istraživanom području. Nastavak tablice s prethodne stranice.

Subtribus: Lebiina Bonelli, 1810		
Rod		Vrsta/podvrsta
44.	<i>Lebia</i> Latreille, 1802	<i>Lebia (Lamprias) chlorocephala</i> J.J. Hoffmann, 1803
Subtribus: Lionychina Jeannel, 1948		
45.	<i>Syntomus</i> Hope, 1838	<i>Syntomus obscuroguttatus</i> Duftschmid, 1812
46.		<i>Syntomus truncatellus</i> Linné, 1761
Tribus: Licinini Bonelli, 1810		
Subtribus: Licinina Bonelli, 1810		
47.	<i>Badister</i> Clairville, 1806	<i>Badister (Badister) meridionalis</i> Puel, 1925
48.	<i>Licinus</i> Latreille, 1802	<i>Licinus (Neorescius) hoffmannseggii</i> Panzer, 1803
Tribus: Panagaeini Bonelli, 1810		
49.	<i>Panagaeus</i> Latreille, 1802	<i>Panagaeus (Panagaeus) bipustulatus</i> Fabricius, 1775
Tribus: Platynini Bonelli, 1810		
50.	<i>Agonum</i> Bonelli, 1810	<i>Agonum (Agonum) sexpunctatum</i> Linné, 1758
51.	<i>Anchomenus</i> Bonelli, 1810	<i>Anchomenus (Anchomenus) dorsalis</i> Pontoppidan, 1763
52.	<i>Platynus</i> Bonelli, 1810	<i>Platynus (Batenus) scrobiculatus scrobiculatus</i> Fabricius, 1801
Tribus: Pterostichini Bonelli, 1810		
53.	<i>Abax</i> Bonelli, 1810	<i>Abax (Abacopercus) carinatus carinatus</i> Duftschmid, 1812
54.		<i>Abax (Abax) ovalis</i> Duftschmid, 1812
55.		<i>Abax (Abax) parallelepipedus parallelepipedus</i> Piller & Mitterpacher, 1783
56.	<i>Molops</i> Bonelli, 1810	<i>Molops (Molops) elatus elatus</i> Fabricius, 1801
57.		<i>Molops (Molops) ovipennis ovipennis</i> Chaudoir, 1847
58.		<i>Molops (Molops) piceus austriacus</i> Ganglbauer, 1889
59.		<i>Molops (Molops) striolatus</i> Fabricius, 1801
60.	<i>Poecilus</i> Bonelli, 1810	<i>Poecilus (Poecilus) lepidus lepidus</i> Leske, 1785
61.		<i>Poecilus (Poecilus) versicolor</i> Sturm, 1824
62.	<i>Pterostichus</i> Bonelli, 1810	<i>Pterostichus (Argutor) vernalis</i> Panzer, 1796
63.		<i>Pterostichus (Bothriopterus) oblongopunctatus oblongopunctatus</i> Fabricius, 1787
64.		<i>Pterostichus (Cheporus) burmeisteri burmeisteri</i> Heer, 1838
65.		<i>Pterostichus (Cryobius) subsinuatus</i> Dejean, 1828
66.		<i>Pterostichus (Feronidius) melas melas</i> Creutzer, 1799
67.		<i>Pterostichus (Oreophilus) variolatus carniolicus</i> Ganglbauer, 1891

Tablica 2: Sistematska pripadnost vrsta/podvrsta trčaka utvrđenih na istraživanom području. Nastavak tablice s prethodne stranice.

Rod		Vrsta/podvrsta
68.		<i>Pterostichus (Parahaptoderus) brevis brevis</i> Duftschmid, 1812
69.		<i>Pterostichus (Phonias) ovoideus ovoideus</i> Sturm, 1824
70.		<i>Pterostichus (Phonias) strenuus</i> Panzer, 1796
71.		<i>Pterostichus (Pterostichus) fasciatopunctatus fasciatopunctatus</i> Creutzer, 1799
72.	<i>Stomis</i> Clairville, 1806	<i>Stomis (Stomis) pumicatus pumicatus</i> Panzer, 1796
73.		<i>Stomis (Stomis) rostratus rostratus</i> Duftschmid, 1812
Tribus: Sphodrini Laporte, 1834		
Subtribus: Calathina Laporte, 1834		
74.	<i>Calathus</i> Bonelli, 1810	<i>Calathus (Calathus) fuscipes fuscipes</i> Goeze, 1777
75.		<i>Calathus (Calathus) luctuosus</i> Latreille, 1804
76.		<i>Calathus (Neocalathus) melanocephalus melanocephalus</i> Linné, 1758
77.		<i>Calathus (Neocalathus) micropterus</i> Duftschmid, 1812
Subtribus: Synuchina Lindroth, 1956		
78.	<i>Synuchus</i> Gyllenhal, 1810	<i>Synuchus (Synuchus) vivalis vivalis</i> Illiger, 1798
Tribus: Zabryini Bonelli, 1810		
Subtribus: Amarina C. Zimmermann, 1831		
79.	<i>Amara</i> Bonelli, 1810	<i>Amara (Amara) aenea</i> DeGeer, 1774
80.		<i>Amara (Amara) communis</i> Panzer, 1797
81.		<i>Amara (Amara) convexior</i> Stephens, 1828
82.		<i>Amara (Amara) curta</i> Dejean, 1828
83.		<i>Amara (Amara) famelica</i> C. Zimmermann, 1832
84.		<i>Amara (Amara) lunicollis</i> Schiødte, 1837
85.		<i>Amara (Amara) montivaga</i> Sturm, 1825
86.		<i>Amara (Amara) nitida</i> Sturm, 1825
87.		<i>Amara (Amara) ovata</i> Fabricius, 1792
88.		<i>Amara (Curtonotus) aulica</i> Panzer, 1796
89.		<i>Amara (Percosia) equestris equestris</i> Duftschmid, 1812

5.2. Utjecaj ekotona na zajednicu trčaka

5.2.1. Određivanje ekotona

Ekoton između dvaju susjednih staništa (šume i livade) određen je na temelju analize hijerarhijskog klasteriranja pri čemu se kao mjera sličnosti koristio Bray-Curtisov indeks. Podaci brojnosti vrsta transformirani su slijedom: drugi korijen, četvrti korijen, logaritam. Klaster analiza je provedena na nizu setova podataka. Podatci su se razlikovali prema: korištenom setu podataka (analize provedene na cjelokupnom sastavu zajednice trčaka i na sastavu zajednica iz kojih su isključene vrste trčaka koje su zastupljene u ukupnom ulovu s manje od 20 jedinki) i postajama (sumarni podaci i replikatne postaje). Na temelju svih analiziranih rezultata detektirana su tri područja ili staništa: ekoton, unutrašnjost šume i livada. Područje ekotona obuhvaćalo je postaje smještene na samom šumskom rubu i postaju smještenu 15 m u unutrašnjost šume. Unutrašnjost šume činile su postaje udaljene 30, 45 i 60 m od šumskog ruba, dok su livadu činile postaje smještene 15, 30, 45 i 60 m od šumskog ruba.

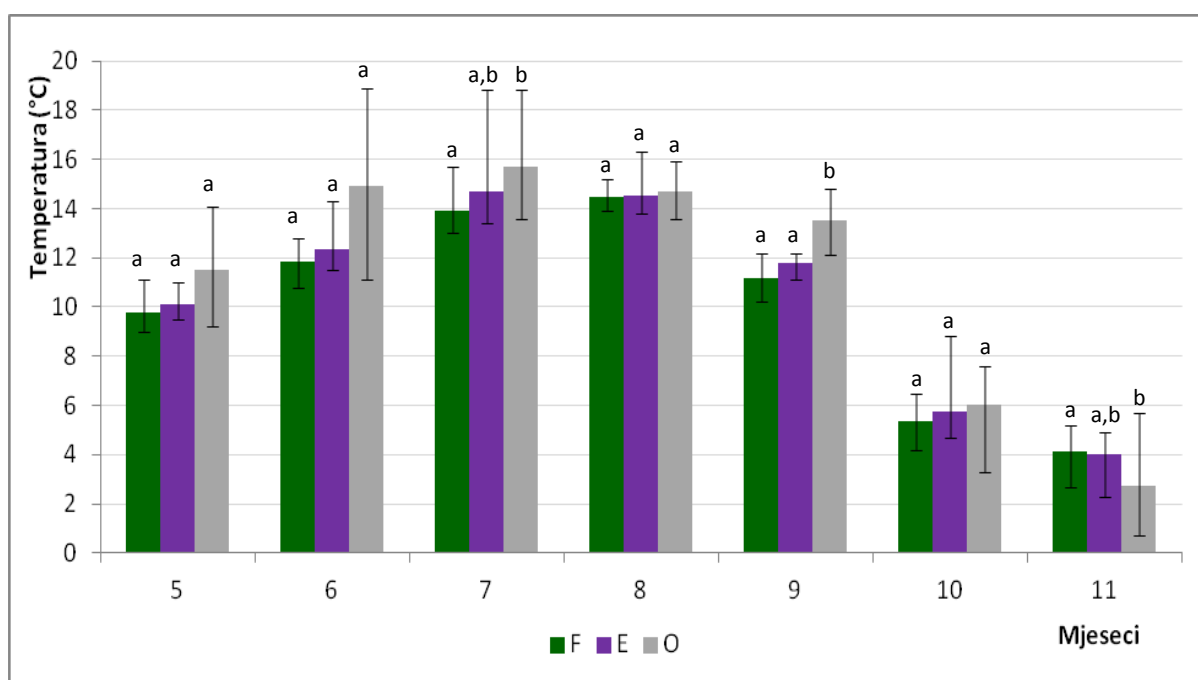
5.2.2. Analiza okolišnih čimbenika

5.2.2.1. Temperatura tla na 5 cm dubine

Temperatura tla mjerena na dubini od 5 cm tijekom 2009. godine kretala se u rasponu od 0,7°C izmjerenih na livadi u studenom do 18,9°C izmjerenih u lipnju također na livadi. Upravo su na livadi zabilježene najveće razlike između maksimalne i minimalne temperature tla (18,2°C), a potom slijedi ekoton (16,5°C) (Tablica 3). Temperatura tla (srednje vrijednosti) raste na svim istraživanim staništima od svibnja do kolovoza, a potom njene vrijednosti padaju (Slika 16). Tijekom cijelog razdoblja istraživanja temperatura tla je bila najstabilnija u unutrašnjosti šume, gdje su zabilježene najmanje razlike između maksimalne i minimalne temperature (13°C) (Tablica 3). Najveći koeficijent varijacije zabilježen je na livadi (52,1%) u studenom, a najmanji u unutrašnjosti šume (2,3%) u kolovozu (Tablica 3). Vrijednosti koeficijenta varijacije bile su najujednačenije u unutrašnjosti šume, a koeficijent se kretao od 2,3% u kolovozu do 18,8% u studenom.

Podaci temperature tla na 5 cm dubine nisu imali normalnu raspodjelu, ali je na histogramu uočeno da postoje mala odstupanja od normalne raspodjele te je provedena 2-way ANOVA za postaje i mjesece s obzirom na izmjerene vrijednosti temperature tla (Slika 16). Ista analiza je pokazala da postoje statistički značajne razlike u temperaturi tla između istraživanih postaja (d.f.= 1,2, F=51,47, p<0,001), mjeseca (d.f.= 1,6, F=889,15, p<0,001) i mjeseca-postaja (d.f.= 1,12, F=12,39, p<0,001). Prema Unequal N HSD *post-hoc* testu temperatura tla bila je statistički značajno viša na

livadi nego li na ekotonu ($p < 0,001$) i u unutrašnjosti šume ($p < 0,001$). Nasuprot tome, razlike u temperaturi tla na ekotonu i u unutrašnjosti šume nisu bile statistički značajne (Unequal N HSD *post-hoc* test, $p > 0,05$). Mjesečne oscilacije temperature tla bile su statistički značajne tijekom svih istraživanih mjeseci (Unequal N HSD *post-hoc* test, $p < 0,001$), osim između mjeseca srpnja i kolovoza kada su temperature ujednačenije te primjena istog testa nije pokazala statistički značajne razlike u temperaturi tla ($p > 0,05$). Temperatura tla nije se statistički značajno razlikovala na istraživanim staništima u mjesecu svibnju, kolovozu i listopadu ($p > 0,05$), dok su u ostalim mjesecima zabilježene značajne razlike (Slika 16). Zanimljivo je istaknuti kako je temperatura tla na ekotonu sličnija temperaturi tla u unutrašnjosti šume te se izmjerene vrijednosti nisu statistički značajno razlikovale ni u jednom mjesecu (Unequal N HSD *post-hoc* test, $p > 0,05$).



Slika 16. Srednje vrijednosti, minimumi i maksimumi temperature tla izmjerene na dubini od 5 cm na istraživanim postajama tijekom 2009. godine. Legenda: F-unutrašnjost šume, E-ekoton, O-livada. Različita slova (a, b) označavaju podatke koji se statistički značajno razlikuju unutar istog mjeseca na osnovu Unequal N HSD *post-hoc* testa provedenog nakon 2-way ANOVA analize.

Tablica 3. Zbirni podaci za temperaturu tla izmjerenu na 5 cm dubine (°C) na istraživanim staništima tijekom 2009. godine. Masno otisnute vrijednosti su minimumi ili maksimumi rezultata opisne statistike.

Stanište	Mjeseci						
UNUTRAŠNJOST ŠUME	svibanj	lipanj	srpanj	kolovoz	rujan	listopad	studeni
Minimum	9,0	10,8	13,0	13,9	10,2	4,2	2,7
Maksimum	11,1	12,8	15,7	15,2	12,2	6,5	5,2
Srednja vrijednost	9,8	11,9	13,9	14,5	11,2	5,3	4,2
Standardna devijacija	0,5	0,6	0,8	0,3	0,4	0,7	0,8
Standardna pogreška	0,1	0,1	0,2	0,1	0,1	0,2	0,2
Koeficijent varijacije (%)	5,2	5,1	5,7	2,3	3,6	12,8	18,8

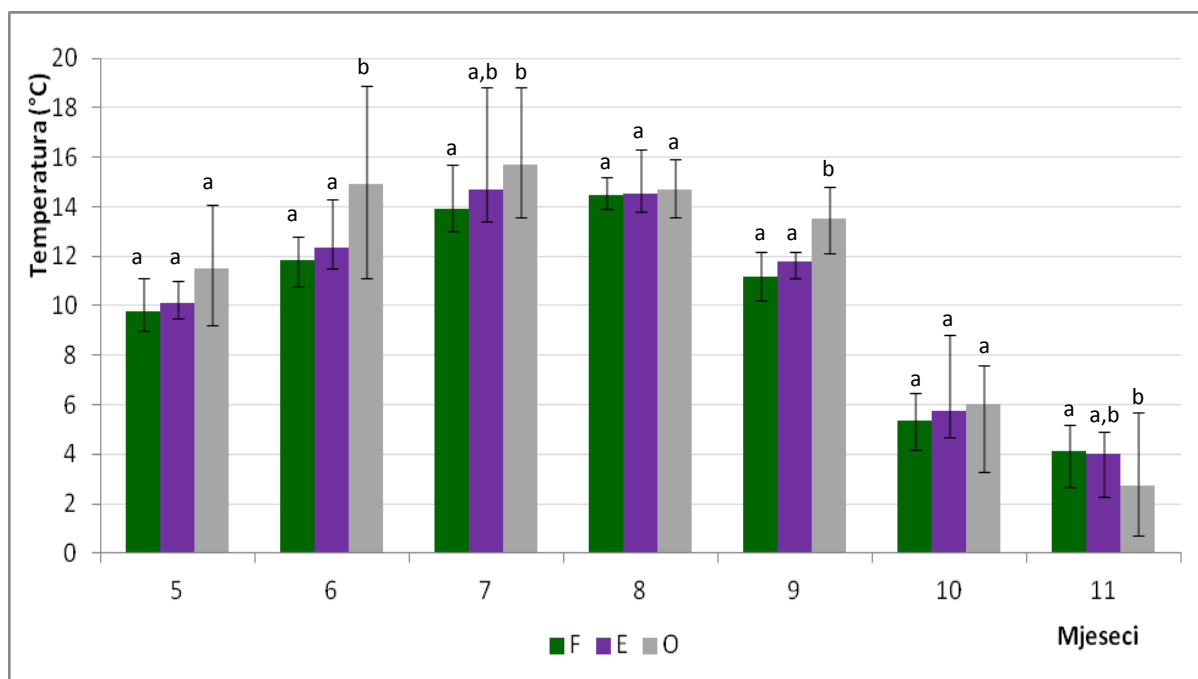
EKOTON	svibanj	lipanj	srpanj	kolovoz	rujan	listopad	studeni
Minimum	9,5	11,5	13,4	13,8	11,1	4,7	2,3
Maksimum	11,0	14,3	18,8	16,3	12,2	8,8	4,9
Srednja vrijednost	10,1	12,3	14,7	14,6	11,8	5,8	4,0
Standardna devijacija	0,4	0,7	1,6	0,6	0,3	1,0	0,9
Standardna pogreška	0,1	0,2	0,5	0,2	0,1	0,3	0,3
Koeficijent varijacije (%)	4,0	5,7	11,0	4,2	2,8	17,8	22,6

LIVADA	svibanj	lipanj	srpanj	kolovoz	rujan	listopad	studeni
Minimum	9,2	11,1	13,6	13,6	12,1	3,3	0,7
Maksimum	14,1	18,9	18,8	15,9	14,8	7,6	5,7
Srednja vrijednost	11,5	14,9	15,7	14,7	13,5	6,0	2,7
Standardna devijacija	1,1	2,0	1,5	0,6	0,6	1,1	1,4
Standardna pogreška	0,2	0,4	0,3	0,1	0,1	0,2	0,3
Koeficijent varijacije (%)	10,0	13,6	9,3	3,8	4,6	17,5	52,1

5.2.2.2. Temperatura tla na 10 cm dubine

Temperatura tla na 10 cm dubine (srednje vrijednosti) pokazala je isti trend kretanja kao i temperatura tla izmjerena na 5 cm dubine (srednje vrijednosti) (Slike 16 i 17). Temperatura tla kretala se u rasponu od 1°C izmjerenih na livadi u studenom do 17,2°C izmjerenih na ekotonu u srpnju tijekom 2009. godine. Najveće oscilacije zabilježene su na livadi, gdje je razlika između maksimalne i minimalne temperature iznosila 15,5°C. Nasuprot tome, u unutrašnjosti šume su zabilježene najmanje razlike između minimalne i maksimalne temperature (12,4°C). Temperatura tla je bila viša na ekotonu, nego li u unutrašnjosti šume, a niža u odnosu na livadu. Minimalni koeficijent varijacije zabilježen je na ekotonu, a iznosio je 2,8% (Tablica 4). Maksimalni koeficijent varijacije iznosio je 42,1%, a zabilježen je na livadi u studenom (Tablica 4).

Podaci temperature tla izmjerene na 10 cm dubine nisu slijedili normalnu raspodjelu, ali je na histogramu uočeno da postoje mala odstupanja od normalne raspodjele te je provedena 2-way ANOVA za postaje i mjesece obzirom na izmjerene vrijednosti temperature tla (Slika 17). 2-way ANOVA je pokazala da postoje statistički značajne razlike u temperaturi tla obzirom na istraživane postaje (d.f.= 1,2, $F=54,91$, $p<0,001$), mjesece (d.f.= 1,6, $F=1114,27$, $p<0,001$) i postaje-mjesece (d.f.= 1,12, $F=12,27$, $p<0,001$). Primijenjeni Unequal N HSD *post-hoc* test je pokazao da je temperatura tla bila statistički značajno viša na livadi nego li na ekotonu ($p<0,001$) i u unutrašnjosti šume ($p<0,001$). Međutim, prema istom testu nisu zabilježene statistički značajne razlike u temperaturi tla između ekotona i unutrašnjosti šume ($p>0,05$). Analiza vremenske serije pokazala je kako temperatura tla statistički značajno raste ili pada tijekom istraživanih mjeseci (Unequal N HSD *post-hoc* test, $p<0,001$). Izuzetak predstavljaju mjeseci lipanj i rujan, te srpanj i kolovoz, između kojih vrijednosti temperature tla ne pokazuju statistički značajno odstupanje (Unequal N HSD *post-hoc* test, $p>0,05$). Vrijednosti temperature tla na ekotonu sličnije su vrijednostima izmjerenim u unutrašnjosti šume, te nema statistički značajnih razlika u temperaturi tla tijekom cijelog razdoblja istraživanja (Unequal N HSD *post-hoc* test, $p>0,05$) (Slika 17). Dakle, moguće je zaključiti kako temperature tla na obje mjerene dubine pokazuju isti obrazac obzirom na istraživana staništa.



Slika 17. Srednje vrijednosti, minimumi i maksimumi temperature tla izmjerene na dubini od 10 cm na istraživanim postajama tijekom 2009. godine. Legenda: F-unutrašnjost šume, E-ekoton, O-livada. Različita slova (a, b) označavaju podatke koji se statistički značajno razlikuju unutar istog mjeseca na osnovu Unequal N HSD *post-hoc* testa provedenog nakon 2-way ANOVA analize.

Tablica 4. Zbirni podaci za temperaturu tla izmjerenu na 10 cm dubine (°C) na istraživanim staništima tijekom 2009. godine. Masno otisnute vrijednosti su minimumi ili maksimumi rezultata opisne statistike.

Stanište	Mjeseci						
UNUTRAŠNOST ŠUME	svibanj	lipanj	srpanj	kolovoz	rujan	listopad	studeni
Minimum	8,5	9,6	11,9	13,5	10,6	4,6	2,7
Maksimum	10,1	12,3	14,7	15,1	12,2	6,7	5,0
Srednja vrijednost	9,3	11,1	13,3	14,3	11,5	5,9	4,0
Standardna devijacija	0,5	0,7	0,8	0,5	0,4	0,7	0,7
Standardna pogreška	0,1	0,2	0,2	0,1	0,1	0,2	0,2
Koeficijent varijacije (%)	5,1	6,6	6,0	3,5	3,1	11,5	16,5

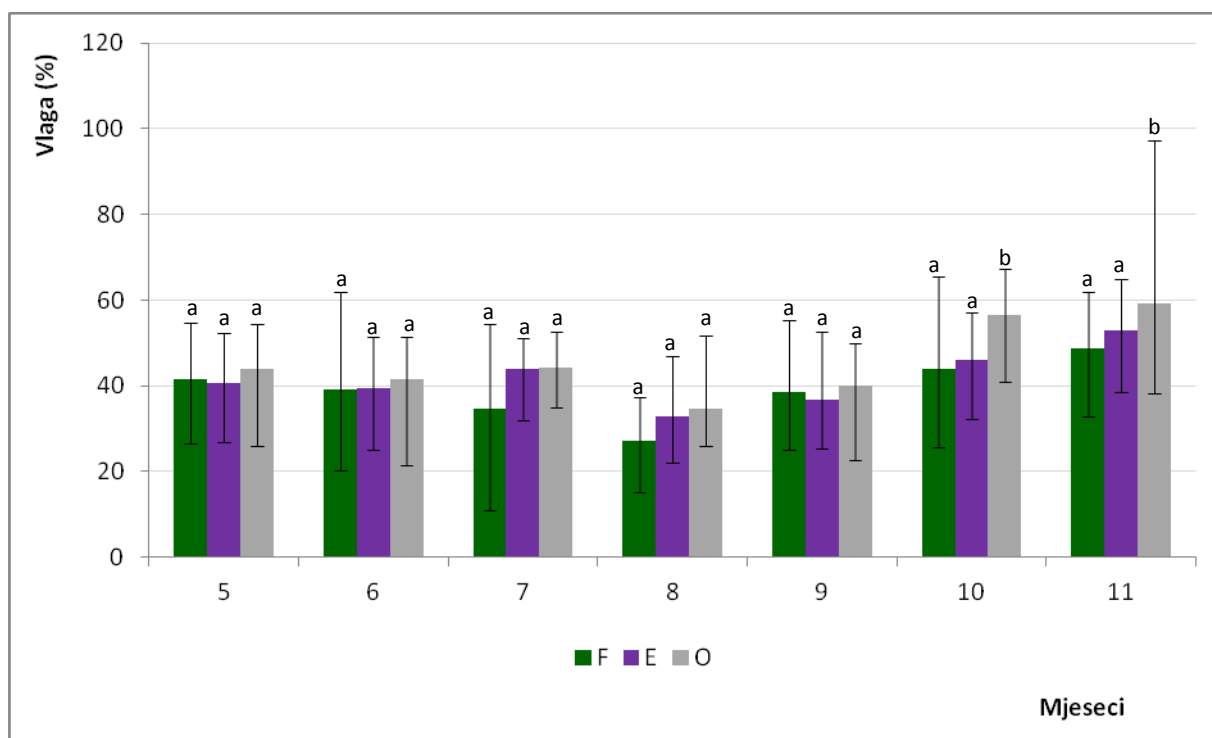
EkOTON	svibanj	lipanj	srpanj	kolovoz	rujan	listopad	studeni
Minimum	8,9	10,4	12,7	13,7	11,3	5,1	2,4
Maksimum	9,9	13,1	17,2	15,3	12,5	8,3	4,7
Srednja vrijednost	9,4	11,6	13,7	14,3	12,1	6,1	3,9
Standardna devijacija	0,4	0,7	1,2	0,4	0,3	0,8	0,8
Standardna pogreška	0,1	0,2	0,3	0,1	0,1	0,2	0,2
Koeficijent varijacije (%)	4,1	5,8	8,5	3,1	2,8	12,8	19,5

LIVADA	svibanj	lipanj	srpanj	kolovoz	rujan	listopad	studeni
Minimum	9,0	11,1	13,2	13,6	12,2	3,5	1,0
Maksimum	13,0	15,8	16,5	15,9	14,8	9,3	5,6
Srednja vrijednost	10,8	13,7	14,7	14,6	13,6	6,1	2,9
Standardna devijacija	1,0	1,4	0,9	0,6	0,6	1,1	1,2
Standardna pogreška	0,2	0,3	0,2	0,1	0,1	0,2	0,2
Koeficijent varijacije (%)	9,1	10,5	6,0	3,8	4,5	18,4	42,1

5.2.2.3. Vлага tla

Vлага u tlu kretala se u rasponu od 10,9% izmjerenih u unutrašnjosti šume do 97,3% na livadi tijekom 2009. godine (Tablica 5). Minimalna vrijednost vlage u tlu zabilježena je u unutrašnjosti šume, a maksimalna vrijednost na livadi (Tablica 5). Razlike između maksimalne i minimalne vrijednosti vlage u tlu veće su na livadi (65,9%) nego li na ekotonu (42,7%) ili u unutrašnjosti šume (54,6%). Općenito vlaga u tlu (srednje vrijednosti) pada od svibnja do kolovoza, a potom njene vrijednosti rastu (Slika 18). Tijekom cijelog razdoblja istraživanja vrijednosti vlage u tlu bile su veće na livadi nego li na ekotonu ili u unutrašnjosti šume (Slika 18). Vrijednosti koeficijenta varijacije bile su ujednačene i na livadi i na ekotonu (Tablica 5). Najveći koeficijent varijacije zabilježen je u unutrašnjosti šume, a iznosio je 34,8%.

Podaci vlage tla imali su normalnu raspodjelu (Shapiro-Wilk test, $W=0,987$, $p>0,05$), te je provedena analiza varijance na originalnim vrijednostima. 2-way ANOVA je pokazala da se vrijednosti vlage u tlu statistički značajno razlikuju između istraživanih postaja (d.f.= 1,2, $F=23,439$, $p<0,001$). Prema *post-hoc* Unequal N HSD testu vlaga u tlu se statistički značajno razlikuje između livade i ekotona ($p<0,01$), te livade i unutrašnjosti šume ($p<0,001$). Razlike između unutrašnjosti šume i ekotona nisu bile statistički značajne (Unequal N HSD *post-hoc* test, $p>0,05$). Analiza vremenske serije pokazala je statistički značajne razlike u vlazi tla obzirom na analizirane mjeseci (d.f.= 1,12, $F=1,996$, $p<0,05$). Međutim, na temelju *post-hoc* Unequal N HSD testa moglo se uočiti da se vlaga u tlu statistički značajno razlikuje u dijelu mjeseci, dok druga skupina mjeseci ne pokazuje takav obrazac (Tablica 6). Također, obzirom na postaje-mjeseci vlaga tla većinom se nije statistički značajno razlikovala na istraživanim staništima (Slika 18).



Slika 18. Srednje vrijednosti, minimumi i maksimumi vlage u tlu izmjerene na dubini od 15 cm na istraživanim postajama tijekom 2009. godine. Legenda: F-unutrašnjost šume, E-ekoton, O-livada. Različita slova (a, b) označavaju podatke koji se statistički značajno razlikuju unutar istog mjeseca na osnovu Unequal N HSD *post-hoc* testa provedenog nakon 2-way ANOVA analize.

Tablica 5. Zbirni podaci za vlagu tla (%) izmjerenu na 15 cm dubine na istraživanim staništima tijekom 2009. godine. Masno otisnute vrijednosti su minimumi ili maksimumi rezultata opisne statistike.

Stanište	Mjeseci						
UNUTRAŠNOST ŠUME	svibanj	lipanj	srpanj	kolovoz	rujan	listopad	studen
Minimum	26,7	20,3	10,9	15,2	25,1	25,7	33,0
Maksimum	54,6	61,9	54,3	37,3	55,4	65,5	61,9
Srednja vrijednost	41,5	39,2	34,8	27,2	38,5	44,0	48,6
Standardna devijacija	8,3	11,9	12,1	6,3	8,4	10,1	8,2
Standardna pogreška	1,9	2,8	2,8	1,5	2,0	2,4	1,9
Koeficijent varijacije (%)	19,9	30,3	34,8	23,1	21,9	22,9	16,9

EkOTON	svibanj	lipanj	srpanj	kolovoz	rujan	listopad	studen
Minimum	26,9	25,0	31,9	22,1	25,4	32,2	38,7
Maksimum	52,3	51,4	51,0	47,1	52,5	57,2	64,8
Srednja vrijednost	40,7	39,4	43,8	32,8	36,8	46,2	52,9
Standardna devijacija	7,2	7,8	5,9	7,1	8,3	8,1	7,2
Standardna pogreška	2,1	2,3	1,7	2,0	2,4	2,3	2,1
Koeficijent varijacije (%)	17,8	19,9	13,6	21,6	22,6	17,6	13,5

LIVADA	svibanj	lipanj	srpanj	kolovoz	rujan	listopad	studen
Minimum	25,9	21,4	35,1	26,1	22,8	40,9	38,4
Maksimum	54,5	51,4	52,5	51,8	49,9	67,3	97,3
Srednja vrijednost	43,9	41,6	44,2	34,8	40,1	56,4	59,2
Standardna devijacija	6,7	7,1	4,7	5,8	7,7	7,4	11,7
Standardna pogreška	1,4	1,4	1,0	1,2	1,6	1,5	2,4
Koeficijent varijacije (%)	15,2	17,0	10,6	16,6	19,2	13,1	19,8

 Tablica 6. Rezultati Unequal N HSD *post-hoc* testa (p) za razlike između mjeseci s obzirom na vlagu tla provedenog nakon 2-way ANOVA analize. Statistički značajne razlike ($p < 0,05$) su masno otisnute.

	svibanj	lipanj	srpanj	kolovoz	rujan	listopad	studen
svibanj		0,856738	0,971619	0,000026	0,271049	0,000060	0,000026
lipanj	0,856738		0,999754	0,000027	0,963241	0,000026	0,000026
srpanj	0,971619	0,999754		0,000026	0,833672	0,000026	0,000026
kolovoz	0,000026	0,000027	0,000026		0,000263	0,000026	0,000026
rujan	0,271049	0,963241	0,833672	0,000263		0,000026	0,000026
listopad	0,000060	0,000026	0,000026	0,000026	0,000026		0,112328
studen	0,000026	0,000026	0,000026	0,000026	0,000026	0,112328	

5.2.2.4. pH tla

pH vrijednosti tla tijekom razdoblja istraživanja kretale su se u rasponu od 5,0 do 6,8 (Tablica 7). Minimalna vrijednost pH izmjerena je u unutrašnjosti šume i na ekotonu, a maksimalna u unutrašnjosti šume. Najmanje varijacije zabilježene su na livadi (koeficijent varijacije iznosi 8,2%).

Normalna raspodjela podataka za pH(H₂O) (Shapiro-Wilk test, W=0,933, p>0,05) i pH(KCl) (Shapiro-Wilk test, W=0,938 p>0,05) omogućila je parametrijsku analizu. ANOVA je pokazala da ne postoje statistički značajne razlike u pH(H₂O) (d.f.= 1,2, F=0,641, p>0,05) i pH(KCl) (d.f.= 1,2, F=0,589, p>0,05) obzirom na istraživana staništa.

Tablica 7. Zbirni podaci za pH tla na istraživanim staništima tijekom 2009. godine. Masno otisnute vrijednosti su minimumi ili maksimumi rezultata opisne statistike. U donjem dijelu tablice su prikazani rezultati analize varijance (1-way).

	UNUTRAŠNOST ŠUME		EKOTON		LIVADA	
	pH (H ₂ O)	pH (KCl)	pH (H ₂ O)	pH (KCl)	pH (H ₂ O)	pH (KCl)
Minimum	5,0	4,0	5,0	4,0	5,2	4,4
Maksimum	6,8	6,3	6,3	5,8	6,5	6,1
Srednja vrijednost	5,9	5,3	5,5	4,8	5,9	5,2
Standardna devijacija	0,8	1,0	0,6	0,7	0,5	0,6
Standardna pogreška	0,3	0,4	0,3	0,4	0,2	0,2
Koeficijent varijacije (%)	13,4	19,3	10,8	15,7	8,2	11,2

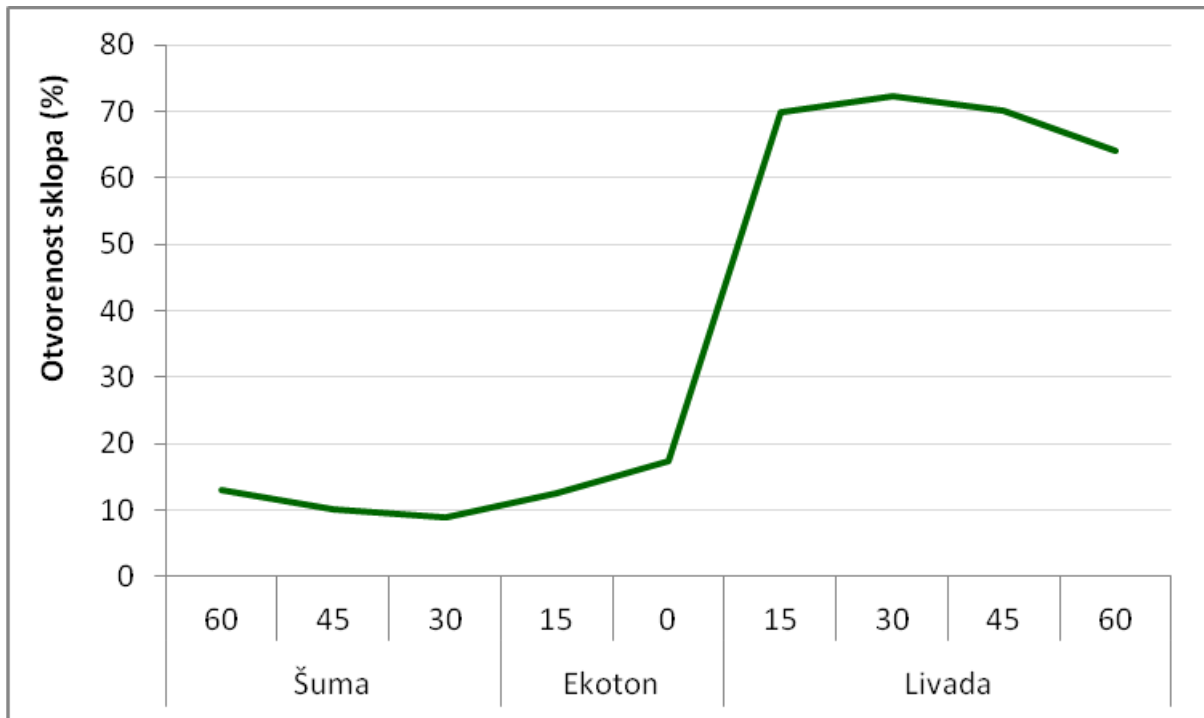
ANOVA (1-way) (postaje)	df Effect	MS Effect	df Error	MS Error	F	p
pH (H ₂ O)	2	0,245	15	0,383	0,641	0,540
pH (KCl)	2	0,362	15	0,615	0,589	0,567

5.2.2.5. Otvorenost sklopa

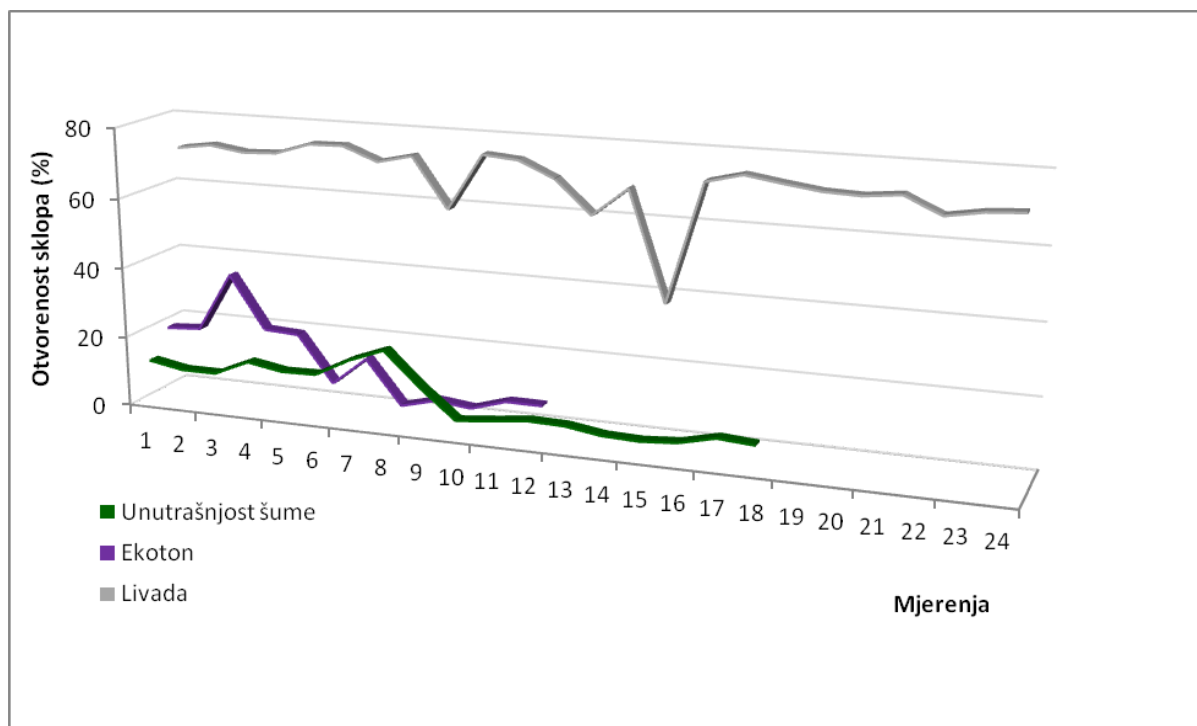
U unutrašnjosti šume je otvorenost sklopa bila najmanja, a suprotan rezultat zabilježen je za otvoreno livadno stanište. Općenito duž šumsko-livadnog gradijenta otvorenost sklopa raste od unutrašnjosti šume prema livadi (Slika 19). Fluktuacije otvorenosti sklopa u unutrašnjosti šume i na livadi su više-manje ujednačene (Slika 20). Izuzetak predstavlja jedna postaja na livadi u čijoj se neposrednoj blizini nalazi solitarno stablo smreke koje raste na livadi. Otvorenost sklopa na ekotonu je znatno varijabilnija, a vrijednosti se kreću u rasponu od 4,05 do 37,08% (Tablica 8). Koeficijent varijacije bio je jako visok na ekotonu, gdje je iznosio 65,31%. Nasuprot tome, na livadi je koeficijent varijacije bio najmanji, svega 11,31%.

REZULTATI

Podaci otvorenosti sklopa nisu slijedili normalnu raspodjelu (Shapiro-Wilk test, $W=0,774$, $p<0,05$), a ista nije postignuta ni nakon provedenih transformacija. Neparametrijski Kruskal-Wallis test je pokazao da postoje statistički značajne razlike u otvorenosti sklopa između istraživanih staništa ($H(2, N=54)=39,652$, $p<0,001$). Prema testu multiple usporedbe otvorenost sklopa bila je statistički značajno veća na livadi nego li u unutrašnjosti šume ($p<0,001$) i na ekotonu ($p<0,001$). Međutim, razlike u otvorenosti sklopa između ekotona i unutrašnjosti šume nisu bile statistički značajne (test multiple usporedbe, $p>0,05$).



Slika 19. Otvorenost sklopa duž šumsko-livadnog gradijenta. Prikaz se temelji na srednjim vrijednostima otvorenosti sklopa istraživanih postaja. Brojevi na x osi prikazuju udaljenost (m) od uklopljenog šumskog ruba prema unutrašnjosti šume i livadi.



Slika 20. Otvorenost sklopa duž šumsko-livadnog gradijenta. Brojevi na x osi prikazuju sva mjerenja otvorenosti sklopa na istraživanim staništima tijekom 2009. godine.

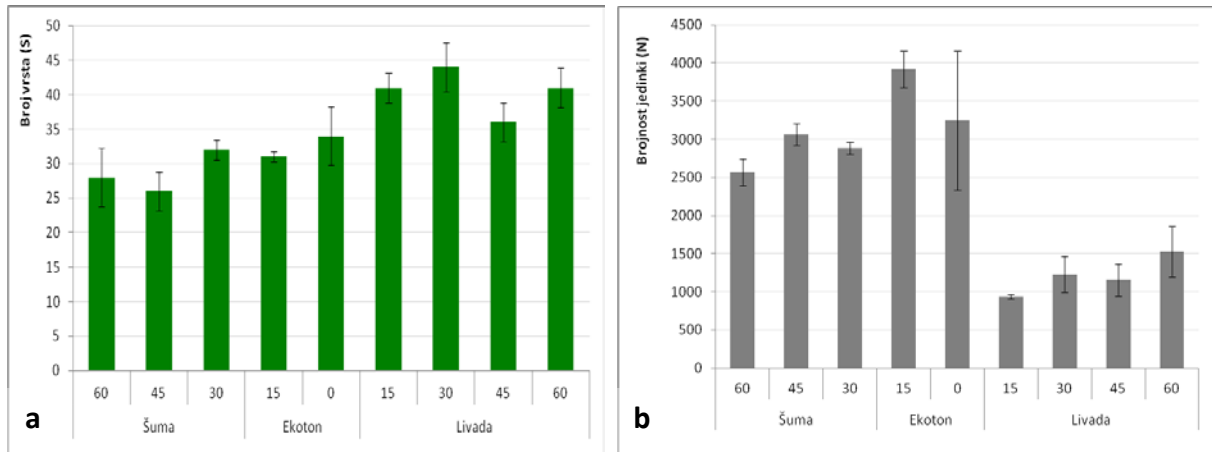
Tablica 8. Zbirni podaci za otvorenost sklopa na istraživanim staništima tijekom 2009. godine. Masno otisnute vrijednosti su minimumi ili maksimumi rezultata opisne statistike.

	UNUTRAŠNOST ŠUME	EKOTON	LIVADA
Minimum	5,15	4,05	37,37
Maksimum	22,88	37,08	74,71
Srednja vrijednost	10,67	14,91	69,02
Standardna devijacija	5,07	9,74	7,80
Standardna pogreška	1,20	2,81	1,59
Koeficijent varijacije (%)	47,54	65,31	11,31

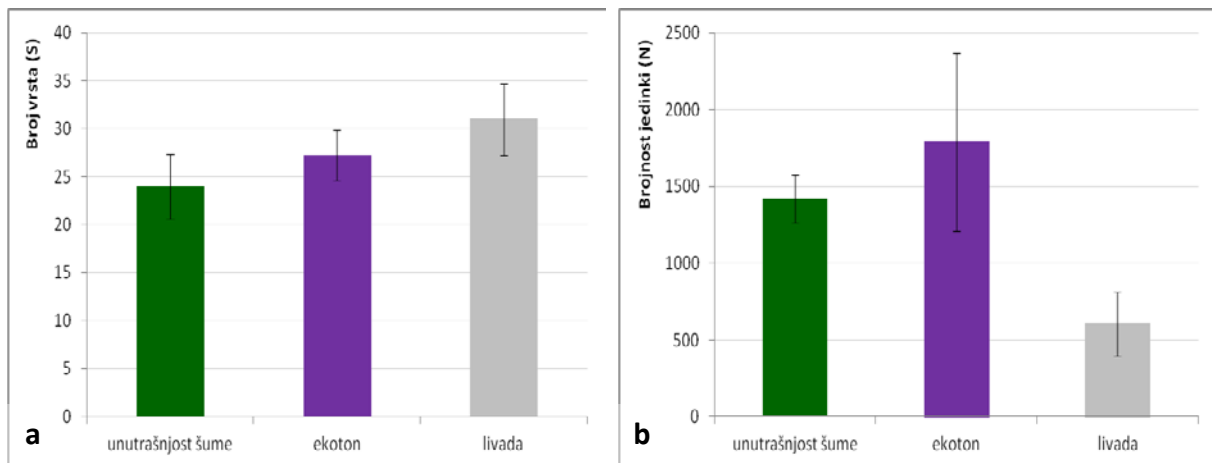
5.2.3. Sastav i struktura zajednice trčaka duž ekotona

Duž šumsko-livadnog gradijenta ukupno je sakupljeno 66 vrsta i 20 526 jedinki trčaka. Broj vrsta trčaka raste od unutrašnjosti šume prema ekotonu, a isti trend se nastavlja od ekotona prema livadi (Slika 21a). Najveći broj vrsta trčaka sakupljen je na livadi, njih 58 vrsta, potom slijedi ekoton s 38 vrsta, te unutrašnjost šume s ukupno 36 vrsta. Akumulacijska i rarefakcijska krivulja dosegle su asimptotu, te je moguće uspoređivati zajednice trčaka na istraživanim staništima obzirom na

bogatstvo svojiti (Prilog 3a). Srednje vrijednosti broja vrsta trčaka su veće na ekotonu nego li u unutrašnjosti šume, a manje nego li na livadi (Slika 22a). Brojnost jedinki trčaka (srednja vrijednost) je veća na ekotonu nego li u unutrašnjosti šume i na livadi (Slika 21b). Nadalje, brojnost jedinki trčaka raste također od unutrašnjosti šume prema ekotonu, ali nakon zone ekotona dolazi do drastičnog smanjenja brojnosti jedinki trčaka na livadi (Slika 22b, Tablica 9).



Slika 21. a) Broj vrsta trčaka (± SD) duž šumsko-livadnog gradijenta; b) Brojnosti jedinki trčaka (± SD) duž šumsko-livadnog gradijenta. Brojevi na x osi prikazuju udaljenost (m) od uklopljenog šumskog ruba prema unutrašnjosti šume i livadi.



Slika 22. a) Broj vrsta trčaka (srednja vrijednost ± SD) u unutrašnjosti šume, na ekotonu i livadi; b) Brojnosti jedinki trčaka (srednja vrijednost ± SD) u unutrašnjosti šume, na ekotonu i livadi.

Tablica 9. Ukupna brojnost trčaka na istraživanim staništima tijekom 2009. godine. Legenda: S-broj vrsta, N-brojnost jedinki, Σ-suma broja jedinki, %-udio u ukupnoj brojnosti.

Vrsta	UNUTRAŠNJOST ŠUME	EKOTON	LIVADA	Σ	%
<i>Abax carinatus</i>	1		2	3	0,015
<i>Abax ovalis</i>	683	787	958	2 428	11,829
<i>Abax parallelepipedus</i>	41	25	6	72	0,351
<i>Agonum sexpunctatum</i>			2	2	0,010
<i>Amara aenea</i>			2	2	0,010
<i>Amara aulica</i>		1	155	156	0,760
<i>Amara communis</i>	1		3	4	0,019
<i>Amara convexior</i>	1	4	13	18	0,088
<i>Amara curta</i>			2	2	0,010
<i>Amara equestris</i>	1	3	81	85	0,414
<i>Amara famelica</i>			1	1	0,005
<i>Amara lunicollis</i>			2	2	0,010
<i>Amara montivaga</i>			33	33	0,161
<i>Amara nitida</i>	2	4	148	154	0,750
<i>Amara ovata</i>			2	2	0,010
<i>Aptinus bombardia</i>	599	1 142	348	2 089	10,177
<i>Bembidion lampros</i>	3	3	198	204	0,994
<i>Bembidion properans</i>		1	38	39	0,190
<i>Calathus fuscipes</i>			14	14	0,068
<i>Calathus luctuosus</i>		2	171	173	0,843
<i>Calathus melanocephalus</i>			36	36	0,175
<i>Carabus catenulatus</i>	13	22	14	49	0,239
<i>Carabus convexus</i>			1	1	0,005
<i>Carabus croaticus</i>	57	17	4	78	0,380
<i>Carabus irregularis</i>	1	1		2	0,010
<i>Carabus violaceus</i>	59	118	72	249	1,213
<i>Cychrus attenuatus</i>	276	108	22	406	1,978
<i>Harpalus atratus</i>			1	1	0,005
<i>Harpalus laevipes</i>			1	1	0,005
<i>Harpalus latus</i>	1		6	7	0,034
<i>Harpalus luteicornis</i>			2	2	0,010
<i>Harpalus marginellus</i>			56	56	0,273
<i>Harpalus rufipes</i>	2	1	30	33	0,161
<i>Lebia chlorocephala</i>			2	2	0,010
<i>Leistus nitidus</i>	48	22	1	71	0,346
<i>Leistus piceus</i>	19	15		34	0,166
<i>Licinus hoffmannseggii</i>	28	25	3	56	0,273
<i>Molops elatus</i>	60	56	167	283	1,379

REZULTATI

Tablica 9. Ukupna brojnost trčaka na istraživanim staništima tijekom 2009. godine. Legenda: S-broj vrsta, N-brojnost jedinki, Σ -suma broja jedinki, %-udio u ukupnoj brojnosti. *Nastavak tablice s prethodne stranice.*

Vrsta	UNUTRAŠNJOST ŠUME	EKOTON	LIVADA	Σ	%
<i>Molops ovipennis</i>	61	10	5	76	0,370
<i>Molops piceus</i>	81	48	21	150	0,731
<i>Molops striolatus</i>	108	185	533	826	4,024
<i>Nebria dahlii</i>	5 513	3 957	478	9 948	48,465
<i>Notiophilus biguttatus</i>	11	18		29	0,141
<i>Notiophilus palustris</i>	1		3	4	0,019
<i>Notiophilus quadripunctatus</i>		1		1	0,005
<i>Ophonus puncticeps</i>			2	2	0,010
<i>Panagaeus bipustulatus</i>		2	6	8	0,039
<i>Paradromius linearis</i>			1	1	0,005
<i>Platynus scrobiculatus</i>	163	9		172	0,838
<i>Poecilus lepidus</i>			3	3	0,015
<i>Poecilus versicolor</i>	2		433	435	2,119
<i>Pterostichus brevis</i>	23	29	68	120	0,585
<i>Pterostichus burmeisteri</i>	601	474	519	1 594	7,766
<i>Pterostichus ovoideus</i>			101	101	0,492
<i>Pterostichus strenuus</i>			5	5	0,024
<i>Pterostichus subsinuatus</i>		1	2	3	0,015
<i>Pterostichus variolatus</i>	17	8		25	0,122
<i>Pterostichus vernalis</i>			5	5	0,024
<i>Reicheiodes rotundipennis</i>	13	8	12	33	0,161
<i>Stomis rostratus</i>	7	4		11	0,054
<i>Syntomus obscuroguttatus</i>			1	1	0,005
<i>Syntomus truncatellus</i>			4	4	0,019
<i>Synuchus vivalis</i>	4	23	34	61	0,297
<i>Trechus amplicollis</i>		1		1	0,005
<i>Trechus croaticus</i>	13	10	3	26	0,127
<i>Trichotichnus laevicollis</i>	5	16	10	31	0,151
S (srednje vrijednosti)	24	27,5	31		
N (srednje vrijednosti)	1 419,8	1 790,3	605,8		

5.2.3.1. Dominantnost i konstantnost vrsta trčaka

Vrsta *Nebria dahlii* je najbrojnija vrsta, koja s 9 948 sakupljenih jedinki dominira u ulovu, čineći 48,47% ukupnog ulova duž promatranog gradijenta (Tablica 10). Potom slijede vrste *Abax ovalis* (2 428 jedinki), *Aptinus bombardia* (2 098 jedinki) i *Pterostichus burmeisteri* (1 594 jedinke). Ove dominantne vrste čine 78,24% ukupnog ulova. Iste vrste su dominantne duž cijelog šumsko-livadnog

gradijenta, pri čemu uz njih na livadi brojnošću dominiraju i sljedeće vrste: *Molops striolatus*, *Poecilus versicolor* i *Bembidion lampros* (Tablica 10). Subdominantne vrste *M. striolatus*, *P. versicolor*, *Cychrus attenuatus*, *Molops elatus* i *Carabus violaceus* čine 10,71% ukupnog ulova. Zanimljivo je istaknuti kako u području ekotona nije zabilježena ni jedna vrsta trčka koja pripada u kategoriju dominantnih ili subdominantnih vrsta, a da ista nije zabilježena u unutrašnjosti šume ili na livadi, već je sastav i broj dominantnih i subdominantnih vrsta trčaka u ekotonu gotovo isti kao u unutrašnjosti šume. Izuzetak predstavljaju dvije vrste: *Platynus scrobiculatus*, koja je subdominantna u unutrašnjosti šume, a subrecedentna u ekotonu, te vrsta *C. violaceus*, koja je subdominantna u ekotonu, a recedentna u unutrašnjosti šume. Nasuprot tome, na livadi je zabilježen veći broj dominantnih i subdominantnih vrsta (Tablica 10). Recedentne vrste su malobrojne duž šumsko-livadnog gradijenta, a brojnost subrecedentnih vrsta je veća na livadi nego li na ekotonu i u unutrašnjosti šume.

Tablica 10. Dominantnost vrsta trčaka (%) na istraživanim staništima tijekom 2009. godine.

UNUTRAŠNJOST ŠUME		EKOTON		LIVADA	
Vrsta	%	Vrsta	%	Vrsta	%
Dominantne vrste					
<i>Nebria dahliei</i>	64,71	<i>Nebria dahliei</i>	55,26	<i>Abax ovalis</i>	19,77
<i>Abax ovalis</i>	8,02	<i>Aptinus bombardarda</i>	15,95	<i>Molops striolatus</i>	11,00
<i>Pterostichus burmeisteri</i>	7,05	<i>Abax ovalis</i>	10,99	<i>Pterostichus burmeisteri</i>	10,71
<i>Aptinus bombardarda</i>	7,03	<i>Pterostichus burmeisteri</i>	6,62	<i>Nebria dahliei</i>	9,86
				<i>Poecilus versicolor</i>	8,94
				<i>Aptinus bombardarda</i>	7,18
				<i>Bembidion lampros</i>	4,09
Subdominantne vrste					
<i>Cychrus attenuatus</i>	3,24	<i>Molops striolatus</i>	2,58	<i>Calathus luctuosus</i>	3,53
<i>Platynus scrobiculatus</i>	1,91	<i>Carabus violaceus</i>	1,65	<i>Molops elatus</i>	3,45
<i>Molops striolatus</i>	1,27	<i>Cychrus attenuatus</i>	1,51	<i>Amara aulica</i>	3,20
				<i>Amara nitida</i>	3,05
				<i>Pterostichus ovoideus</i>	2,08
				<i>Amara equestris</i>	1,67
				<i>Carabus violaceus</i>	1,49
				<i>Pterostichus brevis</i>	1,40
				<i>Harpalus marginellus</i>	1,16
Recedentne vrste					
<i>Molops piceus</i>	0,95	<i>Molops elatus</i>	0,78	<i>Bembidion properans</i>	0,78
<i>Molops ovipennis</i>	0,72	<i>Molops piceus</i>	0,67	<i>Calathus melanocephalus</i>	0,74
<i>Molops elatus</i>	0,70			<i>Synuchus vivalis</i>	0,70
<i>Carabus violaceus</i>	0,69			<i>Amara montivaga</i>	0,68
<i>Carabus croaticus</i>	0,67			<i>Harpalus rufipes</i>	0,62
<i>Leistus nitidus</i>	0,56				

Tablica 10. Dominantnost vrsta trčaka (%) na istraživanim staništima tijekom 2009. godine. *Nastavak tablice s prethodne stranice.*

UNUTRAŠNOST ŠUME		EKOTON		LIVADA	
Vrsta	%	Vrsta	%	Vrsta	%
Subrecedentne vrste					
<i>Abax parallelepipedus</i>	0,48	<i>Pterostichus brevis</i>	0,40	<i>Cychrus attenuates</i>	0,45
<i>Licinus hoffmannseggii</i>	0,33	<i>Abax parallelepipedus</i>	0,35	<i>Molops piceus</i>	0,43
<i>Pterostichus brevis</i>	0,27	<i>Licinus hoffmannseggii</i>	0,35	<i>Calathus fuscipes</i>	0,29
<i>Leistus piceus</i>	0,22	<i>Synuchus vivalis</i>	0,32	<i>Carabus catenulatus</i>	0,29
<i>Pterostichus variolatus</i>	0,20	<i>Carabus catenulatus</i>	0,31	<i>Amara convexior</i>	0,27
<i>Carabus catenulatus</i>	0,15	<i>Leistus nitidus</i>	0,31	<i>Reicheiodes rotundipennis</i>	0,25
<i>Reicheiodes rotundipennis</i>	0,15	<i>Notiophilus biguttatus</i>	0,25	<i>Trichotichnus laevicollis</i>	0,21
<i>Trechus croaticus</i>	0,15	<i>Carabus croaticus</i>	0,24	<i>Abax parallelepipedus</i>	0,12
<i>Notiophilus biguttatus</i>	0,13	<i>Trichotichnus laevicollis</i>	0,22	<i>Harpalus latus</i>	0,12
<i>Stomis rostratus</i>	0,08	<i>Leistus piceus</i>	0,21	<i>Panagaeus bipustulatus</i>	0,12
<i>Trichotichnus laevicollis</i>	0,06	<i>Molops ovipennis</i>	0,14	<i>Molops ovipennis</i>	0,10
<i>Synuchus vivalis</i>	0,05	<i>Trechus croaticus</i>	0,14	<i>Pterostichus strenuus</i>	0,10
<i>Bembidion lampros</i>	0,04	<i>Platynus scrobiculatus</i>	0,13	<i>Pterostichus vernalis</i>	0,10
<i>Amara nitida</i>	0,02	<i>Pterostichus variolatus</i>	0,11	<i>Carabus croaticus</i>	0,08
<i>Harpalus rufipes</i>	0,02	<i>Reicheiodes rotundipennis</i>	0,11	<i>Syntomus truncatellus</i>	0,08
<i>Poecilus versicolor</i>	0,02	<i>Amara convexior</i>	0,06	<i>Amara communis</i>	0,06
<i>Abax carinatus</i>	0,01	<i>Amara nitida</i>	0,06	<i>Licinus hoffmannseggii</i>	0,06
<i>Amara communis</i>	0,01	<i>Stomis rostratus</i>	0,06	<i>Notiophilus palustris</i>	0,06
<i>Amara convexior</i>	0,01	<i>Amara equestris</i>	0,04	<i>Poecilus Lepidus</i>	0,06
<i>Amara equestris</i>	0,01	<i>Bembidion lampros</i>	0,04	<i>Trechus croaticus</i>	0,06
<i>Carabus irregularis</i>	0,01	<i>Calathus luctuosus</i>	0,03	<i>Abax carinatus</i>	0,04
<i>Harpalus latus</i>	0,01	<i>Panagaeus bipustulatus</i>	0,03	<i>Agonum sexpunctatum</i>	0,04
<i>Notiophilus palustris</i>	0,01	<i>Amara aulica</i>	0,01	<i>Amara aenea</i>	0,04
		<i>Bembidion properans</i>	0,01	<i>Amara curta</i>	0,04
		<i>Carabus irregularis</i>	0,01	<i>Amara lunicollis</i>	0,04
		<i>Harpalus rufipes</i>	0,01	<i>Amara ovata</i>	0,04
		<i>Notiophilus quadripunctatus</i>	0,01	<i>Harpalus luteicornis</i>	0,04
		<i>Pterostichus subsinuatus</i>	0,01	<i>Lebia chlorocephala</i>	0,04
		<i>Trechus amplicollis</i>	0,01	<i>Ophonus puncticeps</i>	0,04
				<i>Pterostichus subsinuatus</i>	0,04
				<i>Amara famelica</i>	0,02
				<i>Carabus convexus</i>	0,02
				<i>Harpalus atratus</i>	0,02
				<i>Harpalus laevipes</i>	0,02
				<i>Leistus nitidus</i>	0,02
				<i>Paradromius linearis</i>	0,02
				<i>Syntomus obscuroguttatus</i>	0,02

Duž šumsko-livadnog gradijenta zabilježen je isti broj eukonstantnih vrsta, a i njihov sastav je vrlo sličan duž cijelog gradijenta (Tablica 11). U kategorije eukonstantnih i konstantnih vrsta pripadaju najvećim dijelom dominantne i subdominantne vrste. Zanimljivo je istaknuti kako većina šumskih vrsta pripada kategorijama eukonstantnih i konstantnih vrsta i na ekotonu i na livadi. Izuzetak predstavlja vrsta *P. scrobiculatus*, koja je na ekotonu u kategoriji akcidentalnih vrsta. Nadalje, ni jedna vrsta otvorenih staništa nije u kategoriji eukonstantnih vrsta na ekotonu. Osim vrste *Pterostichus brevis*, koja je i na livadi i na ekotonu u kategoriji konstantnih vrsta. Gotovo isti broj akcesornih i akcidentalnih vrsta zabilježen je u unutrašnjosti šume i na ekotonu, dok je broj akcidentalnih vrsta dvostruko veći na livadi nego li u unutrašnjosti šume ili u zoni ekotona. Akcidentalne vrste u unutrašnjosti šume su uglavnom vrste otvorenih staništa, uz pojedine šumske vrste koje su ulovljene s malim brojem primjeraka, npr. vrsta *Carabus irregularis*.

Tablica 11. Konstantnost vrsta trčaka (%) na istraživanim staništima tijekom 2009. godine.

UNUTRAŠNJOST ŠUME		EKOTON		LIVADA	
Vrsta	%	Vrsta	%	Vrsta	%
Eukonstantne vrste					
<i>Abax ovalis</i>	100	<i>Abax ovalis</i>	100	<i>Abax ovalis</i>	100
<i>Aptinus bombardarda</i>	100	<i>Aptinus bombardarda</i>	100	<i>Pterostichus burmeisteri</i>	100
<i>Cychrus attenuatus</i>	100	<i>Nebria dahlii</i>	100	<i>Molops elatus</i>	90
<i>Nebria dahlii</i>	100	<i>Pterostichus burmeisteri</i>	100	<i>Nebria dahlii</i>	88
<i>Pterostichus burmeisteri</i>	100	<i>Molops piceus</i>	95	<i>Amara nitida</i>	85
<i>Molops piceus</i>	87	<i>Molops striolatus</i>	95	<i>Aptinus bombardarda</i>	83
<i>Platynus scrobiculatus</i>	83	<i>Cychrus attenuatus</i>	90	<i>Poecilus versicolor</i>	83
<i>Carabus croaticus</i>	77	<i>Carabus violaceus</i>	85	<i>Pterostichus ovoideus</i>	80
<i>Carabus violaceus</i>	77	<i>Molops elatus</i>	75	<i>Carabus violaceus</i>	75
Konstantne vrste					
<i>Molops striolatus</i>	73	<i>Abax parallelepipedus</i>	65	<i>Amara aulica</i>	73
<i>Molops elatus</i>	70	<i>Licinus hoffmannseggii</i>	65	<i>Bembidion lampros</i>	73
<i>Abax parallelepipedus</i>	60	<i>Leistus nitidus</i>	55	<i>Molops striolatus</i>	68
<i>Licinus hoffmannseggii</i>	60	<i>Pterostichus brevis</i>	55	<i>Pterostichus brevis</i>	63
<i>Leistus nitidus</i>	57	<i>Carabus croaticus</i>	50	<i>Amara equestris</i>	60
				<i>Harpalus marginellus</i>	60
				<i>Calathus luctuosus</i>	50
Akcesorne vrste					
<i>Molops ovipennis</i>	43	<i>Carabus catenulatus</i>	45	<i>Synuchus vivalis</i>	45
<i>Pterostichus variolatus</i>	43	<i>Notiophilus biguttatus</i>	45	<i>Harpalus rufipes</i>	40
<i>Leistus piceus</i>	40	<i>Synuchus vivalis</i>	45	<i>Amara montivaga</i>	38
<i>Pterostichus brevis</i>	40	<i>Leistus piceus</i>	40	<i>Bembidion properans</i>	38
<i>Carabus catenulatus</i>	37	<i>Reicheiodes rotundipennis</i>	30	<i>Molops piceus</i>	33

Tablica 11. Konstantnost vrsta trčaka (%) na istraživanim staništima tijekom 2009. godine. *Nastavak tablice s prethodne stranice.*

UNUTRAŠNOST ŠUME		EKOTON		LIVADA	
Vrsta	%	Vrsta	%	Vrsta	%
Akcesorne vrste					
<i>Trechus croaticus</i>	33	<i>Trechus croaticus</i>	30	<i>Calathus melanocephalus</i>	30
<i>Reicheiodes rotundipennis</i>	30	<i>Trichotichnus laevicollis</i>	30	<i>Carabus catenulatus</i>	30
		<i>Pterostichus variolatus</i>	25		
Akcidentalne vrste					
<i>Notiophilus biguttatus</i>	20	<i>Amara nitida</i>	20	<i>Amara convexior</i>	23
<i>Stomis rostratus</i>	17	<i>Molops ovipennis</i>	20	<i>Cychrus attenuatus</i>	23
<i>Synuchus vivalis</i>	13	<i>Stomis rostratus</i>	20	<i>Reicheiodes rotundipennis</i>	23
<i>Trichotichnus laevicollis</i>	13	<i>Amara convexior</i>	15	<i>Trichotichnus laevicollis</i>	23
<i>Harpalus rufipes</i>	7	<i>Bembidion lampros</i>	15	<i>Calathus fuscipes</i>	18
<i>Poecilus versicolor</i>	7	<i>Platynus scrobiculatus</i>	15	<i>Harpalus latus</i>	15
<i>Abax carinatus</i>	3	<i>Calathus luctuosus</i>	10	<i>Abax parallelepipedus</i>	13
<i>Amara communis</i>	3	<i>Panagaeus bipustulatus</i>	10	<i>Pterostichus vernalis</i>	13
<i>Amara convexior</i>	3	<i>Amara aulica</i>	5	<i>Pterostichus strenuus</i>	10
<i>Amara equestris</i>	3	<i>Amara equestris</i>	5	<i>Syntomus truncatellus</i>	10
<i>Amara nitida</i>	3	<i>Bembidion properans</i>	5	<i>Molops ovipennis</i>	8
<i>Bembidion lampros</i>	3	<i>Carabus irregularis</i>	5	<i>Notiophilus palustris</i>	8
<i>Carabus irregularis</i>	3	<i>Harpalus rufipes</i>	5	<i>Panagaeus bipustulatus</i>	8
<i>Harpalus latus</i>	3	<i>Notiophilus quadripunctatus</i>	5	<i>Trechus croaticus</i>	8
<i>Notiophilus palustris</i>	3	<i>Pterostichus subsinuatus</i>	5	<i>Abax carinatus</i>	5
		<i>Trechus amplicollis</i>	5	<i>Agonum sexpunctatum</i>	5
				<i>Amara aenea</i>	5
				<i>Amara communis</i>	5
				<i>Amara curta</i>	5
				<i>Amara lunicollis</i>	5
				<i>Carabus croaticus</i>	5
				<i>Harpalus luteicornis</i>	5
				<i>Lebia chlorocephala</i>	5
				<i>Licinus hoffmannseggii</i>	5
				<i>Ophonus puncticeps</i>	5
				<i>Poecilus lepidus</i>	5
				<i>Pterostichus subsinuatus</i>	5
				<i>Amara famelica</i>	3
				<i>Amara ovata</i>	3
				<i>Carabus convexus</i>	3
				<i>Harpalus atratus</i>	3
				<i>Harpalus laevipes</i>	3
				<i>Leistus nitidus</i>	3
				<i>Paradromius linearis</i>	3
				<i>Syntomus obscuroguttatus</i>	3

5.2.3.2. Matriks i ekotonalni rubni efekt vrsta trčaka

Izuzev dviju rijetkih vrsta *Notiophilus quadripunctatus* i *Trechus amplicollis*, ni jedna od sakupljenih vrsta nije ulovljena isključivo u zoni ekotona, a da nije pronađena u susjednim staništima. Čak 12 vrsta trčaka je ulovljeno duž cijelog šumsko-livadnog gradijenta (Tablica 9). Međutim, dominantne i subdominantne vrste trčaka pokazuju izrazito jasan, statistički značajan i različit odgovor prema ekotonu, te njihova brojnost duž šumsko-livadnog gradijenta raste ili se smanjuje (Tablice 9 i 10, Slika 23). Stoga su na temelju analize brojnosti dominantnih i subdominantnih vrsta duž šumsko-livadnog gradijenta uočena oba tipa rubnog efekta: matriks i ekotonalni. Matriks rubni efekt je zabilježen za niz šumskih i livadnih vrsta, ali su promjene njihovih brojnosti suprotnog smjera (Slika 23).

Vrste *Nebria dahlii*, *Cychrus attenuatus*, *Molops piceus* i *Platynus scrobiculatus* pokazuju tipičan matriks rubni efekt. Ove vrste su brojne u unutrašnjosti šume, a njihova brojnost se drastično smanjuje od ekotona prema livadi. Pad brojnosti je osobito izražen kod vrste *P. scrobiculatus* koja nije uopće prodršla na livadu, dok su tri preostale vrste zastupljene na livadi s malim brojem jedinki (Slika 23). Brojnost jedinki vrste *M. piceus* slijedi normalnu raspodjelu (Shapiro-Wilk test, $W=0,904$, $p>0,05$), dok za ostale vrste ista nije postignuta ni nakon primijenjenih transformacija. ANOVA je pokazala da postoje statistički značajne razlike u brojnosti jedinki vrste *M. piceus* na istraživanim staništima (d.f.= 1,2, $F=7,957$, $p<0,01$), a prema Fisher LSD *post-hoc* testu statistički značajno veći broj jedinki je ulovljen u unutrašnjosti šume ($p<0,01$) i na ekotonu ($p<0,05$) nego li na livadi. Razlike u brojnosti jedinki između ekotona i unutrašnjosti šume nisu statistički značajne (Fisher LSD *post-hoc* test, $p>0,05$). Kruskal-Wallis test potvrdio je značajne razlike u brojnosti jedinki obzirom na istraživana staništa za vrste: *C. attenuatus* ($H(2, N=18) = 14,844$, $p<0,001$), *N. dahlii* ($H(2, N=18) = 12,092$, $p<0,01$) i *P. scrobiculatus* ($H(2, N=18) = 14,292$, $p<0,001$). Test multiple usporedbe je pokazao da je brojnost ovih triju vrsta značajno veća u unutrašnjosti šume nego li na livadi (*C. attenuatus*, $p<0,001$; *N. dahlii*, $p<0,05$; *P. scrobiculatus*, $p<0,01$). Nadalje, isti test je pokazao da je brojnost jedinki vrste *N. dahlii* značajno veći na ekotonu nego li na livadi ($p<0,05$), dok za ostale dvije vrste nema statistički značajnih razlika između ekotona i livade ($p>0,05$). Također, statistički značajne razlike nisu zabilježene između unutrašnjosti šume i ekotona za sve tri vrste (test multiple usporedbe, $p>0,05$).

Obrnuti matriks rubni efekt pokazuju i brojne livadne vrste trčaka: *Amara aulica*, *A. equestris*, *A. nitida*, *Bembidion lampros*, *Calathus luctuosus*, *Poecilus versicolor*, *Pterostichus ovoideus* i *Harpalus marginellus*. No, njihove brojnosti drastično padaju od ekotona prema unutrašnjosti šume.

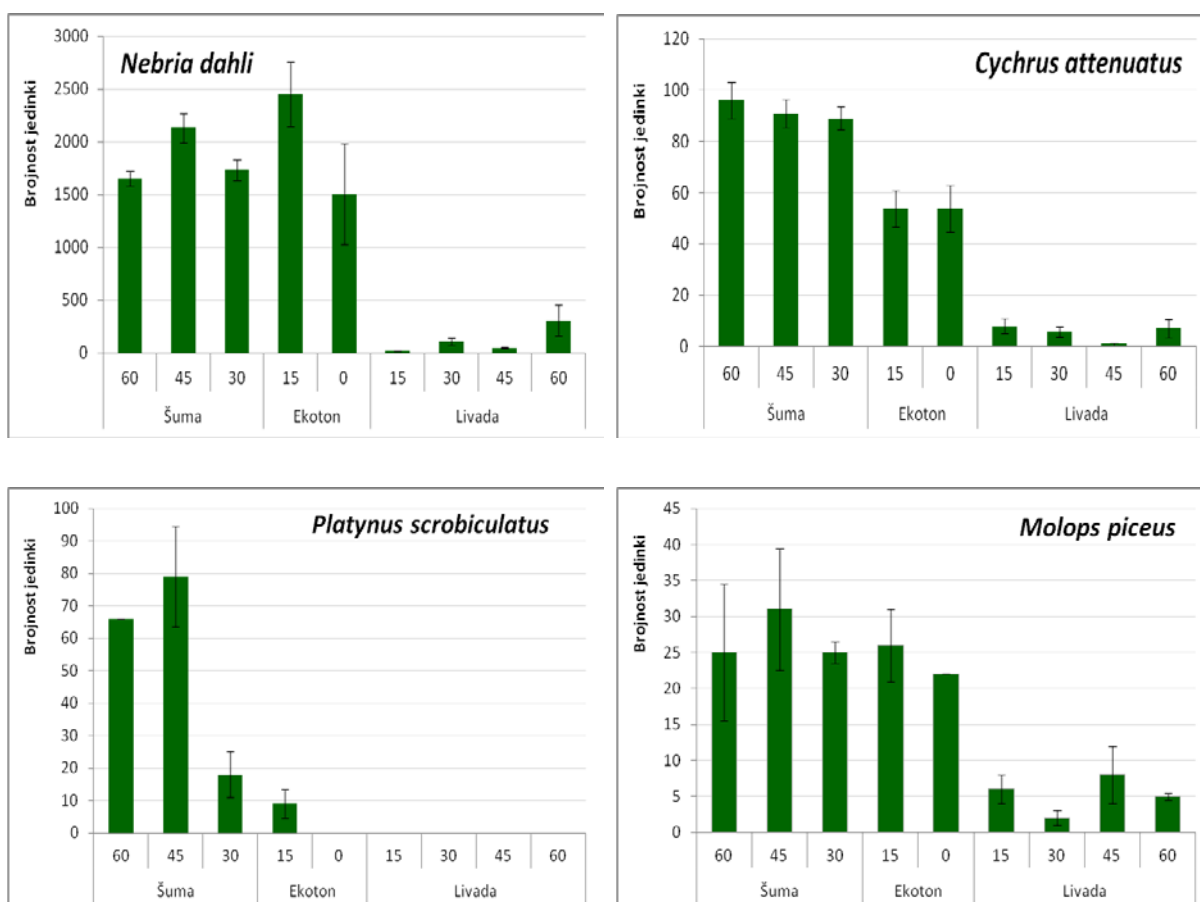
Pojedine vrste, poput *A. equestris*, *A. nitida*, *B. lampros* i *P. versicolor* zabilježene su sa sporadičnim brojem jedinki i u unutrašnjosti šume, dok je ekoton za vrste *A. aulica*, *P. ovoideus* i *C. luctuosus* predstavljao barijeru, te iste vrste ne nalazimo u unutrašnjosti šume (Slika 23). Podaci o brojnosti jedinki prethodno navedenih vrsta ne slijede normalnu raspodjelu, a ista nije postignuta ni nakon provedenih transformacija, te je primijenjena neparametrijska analiza. Brojnost jedinki većine vrsta statistički se značajno razlikovala obzirom na istraživana staništa (Tablica 12). Prema testu multiple usporedbe brojnost jedinki vrsta *A. aulica*, *A. nitida*, *B. lampros*, *C. luctuosus*, *H. marginellus*, *P. versicolor* i *P. ovoideus* je statistički značajno veća na livadi nego li u unutrašnjosti šume (za *A. aulica*, *A. nitida* i *P. ovoideus* je $p < 0,01$, a za ostale vrste je $p < 0,05$). Isti test je pokazao da postoje značajne razlike između ekotona i livade za vrste: *A. aulica*, *H. marginellus*, *P. versicolor* i *P. ovoideus* (za sve vrste, $p < 0,05$). Razlike u brojnosti jedinki prethodno navedenih vrsta između unutrašnjosti šume i ekotona nisu statistički značajne (test multiple usporedbe, $p > 0,05$).

Tablica 12. Zbirni rezultati analize varijance (1-way) i Kruskal-Wallis testa za brojnosti dominantnih i subdominantnih vrsta obzirom na šumsko-livadni gradijent. Masno otisnute vrijednosti p ($p < 0,05$) su statistički značajne.

ANOVA (1-way)	df Effect	MS Effect	df Error	MS Error	F	p
<i>Abax ovalis</i>	2	0,332	15	0,221	1,503	0,2542
<i>Aptinus bombardia</i>	2	138,982	15	16,508	8,419	0,0035
<i>Carabus violaceus</i>	2	7,497	15	1,998	3,753	0,0477
<i>Molops elatus</i>	2	210,368	15	75,392	2,79	0,0933
<i>Molops piceus</i>	2	237,313	15	29,825	7,957	0,0044
<i>Molops striolatus</i>	2	13,835	15	14,085	0,982	0,3973
<i>Pterostichus brevis</i>	2	1,652	15	1,827	0,904	0,4258
<i>Pterostichus burmeisteri</i>	2	4440,9	15	1535,1	2,893	0,0866

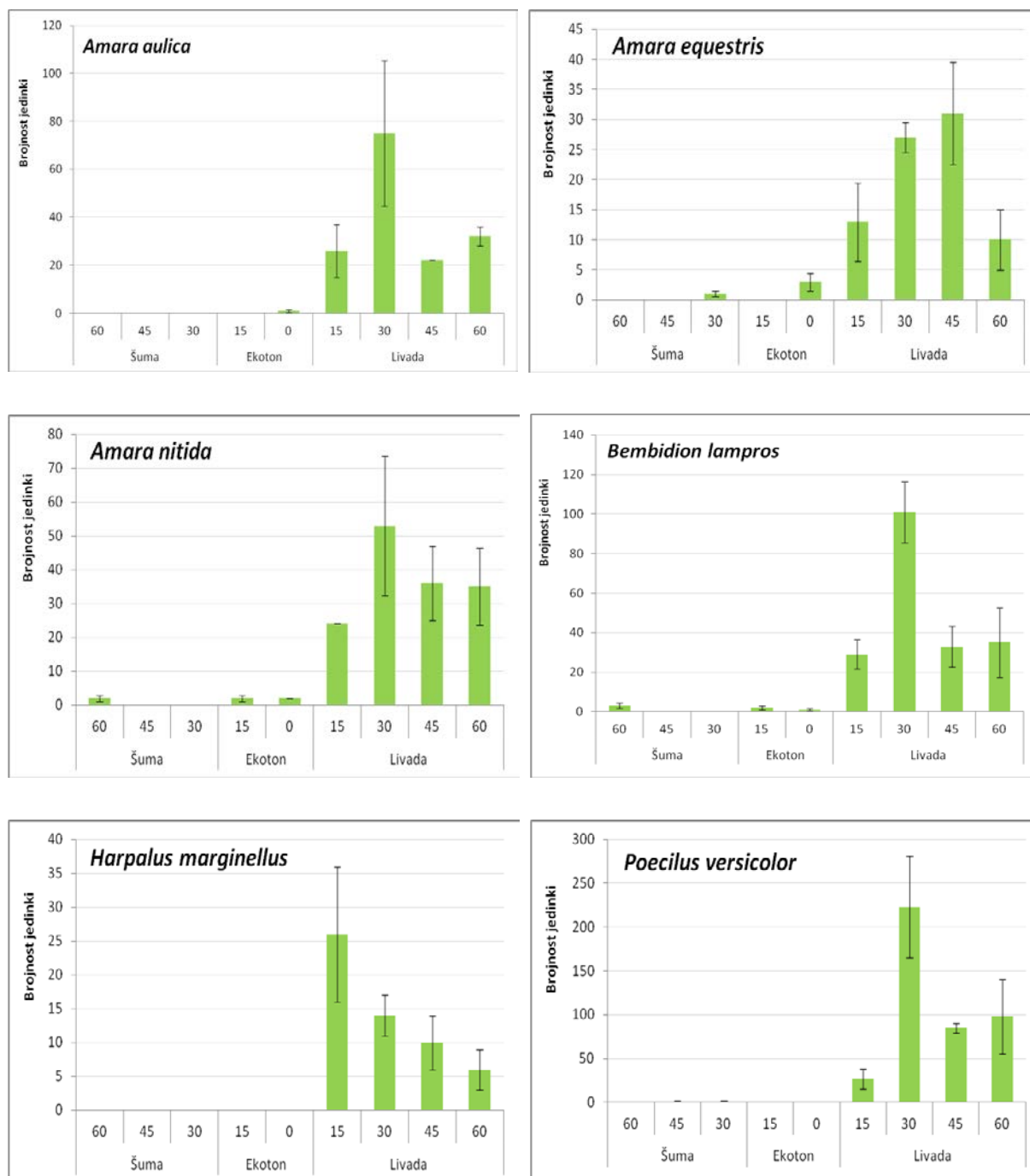
Kruskal-Wallis test	Chi-Square	df	N	H'	p
<i>Amara aulica</i>	15	2	18	14,584	0,0006
<i>Amara equestris</i>	5,513	2	18	7,511	0,0635
<i>Amara nitida</i>	18	2	18	13,724	0,001
<i>Bembidion lampros</i>	12	2	18	9,897	0,0071
<i>Calathus luctuosus</i>	5,333	2	18	8,384	0,0151
<i>Cychrus attenuatus</i>	12	2	18	14,844	0,0006
<i>Harpalus marginellus</i>	14,318	2	18	12,512	0,0019
<i>Nebria dahlii</i>	15	2	18	12,092	0,0024
<i>Platynus scrobiculatus</i>	14,844	2	18	14,293	0,0008
<i>Poecilus versicolor</i>	18	2	18	14,103	0,0009
<i>Pterostichus ovoideus</i>	18	2	18	15,243	0,0005

Ekotonalni rubni efekt zabilježen je za sljedeće vrste: *Abax ovalis*, *Aptinus bombardarda*, *Carabus violaceus* i *Pterostichus burmeisteri*. Brojnost jedinki ovih vrsta raste u području ekotona, a prema unutrašnjosti obaju susjednih staništa se smanjuje (Slika 23). Brojnost jedinki vrste *P. burmeisteri* slijedi normalnu raspodjelu (Shapiro-Wilk test, $W=0,969$, $p>0,05$), a ista je za vrstu *A. ovalis* (Shapiro-Wilk test, $W=0,905$, $p>0,05$) postignuta nakon transformacije četvrtim korijenom, te za vrste *A. bombardarda* (Shapiro-Wilk test, $W=0,927$, $p>0,05$) i *C. violaceus* (Shapiro-Wilk test, $W=0,939$, $p>0,05$) nakon transformacije drugim korijenom. ANOVA je za vrste *A. bombardarda* (d.f.= 1,2, $F=8,419$, $p<0,01$) i *C. violaceus* (d.f.= 1,2, $F=3,753$, $p<0,05$) pokazala da postoje statistički značajne razlike u brojnosti jedinki duž praćenog gradijenta. Prema Fisher LSD *post-hoc* testu brojnost jedinki obje vrste je statistički značajno veća na ekotonu nego li u unutrašnjosti šume ($p<0,05$) i na livadi (*A. bombardarda*, $p<0,001$; *C. violaceus*, $p<0,05$). Razlike između unutrašnjosti šume i livade nisu statistički značajne (Fisher LSD *post-hoc* test, $p>0,05$). Statistički značajne razlike nisu utvrđene za vrste *A. ovalis* (ANOVA, d.f.= 1,2, $F=1,502$, $p>0,05$) i *P. burmeisteri* (ANOVA, d.f.= 1,2, $F=2,892$, $p>0,05$).

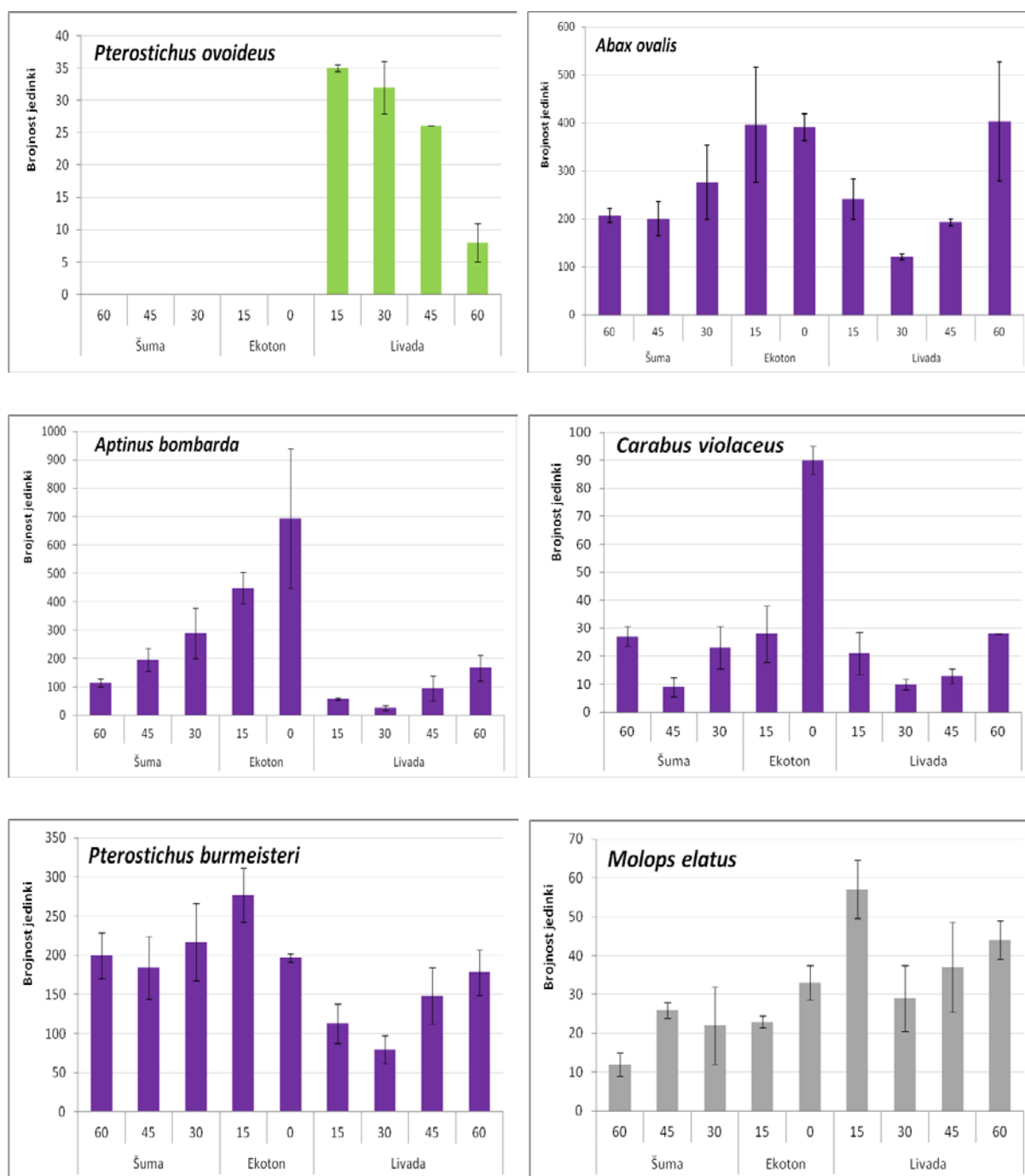


Slika 23. Brojnost jedinki ($\pm$ standardna pogreška) dominantnih i subdominantnih vrsta trčaka duž šumsko-livadnog gradijenta. Ekotonalni rubni efekt prikazan je ljubičastom bojom, matriks efekt tamno zelenom, obrnuti matriks efekt svijetlo zelenom bojom, neutralni odgovori sivom. Brojevi na x osi prikazuju udaljenost (m) od uklopljenog šumskog ruba prema unutrašnjosti šume i livadi.

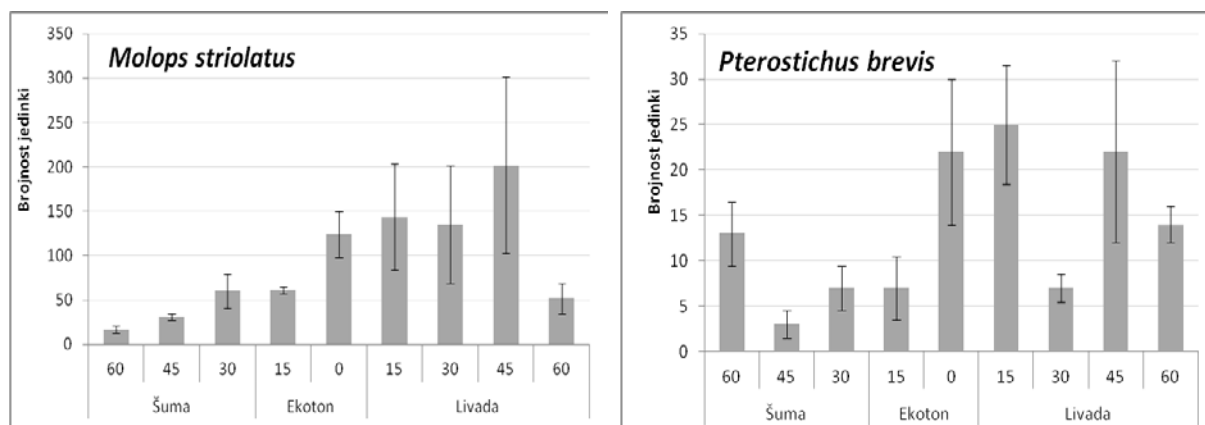
REZULTATI



Slika 23. Brojnost jedinki ($\pm$ standardna pogreška) dominantnih i subdominantnih vrsta trčaka duž šumsko-livadnog gradijenta. Ekotonalni rubni efekt prikazan je ljubičastom bojom, matriks efekt tamno zelenom, obrnuti matriks efekt svijetlo zelenom bojom, neutralni odgovori sivom. Brojevi na x osi prikazuju udaljenost (m) od uklopljenog šumskog ruba prema unutrašnjosti šume i livadi. *Nastavak slike s prethodne stranice*



Slika 23. Brojnost jedinki ($\pm$ standardna pogreška) dominantnih i subdominantnih vrsta trčaka duž šumsko-livadnog gradijenta. Ekotonalni rubni efekt prikazan je ljubičastom bojom, matriks efekt tamno zelenom, obrnuti matriks efekt svijetlo zelenom bojom, neutralni odgovori sivom. Brojevi na x osi prikazuju udaljenost (m) od uklopljenog šumskog ruba prema unutrašnjosti šume i livadi. *Nastavak slike s prethodne stranice*

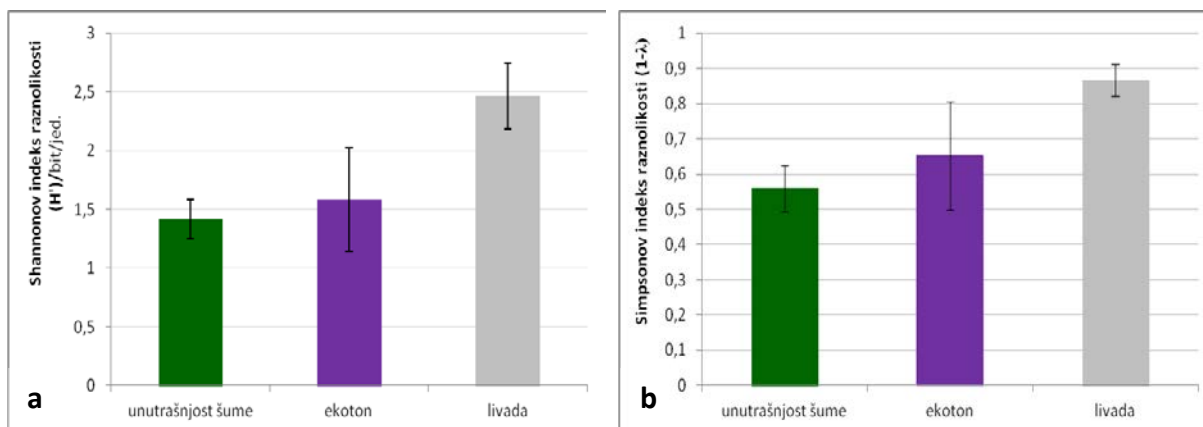


Slika 23. Brojnost jedinki ($\pm$ standardna pogreška) dominantnih i subdominantnih vrsta trčaka duž šumsko-livadnog gradijenta. Ekotonalni rubni efekt prikazan je ljubičastom bojom, matriks efekt tamno zelenom, obrnuti matriks efekt svijetlo zelenom bojom, neutralni odgovori sivom. Brojevi na x osi prikazuju udaljenost (m) od uklopljenog šumskog ruba prema unutrašnjosti šume i livadi. *Nastavak slike s prethodne stranice*

Vrste *Molops striolatus*, *M. elatus* i *Pterostichus brevis* pokazuju neutralan odgovor prema rubu, te je iz Slike 23 vidljivo da naseljavaju čitav šumsko-livadni gradijent. Nadalje, za ove vrste nisu utvrđene statistički značajne razlike u brojnosti jedinki u odnosu na istraživana staništa (Tablica 12).

5.2.3.3. Promjene u strukturi zajednice trčaka duž ekotona

Originalni podaci za broj vrsta imali su normalnu raspodjelu (Shapiro-Wilk test, $W=0,961$, $p>0,05$), a istu su slijedili i podaci brojnosti jedinki (Shapiro-Wilk test, $W=0,928$, $p>0,05$), te je primijenjena analiza varijance. ANOVA je pokazala da postoje statistički značajne razlike u broju vrsta ($d.f.=1,2$, $F=7,203$, $p<0,01$) i brojnosti jedinki trčaka ($d.f.=1,2$, $F=23,309$, $p<0,001$) između istraživanih postaja. Prema unequal N HSD *post-hoc* testu broj vrsta trčaka bio je statistički značajno veći na livadi nego li u unutrašnjosti šume ($p<0,01$), dok se broj vrsta nije statistički značajno razlikovao između ekotona i unutrašnjosti šume ($p>0,05$) te ekotona i livade ($p>0,05$). Brojnost jedinki je bila statistički značajno veća na ekotonu nego li na livadi (unequal N HSD *post-hoc* test, $p<0,001$), te također u unutrašnjosti šume u odnosu na livadu (unequal N HSD *post-hoc* test, $p<0,01$). Prema istom testu razlike u brojnosti jedinki između unutrašnjosti šume i ekotona nisu statistički značajne ($p>0,05$).



Slika 24. a) Shannonov indeks raznolikosti (H') (srednja vrijednost $\pm$ SD) na istraživanim staništima; b) Simpsonov indeks raznolikosti ($1-\lambda$) (srednja vrijednost $\pm$ SD) na istraživanim staništima.

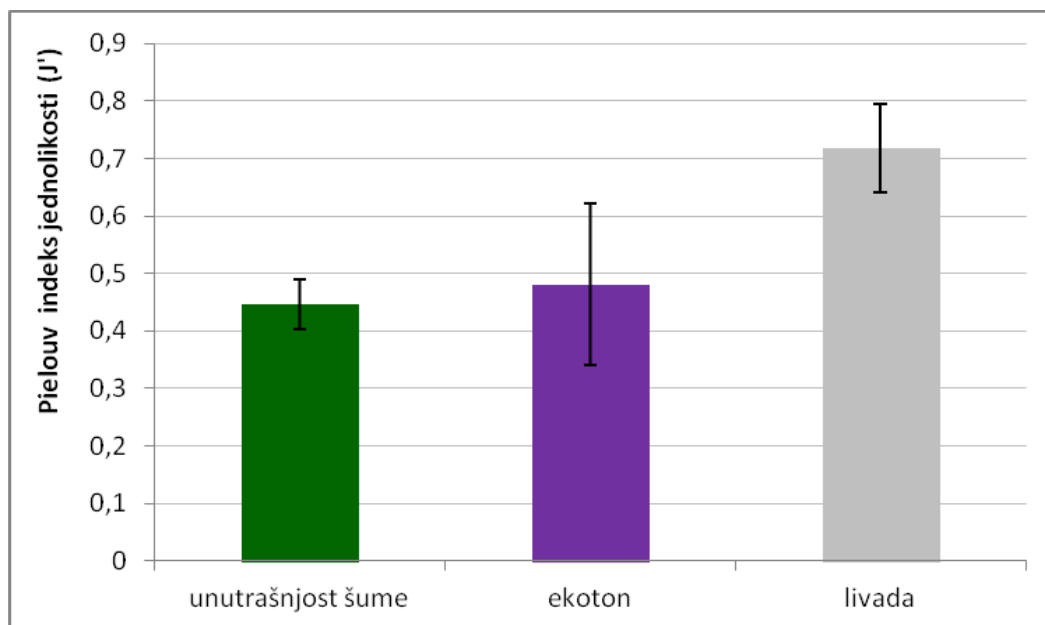
Vrijednosti Shannonovog (H') i Simpsonovog indeksa ($1-\lambda$) raznolikosti su veće na ekotonu nego li u unutrašnjosti šume, a manje nego li na livadi (Slika 24ab, Tablica 13). Vrijednosti Shannonovog indeksa (H') kretale su se između 1,112 bit/jed. zabilježenih na ekotonu i 2,727 bit/jed. zabilježenih na livadi (Tablica 13). Vrijednosti Simpsonovog indeksa ($1-\lambda$) kretale su se u rasponu od 0,445 u unutrašnjosti šume pa do visokih 0,910 na livadi. Koeficijenti varijacije Shannonovog indeksa raznolikosti (H') bio je nizak u unutrašnjosti šume i na livadi, dok je na ekotonu bio znatno viši (Tablica 13). Sličan obrazac je zabilježen i za koeficijent varijacije Simpsonovog indeksa raznolikosti ($1-\lambda$) (Tablica 13).

Vrijednosti Shannonovog indeksa raznolikosti (H') imale su normalnu raspodjelu nakon transformacije drugim korijenom (Shapiro-Wilk test, $W=0,900$, $p>0,05$), te je ANOVA pokazala da postoje statistički značajne razlike između istraživanih staništa (d.f.= 1,2, $F=23,914$, $p<0,001$). Prema *post-hoc* unequal N HSD testu vrijednosti Shannonovog indeksa raznolikosti (H') su statistički značajno niže u unutrašnjosti šume u odnosu na livadu ($p<0,001$), te na ekotonu u odnosu na livadu ($p<0,01$). Prema istom testu razlike u vrijednostima Shannonovog indeksa raznolikosti (H') između unutrašnjosti šume i ekotona nisu statistički značajne ($p>0,05$). Vrijednosti Simpsonovog indeksa raznolikosti ($1-\lambda$) nemaju normalnu raspodjelu (Shapiro-Wilk test, $W=0,888$ $p<0,05$), a ista nije postignuta ni nakon provedenih transformacija pa je primijenjen neparametrijski test. Kruskal-Wallis test je pokazao da postoje statistički značajne razlike između postaja obzirom na vrijednosti Simpsonovog indeksa raznolikosti ($1-\lambda$) ($H(2, N=18) = 12,648$, $p<0,01$). Prema testu multiple usporedbe vrijednosti Simpsonovog indeksa raznolikosti ($1-\lambda$) bile su statistički značajno veće na livadi nego li u unutrašnjosti šume ($p<0,01$), dok se vrijednosti istog indeksa nisu statistički značajno razlikovale između ekotona i unutrašnjosti šume ($p>0,05$) te ekotona i livade ($p>0,05$).

Tablica 13. Zbirni podaci indeksa raznolikosti i jednolikosti duž šumsko-livadnog gradijenta tijekom 2009. godine. Masno otisnute vrijednosti su minimumi ili maksimumi rezultata opisne statistike.

Ekoton	Shannonov indeks (H')/ bit/jed.	Simpsonov indeks (1-λ)	Pielouv indeks jednolikosti (J')
Minimum	1,112	0,461	0,341
Maksimum	2,148	0,835	0,667
Srednja vrijednost	1,583	0,652	0,481
Standardna devijacija	0,438	0,154	0,141
Standardna pogreška	0,219	0,077	0,070
Koeficijent varijacije (%)	27,6	23,7	29,3
Unutrašnjost šume	Shannonov indeks (H')/ bit/jed.	Simpsonov indeks (1-λ)	Pielouv indeks jednolikosti (J')
Minimum	1,116	0,445	0,372
Maksimum	1,618	0,652	0,486
Srednja vrijednost	1,415	0,559	0,446
Standardna devijacija	0,171	0,066	0,044
Standardna pogreška	0,070	0,027	0,018
Koeficijent varijacije (%)	9,8	11,9	9,8
Livada	Shannonov indeks (H')/ bit/jed.	Simpsonov indeks (1-λ)	Pielouv indeks jednolikosti (J')
Minimum	1,850	0,773	0,561
Maksimum	2,727	0,910	0,801
Srednja vrijednost	2,464	0,867	0,719
Standardna devijacija	0,282	0,046	0,077
Standardna pogreška	0,100	0,016	0,027
Koeficijent varijacije (%)	11,4	5,3	10,7

Pielouv indeks jednolikosti (J') je bio veći na livadi nego li na ekotonu i u unutrašnjosti šume (Slika 25). Najmanje varijacije između vrsta zabilježene su na livadi te je upravo na tom staništu jednolikost bila najveća. Vrijednosti Pielouvog indeksa jednolikosti (J') kretale su se u rasponu od 0,342 na ekotonu pa do 0,801 na livadi (Tablica 13). Koeficijent varijacije Pielouvog indeksa jednolikosti (J') bio je najmanji u unutrašnjosti šume, a najveći na ekotonu.

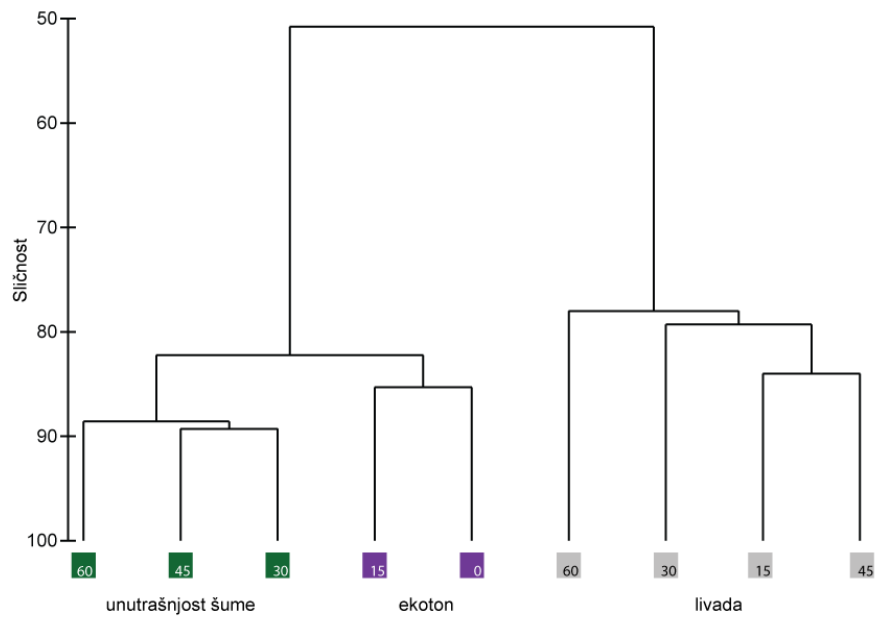


Slika 25. Pielouov indeks jednolikosti (J') (srednja vrijednost $\pm$ SD) duž šumsko-livadnog gradijenta.

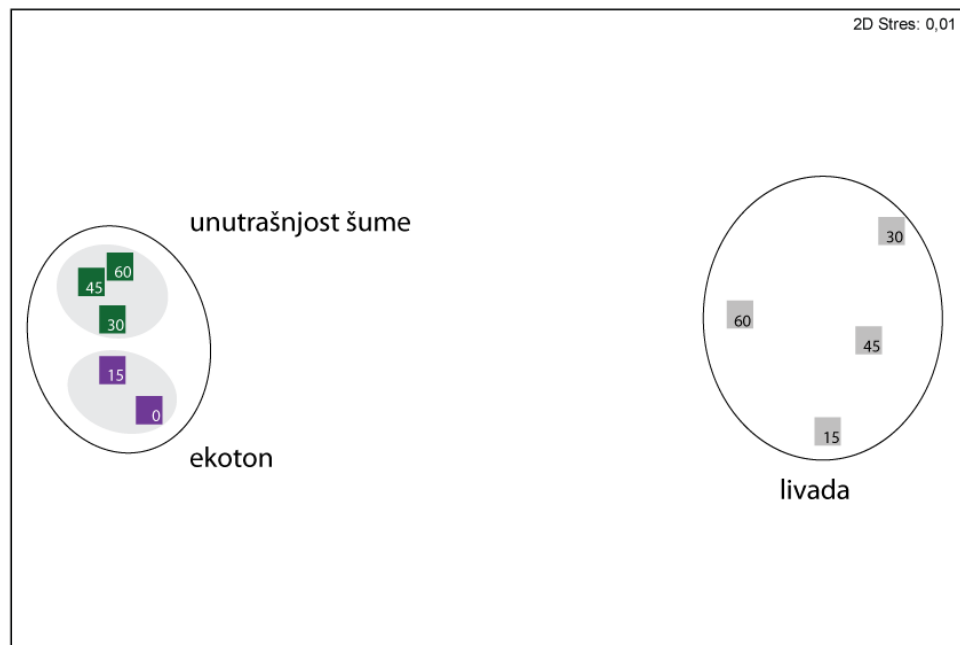
Vrijednosti Pielouovog indeksa jednolikosti (J') imaju normalnu raspodjelu (Shapiro-Wilk test, $W=0,928$, $p>0,05$), te je primijenjena analiza varijance. ANOVA je pokazala da postoje statistički značajne razlike u jednolikosti na istraživanim staništima (d.f.= 1,2, $F=20,389$, $p<0,001$). Vrijednosti Pielouovog indeksa jednolikosti (J') bile su statistički značajno veće na livadi nego li na ekotonu (Tukey HSD *post-hoc* test, $p<0,01$) i u unutrašnjosti šume (Tukey HSD *post-hoc* test, $p<0,001$), dok se jednolikost nije statistički značajno razlikovala između ekotona i unutrašnjosti šume (Tukey HSD *post-hoc* test, $p>0,05$).

Istraživana staništa su međusobno uspoređena s obzirom na sličnost zajednice trčaka, primjenom Bray-Curtis-ovog koeficijenta sličnosti. Brojnost trčaka je transformirana (drugi korijen) prije analize, a za formiranje klastera korištena je metoda „group average linking“. Iz analize su isključene vrste trčaka koje su u ulovu zastupljene s manje od 20 jedinki. Iz dendrograma je vidljivo da se ekoton grupira zajedno s unutrašnjošću šume na visokih 83% sličnosti, ukazujući time na znatno veću sličnost između zajednice trčaka ekotona i zajednice unutrašnjosti šume, nego li livade (Slika 26). Postaje na livadi tvore jasno definiranu grupu koja se od unutrašnjosti šume i ekotona odvaja na 51% sličnosti. Zanimljivo je istaknuti kako stupanj sličnosti između livade i unutrašnjosti šume nije mali. Nadalje i NMDS analiza je pokazala da se zajednica trčaka unutrašnjosti šume i ekotona odvaja od livade prema ordinacijskim osima (Slika 27).

REZULTATI



Slika 26. Dendrogram klaster analize temeljen na Bray-Curtisovom koeficijentu sličnosti (*group average linking*) izračunat prema $\sqrt{}$ -transformiranim podacima brojnosti trčaka duž šumsko-livadnog gradijenta. Bijelo otisnuti brojevi prikazuju udaljenost (m) od uklopljenog šumskog ruba prema unutrašnjosti šume, a crno otisnuti brojevi udaljenost (m) od uklopljenog šumskog ruba prema livadi.



Slika 27. Prikaz rezultata multivarijatne analize (NMDS) ($\sqrt{}$ -transformirani podaci) uz superimponirane rezultate klaster analize temeljene na Bray-Curtisovom koeficijentu sličnosti (*group average linking*). Bijelo otisnuti brojevi prikazuju udaljenost (m) od uklopljenog šumskog ruba prema unutrašnjosti šume, a crno otisnuti brojevi udaljenost (m) od uklopljenog šumskog ruba prema livadi.

5.2.3.4. Analiza ekoloških i morfoloških značajki vrsta trčaka

Analiza ekoloških značajki vrsta pokazuje kako preferencije vrsta utječu na njihovu rasprostranjenost duž šumsko-livadnog gradijenta (Slika 28). Rezultati su sažeti na sljedeći način:

- A. Brojnost vrsta koje ne mogu letjeti raste od unutrašnjosti šume prema ekotonu, nakon kojeg dolazi do strmog pada prema livadi. Makropterne vrste su brojne na livadi, a 15 m od ekotona se njihova brojnost smanjuje i isti trend se nastavlja u unutrašnjost šume. Međutim, zanimljivo je istaknuti da je brojnost brahipternih vrsta na livadi veća od brojnosti makropternih vrsta (Slika 28a).
- B. Brojnost šumskih vrsta raste od unutrašnjosti šume prema ekotonu, a nakon ekotona u prvih 15 m prema livadi njihova brojnost se naglo smanjuje (Slika 28b). Međutim, usprkos naglom padu brojnosti na livadi, šumske vrste čine znatan udio u ukupnoj zajednici trčaka na otvorenom staništu. Suprotan trend pokazuju vrste otvorenih staništa čija, brojnost naglo pada neposredno prije samog šumskog ruba i nastavlja se kroz cijeli ekoton i u unutrašnjost šume.
- C. Brojnost higrofilnih i mezofilnih vrsta raste od unutrašnjosti šume prema ekotonu, a na livadi im se broj smanjuje. Pad brojnosti je osobito izražen kod higrofilnih vrsta, dok mezofilne vrste imaju tendenciju rasta nakon zone ekotona. Kserofilne vrste su brojnije na livadi, a gotovo ih nema u unutrašnjosti šume (Slika 28c).
- D. Stenovalentne vrste brojnošću dominiraju u unutrašnjosti šume i na ekotonu, a na livadi dolazi do strmog pada u brojnosti. Nasuprot tome, eurivalentne vrste su brojnije na livadi, a njihova brojnost se postepeno smanjuje prema unutrašnjosti šume (Slika 28d).
- E. Velike vrste dominiraju na svim istraživanim staništima, a posebice na ekotonu. Srednje i male vrste su malobrojne u unutrašnjosti šume, a na livadi pokazuju tendenciju rasta (Slika 28e).

REZULTATI



Slika 28. Ekološke značajke vrsta trčaka temeljene na literaturnim podacima i vlastitim terenskim istraživanjima. a) Krilatost: B-brahipterne, M-makropterne, D-dimorfne vrste; b) Zasjenjenost: F-šumske vrste, O-vrste otvorenih staništa, OF-vrste indiferentne na zasjenjenost; c) Vлага: H-higrofilne, M-mezofilne, X-xerofilne; d) Stanište: E-eurivalentne vrste, S-stenivalentne vrste; e) Dužina tijela: L-velike vrste (>10 mm), M-srednje velike vrste (7-10 mm); S-male vrste (do 6,5 mm). Brojevi na x osi prikazuju udaljenost (m) od uklopljenog šumskog ruba prema unutrašnjosti šume i livadi.

5.2.3.5. Indikatorska analiza vrsta

Indikatorska analiza vrsta provedena je na temelju analize hijerarhijskog klasteriranja, a iz analize su isključene vrste trčaka koje su u ulovu zastupljene s manje od 20 jedinki, pa je od ukupno 66 vrsta trčaka ulovljenih duž šumsko-livadnog gradijenta u analizu uključeno 36 vrsta. Na temelju IndVal metode određene su tri karakteristične skupine trčaka (Tablica 14): (1) šumski specijalisti, ulovljeni u velikom broju u unutrašnjosti šume (npr. *Platynus scrobiculatus*, *Carabus croaticus*); (2) vrste koje preferiraju rubna staništa, te brojnošću dominiraju na takvim staništima (npr. *Aptinus bombardia*, *Carabus violaceus*); (3) vrste otvorenih staništa, ulovljene isključivo na livadi ili najbrojnije na otvorenom staništu (npr. *Pterostichus ovoideus*, *Poecilus versicolor*, *Amara aulica*, *A. nitida*, *A. equestris*, *Harpalus marginellus*, *H. rufipes*, *Bembidion lampros*, *B. properans*, *Calathus melanocephalus*, *C. luctuosus*).

Tablica 14. Indikatorske vrijednosti vrsta temeljene na podacima klaster analize za istraživana staništa. Vrste trčaka koje imaju vrijednost >61% su simetrični indikatori i označene su crvenom bojom. Legenda: IndVal-indikatorska vrijednost vrsta, ns-nije statistički značajno; *-p<0,05; **-p<0,01; ***-p<0,001. U preostalim kolonama staništa prvi broj označava brojnost jedinki, a drugi broj označava broj postaja na kojima je vrsta nađena unutar grupe.

Vrsta	IndVal	p vrijednost	Unutrašnjost šume	Ekoton	Livada
UNUTRAŠNOST ŠUME					
<i>Platynus scrobiculatus</i>	92,4	***	163/6	9/1	0/0
<i>Carabus croaticus</i>	66,7	**	57/6	17/4	4/1
<i>Molops ovipennis</i>	63,7	ns	61/5	10/4	5/1
<i>Cychrus attenuatus</i>	60,7	*	276/6	108/4	22/6
<i>Leistus nitidus</i>	58,7	*	48/6	22/4	1/1
<i>Trechus croaticus</i>	49,6	ns	13/5	10/4	3/3
<i>Pterostichus variolatus</i>	48,9	ns	17/5	8/2	0/0
<i>Molops piceus</i>	48	ns	81/6	48/4	21/6
<i>Leistus piceus</i>	45,8	ns	19/6	15/3	0/0
EKOTON					
<i>Aptinus bombardia</i>	66,6	*	599/6	1142/4	348/8
<i>Carabus violaceus</i>	61	*	59/6	118/4	72/8
<i>Carabus catenulatus</i>	58,4	*	13/5	22/4	14/8
<i>Licinus hoffmannseggii</i>	55,4	ns	28/5	25/4	3/2
<i>Synuchus vivalis</i>	53,9	ns	4/3	23/4	34/6
<i>Notiophilus biguttatus</i>	53,3	ns	11/3	18/3	0/0
<i>Nebria dahlii</i>	50,3	ns	5513/6	3957/4	478/8
<i>Abax ovalis</i>	45,7	ns	683/6	787/4	958/8
<i>Abax parallelepipedus</i>	45,2	ns	41/5	25/4	6/4
<i>Pterostichus burmeisteri</i>	41,8	ns	601/6	474/4	519/8
<i>Trichotichnus laevicollis</i>	32,9	ns	5/3	16/2	10/6
<i>Reicheiodes rotundipennis</i>	35,3	ns	13/5	8/4	12/4

Tablica 14. Indikatorske vrijednosti vrsta temeljene na podacima analize hijerarhijskog klasteriranja za istraživana staništa. Vrste trčaka koje imaju vrijednost >61% su simetrični indikatori i označene su crvenom bojom. Legenda: IndVal-indikatorska vrijednost vrsta, ns-nije statistički značajno; *-p<0,05; **-p<0,01; ***-p<0,001. U preostalim kolonama staništa prvi broj označava brojnost jedinki, a drugi broj označava broj postaja na kojima je vrsta nađena unutar grupe. *Nastavak tablice s prethodne stranice.*

Vrsta	IndVal	p vrijednost	Unutrašnjost šume	Ekoton	Livada
LIVADA					
<i>Pterostichus ovoideus</i>	100	***	0/0	0/0	101/8
<i>Poecilus versicolor</i>	99,4	***	2/2	0/0	433/8
<i>Amara aulica</i>	98,7	***	0/0	1/1	155/8
<i>Amara nitida</i>	93,3	***	2/1	4/3	148/8
<i>Harpalus marginellus</i>	87,5	**	0/0	0/0	56/7
<i>Harpalus rufipes</i>	86,5	***	2/2	1/1	30/8
<i>Bembidion lampros</i>	83,3	**	3/1	3/2	198/7
<i>Bembidion properans</i>	83	**	0/0	1/1	38/7
<i>Calathus melanocephalus</i>	75	**	0/0	0/0	36/6
<i>Calathus luctuosus</i>	73,3	*	0/0	2/2	171/6
<i>Amara equestris</i>	68,8	*	1/1	3/1	81/6
<i>Amara montivaga</i>	62,5	*	0/0	0/0	33/5
<i>Molops striolatus</i>	50,9	ns	108/6	185/4	533/8
<i>Molops elatus</i>	46,5	ns	60/6	56/4	167/8
<i>Pterostichus brevis</i>	43,4	ns	23/5	29/3	68/8

5.2.3.6. Trčci i okolišni čimbenici

Broj vrsta i otvorenost sklopa (ukupni podaci) su pozitivno i statistički značajno korelirani, dok je brojnost jedinki negativno korelirana s otvorenošću sklopa (Tablica 15). Otvorenost sklopa je pozitivno korelirana s brojem vrsta na livadi i u unutrašnjosti šume, a negativno korelirana s brojem vrsta na ekotonu. Nadalje, otvorenost sklopa je negativno korelirana s brojnošću jedinki na svim istraživanim staništima. Međutim, vrijednosti Spearmanovog koeficijenta korelacije u oba slučaja nisu bile statistički značajne. Vrijednosti pH tla su uglavnom negativno korelirane s brojem vrsta i brojnošću jedinki duž cijelog šumsko-livadnog gradijenta, a vrijednosti nisu statistički značajne. Izuzetak predstavlja negativna korelacija između brojnosti jedinki i pH (KCl) tla, koja je statistički značajna (Tablica 15).

Tablica 15. Spearmanov koeficijent korelacije između broja vrsta, brojnosti jedinki trčaka i mjerenih abiotičkih čimbenika (otvorenost sklopa i pH tla) na istraživanim staništima i ukupnim podacima. Statistički značajne korelacije ($p < 0,05$) su masno otisnute.

UNUTRAŠNJOST ŠUME	N	Spearman	t(N-2)	p-stupanj
Broj vrsta i otvorenost sklopa	6	0,441	0,984	0,3809
Broj vrsta i pH(H ₂ O) tla	6	-0,177	-0,359	0,7379
Broj vrsta i pH(KCl) tla	6	-0,088	-0,177	0,8679
Brojnost jedinki i otvorenost sklopa	6	-0,486	-1,111	0,3287
Brojnost jedinki i pH(H ₂ O) tla	6	-0,771	-2,425	0,0724
Brojnost jedinki i pH(KCl) tla	6	-0,886	-3,816	0,0188
EKOTON				
Broj vrsta i otvorenost sklopa	4	-0,400	-0,617	0,6000
Broj vrsta i pH(H ₂ O) tla	4	-0,200	-0,289	0,8000
Broj vrsta i pH(KCl) tla	4	-0,316	-0,471	0,6838
Brojnost jedinki i otvorenost sklopa	4	-0,200	-0,289	0,8000
Brojnost jedinki i pH(H ₂ O) tla	4	-0,400	-0,617	0,6000
Brojnost jedinki i pH(KCl) tla	4	-0,632	-1,155	0,3675
LIVADA				
Broj vrsta i otvorenost sklopa	8	0,410	1,100	0,3135
Broj vrsta i pH(H ₂ O) tla	8	-0,470	-1,304	0,2400
Broj vrsta i pH(KCl) tla	8	-0,337	-0,878	0,4138
Brojnost jedinki i otvorenost sklopa	8	-0,311	-0,803	0,4528
Brojnost jedinki i pH(H ₂ O) tla	8	0,156	0,386	0,7128
Brojnost jedinki i pH(KCl) tla	8	0,240	0,604	0,5678
UKUPNI PODACI				
Broj vrsta i otvorenost sklopa	18	0,698	3,898	0,0013
Broj vrsta i pH(H ₂ O) tla	18	-0,053	-0,213	0,8343
Broj vrsta i pH(KCl) tla	18	-0,009	-0,037	0,9706
Brojnost jedinki i otvorenost sklopa	18	-0,769	-4,815	0,0002
Brojnost jedinki i pH(H ₂ O) tla	18	-0,426	-1,883	0,0781
Brojnost jedinki i pH(KCl) tla	18	-0,427	-1,887	0,0774

Spearmanov koeficijent korelacije je pokazao da postoji pozitivna i statistički značajna korelacija između mjesečnog broja vrsta trčaka i srednje mjesečne temperature tla (na 5 i 10 cm dubine) duž šumsko-livadnog gradijenta (Tablica 16). Isti trend je uočen i u okviru ukupnih podataka. U unutrašnjosti šume utvrđena je pozitivna i statistički značajna korelacija između broja vrsta i srednjeg mjesečnog udjela vlage u tlu. Nasuprot tome, na ekotonu i livadi je korelacija između istih čimbenika

negativna i nije statistički značajna. Spearmanov koeficijent korelacije između brojnosti jedinki i temperature tla (obje mjerene dubine) bio je većinom pozitivan, ali ne i statistički značajan. Međutim, korelacija između mjesečne brojnosti jedinki i srednjeg mjesečnog udjela vlage u tlu bila je pozitivna u unutrašnjosti šume, a negativna na ekotonu i livadi. No, vrijednosti nisu bile statistički značajne.

Tablica 16. Spearmanov koeficijent korelacije između broja vrsta, brojnosti jedinki trčaka i mjerenih abiotičkih čimbenika (temperatura i vlaga tla) na istraživanim staništima i ukupnim podacima. Statistički značajne korelacije ($p < 0,05$) su masno otisnute. Legenda: T5-temperatura tla na 5 cm dubine, T10-temperatura tla na 10 cm dubine tla.

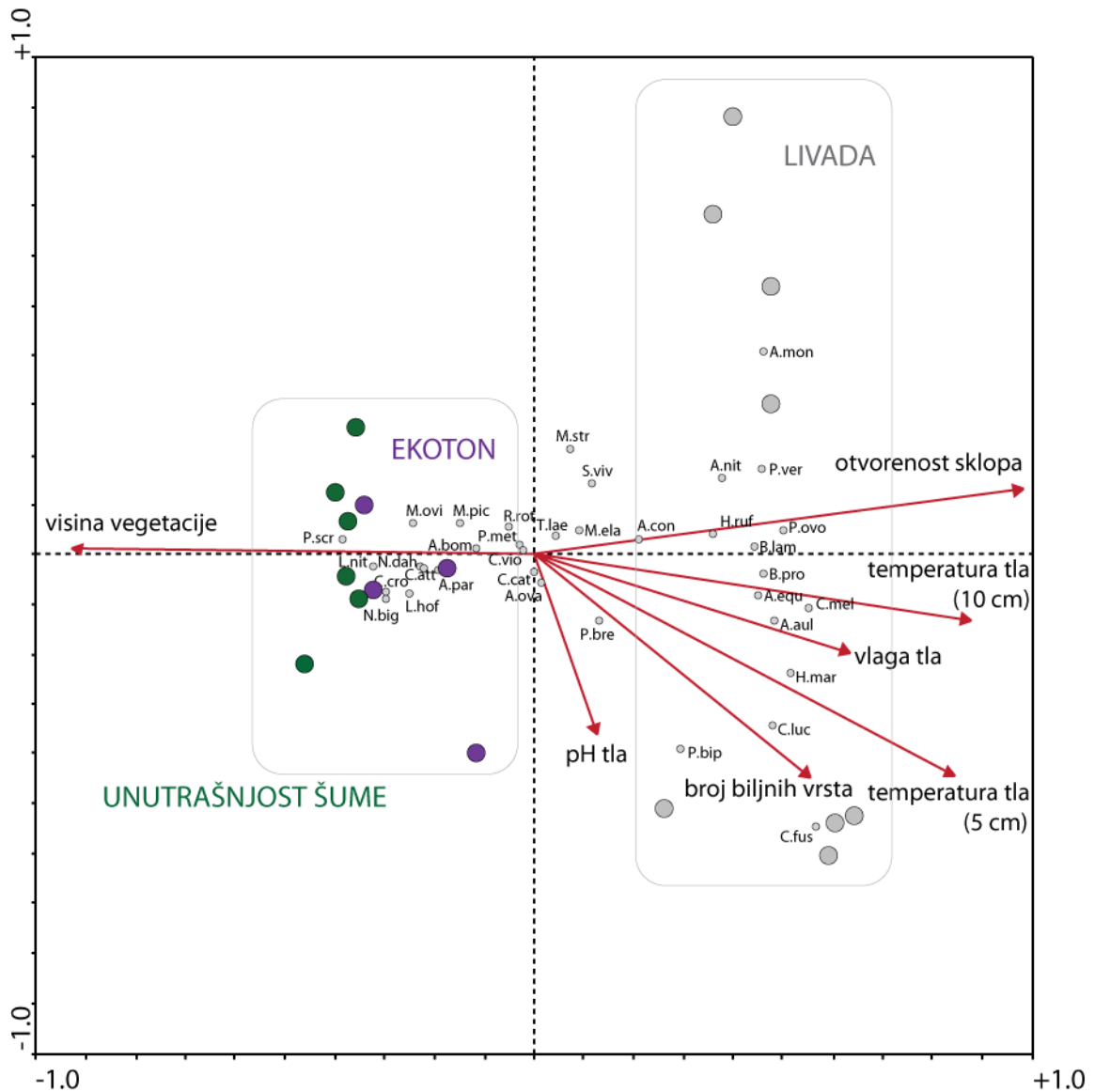
UNUTRAŠNJOST ŠUME	N	Spearman	t(N-2)	p-stupanj
Broj vrsta i temperatura T5	7	0,837	3,414	0,0190
Broj vrsta i temperatura T10	7	-0,764	-2,646	0,0457
Broj vrsta i vlaga	7	0,764	2,646	0,0457
Brojnost jedinki i temperatura T5	7	0,286	0,667	0,5345
Brojnost jedinki i temperatura T10	7	-0,321	-0,759	0,4821
Brojnost jedinki i vlaga	7	0,321	0,759	0,4821
EKOTON				
Broj vrsta i temperatura T5	7	0,793	2,909	0,0334
Broj vrsta i temperatura T10	7	0,595	1,654	0,1591
Broj vrsta i vlaga	7	-0,342	-0,815	0,4523
Brojnost jedinki i temperatura T5	7	0,429	1,061	0,3374
Brojnost jedinki i temperatura T10	7	0,286	0,667	0,5345
Brojnost jedinki i vlaga	7	-0,321	-0,759	0,4821
LIVADA				
Broj vrsta i temperatura T5	7	0,929	5,594	0,0025
Broj vrsta i temperatura T10	7	0,893	4,433	0,0068
Broj vrsta i vlaga	7	-0,429	-1,061	0,3374
Brojnost jedinki i temperatura T5	7	0,750	2,535	0,0522
Brojnost jedinki i temperatura T10	7	0,643	1,877	0,1194
Brojnost jedinki i vlaga	7	-0,107	-0,241	0,8192
UKUPNI PODACI				
Broj vrsta i temperatura T5	21	0,809	5,999	0,0000
Broj vrsta i temperatura T10	21	0,714	4,445	0,0003
Broj vrsta i vlaga	21	-0,352	-1,640	0,1175
Brojnost jedinki i temperatura T5	21	0,295	1,345	0,1945
Brojnost jedinki i temperatura T10	21	0,256	1,154	0,2630
Brojnost jedinki i vlaga	21	-0,352	-1,639	0,1177

CCA analiza je napravljena kako bi se utvrdio utjecaj mjerenih abiotičkih čimbenika (temperatura tla, vlaga tla, otvorenost sklopa, pH tla, visina vegetacije, broj vrsta biljaka) na rasprostranjenje trčaka na istraživanim staništima. Analiza se temelji na zajednici trčaka pojedinih replikatnih postaja. Iz analize su isključene vrste trčaka koje nisu imale udio veći od 0,5% niti na jednoj postaji. U analizu je uključeno 36 vrsta trčaka, a podaci brojnosti su transformirani drugim korijenom. Popis skraćenih imena vrsta trčaka prikazan je u Prilogu 4.

U CCA analizi, vrste trčaka su imale sljedeće svojstvene vrijednosti na četiri osi: 0,369, 0,068, 0,033 i 0,024. Prve dvije osi objasnile su 65,7% varijance u pojavljivanju vrsta trčaka i 84,3% varijance odnosa između vrsta trčaka i okolišnih čimbenika. Statistička signifikantnost osi analizirana je pomoću Monte-Carlo permutacijskog testa (199 permutacija). Prema testu značajnosti svih osi, ordinacija je bila statistički značajna ($F=5,022$, $p=0,005$).

Prva ordinacijska os jasno je odvojila postaje smještene na livadi (desna strana) od postaja smještenih u unutrašnjosti šume i na ekotonu (lijeva strana), pri čemu je uočljiv iznimno bliski smještaj postaja unutrašnjosti šume i ekotona (Slika 29). Na grafičkom prikazu su postaje na livadi smještene iznad i ispod x osi te se doimaju udaljenima. Međutim, budući da je druga svojstvena vrijednost puno manja od prve, položaj livadnih postaja treba gledat s obzirom na njihovu udaljenost od x osi. U tome svjetlu, njihova međusobna sličnost je velika. Većina mjerenih okolišnih čimbenika korelirana je s prvom CCA osi jer su vrijednosti istih bile statistički značajno više na livadi nego li u unutrašnjosti šume i na ekotonu. Prva CCA os ima najveću korelaciju s otvorenosti sklopa ($r=0,96$), a u njenom se smjeru odvajaju livadne postaje na kojima je otvorenost sklopa bila značajno veća nego li u unutrašnjosti šume i na ekotonu. Temperatura tla na 5 i 10 cm dubine ima vektore slične dužine i bliske po smjeru, kao i otvorenost sklopa, dok su im vektori vlage tla i broja biljnih vrsta bliski po smjeru, ali kraći. Vektor visine vegetacije pruža se u suprotnom smjeru u odnosu na ostale mjerene čimbenike, a povezan je s postajama koje se nalaze u unutrašnjosti šume i na ekotonu. Vrijednost pH ima najkraći vektor te je sudeći po tome najmanje značajan čimbenik u strukturiranju zajednice trčaka.

Na CCA ordinaciji šumske vrste trčaka, poput *Platynus scrobiculatus* i *Carabus croaticus*, smještene su na lijevoj strani uz postaje unutrašnjosti šume i ekotona. Nasuprot tome, vrste otvorenih staništa, npr. *Amara nitida*, *Calathus luctuosus*, *C. fuscipes*, *Harpalus marginellus*, *Poecilus versicolor*, *Pterostichus ovoideus* i dr. su grupirane na desnoj strani.



Slika 29. Prikaz prve dvije osi CCA analize na temelju zajednice trčaka duž šumsko-livadnog gradijenta i mjerenih okolišnih čimbenika. Popis skraćenih imena vrsta trčaka prikazan je u Prilogu 4.

5.3. Utjecaj šumskih rubova na faunu trčaka

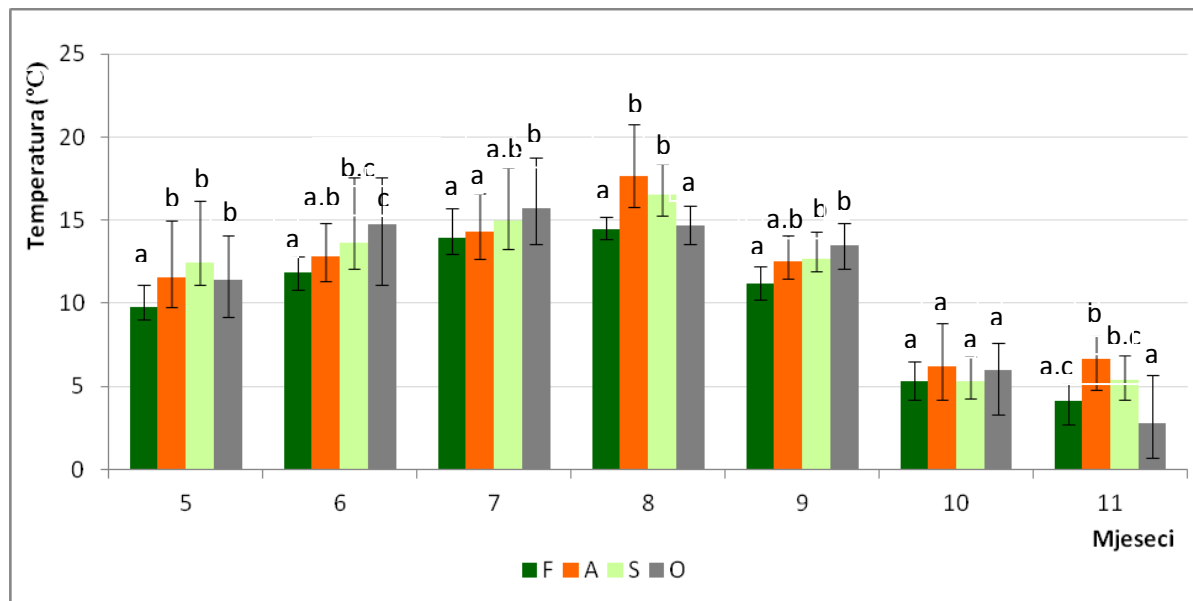
5.3.1. Analiza okolišnih čimbenika

5.3.1.1. Temperatura tla na 5 cm dubine

Temperatura tla mjerena na dubini od 5 cm kretala se u rasponu od 0,7°C izmjerenih tijekom kasne jeseni (studenj) na livadi do 20,8°C izmjerenih tijekom ljeta (kolovoz) na oštrom rubu u 2009. godini (Tablica 17). Najveće razlike između maksimalne i minimalne temperature tla zabilježene su na livadi (18°C), a potom slijedi oštri rub (16°C) i sukcesijski rub (14,2°C). Temperatura tla (srednje vrijednosti) bila je najstabilnija u šumi tijekom cijelog razdoblja istraživanja, te su u šumi zabilježene najmanje razlike između maksimalne i minimalne temperature (13°C). Na oštrom i sukcesijskom šumskom rubu su vrijednosti temperature tla bile veće nego li u unutrašnjosti šume tijekom cijelog razdoblja istraživanja (Slika 30, Tablica 17). Uspoređujući vrijednosti temperature tla između rubova i otvorenog staništa, uočljive su sezonske fluktuacije, te je u pojedinim mjesecima temperatura tla viša na rubovima, a u drugim mjesecima niža (Slika 30). Općenito su oscilacije u temperaturi tla na šumskim rubovima izraženije u odnosu na unutrašnjost šume. Vrijednosti temperature tla na oštrom rubu najbližije su izmjerenim vrijednostima temperature tla na sukcesijskom rubu. Najveći koeficijent varijacije zabilježen je na livadi (55,3%) u studenom, a najmanji u šumi (2,3%) u kolovozu (Tablica 17). Najujednačenije vrijednosti koeficijenta varijacije zabilježene su na sukcesijskom rubu, a vrijednosti su se kretale od 5,4% u kolovozu do 14,1% u studenom.

Podaci temperature tla na 5 cm dubine nisu slijedili normalnu raspodjelu, ali je na histogramu uočeno da postoje mala odstupanja od normalne raspodjele. Stoga je provedena 2-way ANOVA za postaje i mjesece s obzirom na izmjerene vrijednosti temperature tla. Analiza je pokazala da postoje statistički značajne razlike u temperaturi tla između istraživanih postaja (d.f.= 1,3, $F=47,65$, $p<0,001$), mjeseca (d.f.= 1,6, $F=1079,26$, $p<0,001$) i mjeseca-postaja (d.f.= 1,18, $F=15,28$, $p<0,001$). Prema Tukey HSD *post-hoc* testu temperatura tla bila je statistički značajno niža u unutrašnjosti šume nego li na livadi ($p<0,001$), oštrom ($p<0,001$) i sukcesijskom rubu ($p<0,001$). Također, isti test je pokazao da je temperatura tla na dubini od 5 cm bila statistički značajno viša na oštrom rubu nego li na livadi ($p<0,05$). Razlike u temperaturi tla nisu bile statistički značajne između sukcesijskog i oštrog ruba (Tukey HSD *post-hoc* test, $p>0,05$), te sukcesijskog ruba i livade (Tukey HSD *post-hoc* test, $p>0,05$). Mjesečne oscilacije temperature tla bile su statistički značajne tijekom svih istraživanih mjeseci (Tukey HSD *post-hoc* test, $p<0,001$). U listopadu se vrijednosti temperature tla između istraživanih staništa nisu značajno razlikovale (Tukey HSD *post-hoc* test, $p>0,05$), dok su u ostalim mjesecima zabilježene statistički značajne razlike (Tukey HSD *post-hoc* test, p vrijednosti su bile niže od 0,05, a

kretale su se u rasponu od 0,001 do 0,05) (Slika 30). Zanimljivo je istaknuti kako se vrijednosti temperature tla između oštrog i sukcesijskog šumskog ruba nisu statistički značajno razlikovale tijekom cijelog razdoblja istraživanja (Tukey HSD *post-hoc* test, $p > 0,05$). Vrijednosti temperature tla u unutrašnjosti šume su se uglavnom statistički značajno razlikovale od vrijednosti zabilježenih na livadi (Tukey HSD *post-hoc* test, $p < 0,001$), dok im je odnos prema vrijednostima temperature tla na oštro i sukcesijskom rubu bio varijabilan (Slika 30). Vrijednosti temperature tla na oštro i sukcesijskom rubu u dijelu mjeseci su bile sličnije vrijednostima temperature tla u unutrašnjosti šume, a u dijelu mjeseci vrijednostima izmjerenim na livadi (Slika 30).



Slika 30. Srednje vrijednosti, minimumi i maksimumi temperature tla izmjerene na dubini od 5 cm na istraživanim postajama tijekom 2009. godine. Legenda: F-unutrašnjost šume, A-oštri rub, S-sukcesijski rub, O-livada. Različita slova (a, b, c) označavaju podatke koji se statistički značajno razlikuju unutar istog mjeseca na osnovu Tukey HSD *post-hoc* testa provedenog nakon 2-way ANOVA analize.

Tablica 17. Zbirni podaci za temperaturu tla izmjerenu na 5 cm dubine (°C) na istraživanim staništima tijekom 2009. godine. Masno otisnute vrijednosti su minimumi ili maksimumi rezultata opisne statistike.

Stanište	Mjeseci						
UNUTRAŠNOST ŠUME	svibanj	lipanj	srpanj	kolovoz	rujan	listopad	studeni
Minimum	9,0	10,8	13,0	13,9	10,2	4,2	2,7
Maksimum	11,1	12,8	15,7	15,2	12,2	6,5	5,2
Srednja vrijednost	9,8	11,9	13,9	14,5	11,2	5,3	4,2
Standardna devijacija	0,5	0,6	0,8	0,3	0,4	0,7	0,8
Standardna pogreška	0,1	0,1	0,2	0,1	0,1	0,2	0,2
Koeficijent varijacije (%)	5,2	5,1	5,7	2,3	3,6	12,8	18,8

Tablica 17. Zbirni podaci za temperaturu tla izmjerenu na 5 cm dubine (°C) na istraživanim staništima tijekom 2009. godine. Masno otisnute vrijednosti su minimumi ili maksimumi rezultata opisne statistike. *Nastavak tablice s prethodne stranice.*

OŠTRI RUB	svibanj	lipanj	srpanj	kolovoz	rujan	listopad	studeni
Minimum	9,8	11,3	12,7	15,8	11,5	4,2	4,8
Maksimum	15,0	14,8	16,6	20,8	14,1	8,8	8,1
Srednja vrijednost	11,6	12,8	14,3	17,6	12,5	6,2	6,6
Standardna devijacija	1,5	0,9	1,0	1,4	0,7	1,3	0,9
Standardna pogreška	0,4	0,2	0,2	0,3	0,2	0,3	0,2
Koeficijent varijacije (%)	13,4	7,4	6,7	8,1	5,7	21,0	13,1

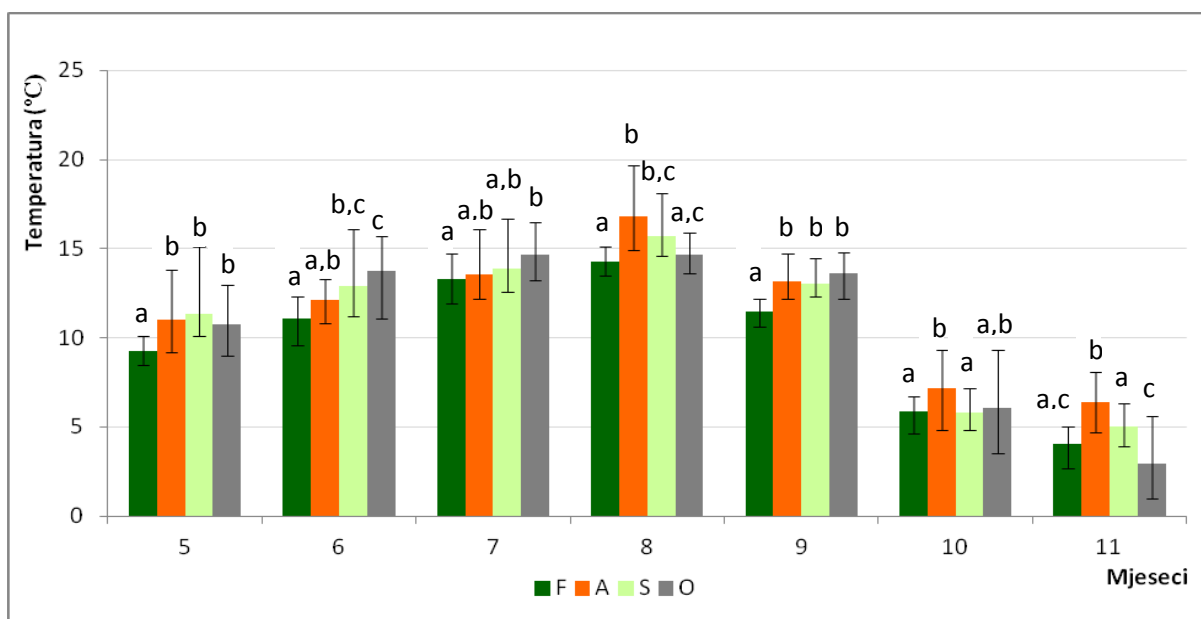
SUKCESIJSKI RUB	svibanj	lipanj	srpanj	kolovoz	rujan	listopad	studeni
Minimum	11,1	12,1	13,3	15,3	11,9	4,3	4,2
Maksimum	16,2	17,6	18,2	18,4	14,3	6,8	6,9
Srednja vrijednost	12,4	13,7	15,0	16,5	12,7	5,3	5,4
Standardna devijacija	1,6	1,6	1,4	0,9	0,7	0,7	0,8
Standardna pogreška	0,4	0,4	0,3	0,2	0,2	0,2	0,2
Koeficijent varijacije (%)	12,9	11,6	9,6	5,4	5,6	12,4	14,1

LIVADA	svibanj	lipanj	srpanj	kolovoz	rujan	listopad	studeni
Minimum	9,2	11,1	13,6	13,6	12,1	3,3	0,7
Maksimum	14,1	17,6	18,8	15,9	14,8	7,6	5,7
Srednja vrijednost	11,4	14,7	15,7	14,7	13,5	6,0	2,8
Standardna devijacija	1,2	1,9	1,5	0,5	0,6	1,2	1,6
Standardna pogreška	0,3	0,4	0,4	0,1	0,2	0,3	0,4
Koeficijent varijacije (%)	10,8	12,9	9,7	3,7	4,8	19,9	55,3

5.3.1.2. Temperatura tla na 10 cm dubine

Temperatura tla na 10 cm dubine (srednje vrijednosti) pokazale su isti trend kretanja kao i vrijednosti temperature tla izmjerene na 5 cm dubine (Slike 30 i 31). Temperatura tla kretala se u rasponu od 1°C izmjerenih na livadi u studenom do 19,7°C izmjerenih na oštrom rubu u kolovozu tijekom 2009. godine. Najveće oscilacije zabilježene su na livadi i oštrom rubu, gdje je razlika između maksimalne i minimalne temperature iznosila 15,5°C i 15°C. Također, na istim staništima uočena su izraženija kolebanja temperature tla tijekom cijelog razdoblja istraživanja. Vrijednosti temperature tla na šumskim rubovima bile su veće u odnosu na unutrašnjost šume. Šuma se izdvaja kao najstabilnije stanište, s minimalnim koeficijentom varijacije koji je iznosio 3,2% u rujnu (Tablica 18). Nadalje, u šumi su zabilježene najmanje razlike između minimalne i maksimalne temperature (12,4°C). Maksimalni koeficijent varijacije iznosio je 44,4%, a zabilježen je na livadi u studenom (Tablica 18).

Podaci temperature tla na 10 cm dubine nisu imali su normalnu raspodjelu. Međutim, na histogramu je uočeno da postoje mala odstupanja od normalne raspodjele, te je provedena 2-way ANOVA za postaje i mjesece s obzirom na izmjerene vrijednosti temperature tla. 2-way ANOVA je pokazala da postoje statistički značajne razlike u temperaturi tla između istraživanih postaja (d.f.= 1,3, $F=59,38$, $p<0,001$), mjeseca (d.f.= 1,6, $F=1224,11$, $p<0,001$) i mjeseca-postaja (d.f.= 1,18, $F=12,78$, $p<0,001$). Prema Tukey HSD *post-hoc* testu temperatura tla bila je statistički značajno niža u unutrašnjosti šume nego li na livadi ($p<0,001$), oštrom ($p<0,001$) i sukcesijskom rubu ($p<0,001$). Nadalje, prema istom testu zabilježene su statistički značajne razlike u vrijednostima temperature tla između livade i oštrog ruba ($p<0,001$), dok iste ne postoje između livade i sukcesijskog ruba ($p>0,05$). Prema Tukey HSD *pos-hoc* testu postoje statistički značajne razlike između sukcesijskog i oštrog ruba ($p<0,001$). Mjesečne oscilacije temperature tla bile su statistički značajne tijekom svih istraživanih mjeseci (Tukey HSD *post-hoc* test, $p<0,001$), osim između mjeseca lipnja i rujna, kada primjena istog testa nije pokazala statistički značajne razlike u temperaturi tla ($p>0,05$). Tijekom cijelog razdoblja istraživanja vrijednosti temperature tla u unutrašnjosti šume bile su statistički značajno niže u odnosu na ostala istraživana staništa (Tukey HSD *post-hoc* test, $p<0,001$) (Slika 31).



Slika 31. Srednje vrijednosti, minimumi i maksimumi temperature tla izmjerene na dubini od 10 cm na istraživanim postajama tijekom 2009. godine. Legenda: F-unutrašnjost šume, A-oštri rub, S-sukcesijski rub, O-livada. Različita slova (a, b, c) označavaju podatke koji se statistički značajno razlikuju unutar istog mjeseca na osnovu Tukey HSD *post-hoc* testa provedenog nakon 2-way ANOVA analize.

Vrijednosti temperature tla nisu se statistički značajno razlikovale između sukcesijskog i oštrog ruba u proljeće i ljeto (Tukey HSD *post-hoc* test, $p>0,05$), ali su se razlikovale u jesen (Tukey HSD *post-*

hoc test, listopad: $p < 0,01$; studeni: $p < 0,05$). Zanimljivo je istaknuti kako se u većem dijelu godine temperature tla ne razlikuju statistički značajno između rubova (oštrog i sukcesijskog) i livade (Tukey HSD *post-hoc* test, $p > 0,05$) (Slika 31).

Tablica 18. Zbirni podaci za temperaturu tla izmjerenu na 10 cm dubine (°C) na istraživanim staništima tijekom 2009. godine. Masno otisnute vrijednosti su minimumi ili maksimumi rezultata opisne statistike.

Stanište	Mjeseci						
UNUTRAŠNOST ŠUME	svibanj	lipanj	srpanj	kolovoz	rujan	listopad	studeni
Minimum	8,5	9,6	11,9	13,5	10,6	4,6	2,7
Maksimum	10,1	12,3	14,7	15,1	12,2	6,7	5,0
Srednja vrijednost	9,3	11,1	13,3	14,3	11,5	5,9	4,0
Standardna devijacija	0,5	0,7	0,8	0,5	0,4	0,7	0,7
Standardna pogreška	0,1	0,2	0,2	0,1	0,1	0,2	0,2
Koeficijent varijacije (%)	5,1	6,6	6,0	3,5	3,1	11,5	16,5

OŠTRI RUB	svibanj	lipanj	srpanj	kolovoz	rujan	listopad	studeni
Minimum	9,2	10,8	12,2	14,9	12,2	4,8	4,7
Maksimum	13,8	13,3	16,1	19,7	14,7	9,3	8,1
Srednja vrijednost	11,0	12,1	13,6	16,8	13,2	7,2	6,4
Standardna devijacija	1,3	0,7	0,9	1,4	0,7	1,2	1,0
Standardna pogreška	0,3	0,2	0,2	0,3	0,2	0,3	0,2
Koeficijent varijacije (%)	11,5	5,6	6,8	8,6	5,7	16,3	15,5

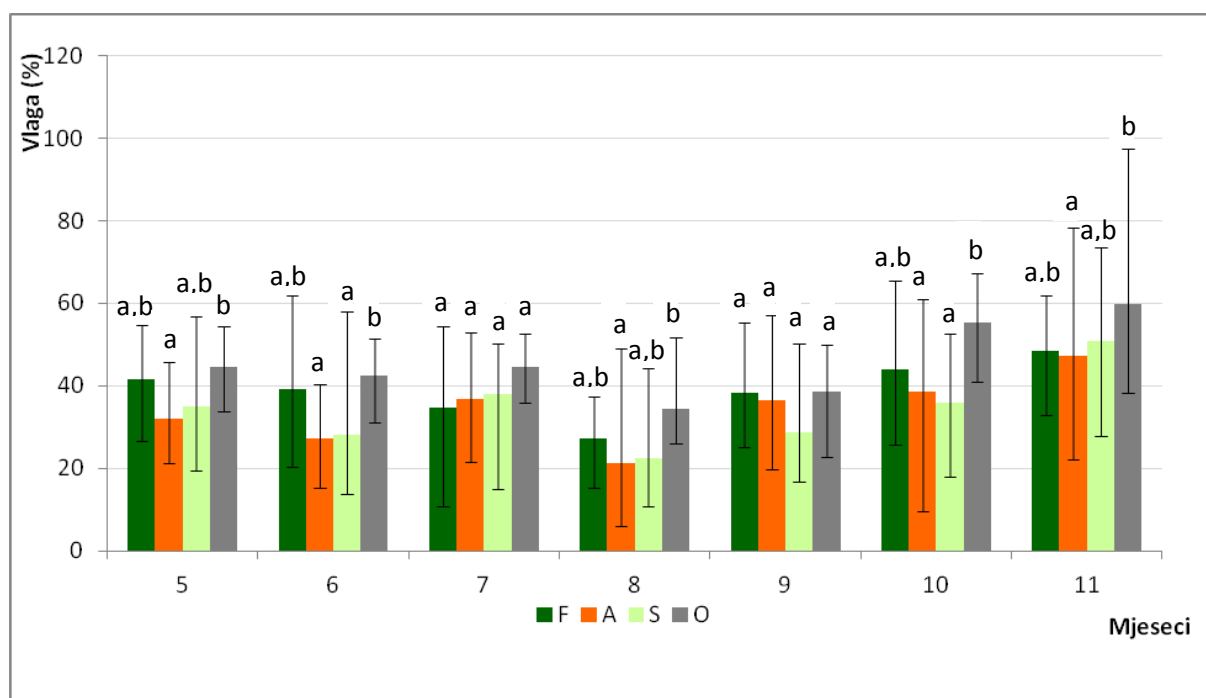
SUKCESIJSKI RUB	svibanj	lipanj	srpanj	kolovoz	rujan	listopad	studeni
Minimum	10,1	11,2	12,6	14,6	12,3	4,8	3,9
Maksimum	15,1	16,1	16,7	18,1	14,5	7,2	6,3
Srednja vrijednost	11,3	12,9	13,9	15,7	13,1	5,8	5,0
Standardna devijacija	1,5	1,4	1,2	0,9	0,7	0,7	0,8
Standardna pogreška	0,4	0,3	0,3	0,2	0,2	0,2	0,2
Koeficijent varijacije (%)	13,2	11,0	8,3	5,8	5,3	12,4	16,2

LIVADA	svibanj	lipanj	srpanj	kolovoz	rujan	listopad	studeni
Minimum	9,0	11,1	13,2	13,6	12,2	3,5	1,0
Maksimum	13,0	15,7	16,5	15,9	14,8	9,3	5,6
Srednja vrijednost	10,7	13,7	14,7	14,6	13,6	6,1	3,0
Standardna devijacija	1,1	1,3	1,0	0,6	0,6	1,3	1,3
Standardna pogreška	0,3	0,3	0,2	0,1	0,1	0,3	0,3
Koeficijent varijacije (%)	10,2	9,3	6,5	4,2	4,5	21,1	44,4

5.3.1.3. Vлага tla

Vлага u tlu kretala se u rasponu od 6,2% izmjerenih na oštrom rubu u kolovozu do 97,3% na livadi u studenom tijekom 2009. godine. Tijekom cijelog razdoblja istraživanja vrijednosti vlage u tlu (srednje vrijednosti) bile su veće na livadi nego li na ostalim istraživanim staništima, a vrijednosti su se kretale od 22,8% u rujnu do 97,3% u studenom (Slika 32). Razlike između maksimalne i minimalne vrijednosti vlage u tlu bile su veće na livadi (74,5%) i oštrom rubu (72,2%) nego li u šumi (54,6%) i sukcesijskom rubu (62,6%). Osim u srpnju, količina vlage u tlu bila je niža na šumskim rubovima nego li u unutrašnjosti šume. U šumi vlaga u tlu pada od svibnja do kolovoza, a potom raste do studenoga. Sličan trend kretanja zabilježen je i na livadi, ali ne i na šumskim rubovima, gdje su oscilacije izraženije (Slika 32). Vrijednosti koeficijenta varijacije bile su najujednačenije na livadi, a kretale su se od 10% u srpnju (ujedno i najmanja vrijednost koeficijenta varijacije) do 21,7% u kolovozu (Tablica 19). Najveći koeficijent varijacije zabilježen je na oštrom rubu u kolovozu, a iznosio je 46,9%. Nadalje, na istom staništu su vrijednosti koeficijenta varijacije bile veće u odnosu na livadu i šumu. Sukcesijski rub je imao također visoke vrijednosti koeficijenta varijacije, koje su se kretale od 20,7% u studenom do 43,1% u kolovozu (Tablica 19).

Podaci vlage tla nisu imali normalnu raspodjelu, ali su na histogramu uočena mala odstupanja, te je provedena 2-way ANOVA za postaje i mjeseci s obzirom na izmjerene vrijednosti udjela vlage tla. 2-way ANOVA je pokazala da se vrijednosti vlage u tlu statistički značajno razlikuju između istraživanih postaja (d.f.= 1,3, F=38,579, $p<0,001$), mjeseca (d.f.= 1,6, F=46,364, $p<0,001$) i postaja-mjeseca (d.f.= 1,18, F=2,06, $p<0,001$). Prema Tukey HSD *post-hoc* testu udio vlage u tlu se statistički značajno razlikovao između unutrašnjosti šume i livade ($p<0,001$), sukcesijskog ($p<0,001$) i oštrog ruba ($p<0,001$), pri čemu su vrijednosti u unutrašnjosti šume bile manje u odnosu na livadu, a veće u odnosu na oba šumska ruba. Vrijednosti udjela vlage u tlu bile su statistički značajno veće na livadi nego li na oštrom (Tukey HSD *post-hoc* test, $p<0,001$) i sukcesijskom rubu (Tukey HSD *post-hoc* test, $p<0,001$). Međutim, vlaga tla nije se statistički značajno razlikovala između sukcesijskog i oštrog ruba (Tukey HSD *post-hoc* test, $p>0,05$). Analiza vremenske serije pokazala je statistički značajne razlike u udjelu vlage u tlu obzirom na mjeseci. Mjeseci svibanj, lipanj i rujn se međusobno značajno ne razlikuju (Tukey HSD *post-hoc* test, $p>0,05$), dok su razlike u udjelu vlage između ostalih mjeseci statistički značajne (Tukey HSD test, $p<0,001$). Također, obzirom na postaje-mjeseci udio vlage u tlu većinom se nije statistički značajno razlikovao između unutrašnjosti šume i livade (Tukey HSD *post-hoc* test, $p>0,05$), sukcesijskog (Tukey HSD *post-hoc* test, $p>0,05$) i oštrog ruba (Tukey HSD *post-hoc* test, $p>0,05$) (Slika 32). Nasuprot tome, udjeli vlage u tlu u dijelu mjeseci su se statistički značajno razlikovali između livade i oštrog ruba (Tukey HSD *post-hoc* test, vrijednosti p su se kretale u rasponu od $p<0,001$ do $p<0,05$), te livade i sukcesijskog ruba (Tukey HSD *post-hoc* test, vrijednosti p su se kretale u rasponu od $p<0,001$ do $p<0,05$) (Slika 32).



Slika 32. Srednje vrijednosti, minimumi i maksimumi vlage u tlu izmjerene na dubini od 15 cm na istraživanim postajama tijekom 2009. godine. Legenda: F-unutrašnjost šume, A-oštri rub, S-sukcesijski rub, O-livada. Različita slova (a, b, c) označavaju podatke koji se statistički značajno razlikuju unutar istog mjeseca na osnovu Tukey HSD *post-hoc* testa provedenog nakon 2-way ANOVA analize.

Tablica 19. Zbirni podaci za vlagu tla (%) izmjerenu na 15 cm dubine na istraživanim staništima tijekom 2009. godine. Masno otisnute vrijednosti su minimumi ili maksimumi rezultata opisne statistike.

Stanište	Mjeseci						
UNUTRAŠNOST ŠUME	svibanj	lipanj	srpanj	kolovoz	rujan	listopad	studeni
Minimum	26,7	20,3	10,9	15,2	25,1	25,7	33,0
Maksimum	54,6	61,9	54,3	37,3	55,4	65,5	61,9
Srednja vrijednost	41,5	39,2	34,8	27,2	38,5	44,0	48,6
Standardna devijacija	8,0	11,6	11,7	6,1	8,2	9,8	8,0
Standardna pogreška	1,9	2,7	2,8	1,4	1,9	2,3	1,9
Koeficijent varijacije (%)	19,3	29,5	33,8	22,5	21,3	22,2	16,4

OŠTRI RUB	svibanj	lipanj	srpanj	kolovoz	rujan	listopad	studeni
Minimum	21,2	15,2	21,7	6,2	19,9	9,5	22,1
Maksimum	45,7	40,5	52,8	49,2	57,2	61,0	78,4
Srednja vrijednost	32,0	27,4	36,8	21,4	36,6	38,6	47,4
Standardna devijacija	7,5	9,2	9,7	10,1	11,7	13,7	12,6
Standardna pogreška	1,8	2,2	2,3	2,4	2,7	3,2	3,0
Koeficijent varijacije (%)	23,6	33,5	26,3	46,9	31,9	35,5	26,6

Tablica 19. Zbirni podaci za vlagu tla (%) izmjerenu na 15 cm dubine na istraživanim staništima tijekom 2009. godine. Masno otisnute vrijednosti su minimumi ili maksimumi rezultata opisne statistike. *Nastavak tablice s prethodne stranice.*

SUKCESIJSKI RUB	svibanj	lipanj	srpanj	kolovoz	rujan	listopad	studeni
Minimum	19,6	13,8	14,9	10,9	16,7	18,1	27,9
Maksimum	56,8	57,9	50,3	44,2	50,3	52,5	73,5
Srednja vrijednost	35,0	28,3	38,0	22,4	28,8	35,8	50,8
Standardna devijacija	9,5	11,3	9,4	9,7	8,3	9,8	10,5
Standardna pogreška	2,2	2,7	2,2	2,3	2,0	2,3	2,5
Koeficijent varijacije (%)	27,1	39,9	24,9	43,1	28,9	27,4	20,7

LIVADA	svibanj	lipanj	srpanj	kolovoz	rujan	listopad	studeni
Minimum	33,9	31,1	35,8	26,1	22,8	40,9	38,4
Maksimum	54,5	51,4	52,5	51,8	49,9	67,3	97,3
Srednja vrijednost	44,5	42,4	44,7	34,3	38,7	55,2	59,7
Standardna devijacija	5,9	6,4	4,5	6,3	8,1	7,9	13,0
Standardna pogreška	1,4	1,5	1,1	1,5	1,9	1,9	3,1
Koeficijent varijacije (%)	13,3	15,0	10,0	18,3	21,0	14,2	21,7

5.3.1.4. pH tla

Vrijednosti pH tla (H_2O i KCl) kretale su se u rasponu od 4,7 na sukcesijskom rubu do 6,8 u šumi (Tablica 20). Slično kao i na sukcesijskom rubu, vrijednosti pH tla bile su niske i na oštrom rubu. Nasuprot tome, vrijednosti pH tla na livadi su bile više u odnosu na vrijednosti na šumskim rubovima, a niže u odnosu na vrijednosti u unutrašnjosti šume.

Vrijednosti $pH(H_2O)$ tla imale su normalnu raspodjelu (Shapiro-Wilk test, $W=0,925$, $p>0,05$), a vrijednosti $pH(KCl)$ nisu je postigle ni nakon primijenjenih transformacija. ANOVA za $pH(H_2O)$ je pokazala da ne postoje statistički značajne razlike u $pH(H_2O)$ tla (d.f.= 1,3, $F=0,461$, $p>0,05$) u odnosu na istraživane postaje. Kruskal Wallis test je pokazao iste rezultate, kao i ANOVA za $pH(H_2O)$ tla, za $pH(KCl)$ tla ($H(3, N=24) = 407$, $p>0,05$). Koeficijent varijacije bio je najveći na sukcesijskom rubu, a najmanji na livadi (Tablica 20).

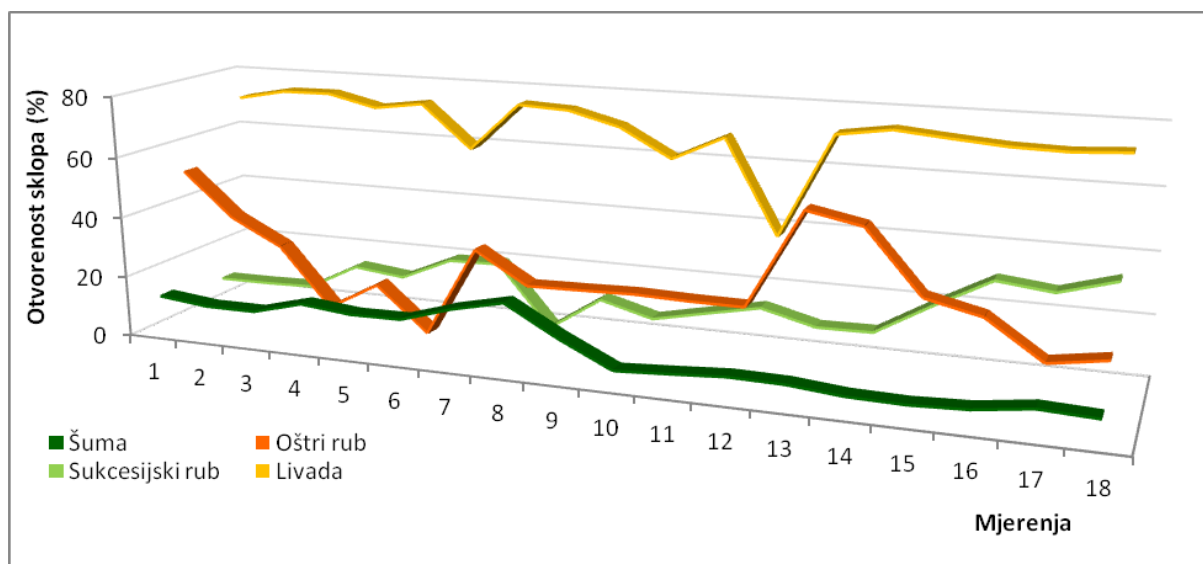
Tablica 20. Zbirni podaci za pH tla na istraživanim staništima tijekom 2009. godine. Masno otisnute vrijednosti su minimumi ili maksimumi rezultata opisne statistike.

	UNUTRAŠNJOST ŠUME		OŠTRI RUB		SUKCESIJSKI RUB		LIVADA	
	pH (H ₂ O)	pH (KCl)	pH (H ₂ O)	pH (KCl)	pH (H ₂ O)	pH (KCl)	pH (H ₂ O)	pH (KCl)
Minimum	4,95	4,02	4,96	4,57	4,70	3,91	5,21	4,38
Maksimum	6,80	6,34	6,84	6,23	6,79	6,32	6,46	6,05
Srednja vrijednost	5,86	5,26	6,23	5,72	5,87	5,36	5,79	5,14
Standardna devijacija	0,78	1,02	0,68	0,60	0,91	1,08	0,41	0,57
Standardna pogreška	0,32	0,42	0,28	0,25	0,37	0,44	0,17	0,23
Koeficijent varijacije (%)	13,36	19,35	10,84	10,50	15,43	20,36	7,16	11,05

5.3.1.5. Otvorenost sklopa

Otvorenost sklopa bila je najmanja u šumi, a najveća na livadi (Tablica 21). U oba staništa su vrijednosti otvorenosti sklopa bile uglavnom ujednačene (Slika 33). Izuzetak predstavlja jedna postaja na livadi, u čijoj se blizini nalazilo solitarno stablo smreke koje je utjecalo na smanjenje otvorenosti sklopa (Slika 33). Otvorenost sklopa je bila veća na sukcesijskom i oštrom šumskom rubu nego li u unutrašnjosti šume (Tablica 21, Slika 33). Međutim, vidljivo je da su oscilacije u otvorenosti sklopa izražene na šumskim rubovima, a posebice na oštrom šumskom rubu. Zanimljivo je istaknuti da su minimalne vrijednosti otvorenosti sklopa bile manje na oba šumska ruba nego li u unutrašnjosti šume, što je posljedica gustog sloja grmlja koje se razvija na šumskim rubovima.

Podaci otvorenosti sklopa nisu slijedili normalnu raspodjelu (Shapiro-Wilk test, $W=0,832$, $p<0,05$), a ista nije postignuta ni nakon provedenih transformacija, te je primijenjen neparametrijski test. Kruskal Wallis test je pokazao da postoje statistički značajne razlike u otvorenosti sklopa između istraživanih postaja ($H(3, N=72) = 50,571$, $p<0,001$). Prema testu multiple usporedbe otvorenost sklopa je statistički značajno veća na livadi nego li u šumi ($p<0,001$), na oštrom rubu ($p<0,01$) i sukcesijskom rubu ($p<0,001$). Nadalje, prema istom testu otvorenost sklopa bila je statistički značajno veća na oštrom rubu nego li u šumi ($p<0,01$). Razlike između šume i sukcesijskog ruba, te sukcesijskog i oštrog ruba nisu statistički značajne (test multiple usporedbe, $p>0,05$).



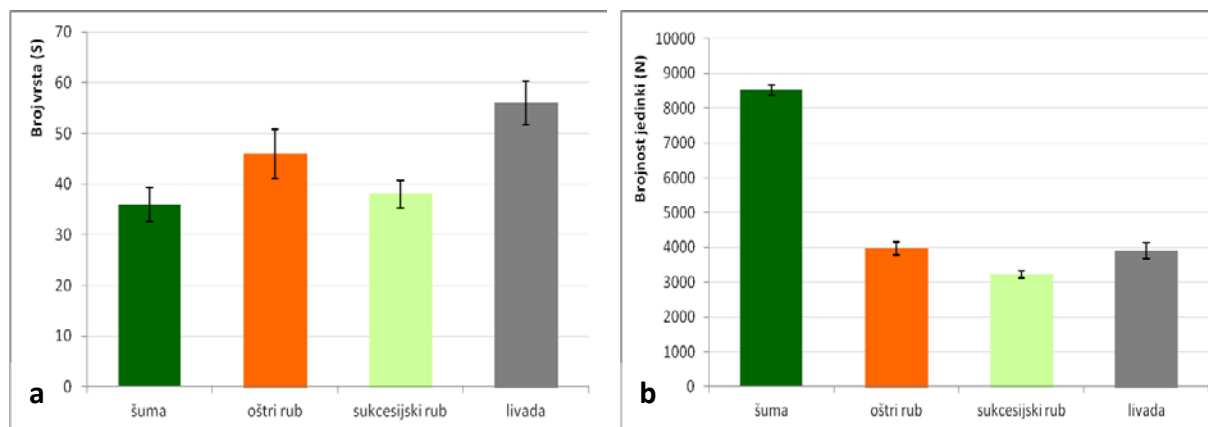
Slika 33. Otvorenost sklopa na istraživanim staništima tijekom 2009. godine. Brojevi na x osi prikazuju sva mjerenja otvorenosti sklopa na istraživanim staništima.

Tablica 21. Zbirni podaci otvorenosti sklopa na istraživanim staništima tijekom 2009. godine. Masno otisnute vrijednosti su minimumi ili maksimumi rezultata opisne statistike.

	UNUTRAŠNOST ŠUME	OŠTRI RUB	SUKCESIJSKI RUB	LIVADA
Minimum	5,15	4,24	4,67	37,37
Maksimum	22,88	55,30	37,45	74,71
Srednja vrijednost	10,67	28,06	18,68	68,77
Standardna devijacija	5,07	13,93	9,18	9,02
Standardna pogreška	1,20	3,28	2,16	2,13
Koeficijent varijacije (%)	47,54	49,64	49,16	13,11

5.3.2. Bogatstvo vrsta, brojnost i raznolikost trčaka

Tijekom istraživanja na oštrom i sukcesijskom rubu, u šumi i na livadi ukupno su sakupljene 74 vrste i 19 616 jedinki trčaka. Na oba šumska ruba utvrđen je veći broj vrsta trčaka nego li u unutrašnjosti šume, a manji u odnosu na otvoreno livadno stanište (Slika 34a). Sukladno tome, najveći broj vrsta trčaka zabilježen je na livadi (56 vrsta), a najmanji u unutrašnjosti šume (36 vrsta) (Tablica 22). Bogatstvo vrsta na istraživanim staništima moguće je međusobno uspoređivati, obzirom da su akumulacijska i rarefakcijska krivulja dosegle asimptotu (Prilog 3b). Za razliku od broja vrsta, brojnost jedinki trčaka je manja na oba šumska ruba nego li u unutrašnjosti šume, gdje zabilježena najveća brojnost jedinki (8 519) (Tablica 22). Brojnost jedinki trčaka bila je najmanja na sukcesijskom rubu, te je iznosila 3 216 jedinki (Slika 34b).



Slika 34. a) Ukupni broj vrsta trčaka ($\pm$ SD) na istraživanim staništima (n postaja po staništu =6); b) Ukupna brojnost jedinki trčaka ($\pm$ SD) na istraživanim staništima (n postaja po staništu =6).

Tablica 22. Ukupna brojnost trčaka na istraživanim staništima tijekom 2009. godine (n postaja po staništu =6). Legenda: S-broj vrsta, N-brojnost jedinki, %-udio u ukupnoj brojnosti.

Vrsta	UNUTRAŠNOST ŠUME		OŠTRI RUB		SUKCESIJSKI RUB		LIVADA		UKUPNO	
	N	%	N	%	N	%	N	%	N	%
<i>Abax carinatus</i>	1	0,01	58	1,46	27	0,84	1	0,03	87	0,44
<i>Abax ovalis</i>	683	8,02	601	15,14	637	19,81	717	18,33	2638	13,45
<i>Abax parallelepipedus</i>	41	0,48	14	0,35			2	0,05	57	0,29
<i>Agonum sexpunctatum</i>							1	0,03	1	0,01
<i>Amara aenea</i>							2	0,05	2	0,01
<i>Amara aulica</i>			1	0,03	1	0,03	129	3,30	131	0,67
<i>Amara communis</i>	1	0,01					3	0,08	4	0,02
<i>Amara convexior</i>	1	0,01					12	0,31	13	0,07
<i>Amara curta</i>							2	0,05	2	0,01
<i>Amara equestris</i>	1	0,01	2	0,05			68	1,74	71	0,36
<i>Amara famelica</i>							1	0,03	1	0,01
<i>Amara lunicollis</i>							2	0,05	2	0,01
<i>Amara montivaga</i>			10	0,25			32	0,82	42	0,21
<i>Amara nitida</i>	2	0,02					124	3,17	126	0,64
<i>Amara ovata</i>			1	0,03			2	0,05	3	0,02
<i>Aptinus bombardia</i>	599	7,03	622	15,67	39	1,21	290	7,41	1550	7,90
<i>Badister meridionalis</i>					1	0,03			1	0,01
<i>Bembidion brunnicorne</i>			1	0,03					1	0,01
<i>Bembidion lampros</i>	3	0,04			1	0,03	169	4,32	173	0,88
<i>Bembidion properans</i>							36	0,92	36	0,18
<i>Brachinus crepitans</i>			1	0,03					1	0,01
<i>Calathus fuscipes</i>			1	0,03			12	0,31	13	0,07
<i>Calathus luctuosus</i>					6	0,19	158	4,04	164	0,84

Tablica 22. Ukupna brojnost trčaka na istraživanim staništima tijekom 2009. godine (n postaja po staništu =6). Legenda: S-broj vrsta, N-brojnost jedinki, %-udio u ukupnoj brojnosti. *Nastavak tablice s prethodne stranice.*

Vrsta	UNUTRAŠNOST ŠUME		OŠTRI RUB		SUKCESIJSKI RUB		LIVADA		UKUPNO	
	N	%	N	%	N	%	N	%	N	%
<i>Calathus melanocephalus</i>			2	0,05			35	0,89	37	0,19
<i>Carabus catenulatus</i>	13	0,15	1	0,03	1	0,03	8	0,20	23	0,12
<i>Carabus convexus</i>			17	0,43	38	1,18			55	0,28
<i>Carabus coriaceus</i>			222	5,59	83	2,58			305	1,55
<i>Carabus croaticus</i>	57	0,67			1	0,03	4	0,10	62	0,32
<i>Carabus irregularis</i>	1	0,01			1	0,03			2	0,01
<i>Carabus violaceus</i>	59	0,69	205	5,16	225	7,00	51	1,30	540	2,75
<i>Cychrus attenuatus</i>	276	3,24	291	7,33	116	3,61	14	0,36	697	3,55
<i>Dromius agilis</i>					1	0,03			1	0,01
<i>Harpalus atratus</i>			7	0,18					7	0,04
<i>Harpalus honestus</i>			2	0,05					2	0,01
<i>Harpalus laevipes</i>			1	0,03			1	0,03	2	0,01
<i>Harpalus latus</i>	1	0,01	1	0,03			5	0,13	7	0,04
<i>Harpalus luteicornis</i>					1	0,03	2	0,05	3	0,02
<i>Harpalus marginellus</i>			34	0,86	4	0,12	30	0,77	68	0,35
<i>Harpalus rufipes</i>	2	0,02	8	0,20	2	0,06	25	0,64	37	0,19
<i>Lebia chlorocephala</i>							2	0,05	2	0,01
<i>Leistus nitidus</i>	48	0,56	13	0,33		0,00	1	0,03	62	0,32
<i>Leistus piceus</i>	19	0,22	17	0,43	21	0,65			57	0,29
<i>Leistus rufomarginatus</i>			6	0,15					6	0,03
<i>Licinus hoffmannseggii</i>	28	0,33	49	1,23	33	1,03	2	0,05	112	0,57
<i>Molops elatus</i>	60	0,70	23	0,58	57	1,77	110	2,81	250	1,27
<i>Molops ovipennis</i>	61	0,72	49	1,23	87	2,71	1	0,03	198	1,01
<i>Molops piceus</i>	81	0,95	98	2,47	126	3,92	15	0,38	320	1,63
<i>Molops striolatus</i>	108	1,27	197	4,96	133	4,14	389	9,95	827	4,22
<i>Nebria dahlii</i>	5513	64,71	876	22,07	852	26,49	462	11,81	7703	39,27
<i>Notiophilus biguttatus</i>	11	0,13	5	0,13					16	0,08
<i>Notiophilus palustris</i>	1	0,01			1	0,03	3	0,08	5	0,03
<i>Ophonus puncticeps</i>			2	0,05			2	0,05	4	0,02
<i>Panagaeus bipustulatus</i>			2	0,05			6	0,15	8	0,04
<i>Paradromius linearis</i>							1	0,03	1	0,01
<i>Platynus scrobiculatus</i>	163	1,91	41	1,03	21	0,65			225	1,15
<i>Poecilus lepidus</i>							1	0,03	1	0,01
<i>Poecilus versicolor</i>	2	0,02			1	0,03	406	10,38	409	2,09
<i>Pterostichus brevis</i>	23	0,27	3	0,08	10	0,31	43	1,10	79	0,40
<i>Pterostichus burmeisteri</i>	601	7,05	423	10,65	554	17,23	406	10,38	1984	10,11
<i>Pterostichus fasciatopunctatus</i>			1	0,03					1	0,01

Tablica 22. Ukupna brojnost trčaka na istraživanim staništima tijekom 2009. godine (n postaja po staništu =6). Legenda: S-broj vrsta, N-brojnost jedinki, %-udio u ukupnoj brojnosti. *Nastavak tablice s prethodne stranice.*

Vrsta	UNUTRAŠNOST ŠUME		OŠTRI RUB		SUKCESIJSKI RUB		LIVADA		UKUPNO	
	N	%	N	%	N	%	N	%	N	%
<i>Pterostichus melas</i>			4	0,10	1	0,03			5	0,03
<i>Pterostichus ovoideus</i>					1	0,03	66	1,69	67	0,34
<i>Pterostichus strenuus</i>							3	0,08	3	0,02
<i>Pterostichus subsinuatus</i>							1	0,03	1	0,01
<i>Pterostichus variolatus</i>	17	0,20			20	0,62			37	0,19
<i>Pterostichus vernalis</i>							4	0,10	4	0,02
<i>Reicheiodes rotundipennis</i>	13	0,15	3	0,08	8	0,25	7	0,18	31	0,16
<i>Stomis rostratus</i>	7	0,08	9	0,23	3	0,09			19	0,10
<i>Syntomus obscuroguttatus</i>							1	0,03	1	0,01
<i>Syntomus truncatellus</i>							4	0,10	4	0,02
<i>Synuchus vivalis</i>	4	0,05	12	0,30	70	2,18	30	0,77	116	0,59
<i>Trechus croaticus</i>	13	0,15	8	0,20	7	0,22	2	0,05	30	0,15
<i>Trechus quadristriatus</i>			1	0,03					1	0,01
<i>Trichotichnus laevicollis</i>	5	0,06	25	0,63	25	0,78	5	0,13	60	0,31
S (Σ)	36		46		38		56		74	
N (Σ)	8519		3970		3216		3911		19616	

5.3.3. Dominantnost i konstantnost vrsta trčaka

Vrsta *Nebria dahlii* je najbrojnija vrsta u ulovu, a njena dominacija je osobito izražena u unutrašnjosti šume, gdje je ulovljeno 5 513 jedinki, čineći 64,71% ulova u šumi (Tablica 22 i 23). Potom slijede vrste *Abax ovalis* (2 638 jedinki), *Pterostichus burmeisteri* (1 984 jedinke) i *Aptinus bombarda* (1 550 jedinki). Prethodno navedene četiri vrste su dominantne u unutrašnjosti šume, te zajedno čine 86,82% ukupnog ulova u šumi (Tablica 23). Zanimljivo je istaknuti kako su iste vrste dominantne i na oštrom šumskom rubu, te sukcesijskom rubu (osim vrste *A. bombarda*), ali i na otvorenom livadnom staništu. Broj dominantnih vrsta gotovo je dvostruko veći na oštrom šumskom rubu (7 vrsta) nego li u unutrašnjosti šume (4 vrste) i na sukcesijskom šumskom rubu (4 vrste). Ukupni udio svih dominantnih vrsta trčaka na istraživanim staništima kreće se od 68,72% na livadi do 86,82% u unutrašnjosti šume. Dominantne vrste trčaka na oštrom šumskom rubu, uz već prethodno spomenute četiri vrste (*N. dahlii* - 22,07%, *A. bombarda* - 15,67%, *A. ovalis* - 15,14%, *P. burmeisteri* - 10,65%), su: *Cychrus attenuatus* (7,33%), *Carabus coriaceus* (5,59%) i *C. violaceus* (5,16%), te zajedno čine 81,61% ukupnog ulova na oštrom rubu (Tablica 23). Na sukcesijskom šumskom rubu dominiraju

sljedeće vrste: *N. dahlia* (26,49%), *A. ovalis* (19,81%), *P. burmeisteri* (17,23%) i *C. violaceus* (7,00%), te čine 70,5% ukupnog ulova. Na livadi je šest vrsta dominantno, a to su: *A. ovalis* (18,33%), *N. dahlia* (11,81%), *Poecilus versicolor* (10,38%), *P. burmeisteri* (10,38%), *Molops striolatus* (9,95%) i *A. bombardia* (7,41%). Relativno visok udio svih subdominantnih vrsta zabilježen je na sukcesijskom rubu (24,32%) i livadi (23,47%), a potom slijede oštri rub (12,39%) i unutrašnjost šume (7,37%). Udio svih recedentnih vrsta je relativno mali i kreće se od 2,07% na oštrom rubu do 4,81% na livadi. Slične vrijednosti zabilježene su za subrecedentne vrste, čije su najmanje vrijednosti (1,62%) zabilježene na sukcesijskom rubu, a najveće na oštrom rubu (3,93%). Veći broj subrecedentnih vrsta zabilježen je na livadi (35 vrsta) i oštrom šumskom rubu (30 vrsta), dok je u unutrašnjosti šume (22 vrste) i na sukcesijskom rubu (19 vrsta) zabilježen sličan broj subrecedentnih vrsta (Tablica 23).

Čak sedam vrsta trčaka ulovljeno je isključivo na oštrom šumskom rubu, a to su: *Bembidion brunnicornis*, *Brachinus crepitans*, *Harpalus atratus*, *H. honestus*, *Leistus rufomarginatus*, *Pterostichus fasciatopunctatus* i *Trechus quadristriatus*. Riječ je o sporadičnim nalazima, te iste vrste pripadaju kategoriji subrecedentnih i akcidentalnih vrsta. Svega dvije rijetke vrste, *Bembidion meridionalis* i *Dromius agilis*, su ulovljene isključivo na sukcesijskom rubu. Vrste *C. convexus*, *C. coriaceus* i *Pterostichus melas* ulovljene su na oba šumska ruba, a nisu ulovljene u unutrašnjosti šume ili na livadi. Od ukupno 74 ulovljene vrste, 20 vrsta ulovljeno je na svim istraživanim staništima.

Tablica 23. Dominantnost vrsta trčaka (%) na istraživanim staništima tijekom 2009. godine.

UNUTRAŠNJOST ŠUME		OŠTRI RUB		SUKCESIJSKI RUB		LIVADA	
Vrsta	%	Vrsta	%	Vrsta	%	Vrsta	%
Dominantne vrste							
<i>Nebria dahlia</i>	64,71	<i>Nebria dahlia</i>	22,07	<i>Nebria dahlia</i>	26,49	<i>Abax ovalis</i>	18,33
<i>Abax ovalis</i>	8,02	<i>Aptinus bombardia</i>	15,67	<i>Abax ovalis</i>	19,81	<i>Nebria dahlia</i>	11,81
<i>Pterostichus burmeisteri</i>	7,05	<i>Abax ovalis</i>	15,14	<i>Pterostichus burmeisteri</i>	17,23	<i>Poecilus versicolor</i>	10,38
<i>Aptinus bombardia</i>	7,03	<i>Pterostichus burmeisteri</i>	10,65	<i>Carabus violaceus</i>	7,00	<i>Pterostichus burmeisteri</i>	10,38
		<i>Cychrus attenuatus</i>	7,33			<i>Molops striolatus</i>	9,95
		<i>Carabus coriaceus</i>	5,59			<i>Aptinus bombardia</i>	7,41
		<i>Carabus violaceus</i>	5,16				
Subdominantne vrste							
<i>Cychrus attenuatus</i>	3,24	<i>Molops striolatus</i>	4,96	<i>Molops striolatus</i>	4,14	<i>Bembidion lampros</i>	4,32
<i>Platynus scrobiculatus</i>	1,91	<i>Molops piceus</i>	2,47	<i>Molops piceus</i>	3,92	<i>Calathus luctuosus</i>	4,04
<i>Molops striolatus</i>	1,27	<i>Abax carinatus</i>	1,46	<i>Cychrus attenuatus</i>	3,61	<i>Amara aulica</i>	3,30
<i>Molops piceus</i>	0,95	<i>Licinus hoffmannseggii</i>	1,23	<i>Molops ovipennis</i>	2,71	<i>Amara nitida</i>	3,17
		<i>Molops ovipennis</i>	1,23	<i>Carabus coriaceus</i>	2,58	<i>Molops elatus</i>	2,81

Tablica 23. Dominantnost vrsta trčaka (%) na istraživanim staništima tijekom 2009. godine. *Nastavak tablice s prethodne stranice.*

UNUTRAŠNOST ŠUME		OŠTRI RUB		SUKCESIJSKI RUB		LIVADA	
Vrsta	%	Vrsta	%	Vrsta	%	Vrsta	%
		<i>Platynus scrobiculatus</i>	1,03	<i>Synuchus vivalis</i>	2,18	<i>Amara equestris</i>	1,74
				<i>Molops elatus</i>	1,77	<i>Pterostichus ovoideus</i>	1,69
				<i>Aptinus bombardia</i>	1,21	<i>Carabus violaceus</i>	1,30
				<i>Carabus convexus</i>	1,18	<i>Pterostichus brevis</i>	1,10
				<i>Licinus hoffmannseggii</i>	1,03		
Recedentne vrste							
<i>Molops ovipennis</i>	0,72	<i>Harpalus marginellus</i>	0,86	<i>Abax carinatus</i>	0,84	<i>Bembidion properans</i>	0,92
<i>Molops elatus</i>	0,70	<i>Trichotichnus laevicollis</i>	0,63	<i>Trichotichnus laevicollis</i>	0,78	<i>Calathus melanocephalus</i>	0,89
<i>Carabus violaceus</i>	0,69	<i>Molops elatus</i>	0,58	<i>Leistus piceus</i>	0,65	<i>Amara montivaga</i>	0,82
<i>Carabus croaticus</i>	0,67			<i>Platynus scrobiculatus</i>	0,65	<i>Harpalus marginellus</i>	0,77
<i>Leistus nitidus</i>	0,56			<i>Pterostichus variolatus</i>	0,62	<i>Synuchus vivalis</i>	0,77
<i>Abax parallelepipedus</i>	0,48					<i>Harpalus rufipes</i>	0,64
Subrecedentne vrste							
<i>Licinus hoffmannseggii</i>	0,33	<i>Carabus convexus</i>	0,43	<i>Pterostichus brevis</i>	0,31	<i>Molops piceus</i>	0,38
<i>Pterostichus brevis</i>	0,27	<i>Leistus piceus</i>	0,43	<i>Reicheiodes rotundipennis</i>	0,25	<i>Cychrus attenuatus</i>	0,36
<i>Leistus piceus</i>	0,22	<i>Abax parallelepipedus</i>	0,35	<i>Trechus croaticus</i>	0,22	<i>Amara convexior</i>	0,31
<i>Pterostichus variolatus</i>	0,20	<i>Leistus nitidus</i>	0,33	<i>Calathus luctuosus</i>	0,19	<i>Calathus fuscipes</i>	0,31
<i>Carabus catenulatus</i>	0,15	<i>Synuchus vivalis</i>	0,30	<i>Harpalus marginellus</i>	0,12	<i>Carabus catenulatus</i>	0,20
<i>Reicheiodes rotundipennis</i>	0,15	<i>Amara montivaga</i>	0,25	<i>Stomis rostratus</i>	0,09	<i>Reicheiodes rotundipennis</i>	0,18
<i>Trechus croaticus</i>	0,15	<i>Stomis rostratus</i>	0,23	<i>Harpalus rufipes</i>	0,06	<i>Panagaeus bipustulatus</i>	0,15
<i>Notiophilus biguttatus</i>	0,13	<i>Harpalus rufipes</i>	0,20	<i>Amara aulica</i>	0,03	<i>Harpalus latus</i>	0,13
<i>Stomis rostratus</i>	0,08	<i>Trechus croaticus</i>	0,20	<i>Badister meridionalis</i>	0,03	<i>Trichotichnus laevicollis</i>	0,13
<i>Trichotichnus laevicollis</i>	0,06	<i>Harpalus atratus</i>	0,18	<i>Bembidion lampros</i>	0,03	<i>Carabus croaticus</i>	0,10
<i>Synuchus vivalis</i>	0,05	<i>Leistus rufomarginatus</i>	0,15	<i>Carabus catenulatus</i>	0,03	<i>Pterostichus vernalis</i>	0,10
<i>Bembidion lampros</i>	0,04	<i>Notiophilus biguttatus</i>	0,13	<i>Carabus croaticus</i>	0,03	<i>Syntomus truncatellus</i>	0,10
<i>Amara nitida</i>	0,02	<i>Pterostichus melas</i>	0,10	<i>Carabus irregularis</i>	0,03	<i>Amara communis</i>	0,08

Tablica 23. Dominantnost vrsta trčaka (%) na istraživanim staništima tijekom 2009. godine. *Nastavak tablice s prethodne stranice.*

UNUTRAŠNOST ŠUME		OŠTRI RUB		SUKCESIJSKI RUB		LIVADA	
Vrsta	%	Vrsta	%	Vrsta	%	Vrsta	%
<i>Harpalus rufipes</i>	0,02	<i>Pterostichus brevis</i>	0,08	<i>Dromius agilis</i>	0,03	<i>Notiophilus palustris</i>	0,08
<i>Poecilus versicolor</i>	0,02	<i>Reicheiodes rotundipennis</i>	0,08	<i>Harpalus luteicornis</i>	0,03	<i>Pterostichus strenuus</i>	0,08
<i>Abax carinatus</i>	0,01	<i>Amara equestris</i>	0,05	<i>Notiophilus palustris</i>	0,03	<i>Abax parallelepipedus</i>	0,05
<i>Amara communis</i>	0,01	<i>Calathus melanocephalus</i>	0,05	<i>Poecilus versicolor</i>	0,03	<i>Amara aenea</i>	0,05
<i>Amara convexior</i>	0,01	<i>Harpalus honestus</i>	0,05	<i>Pterostichus melas</i>	0,03	<i>Amara curta</i>	0,05
<i>Amara equestris</i>	0,01	<i>Ophonus puncticeps</i>	0,05	<i>Pterostichus ovoideus</i>	0,03	<i>Amara lunicollis</i>	0,05
<i>Carabus irregularis</i>	0,01	<i>Panagaeus bipustulatus</i>	0,05			<i>Amara ovata</i>	0,05
<i>Harpalus latus</i>	0,01	<i>Amara aulica</i>	0,03			<i>Harpalus luteicornis</i>	0,05
<i>Notiophilus palustris</i>	0,01	<i>Amara ovata</i>	0,03			<i>Lebia chlorocephala</i>	0,05
		<i>Bembidion brunnicone</i>	0,03			<i>Licinus hoffmannseggii</i>	0,05
		<i>Brachinus crepitans</i>	0,03			<i>Ophonus puncticeps</i>	0,05
		<i>Calathus fuscipes</i>	0,03			<i>Trechus croaticus</i>	0,05
		<i>Carabus catenulatus</i>	0,03			<i>Abax carinatus</i>	0,03
		<i>Harpalus laevipes</i>	0,03			<i>Agonum sexpunctatum</i>	0,03
		<i>Harpalus latus</i>	0,03			<i>Amara famelica</i>	0,03
		<i>Pterostichus fasciatopunctatus</i>	0,03			<i>Harpalus laevipes</i>	0,03
		<i>Trechus quadristriatus</i>	0,03			<i>Leistus nitidus</i>	0,03
						<i>Molops ovipennis</i>	0,03
						<i>Paradromius linearis</i>	0,03
						<i>Poecilus lepidus</i>	0,03
						<i>Pterostichus subsinuatus</i>	0,03
						<i>Syntomus obscuroguttatus</i>	0,03

Na oštrom i sukcesijskom rubu zabilježen je najmanji broj eukonstantnih i konstantnih vrsta trčaka (Tablica 24). Njihova brojnost raste od rubova prema unutrašnjosti šume i livadi. U kategoriji eukonstantnih i konstantnih vrsta su najvećim dijelom vrste koje su dominantne i subdominantne na

istraživanom staništu, te pojedine recedentne vrste. Velik broj akcesornih i akcidentalnih vrsta zabilježen je na livadi i oštrom šumskom rubu. Za razliku od dva prethodna staništa, broj vrsta koje pripadaju u prethodno spomenute kategorije je manji u unutrašnjosti šume i na sukcesijskom rubu.

Tablica 24. Konstantnost vrsta trčaka (%) na istraživanim staništima tijekom 2009. godine.

UNUTRAŠNOST ŠUME		OŠTRI RUB		SUKCESIJSKI RUB		LIVADA	
Vrsta	%	Vrsta	%	Vrsta	%	Vrsta	%
Eukonstantne vrste							
<i>Abax ovalis</i>	100	<i>Nebria dahlii</i>	100	<i>Amara nitida</i>	100	<i>Abax ovalis</i>	100
<i>Aptinus bombardarda</i>	100	<i>Abax ovalis</i>	97	<i>Leistus nitidus</i>	100	<i>Pterostichus burmeisteri</i>	100
<i>Cychrus attenuatus</i>	100	<i>Carabus coriaceus</i>	97	<i>Nebria dahlii</i>	97	<i>Nebria dahlii</i>	93
<i>Nebria dahlii</i>	100	<i>Pterostichus burmeisteri</i>	97	<i>Amara lunicollis</i>	93	<i>Poecilus versicolor</i>	90
<i>Pterostichus burmeisteri</i>	100	<i>Carabus violaceus</i>	93	<i>Amara aulica</i>	90	<i>Amara nitida</i>	87
<i>Molops piceus</i>	87	<i>Cychrus attenuatus</i>	87	<i>Carabus catenulatus</i>	87	<i>Molops elatus</i>	87
<i>Platynus scrobiculatus</i>	83	<i>Molops piceus</i>	83	<i>Carabus croaticus</i>	87	<i>Amara aulica</i>	80
<i>Carabus croaticus</i>	77			<i>Amara montivaga</i>	77	<i>Aptinus bombardarda</i>	80
<i>Carabus violaceus</i>	77					<i>Bembidion lampros</i>	77
						<i>Carabus violaceus</i>	77
						<i>Pterostichus ovoideus</i>	77
Konstantne vrste							
<i>Molops striolatus</i>	73	<i>Molops striolatus</i>	73	<i>Amara equestris</i>	60	<i>Amara equestris</i>	67
<i>Molops elatus</i>	70	<i>Molops ovipennis</i>	63	<i>Amara curta</i>	57	<i>Molops striolatus</i>	63
<i>Abax parallelepipedus</i>	60	<i>Abax carinatus</i>	57	<i>Pterostichus vernalis</i>	53	<i>Pterostichus brevis</i>	60
<i>Licinus hoffmannseggii</i>	60		0	<i>Amara famelica</i>	50	<i>Calathus luctuosus</i>	57
<i>Leistus nitidus</i>	57		0			<i>Harpalus marginellus</i>	53
Akcesorne vrste							
<i>Molops ovipennis</i>	43	<i>Licinus hoffmannseggii</i>	47	<i>Trechus quadristriatus</i>	40	<i>Amara montivaga</i>	47
<i>Pterostichus variolatus</i>	43	<i>Trichotichnus laevicollis</i>	43	<i>Stomis rostratus</i>	37	<i>Synuchus vivalis</i>	47
<i>Leistus piceus</i>	40	<i>Aptinus bombardarda</i>	33	<i>Pterostichus burmeisteri</i>	33	<i>Bembidion properans</i>	43
<i>Pterostichus brevis</i>	40	<i>Harpalus marginellus</i>	33	<i>Amara communis</i>	30	<i>Harpalus rufipes</i>	40
<i>Carabus catenulatus</i>	37	<i>Leistus nitidus</i>	33	<i>Leistus piceus</i>	27	<i>Calathus melanocephalus</i>	37
<i>Trechus croaticus</i>	33	<i>Leistus piceus</i>	33			<i>Molops piceus</i>	30
<i>Reicheiodes rotundipennis</i>	30	<i>Molops elatus</i>	33			<i>Amara convexior</i>	27

Tablica 24. Konstantnost vrsta trčaka (%) na istraživanim staništima tijekom 2009. godine. *Nastavak tablice s prethodne stranice.*

UNUTRAŠNOST ŠUME		OŠTRI RUB		SUKCESIJSKI RUB		LIVADA	
Vrsta	%	Vrsta	%	Vrsta	%	Vrsta	%
		<i>Carabus convexus</i>	30				
		<i>Platynus scrobiculatus</i>	30				
		<i>Synuchus vivalis</i>	27				
Akcidentalne vrste							
<i>Notiophilus biguttatus</i>	20	<i>Harpalus rufipes</i>	23	<i>Calathus melanocephalus</i>	23	<i>Carabus catenulatus</i>	23
<i>Stomis rostratus</i>	17	<i>Trechus croaticus</i>	23	<i>Syntomus obscuroguttatus</i>	23	<i>Calathus fuscipes</i>	20
<i>Synuchus vivalis</i>	13	<i>Abax parallelepipedus</i>	20	<i>Panagaeus bipustulatus</i>	17	<i>Reicheiodes rotundipennis</i>	20
<i>Trichotichnus laevicollis</i>	13	<i>Leistus rufomarginatus</i>	20	<i>Pterostichus ovoideus</i>	13	<i>Cychrus attenuatus</i>	17
<i>Harpalus rufipes</i>	7	<i>Stomis rostratus</i>	20	<i>Poecilus lepidus</i>	13	<i>Harpalus latus</i>	17
<i>Poecilus versicolor</i>	7	<i>Amara montivaga</i>	17	<i>Calathus luctuosus</i>	10	<i>Trichotichnus laevicollis</i>	17
<i>Abax carinatus</i>	3	<i>Harpalus atratus</i>	17	<i>Abax parallelepipedus</i>	7	<i>Pterostichus vernalis</i>	13
<i>Amara communis</i>	3	<i>Notiophilus biguttatus</i>	13	<i>Harpalus laevipes</i>	7	<i>Syntomus truncatellus</i>	13
<i>Amara convexior</i>	3	<i>Pterostichus melas</i>	13	<i>Pterostichus fasciatopunctatus</i>	7	<i>Notiophilus palustris</i>	10
<i>Amara equestris</i>	3	<i>Reicheiodes rotundipennis</i>	10	<i>Carabus violaceus</i>	3	<i>Panagaeus bipustulatus</i>	10
<i>Amara nitida</i>	3	<i>Amara equestris</i>	7	<i>Aptinus bombardia</i>	3	<i>Abax parallelepipedus</i>	7
<i>Bembidion lampros</i>	3	<i>Calathus melanocephalus</i>	7	<i>Trechus croaticus</i>	3	<i>Amara aenea</i>	7
<i>Carabus irregularis</i>	3	<i>Ophonus puncticeps</i>	7	<i>Pterostichus brevis</i>	3	<i>Amara communis</i>	7
<i>Harpalus latus</i>	3	<i>Pterostichus brevis</i>	7	<i>Badister meridionalis</i>	3	<i>Amara curta</i>	7
<i>Notiophilus palustris</i>	3	<i>Amara aulica</i>	3	<i>Bembidion lampros</i>	3	<i>Amara lunicollis</i>	7
		<i>Amara ovata</i>	3	<i>Carabus irregularis</i>	3	<i>Carabus croaticus</i>	7
		<i>Bembidion brunnicornis</i>	3	<i>Pterostichus melas</i>	3	<i>Harpalus luteicornis</i>	7
		<i>Brachinus crepitans</i>	3	<i>Bembidion brunnicornis</i>	3	<i>Lebia chlorocephala</i>	7
		<i>Calathus fuscipes</i>	3	<i>Harpalus honestus</i>	3	<i>Ophonus puncticeps</i>	7
		<i>Carabus catenulatus</i>	3	<i>Lebia chlorocephala</i>	3	<i>Pterostichus strenuus</i>	7
		<i>Harpalus honestus</i>	3	<i>Leistus rufomarginatus</i>	3	<i>Trechus croaticus</i>	7
		<i>Harpalus laevipes</i>	3			<i>Abax carinatus</i>	3
		<i>Harpalus latus</i>	3			<i>Agonum sexpunctatum</i>	3
		<i>Panagaeus bipustulatus</i>	3			<i>Amara famelica</i>	3

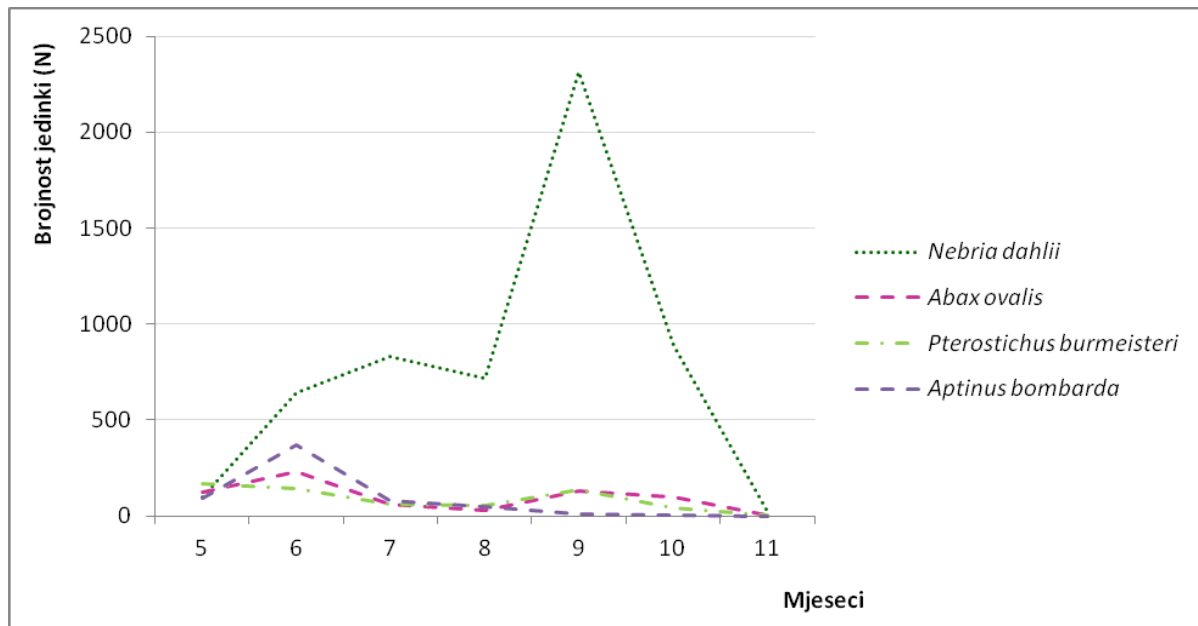
Tablica 24. Konstantnost vrsta trčaka (%) na istraživanim staništima tijekom 2009. godine. *Nastavak tablice s prethodne stranice.*

UNUTRAŠNOST ŠUME		OŠTRI RUB		SUKCESIJSKI RUB		LIVADA	
Vrsta	%	Vrsta	%	Vrsta	%	Vrsta	%
		<i>Pterostichus fasciatopunctatus</i>	3			<i>Amara ovata</i>	3
		<i>Trechus quadristriatus</i>	3			<i>Harpalus laevipes</i>	3
						<i>Leistus nitidus</i>	3
						<i>Licinus hoffmannseggii</i>	3
						<i>Molops ovipennis</i>	3
						<i>Paradromius linearis</i>	3
						<i>Poecilus lepidus</i>	3
						<i>Pterostichus subsinuatus</i>	3
						<i>Syntomus obscuroguttatus</i>	3

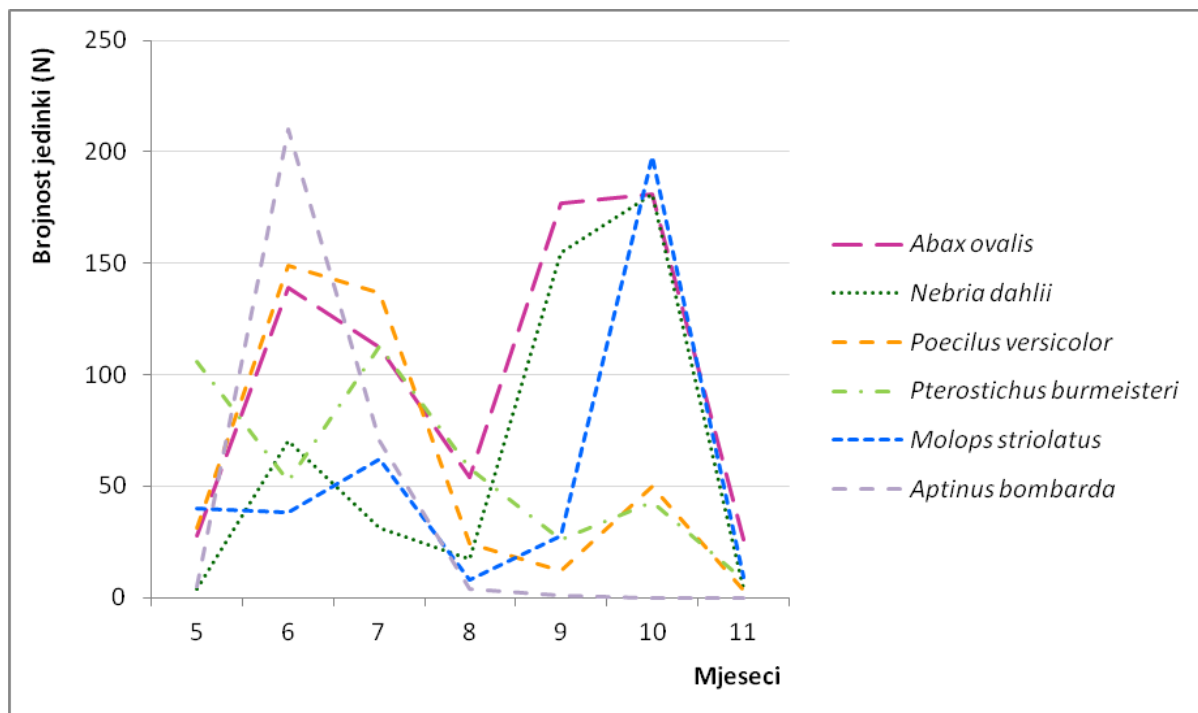
5.3.4. Sezonska dinamika dominantnih vrsta trčaka

Sezonska dinamika dominantnih vrsta trčaka praćena je na istraživanim staništima. Vrsta *Nebria dahlia* je najaktivnija u jesen na svim istraživanim staništima (Slike 35, 36, 37 i 38). Vrsta *Abax ovalis* ima dvije vršne vrijednosti, u proljeće i u jesen, pri čemu je na većini istraživanih staništa njena brojnost veća u proljetnim mjesecima (Slike 35, 37 i 38). Međutim, na livadi je uočen suprotni trend (Slika 36). Brojnost vrste *Pterostichus burmeisteri* je najveća u proljeće, a potom se prema zimskim mjesecima njena brojnost smanjuje. Sezonska dinamika dvaju prethodnih vrsta pokazuje sličan trend u unutrašnjosti šume i na šumskim rubovima, no na livadi su kretanja sezonske dinamike nešto drugačija (Slike 35, 36, 37 i 38). Vrsta *Aptinus bombardus* najbrojnija je u proljeće, a početkom ljeta njena brojnost se značajno smanjuje u unutrašnjosti šume i na oštrom i sukcesijskom šumskom rubu. Izuzetno je zanimljivo kretanje sezonske dinamike triju velikih vrsta trčaka, *Carabus coriaceus*, *C. violaceus* i *Cychrus tenuatus* na oštrom šumskom rubu, a iz slike 37 se može uočiti kako se maksimumi aktivnosti ovih vrsta razlikuju u vremenu. Vrsta *Poecilus versicolor* ima dva maksimuma aktivnosti, u proljeće i jesen, pri čemu je proljetna aktivnost znatno izraženija (Slika 36). Suprotan trend je uočen kod sezonske aktivnosti vrste *Molops striolatus* (Slika 36).

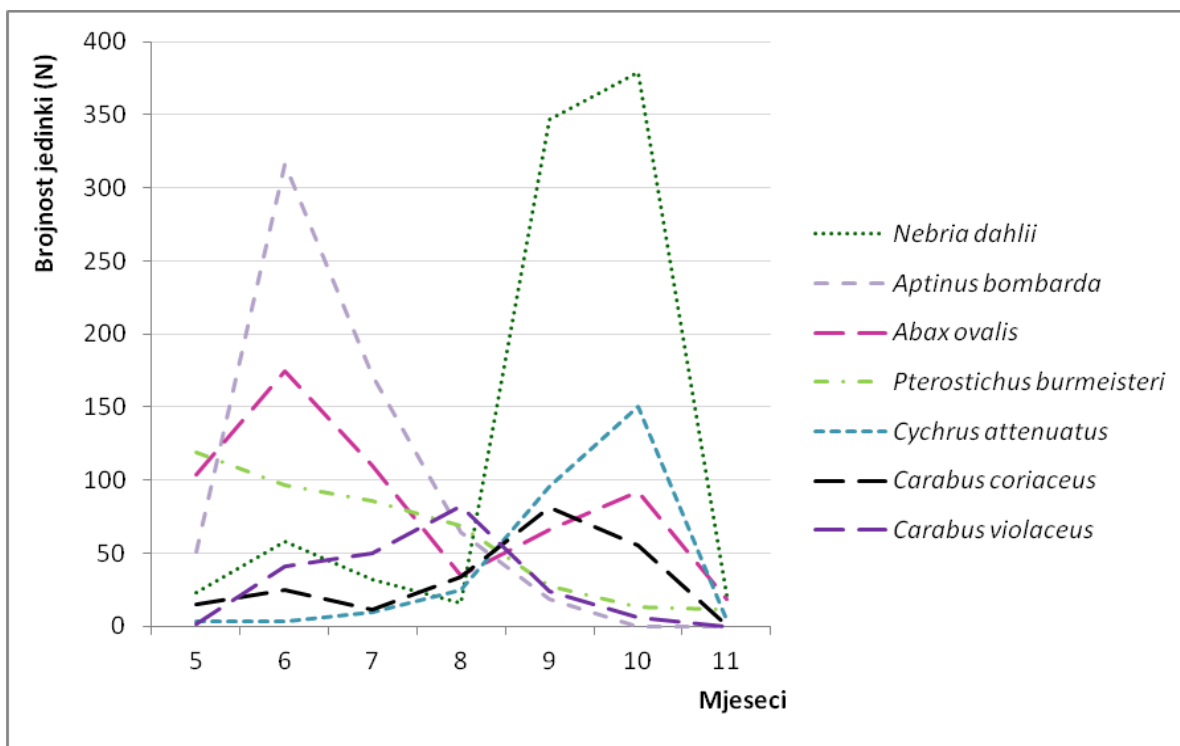
REZULTATI



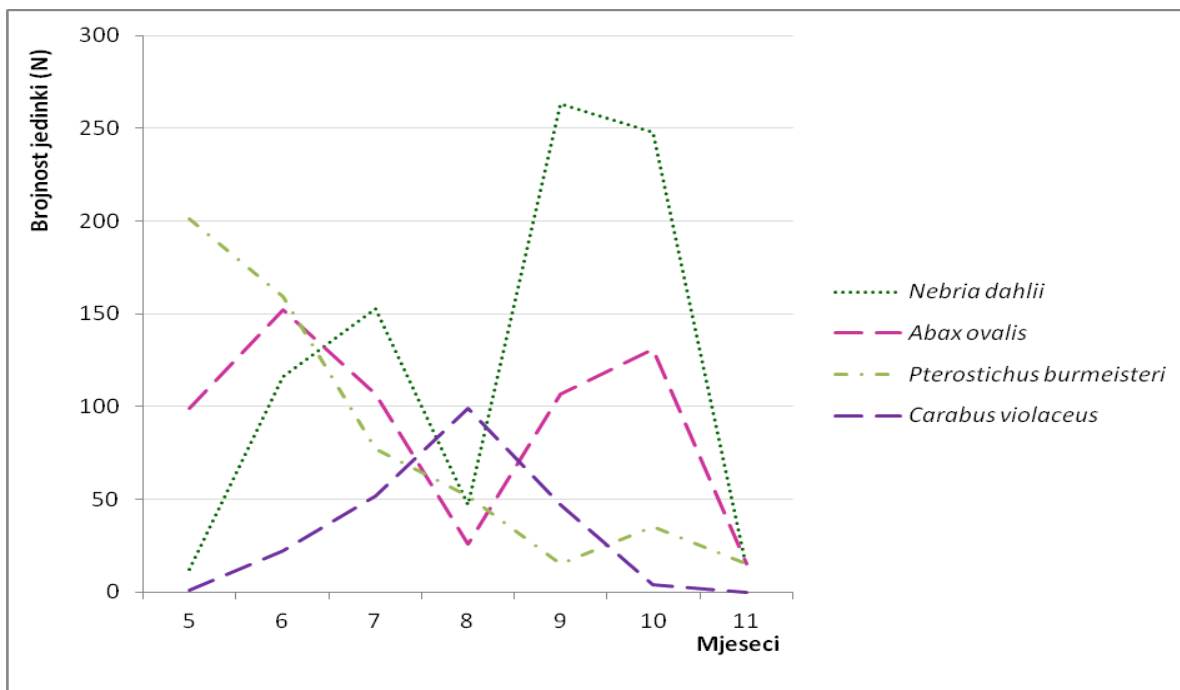
Slika 35. Sezonska dinamika dominantnih vrsta trčaka u unutrašnjosti šume. Podaci brojnosti pojedine dominantne vrste se temelje na ukupnoj brojnosti vrste na svim istraživanim postajama u unutrašnjosti šume (n=6).



Slika 36. Sezonska dinamika dominantnih vrsta trčaka na livadi. Podaci brojnosti pojedine dominantne vrste se temelje na ukupnoj brojnosti vrste na svim istraživanim postajama na livadi (n=6).



Slika 37. Sezonska dinamika dominantnih vrsta trčaka na oštrom šumskom rubu. Podaci brojnosti pojedine dominantne vrste se temelje na ukupnoj brojnosti vrste na svim istraživanim postajama na oštrom šumskom rubu (n=6).



Slika 38. Sezonska dinamika dominantnih vrsta trčaka na sukcesijskom šumskom rubu. Podaci brojnosti pojedine dominantne vrste se temelje na ukupnoj brojnosti vrste na svim istraživanim postajama na sukcesijskom šumskom rubu (n=6).

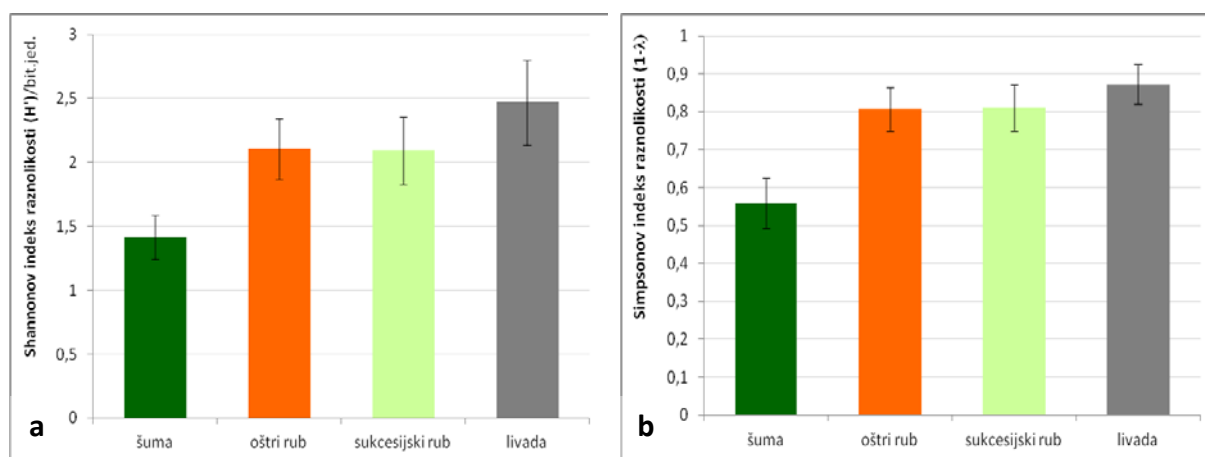
5.3.5. Promjene u zajednici trčaka na šumskim rubovima

Originalni podaci za broj vrsta imali su normalnu raspodjelu (Shapiro-Wilk test, $W=0,973$, $p>0,05$), a istu su slijedili i podaci brojnosti jedinki nakon transformacije drugim korijenom (Shapiro-Wilk test, $W=0,924$, $p>0,05$), te je primijenjena analiza varijance. ANOVA je pokazala da se broj vrsta trčaka statistički značajno razlikuje između istraživanih postaja (d.f.= 1,3, $F=7,878$, $p<0,01$) (Tablica 25). Prema *post-hoc* Tukey HSD testu, broj vrsta trčaka je statistički značajno manji u unutrašnjosti šume nego li na livadi ($p<0,05$), ali se nije statistički značajno razlikovao između unutrašnjosti šume i obaju tipova šumskih rubova ($p>0,05$). Prema istom testu, broj vrsta je statistički značajno manji na oba tipa šumskog ruba u odnosu na otvoreno livadno stanište ($p<0,05$). Nadalje, ANOVA je pokazala da se i brojnost jedinki statistički značajno razlikuje između istraživanih postaja (d.f.= 1,3, $F=22,939$, $p<0,001$) (Tablica 25). Brojnost jedinki trčaka je statistički značajno veća u unutrašnjosti šume nego li na oštrom rubu (Tukey HSD *post-hoc* test, $p<0,001$), sukcesijskom rubu (Tukey HSD *post-hoc* test, $p<0,001$) i livadi (Tukey HSD *post-hoc* test, $p<0,001$). Razlike u brojnosti jedinki trčaka na ostalim postajama nisu statistički značajne (Tukey HSD *post-hoc* test, $p>0,05$).

Shannonov indeks raznolikosti (H') i Simpsonov indeks raznolikosti ($1-\lambda$) su veći na oštrom i sukcesijskom rubu nego li u unutrašnjosti šume, gdje su isti indeksi imali najmanje vrijednosti tijekom cijelog razdoblja istraživanja (Slika 39ab, Tablica 26). Najveće vrijednosti oba indeksa raznolikosti zabilježene su na livadi. Vrijednosti Shannonovog indeksa raznolikosti (H') kretale su se između 1,116 bit/jed. zabilježenih u unutrašnjosti šume i 2,727 bit/jed. zabilježenih na livadi (Tablica 26). Vrijednosti Simpsonovog indeksa raznolikosti ($1-\lambda$) kretale su se u rasponu od 0,445 u unutrašnjosti šume pa do visokih 0,910 na livadi. Koeficijent varijacije Shannonovog indeksa raznolikosti (H') je relativno nizak na svim istraživanim staništima, te se kretao od 11,3% na oštrom rubu do 13,5% na livadi. Vrijednosti koeficijenta varijacije Simpsonova indeksa raznolikosti ($1-\lambda$) također su niske, te se kreću od 6,0% na livadi do 11,9% u unutrašnjosti šume (Tablica 26).

Vrijednosti Shannonovog indeksa raznolikosti (H') imale su normalnu raspodjelu (Shapiro-Wilk test, $W=0,965$, $p>0,05$), te je ANOVA pokazala da postoje statistički značajne razlike između istraživanih staništa (d.f.= 1,3, $F=17,365$, $p<0,001$) (Tablica 25). Prema *post-hoc* Tukey HSD testu vrijednosti Shannonovog indeksa raznolikosti (H') značajno su niže u unutrašnjosti šume u odnosu na oštar rub ($p<0,001$), sukcesijski rub ($p<0,001$) i livadu ($p<0,01$). Prema istom testu razlike između oštrog i sukcesijskog ruba, te obaju rubova i livade nisu statistički značajne ($p>0,05$). Međutim, manje osjetljiv *post-hoc* Fisher LSD test je pokazao da (uz prethodno navedene razlike Tukey HSD testa) postoje i statistički značajne razlike između oštrog ruba i livade ($p<0,05$), te sukcesijskog ruba i livade ($p<0,05$), ali ne postoji statistički značajna razlika između oštrog i sukcesijskog ruba ($p>0,05$).

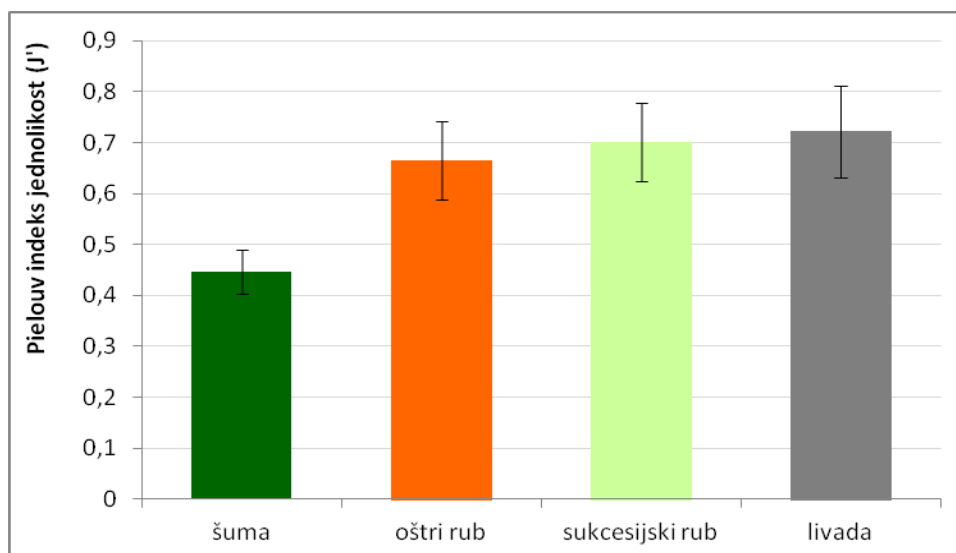
Vrijednosti Simpsonovog indeksa raznolikosti ($1-\lambda$) nemaju normalnu raspodjelu (Shapiro-Wilk test, $W=0,879$, $p<0,01$), a ista nije postignuta nakon primijenjenih transformacija. Kruskal-Wallis test je pokazao da postoje statistički značajne razlike između postaja obzirom na vrijednosti Simpsonovog indeksa raznolikosti ($1-\lambda$) ($H(3, N=24) = 15,167$, $p<0,01$) (Tablica 25). Prema testu multiple usporedbe statistički značajno niže vrijednosti Simpsonovog indeksa raznolikosti ($1-\lambda$) zabilježene su u unutrašnjosti šume u odnosu na livadu ($p<0,001$). Prema istom testu vrijednosti Simpsonovog indeksa raznolikosti ($1-\lambda$) nisu statistički značajno različite između obaju rubova i unutrašnjosti šume ($p>0,05$), obaju rubova i livade ($p>0,05$), te oštrog i sukcesijskog ruba ($p>0,05$) (Tablica 23).



Slika 39. a) Shannonov indeks raznolikosti (H') (srednja vrijednost $\pm$ SD) na istraživanim staništima (n postaja po staništu = 6); b) Simpsonov indeks raznolikosti ($1-\lambda$) (srednja vrijednost $\pm$ SD) na istraživanim staništima (n postaja po staništu = 6).

Pielouv indeks jednolikosti (J') bio je na oštrom i sukcesijskom rubu nego li u unutrašnjosti šume (Slika 40). Najmanje varijacije između vrsta zabilježene su na livadi, te je upravo na tom staništu jednolikost bila najveća. Vrijednosti Pielouvog indeksa jednolikosti (J') kretale su se u rasponu od 0,372 u unutrašnjosti šume pa do 0,801 na livadi (Tablica 26). Minimalne i maksimalne vrijednosti Pielouvog indeksa jednolikosti (J') na oštrom i sukcesijskom rubu bile su sličnije vrijednostima na livadi nego li vrijednostima zabilježenim u unutrašnjosti šume (Tablica 26). Koeficijent varijacije Pielouvog indeksa jednolikosti (J') bio je najmanji u unutrašnjosti šume, a najveći na livadi (12,548%).

Vrijednosti Pielouvog indeksa jednolikosti (J') slijede normalnu raspodjelu (Shapiro-Wilk test, $W=0,930$, $p>0,05$), te je primijenjena analiza varijance. ANOVA je pokazala da postoje statistički značajne razlike u jednolikosti na istraživanim staništima ($d.f.= 1,3$, $F=17,625$, $p<0,001$) (Tablica 25). Tukey HSD *post-hoc* test pokazao je da postoje statistički značajne razlike između unutrašnjosti šume i sljedećih staništa: oštrog ruba ($p<0,001$), sukcesijskog ruba ($p<0,001$) i livade ($p<0,001$). Prema istom testu ne postoje statistički značajne razlike između: oštrog ruba i livade ($p>0,05$), sukcesijskog ruba i livade ($p>0,05$), te oštrog i sukcesijskog ruba ($p>0,05$).



Slika 40. Pielou indeks jednolikosti (J') (srednja vrijednost $\pm$ SD) na istraživanim staništima (n postaja po staništu = 6).

Tablica 25. Zbirni rezultati analize varijance (1-way) i Kruskal-Wallis testa za postaje s obzirom na bogatstvo vrsta, brojnost jedinki i raznolikost, te ekološka svojstva vrsta. Masno otisnute p vrijednosti su statistički značajne ($p < 0,05$).

ANOVA (1-way)	df Effect	MS Effect	df Error	MS Error	F	P
Broj vrsta (S)	3	120,60	20	15,310	7,878	0,001156
Brojnost jedinki (N)	3	262,95	20	11,460	22,939	0,000001
Shannonov indeks raznolikosti (H')/bit/jed.	3	1,16	20	0,080	17,365	0,000009
Pielou indeks jednolikosti (J')	3	0,10	20	0,005	17,625	0,000008
Udio vrsta otvorenih staništa	3	24,06	20	1,876	12,823	0,000067
Udio indiferentnih vrsta na zasjenjenje	3	37,03	20	9,773	3,789	0,026599
Udio jedinki indife. vrsta na zasjenjenje	3	0,72	20	0,074	9,781	0,000352
Udio brahpternih vrsta	3	1517,30	20	96,500	15,716	0,000017
Udio makropternih vrsta	3	1375,55	20	76,560	17,968	0,000007
Udio jedinki dimorfnih vrsta	3	0,06	13	0,114	0,54	0,663221
Udio jedinki makropternih vrsta	3	3,67	20	0,232	15,856	0,000016
Udio eurivalentnih vrsta	3	414,69	20	26,260	15,791	0,000017
Udio stenovalentnih vrsta	3	414,69	20	26,260	15,791	0,000017
Udio jedinki eurivalentnih vrsta	3	2310,50	20	156,170	14,795	0,000026
Udio jedinki stenovalentnih vrsta	3	2310,50	20	156,170	14,795	0,000026
Udio higrofilnih vrsta	3	332,86	20	21,310	15,62	0,000018
Udio mezofilnih vrsta	3	9,09	20	22,130	0,411	0,747108
Udio kserofilnih vrsta	3	0,147	9	0,069	2,129	0,166633
Udio jedinki higrofilnih vrsta	3	2216,14	20	188,470	11,758	0,000117
Udio jedinki mezofilnih vrsta	3	1499,28	20	194,190	7,721	0,001284
Udio jedinki kserofilnih vrsta	3	1,754	9	0,241	7,291	0,008799

Tablica 25. Zbirni rezultati analize varijance (1-way) i Kruskal-Wallis testa za postaje s obzirom na bogatstvo vrsta, brojnost jedinki i raznolikost, te ekološka svojstva vrsta. Masno otisnute p vrijednosti su statistički značajne ($p < 0,05$). *Nastavak tablice s prethodne stranice.*

Kruskal-Wallis test	Chi-Square	df	p
Simpsonov indeks ($1-\lambda$)	9,333	3	0,0252
Udio šumskih vrsta	13,333	3	0,004
Udio jedinki šumskih vrsta	9,333	3	0,0252
Udio jedinki vrsta otvorenih staništa	12	3	0,0074
Udio dimorfnih vrsta	5,333	3	0,1490
Udio jedinki brahipternih vrsta	12	3	0,0074

Tablica 26. Zbirni podaci indeksa raznolikosti i jednolikosti na istraživanim staništima tijekom 2009. godine. Masno otisnute vrijednosti su minimumi ili maksimumi rezultata opisne statistike.

UNUTRAŠNOST ŠUME	Shannonov indeks (H')/bit/jed.	Simpsonov indeks ($1-\lambda$)	Pielouv indeks jednolikosti (J')
Minimum	1,116	0,445	0,372
Maksimum	1,618	0,652	0,486
Srednja vrijednost	1,415	0,559	0,446
Standardna devijacija	0,171	0,066	0,044
Standardna pogreška	0,070	0,027	0,018
Koeficijent varijacije (%)	12,1	11,9	9,8
OŠTRI RUB	Shannonov indeks (H')/bit/jed.	Simpsonov indeks ($1-\lambda$)	Pielouv indeks jednolikosti (J')
Minimum	1,858	0,742	0,591
Maksimum	2,504	0,896	0,788
Srednja vrijednost	2,106	0,807	0,665
Standardna devijacija	0,238	0,058	0,077
Standardna pogreška	0,097	0,024	0,031
Koeficijent varijacije (%)	11,3	7,2	11,6
SUKCESIJSKI RUB	Shannonov indeks (H')/bit/jed.	Simpsonov indeks ($1-\lambda$)	Pielouv indeks jednolikosti (J')
Minimum	1,799	0,758	0,600
Maksimum	2,530	0,900	0,796
Srednja vrijednost	2,093	0,811	0,700
Standardna devijacija	0,266	0,062	0,077
Standardna pogreška	0,109	0,025	0,031
Koeficijent varijacije (%)	12,7	7,6	11,0

Tablica 26. Zbirni podaci indeksa raznolikosti i jednolikosti na istraživanim staništima tijekom 2009. godine. Masno otisnute vrijednosti su minimumi ili maksimumi rezultata opisne statistike. *Nastavak tablice s prethodne stranice.*

LIVADA	Shannonov indeks (H')/bit/jed.	Simpsonov indeks (1-λ)	Pielouv indeks jednolikosti (J')
Minimum	1,850	0,773	0,561
Maksimum	2,727	0,910	0,801
Srednja vrijednost	2,470	0,873	0,722
Standardna devijacija	0,333	0,053	0,091
Standardna pogreška	0,136	0,021	0,037
Koeficijent varijacije (%)	13,5	6,0	12,5

5.3.6. Analiza ekoloških i morfoloških značajki vrsta trčaka

5.3.6.1. Zasjenjenost staništa

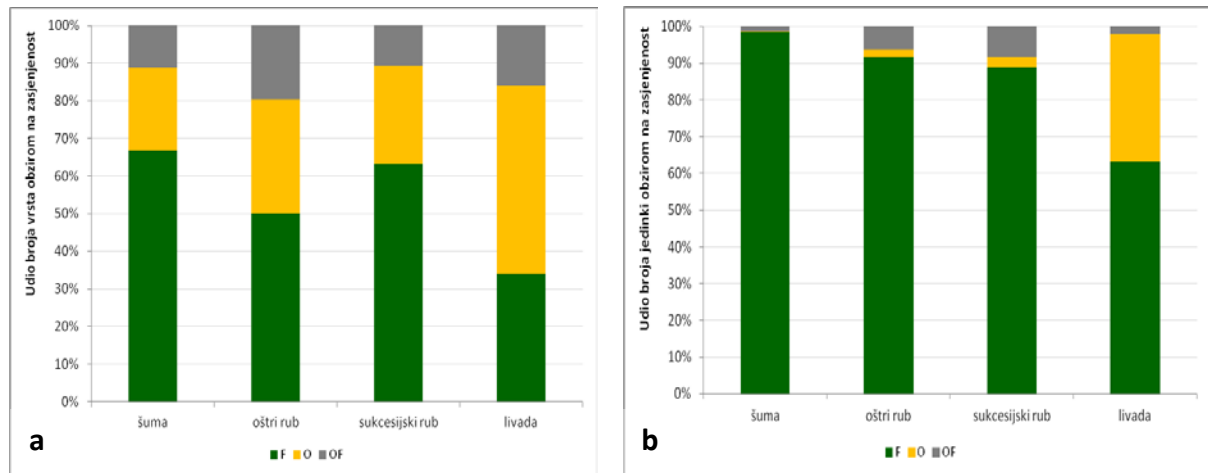
Obzirom na zasjenjenost staništa, u unutrašnjosti šume i na sukcesijskom rubu dominiraju šumske vrste trčaka (Slika 41a). Ukupni udio šumskih vrsta se smanjuje od unutrašnjosti šume (66,67%) prema sukcesijskom (63,16%) i oštrom rubu (50%), a najmanje vrijednosti su zabilježene na livadi (33,93%). Podaci o udjelu šumskih vrsta nisu imali normalnu raspodjelu (Shapiro-Wilk test, $W=0,862$, $p<0,01$), a provedene transformacije također nisu dovele do takve raspodjele, te je proveden neparametrijski test. Udio broja šumskih vrsta se statistički značajno razlikuje između istraživanih staništa (Kruskal-Wallis test, $H(3, N=24) = 14,524$, $p<0,01$) (Tablica 25), a test multiple usporedbe je pokazao da je udio šumskih vrsta trčaka statistički značajno veći u unutrašnjosti šume ($p<0,01$) i na sukcesijskom rubu ($p<0,05$) u odnosu na livadu. Prema istom testu udio šumskih vrsta trčaka statistički se značajno ne razlikuje između oštrog ruba i livade ($p>0,05$), unutrašnjosti šume i obaju tipova rubova ($p>0,05$), te oštrog i sukcesijskog ruba ($p>0,05$). Ukupni udio jedinki šumskih vrsta je najveći u unutrašnjosti šume (98,39%) (Slika 41b). Također, šumske vrste brojnošću jedinki dominiraju i na sukcesijskom i na oštrom rubu, te na oštrom rubu čine 91,71%, a na sukcesijskom 89% ukupnog udjela. Svakako je zanimljivo istaknuti da je udio vrsta otvorenih staništa veći na oštrom šumskom rubu (30,43%), no brojnost njihovih jedinki na istom rubu je zanemariva i njihov utjecaj na strukturu zajednice trčaka marginalan. Naime, ukupni udio jedinki vrsta otvorenih staništa na oštrom rubu iznosi svega 1,99% ukupnog udjela (razlike u udjelu broja vrsta i jedinki otvorenih staništa nisu statistički značajne između oštrog ruba i unutrašnjosti šume, vidi dalje u tekstu). Udio jedinki šumskih vrsta nije slijedio normalnu raspodjelu (Shapiro-Wilk test, $W=0,724$, $p<0,001$), a ista nije postignuta ni nakon provedenih transformacija pa su primijenjene neparametrijske metode. Udio

jedinki šumskih vrsta se statistički značajno razlikuje na istraživanim staništima (Kruskal-Wallis test, $H(3, N=24) = 16,747, p < 0,001$) (Tablica 25), a test multiple usporedbe je pokazao da je udio jedinki šumskih vrsta statistički značajno veći u unutrašnjosti šume nego li na livadi ($p < 0,001$). Prema istom testu razlike u udjelu jedinki šumskih vrsta među ostalim staništima nisu statistički značajne ($p > 0,05$).

Na livadi prevladavaju vrste otvorenih staništa, gdje njihov ukupan udio iznosi 50% (Slika 41a). Podaci udjela vrsta otvorenih staništa imaju normalnu raspodjelu nakon transformacije drugim korijenom (Shapiro-Wilk test, $W=0,956, p > 0,05$), a ANOVA je pokazala da postoje statistički značajne razlike među postajama (d.f.= 1,3, $F=12,823, p < 0,001$) (Tablica 25). Prema *post-hoc* Tukey HSD testu udio vrsta otvorenih staništa je statistički značajno veći na livadi nego li u unutrašnjosti šume ($p < 0,001$), na sukcesijskom ($p < 0,01$) i oštrom rubu ($p < 0,01$). Razlike u udjelu vrsta otvorenih staništa između unutrašnjosti šume i obaju tipova rubova, te oštrog i sukcesijskog ruba nisu statistički značajne (Tukey HSD *post-hoc* test, $p > 0,05$). Zanimljivo je istaknuti kako je brojnost jedinki vrsta otvorenih staništa iznenađujuće mala na livadi (34,82%), te neočekivano na istom staništu u ukupnom udjelu jedinki prevladavaju šumske vrste (63,26%). Udio broja jedinki vrsta otvorenih staništa nema normalnu raspodjelu (Shapiro-Wilk test, $W=0,614, p < 0,001$), a ista nije postignuta ni nakon transformacija, te su korištene neparametrijske metode. Staništa su se statistički značajno razlikovala prema udjelu jedinki vrsta otvorenih staništa (Kruskal-Wallis test, $H(3, N=24) = 16,446, p < 0,001$) (Tablica 25), a prema testu multiple usporedbe livada se razlikovala od šume ($p < 0,001$), dok razlike između ostalih staništa nisu statistički značajne ($p > 0,05$).

Općenito je broj indiferentnih vrsta na zasjenjenje relativno mali na svim istraživanim staništima, kao i njihova brojnost (Slika 41ab). Udio indiferentnih vrsta je najveći na oštrom rubu (19,57%), a najmanji na sukcesijskom (10,53%). Podaci udjela indiferentnih vrsta na zasjenjenje imaju normalnu raspodjelu (Shapiro-Wilk test, $W=0,968, p > 0,05$). ANOVA je pokazala da se istraživana staništa razlikuju prema udjelu indiferentnih vrsta (d.f.= 1,3, $F=3,789, p < 0,05$) (Tablica 25), te se prema *post-hoc* Tukey HSD testu oštri rub statistički značajno razlikuje od sukcesijskog ($p < 0,05$). Razlike između ostalih staništa nisu statistički značajne (Tukey HSD *post-hoc* test, $p > 0,05$). Udio jedinki indiferentnih vrsta nakon log transformacije slijedi normalnu raspodjelu (Shapiro-Wilk test, $W=0,943, p > 0,05$). Staništa se statistički značajno razlikuju prema udjelu jedinki indiferentnih vrsta (ANOVA, d.f.= 1,3, $F=9,781, p < 0,001$) (Tablica 25). Prema *post-hoc* Tukey HSD testu udio jedinki indiferentnih vrsta je statistički značajno veći na oštrom i sukcesijskom rubu nego li u unutrašnjosti šume ($p < 0,01$) i na livadi ($p < 0,05$). Razlike između oštrog i sukcesijskog ruba, te unutrašnjosti šume i livade nisu statistički značajne (Tukey HSD *post-hoc* test, $p > 0,05$).

REZULTATI



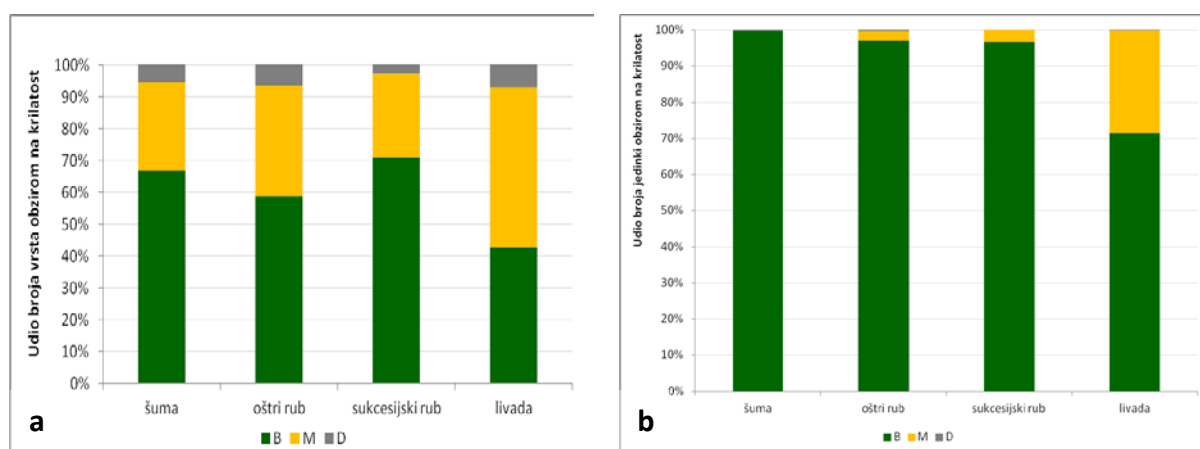
Slika 41. a) Udio broja vrsta trčaka obzirom na zasjenjenost staništa; b) Udio broja jedinki trčaka obzirom na zasjenjenost staništa. Legenda: F-šumske vrste (preferiraju zasjenjena staništa), O-vrste koje preferiraju otvorena staništa, OF-indiferentne vrste na zasjenjenost.

5.3.6.2. Morfologija krila

Ukupni udio brahiopternih vrsta relativno je velik na svim istraživanim staništima, a posebice na sukcesijskom rubu (70,05%) i u unutrašnjosti šume (66,67%) (Slika 42a). I na oštroj rubu dominiraju brahiopterne vrste (58,7% ukupnog udjela), ali se na slici 42a uočava trend rasta ukupnog udjela makropternih vrsta. Na livadi je ukupni udio makropternih (50%) i brahiopternih vrsta (42,8%) gotovo jednak. Podaci o udjelu brahiopternih (Shapiro-Wilk test, $W=0,950$, $p>0,05$) i makropternih (Shapiro-Wilk test, $W=0,937$, $p>0,05$) vrsta imaju normalnu raspodjelu. ANOVA je pokazala da na istraživanim postajama postoje statistički značajne razlike u udjelu brahiopternih (d.f.= 1,3, $F=15,716$, $p<0,001$) i makropternih vrsta (d.f.= 1,3, $F=17,968$, $p<0,001$) (Tablica 25). Prema *post-hoc* Tukey HSD testu udio brahiopternih vrsta je statistički značajno veći u unutrašnjosti šume ($p<0,001$), na sukcesijskom ($p<0,001$) i oštroj rubu ($p<0,01$) nego li na livadi. Za ostala staništa nisu zabilježene statistički značajne razlike (Tukey HSD *post-hoc* test, $p>0,05$). Nasuprot tome, udio makropternih vrsta je statistički značajno veći na livadi nego li u unutrašnjosti šume (Tukey HSD *post-hoc* test, $p<0,001$), na sukcesijskom (Tukey HSD *post-hoc* test, $p<0,001$) i oštroj rubu (Tukey HSD *post-hoc* test, $p<0,01$). Za ostala staništa nisu zabilježene statistički značajne razlike (Tukey HSD *post-hoc* test, $p>0,05$).

Ukupni udio brahiopternih jedinki je izrazito visok u unutrašnjosti šume (99,6%), ali i na oštroj rubu (96,9%) i sukcesijskom rubu (96,6%) (Slika 42b). Ukupni udio jedinki makropternih vrsta je veći na livadi (28,25%), no iznenađujuće i na tom staništu je izražena dominacija brahiopternih jedinki, koje čine 71,52% ukupnog udjela. Podaci o udjelu jedinki brahiopternih vrsta ni nakon transformacije ne postižu normalnu raspodjelu te je primijenjen neparametrijski test. Staništa su se statistički značajno

razlikovala prema udjelu jedinki brahipternih vrsta (Kruskal-Wallis test, $H(3, N=24) = 14,700$, $p < 0,01$) (Tablica 25). Prema testu multiple usporedbe, udio jedinki brahipternih vrsta je statistički značajno veći u unutrašnjosti šume nego li na livadi ($p < 0,001$). Prema istom testu, ostala staništa se statistički značajno ne razlikuju ($p > 0,05$). Udio jedinki makropternih vrsta nakon transformacije četvrtim korijenom slijedi normalnu raspodjelu (Shapiro-Wilk test, $W=0,943$, $p > 0,05$). ANOVA je pokazala da postoji statistički značajna razlika u udjelu jedinki makropternih vrsta na istraživanim staništima (d.f.= 1,3, $F=15,856$, $p < 0,001$) (Tablica 25). Prema *post-hoc* Tukey HSD testu udio jedinki makropternih vrsta je statistički značajno niži u šumi nego li na sukcesijskom rubu ($p < 0,05$), oštrom rubu ($p < 0,05$) i livadi ($p < 0,001$). Prema istom testu statistički značajne razlike postoje između livade i oštrog ruba ($p < 0,001$), te livade i sukcesijskog ruba ($p < 0,01$).



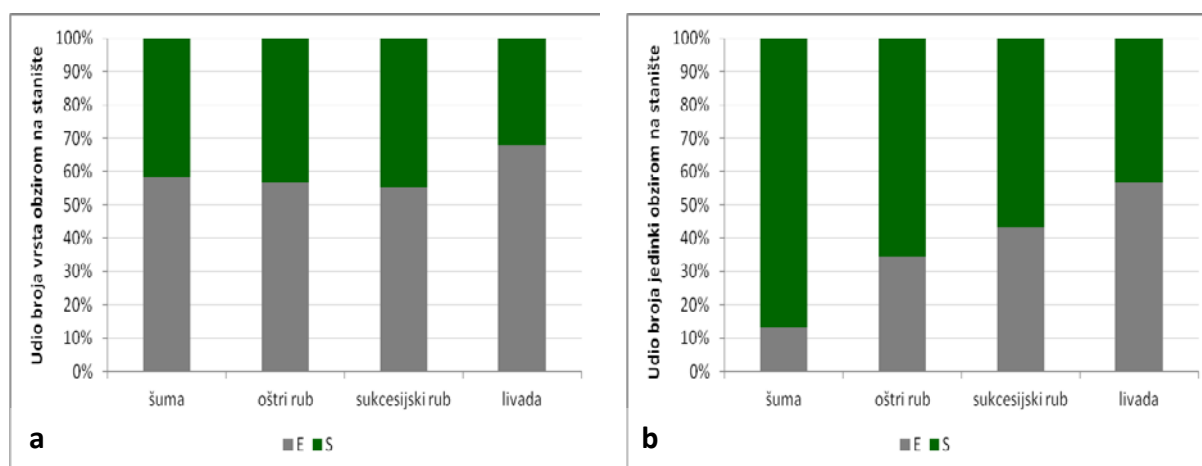
Slika 42. a) Udio broja vrsta trčaka obzirom na različiti stupanj razvijenosti stražnjeg para krila; b) Udio broja jedinki trčaka obzirom na različiti stupanj razvijenosti stražnjeg para krila. Legenda: B-brahipterne vrste, M-makropterne vrste, D-dimorfne vrste.

Ukupni udio dimorfnih vrsta i jedinki je relativno mali na svim istraživanim staništima (Slika 42ab). Podaci udjela dimorfnih vrsta na istraživanim staništima ni nakon provedene transformacije nemaju normalnu raspodjelu (Shapiro-Wilk test, $W=0,827$, $p < 0,001$). Prema Kruskal-Wallis testu ($H(3, N=24) = 5,203$, $p > 0,05$) udjeli dimorfnih vrsta se statistički značajno ne razlikuju na istraživanim staništima (Tablica 25). Podaci udjela jedinki dimorfnih vrsta nakon log transformacije postižu normalnu raspodjelu (Shapiro-Wilk test, $W=0,968$, $p > 0,05$). Slično kao i kod udjela vrsta, tako i kod udjela jedinki dimorfnih vrsta ne postoji statistički značajna razlika na istraživanim staništima (ANOVA, d.f.= 1,3, $F=0,540$, $p > 0,05$) (Tablica 25).

5.3.6.3. Odabir staništa

Obzirom na ekološku valenciju prema staništu, na šumskim rubovima dominiraju eurivalentne vrste (56,52%-oštri rub; 55,26%-sukcesijski rub) (Slika 43a). Njihov udio raste od oštrog ruba prema unutrašnjosti šume (58,33%) i od ruba prema livadi (67,86%). Podaci o udjelu eurivalentnih vrsta imaju normalnu raspodjelu (Shapiro-Wilk test, $W=0,960$, $p>0,05$) pa je provedena analiza varijance prema kojoj se udio eurivalentnih vrsta statistički značajno razlikuje između istraživanih postaja (ANOVA, d.f.= 1,3, $F=15,791$, $p<0,001$) (Tablica 25). Prema *post-hoc* Tukey HSD testu udio eurivalentnih vrsta je statistički značajno veći na livadi nego li u unutrašnjosti šume ($p<0,001$), na sukcesijskom rubu ($p<0,01$) i oštrom rubu ($p<0,05$). Prema istom testu ne postoje razlike između ostalih istraživanih staništa ($p>0,05$). Iz slike 43a je vidljivo da je udio stenovalentnih vrsta manji na istraživanim staništima. Podaci istog udjela slijede normalnu raspodjelu (Shapiro-Wilk test, $W=0,960$, $p>0,05$), a analiza varijance je pokazala da se isti udio statistički značajno razlikuje na istraživanim staništima (d.f.= 1,3, $F=15,791$, $p<0,001$) (Tablica 25). Prema *post-hoc* Tukey HSD testu udio stenovalentnih vrsta je statistički značajno veći u unutrašnjosti šume ($p<0,001$), na sukcesijskom rubu ($p<0,01$) i oštrom rubu ($p<0,05$) nego li na livadi.

Za razliku od sastava vrsta u kojem dominiraju eurivalentne vrste, stenovalentne vrste dominiraju brojem jedinki na većini staništa (Slika 43b). Naime, ukupni udio jedinki stenovalentnih vrsta je izrazito visok u unutrašnjosti šume, gdje su iste zastupljene s 86,89%. Također, udio stenovalentnih jedinki je viši i na oštrom (65,74%) i sukcesijskom rubu (56,53%). Udio jedinki stenovalentnih vrsta ima normalnu raspodjelu (Shapiro-Wilk test, $W=0,959$, $p>0,05$), pa je provedena analiza varijance. ANOVA je pokazala da se udio jedinki stenovalentnih vrsta statistički značajno razlikuje između istraživanih staništa (d.f.= 1,3, $F=14,796$, $p<0,001$) (Tablica 25). Prema *post-hoc* Tukey HSD testu udio jedinki stenovalentnih vrsta je statistički značajno niži na oštrom rubu ($p<0,05$), sukcesijskom rubu ($p<0,01$) i livadi ($p<0,001$) nego li u unutrašnjosti šume. Nadalje, isti udio je veći na oštrom rubu (Tukey HSD *post-hoc* test, $p<0,01$) nego li na livadi. Prema istom testu, razlike između oštrog i sukcesijskog ruba, te sukcesijskog ruba i livade nisu statistički značajne ($p>0,05$). Za razliku od šumskih rubova, na livadi dominiraju jedinke eurivalentnih vrsta (56,71%). Njihov udio također slijedi normalnu distribuciju (Shapiro-Wilk test, $W=0,959$, $p>0,05$), a ANOVA je pokazala da postoje statistički značajne razlike između istraživanih postaja (d.f.= 1,3, $F=14,796$, $p<0,001$) (Tablica 25). Prema *post-hoc* Tukey HSD testu udio jedinki eurivalentnih vrsta se statistički značajno razlikuje između unutrašnjosti šume i livade ($p<0,001$), sukcesijskog ruba ($p<0,01$) i oštrog ruba ($p<0,05$), te livade i oštrog ruba ($p<0,01$). Na ostalim staništima razlike nisu statistički značajne (Tukey HSD *post-hoc* test, $p>0,05$).



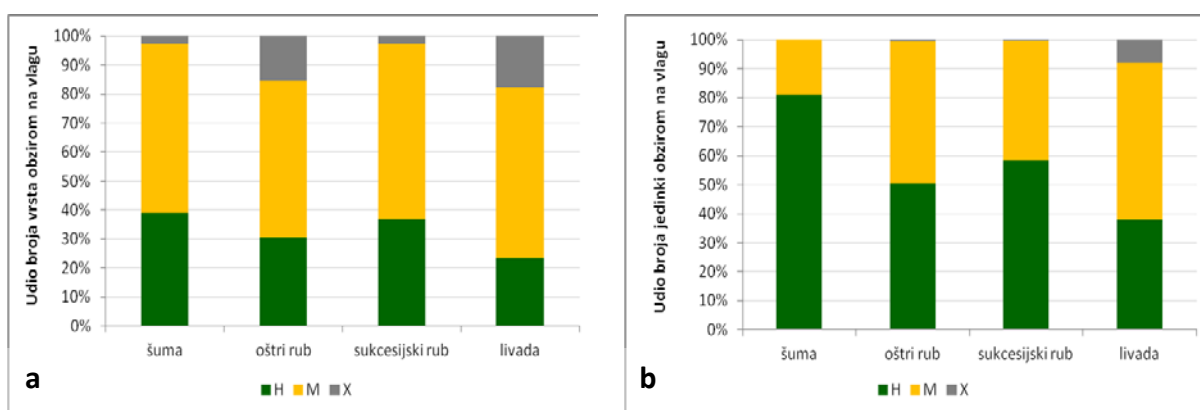
Slika 43. a) Udio broja vrsta trčaka obzirom na odabir staništa; b) Udio broja jedinki trčaka obzirom na odabir staništa. Legenda: E-eurivalentne vrste, S-stenivalentne vrste.

5.3.6.4. Afinitet vrsta prema vlazi u tlu

Obzirom na vlagu u tlu, na istraživanim staništima najzastupljenije su mezofilne vrste, čiji se udio kreće u rasponu od 54,35% na oštroj rubu do 60,53% na sukcesijskom rubu (Slika 44a). Podaci o udjelu mezofilnih vrsta slijede normalnu raspodjelu nakon log transformacije (Shapiro-Wilk test, $W=0,891$, $p>0,05$). ANOVA je pokazala da se udio mezofilnih vrsta statistički značajno ne razlikuje na istraživanim staništima (d.f.= 1,3, $F=0,411$, $p>0,05$) (Tablica 25). Udio higrofilnih vrsta se smanjuje od unutrašnjosti šume (38,89%) prema sukcesijskom (36,84%) i oštroj rubu (30,34%), a taj trend se nastavlja od rubova prema livadi (23,21%). Udio higrofilnih vrsta ima normalnu raspodjelu (Shapiro-Wilk test, $W=0,946$, $p>0,05$), pa je provedena analiza varijance. Udio higrofilnih vrsta se statistički značajno razlikuje na istraživanim staništima (ANOVA, d.f.= 1,3, $F=15,620$, $p<0,001$) (Tablica 25). *Post-hoc* analiza otkrila je da postoje statistički značajne razlike između livade i unutrašnjosti šume ($p<0,001$), livade i sukcesijskog ruba ($p<0,01$), livade i oštrog ruba ($p<0,05$), te unutrašnjosti šume i oštrog ruba ($p<0,05$). Ostala staništa nisu se statistički značajno razlikovala po udjelu higrofilnih vrsta (Tukey HSD *post-hoc* test, $p>0,05$). Suprotan trend je zabilježen za kserofilne vrste, koje su najbrojnije na livadi (17,86%). Podaci udjela kserofilnih vrsta imaju normalnu raspodjelu nakon log transformacije (Shapiro-Wilk test, $W=0,891$, $p>0,05$), no ANOVA je pokazala da ne postoje statistički značajne razlike na istraživanim staništima (d.f.= 1,3, $F=2,129$, $p>0,05$) (Tablica 25).

Na sukcesijskom i oštroj rubu je udio jedinki higrofilnih i mezofilnih vrsta gotovo podjednak (Slika 44b). No, u unutrašnjosti šume izražena je dominacija jedinki higrofilnih vrsta, koje čine 80,96% udjela, a udio njihovih jedinki se smanjuje prema sukcesijskom i oštroj rubu, te livadi (Slika 44b). Podaci udjela jedinki higrofilnih vrsta slijede normalnu raspodjelu (Shapiro-Wilk test, $W=0,905$,

$p > 0,05$), te je ANOVA pokazala da se udio jedinki higrofilnih vrsta statistički značajno razlikuje na istraživanim staništima (d.f.= 1,3, $F=11,758$, $p < 0,001$) (Tablica 25). Prema *post-hoc* testu (Tukey HSD) statistički značajne razlike postoje između šume i sljedećih staništa: livade ($p < 0,001$), oštrog ruba ($p < 0,01$) i sukcesijskog ruba ($p < 0,05$), te livade i sukcesijskog ruba ($p < 0,05$). Razlike između ostalih staništa nisu statistički značajne (Tukey HSD *post-hoc* test, $p > 0,05$). Prema Shapiro-Wilk testu podaci udjela jedinki mezofilnih vrsta imaju normalnu raspodjelu ($W=0,959$, $p > 0,05$), te je primijenjena analiza varijance. ANOVA je pokazala da postoje statistički značajne razlike između udjela jedinki mezofilnih vrsta na istraživanim staništima (d.f.= 1,3, $F=7,720$, $p < 0,01$) (Tablica 25). *Post-hoc* analiza je odvojila unutrašnjost šume od sljedećih staništa: oštrog ruba (Tukey HSD *post-hoc* test, $p < 0,01$), livade (Tukey HSD *post-hoc* test, $p < 0,01$) i sukcesijskog ruba (Tukey HSD *post-hoc* test, $p < 0,05$). Tukey HSD test je pokazao da razlike između ostalih staništa nisu statistički značajne ($p > 0,05$).



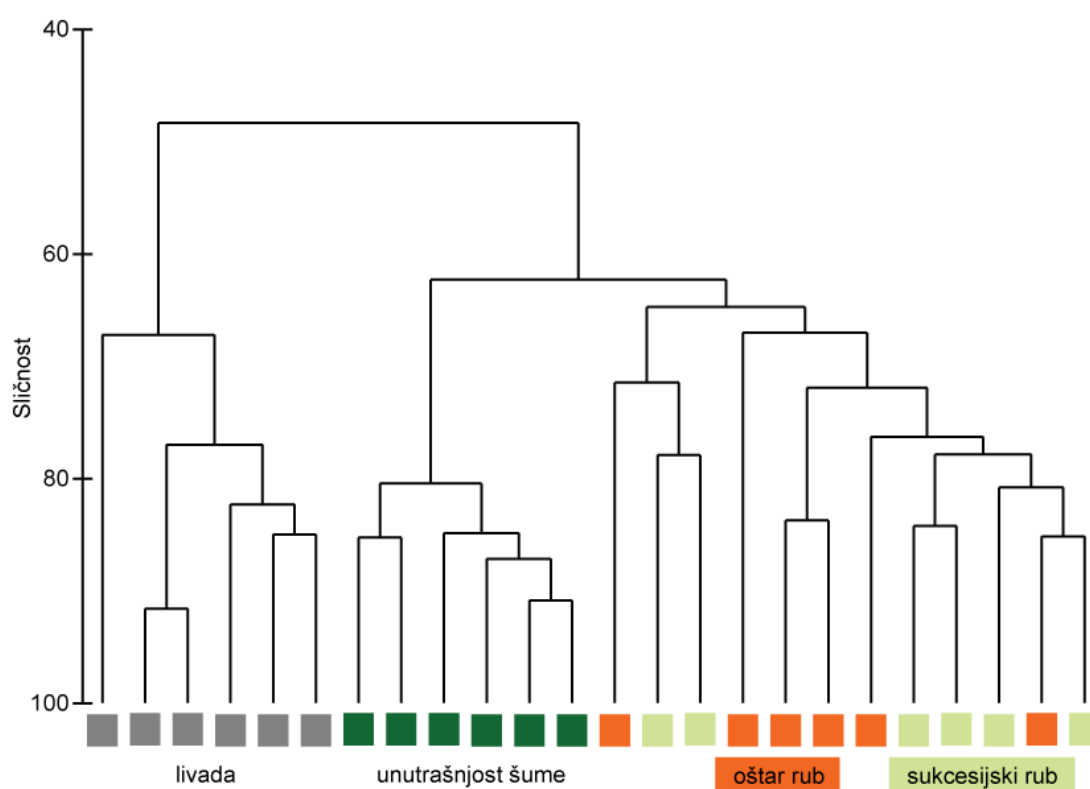
Slika 44. a) Udio broja vrsta trčaka obzirom na afinitet prema vlazi u tlu; b) Udio broja jedinki trčaka obzirom na afinitet prema vlazi u tlu. Legenda: H-higrofilne vrste, M-mezofilne vrste, X-xerofilne vrste.

5.3.7. Analiza sličnosti zajednica trčaka

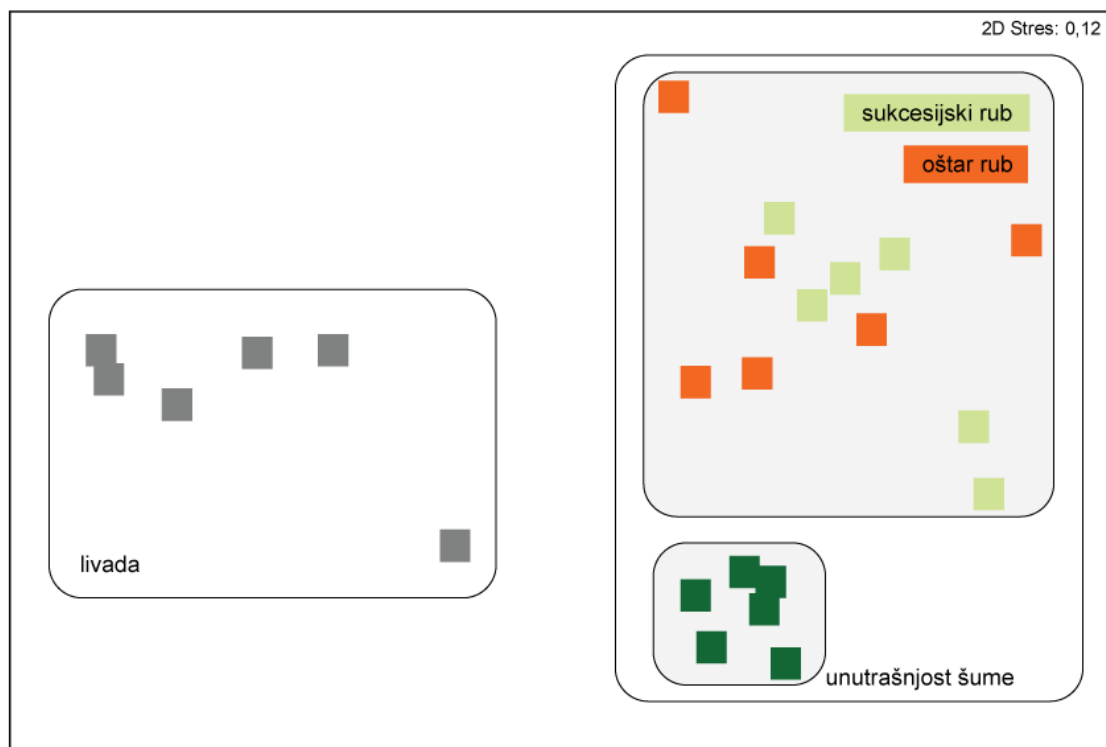
Istraživana staništa su međusobno uspoređena s obzirom na sličnost zajednice trčaka, upotrebom Bray-Curtis-ovog koeficijenta sličnosti. Brojnost trčaka je transformirana (četvrti korijen) prije analize, a za formiranje klastera korištena je metoda „*group average linking*“. Iz analize su isključene vrste trčaka koje su u ulovu zastupljene s manje od 20 jedinki.

Iz dendrograma i rezultata primjene metode nemetričkog multidimenzijalnog skaliranja (NMDS analiza) jasno je vidljivo kako je zajednica trčaka na šumskim rubovima sličnija zajednici trčaka unutrašnjosti šume nego li zajednici trčaka otvorenih staništa (Slike 45 i 46). Postaje na livadi su najmanje slične ostalim postajama, te se od ostalih postaja odvajaju na 48% sličnosti, a međusobno pokazuju visoki stupanj sličnosti. Izuzetak predstavlja jedna postaja na livadi koja pokazuje veću

sličnost sa postajama smještenim u unutrašnjosti šume. Postaje smještene u unutrašnjosti šume su jako slične (više od 80% sličnosti) te tvore jasno definiranu grupu. Šumski rubovi tvore zasebnu grupu i odvajaju se na 61% sličnosti od postaja smještenih u unutrašnjosti šume. No, zanimljivo je istaknuti kako nema jasno definiranog i oštrog odvajanja sukcesijskih od oštrog šumskih rubova, već postoji međusobno miješanje (Slika 45). Nadalje, i NMDS analiza je pokazala da se zajednice trčaka unutrašnjosti šume, ruba i livade odvajaju jedne od drugih prema ordinacijskim osima. Zajednica trčaka šumskog ruba jasnije se odvoja od zajednice trčaka livade nego li zajednice trčaka unutrašnjosti šume (Slika 46).



Slika 45. Dendrogram klaster analize temeljen na Bray-Curtisovom koeficijentu sličnosti (*group average linking*) izračunat prema vV-transformiranim podacima brojnosti trčaka na istraživanim staništima.



Slika 46. Prikaz rezultata multivarijatne analize (NMDS) ($\sqrt{\lambda}$ -transformirani podaci) uz superimponirane rezultate klaster analize temeljene na Bray-Curtisovom koeficijentu sličnosti (*group average linking*) na istraživanim staništima.

5.3.8. Indikatorske vrste trčaka

Indikatorska analiza vrsta provedena je na temelju analize hijerarhijskog klasteriranja (Slika 45) koja je jasno odvojila 3 skupine staništa: livadu, šumu i šumski rub (sukcesijski i oštri rub zajedno), a ne *a priori* zadanih skupina staništa (gdje su sukcesijski i oštri rub definirani kao zasebne skupine). Iz analize su izuzete vrste trčaka koje su u ulovu zastupljene s manje od 20 jedinki, pa je od ukupno 74 vrste trčaka u analizu uključeno 38 vrsta.

Na temelju IndVal metode određene su tri karakteristične skupine trčaka (Tablica 27): (1) šumski specijalisti, ulovljeni u velikom broju u unutrašnjosti šume; (2) vrste koje preferiraju rubna staništa, te su ulovljene isključivo na šumskom rubu ili vrste čija je brojnost najveća na rubu; (3) vrste otvorenih staništa, ulovljene isključivo na livadi ili najbrojnije na otvorenom staništu. Na temelju IndVal analize, pet vrsta trčaka su karakteristični indikatori unutrašnjosti šume, četiri vrste su karakteristični indikatori šumskog ruba, a 10 vrsta trčaka su karakteristični indikatori livade.

Tablica 27. Indikatorske vrijednosti vrsta temeljene na podacima analize hijerarhijskog klasteriranja za istraživana staništa. Vrste trčaka koje imaju vrijednost >65% su simetrični indikatori i označene su crvenom bojom. Legenda: ns-nije statistički značajno; * - $p < 0,05$; ** - $p < 0,01$; *** - $p < 0,001$. U preostalim kolonama staništa prvi broj je broj jedinki vrste, a drugi je broj postaja na kojima je vrsta nađena unutar grupe.

Vrsta	IndVal	p vrijednost	UNUTRAŠNOST ŠUME	RUB	LIVADA
UNUTRAŠNOST ŠUME					
<i>Carabus croaticus</i>	92,7	***	57/6	1/12	4/6
<i>Leistus nitidus</i>	86,5	***	48/6	13/12	1/6
<i>Platynus scrobiculatus</i>	84,0	***	163/6	62/12	0/6
<i>Nebria dahlii</i>	80,6	***	5513/6	1728/12	462/6
<i>Abax parallelepipedus</i>	68,3	**	41/6	14/12	2/6
<i>Cychrus attenuatus</i>	55,9	*	276/6	407/12	14/6
<i>Pterostichus variolatus</i>	52,5	*	17/6	20/12	0/6
<i>Leistus piceus</i>	50,0	ns	19/6	38/12	0/6
<i>Carabus catenulatus</i>	49,2	ns	13/6	8/12	2/6
<i>Aptinus bombardia</i>	49,1	ns	599/6	661/12	290/6
<i>Trechus croaticus</i>	48,1	ns	13/6	15/12	2/6
<i>Reicheiodes rotundipennis</i>	42,5	ns	13/6	11/12	7/6
<i>Pterostichus burmeisteri</i>	40,2	ns	601/6	977/12	406/6
RUB					
<i>Carabus coriaceus</i>	100,0	***	0/6	305/12	0/6
<i>Abax carinatus</i>	79,6	**	1/6	85/12	1/6
<i>Carabus violaceus</i>	66,2	***	59/6	430/12	51/6
<i>Trichotichnus laevicollis</i>	65,5	**	5/6	50/12	5/6
<i>Molops piceus</i>	53,8	*	81/6	224/12	15/6
<i>Carabus convexus</i>	50,0	*	0/6	55/12	0/6
<i>Licinus hoffmannseggii</i>	48,1	ns	28/6	82/12	2/6
<i>Molops ovipennis</i>	43,6	ns	61/6	136/12	1/6
<i>Synuchus vivalis</i>	41,0	ns	4/6	82/12	30/6
LIVADA					
<i>Poecilus versicolor</i>	99,4	***	2/6	1/12	406/6
<i>Amara aulica</i>	99,2	***	0/6	2/12	129/6
<i>Pterostichus ovoideus</i>	99,2	***	0/6	1/12	66/6
<i>Amara nitida</i>	98,4	***	2/6	0/12	124/6
<i>Bembidion properans</i>	83,3	***	0/6	0/12	36/6
<i>Calathus luctuosus</i>	81,8	***	0/6	6/12	158/6
<i>Bembidion lampros</i>	81,6	***	3/6	1/12	169/6
<i>Amara equestris</i>	81,0	***	1/6	2/12	68/6
<i>Calathus melanocephalus</i>	81,0	***	0/6	2/12	35/6
<i>Harpalus rufipes</i>	78,1	***	2/6	10/12	25/6
<i>Pterostichus brevis</i>	59,3	*	23/6	13/12	43/6

Tablica 27. Indikatorske vrijednosti vrsta temeljene na podacima analize hijerarhijskog klasteriranja za istraživana staništa. Vrste trčaka koje imaju vrijednost >65% su simetrični indikatori i označene su crvenom bojom. Legenda: ns-nije statistički značajno; * - $p<0,05$; ** - $p<0,01$; *** - $p<0,001$. U preostalim kolonama staništa prvi broj je broj jedinki vrste, a drugi je broj postaja na kojima je vrsta nađena unutar grupe. *Nastavak tablice s prethodne stranice.*

Vrsta	IndVal	p vrijednost	UNUTRAŠNOST ŠUME	RUB	LIVADA
<i>Molops striolatus</i>	58,8	ns	108/6	330/12	389/6
<i>Amara montivaga</i>	57,7	**	0/6	10/12	32/6
<i>Molops elatus</i>	52,4	*	60/6	80/12	110/6
<i>Harpalus marginellus</i>	51,0	ns	0/6	38/12	30/6
<i>Abax ovalis</i>	35,5	ns	683/6	1238/12	717/6

5.3.9. Trčci i okolišni čimbenici

Utvrđene su pozitivne i statistički značajne korelacije između srednje mjesečne temperature tla (na 5 i 10 cm dubine) i mjesečnog broja vrsta trčaka na većini istraživanih staništa (Tablica 28). Izuzetak predstavlja unutrašnjost šume, gdje postoji pozitivna korelacija između temperature tla na 10 cm dubine i broja vrsta trčaka, ali ne statistički značajna. Statistički značajna negativna korelacija između srednje mjesečne vrijednosti udjela vlage tla i broja vrsta utvrđena je na sukcesijskom rubu i u ukupnim podacima (Tablica 28). Na svim istraživanim staništima i u ukupnim podacima, Spearmanov koeficijent korelacije između srednje mjesečne temperature tla na obje mjerene dubine i brojnosti jedinki trčaka je u većini slučajeva pozitivan, ali nije statistički značajan. Isti trend je primijećen i između srednjeg mjesečnog udjela vlage u tlu i brojnosti jedinki, no Spearmanov koeficijent korelacije bio je negativan. Također, vrijednosti nisu bile statistički značajne (Tablica 28).

Tablica 28. Spearmanov koeficijent korelacije između broja vrsta, brojnosti jedinki trčaka i mjerenih abiotičkih čimbenika (temperatura i vlaga tla) na istraživanim staništima i ukupnim podacima. Statistički značajne korelacije ($p<0,05$) su masno otisnute. Legenda: T5-temperatura tla na 5 cm dubine, T10-temperatura tla na 10 cm dubine.

UNUTRAŠNOST ŠUME	N	Spearman	t(N-2)	p-stupanj
Broj vrsta i temperatura T5	7	0,778	2,772	0,0393
Broj vrsta i temperatura T10	7	0,704	2,218	0,0774
Broj vrsta i vlaga	7	-0,704	-2,218	0,0774
Brojnost jedinki i temperatura T5	7	0,286	0,667	0,5345
Brojnost jedinki i temperatura T10	7	0,321	0,759	0,4821
Brojnost jedinki i vlaga	7	-0,321	-0,759	0,4821

Tablica 28. Spearmanov koeficijent korelacije između broja vrsta, brojnosti jedinki trčaka i mjerenih abiotičkih čimbenika (temperatura i vlaga tla) na istraživanim staništima i ukupnim podacima. Statistički značajne korelacije ($p < 0,05$) su masno otisnute. Legenda: T5-temperatura tla na 5 cm dubine, T10-temperatura tla na 10 cm dubine. *Nastavak tablice s prethodne stranice.*

OŠTRI RUB	N	Spearman	t(N-2)	p-stupanj
Broj vrsta i temperatura T5	7	0,955	7,199	0,0008
Broj vrsta i temperatura T10	7	0,991	16,583	0,0000
Broj vrsta i vlaga	7	-0,721	-2,325	0,0676
Broj jedinki i temperatura T5	7	-0,071	-0,160	0,8790
Broj jedinki i temperatura T10	7	0,036	0,080	0,9394
Broj jedinki i vlaga	7	-0,143	-0,323	0,7599
SUKCESIJSKI RUB	N	Spearman	t(N-2)	p-stupanj
Broj vrsta i temperatura T5	7	0,847	3,561	0,0162
Broj vrsta i temperatura T10	7	0,775	2,740	0,0408
Broj vrsta i vlaga	7	-0,793	-2,909	0,0334
Brojnost jedinki i temperatura T5	7	-0,071	-0,160	0,8790
Brojnost jedinki i temperatura T10	7	0,036	0,080	0,9394
Brojnost jedinki i vlaga	7	-0,429	-1,061	0,3374
LIVADA	N	Spearman	t(N-2)	p-stupanj
Broj vrsta i temperatura T5	7	0,964	8,141	0,0005
Broj vrsta i temperatura T10	7	0,929	5,594	0,0025
Broj vrsta i vlaga	7	-0,464	-1,172	0,2939
Brojnost jedinki i temperatura T5	7	0,714	2,282	0,0713
Brojnost jedinki i temperatura T10	7	0,571	1,557	0,1802
Brojnost jedinki i vlaga	7	-0,179	-0,406	0,7017
UKUPNI PODACI	N	Spearman	t(N-2)	p-stupanj
Broj vrsta i temperatura T5	28	0,777	6,298	0,0000
Broj vrsta i temperatura T10	28	0,762	5,991	0,0000
Broj vrsta i vlaga	28	-0,385	-2,127	0,0430
Brojnost jedinki i temperatura T5	28	0,153	0,788	0,4379
Brojnost jedinki i temperatura T10	28	0,201	1,046	0,3054
Brojnost jedinki i vlaga	28	-0,152	-0,785	0,4395

U ukupnim podacima su broj vrsta i otvorenost sklopa pozitivno i statistički značajno korelirani, dok je brojnost jedinki negativno i statistički značajno korelirana s otvorenošću sklopa (Tablica 29). Otvorenost sklopa je pozitivno korelirana s brojem vrsta u unutrašnjosti šume, na oštroj rubu i livadi, a negativno na sukcesijskom rubu. Obzirom na brojnost jedinki i otvorenost sklopa, Spearmanov koeficijent korelacije je negativan u unutrašnjosti šume i na oba tipa šumskog ruba, a pozitivan na livadi. Međutim, vrijednosti Spearmanovog koeficijenta korelacije u prethodnim slučajevima nisu bile statistički značajne. Vrijednosti pH tla su uglavnom negativno korelirane s

brojem vrsta, a pozitivno s brojem jedinki na većini istraživanih staništa. Međutim, vrijednosti Spearmanovog koeficijenta korelacije nisu bile statistički značajne. Izuzetak predstavlja negativna korelacija između brojnosti jedinki i pH (KCl) tla, koja je statistički značajna (Tablica 29).

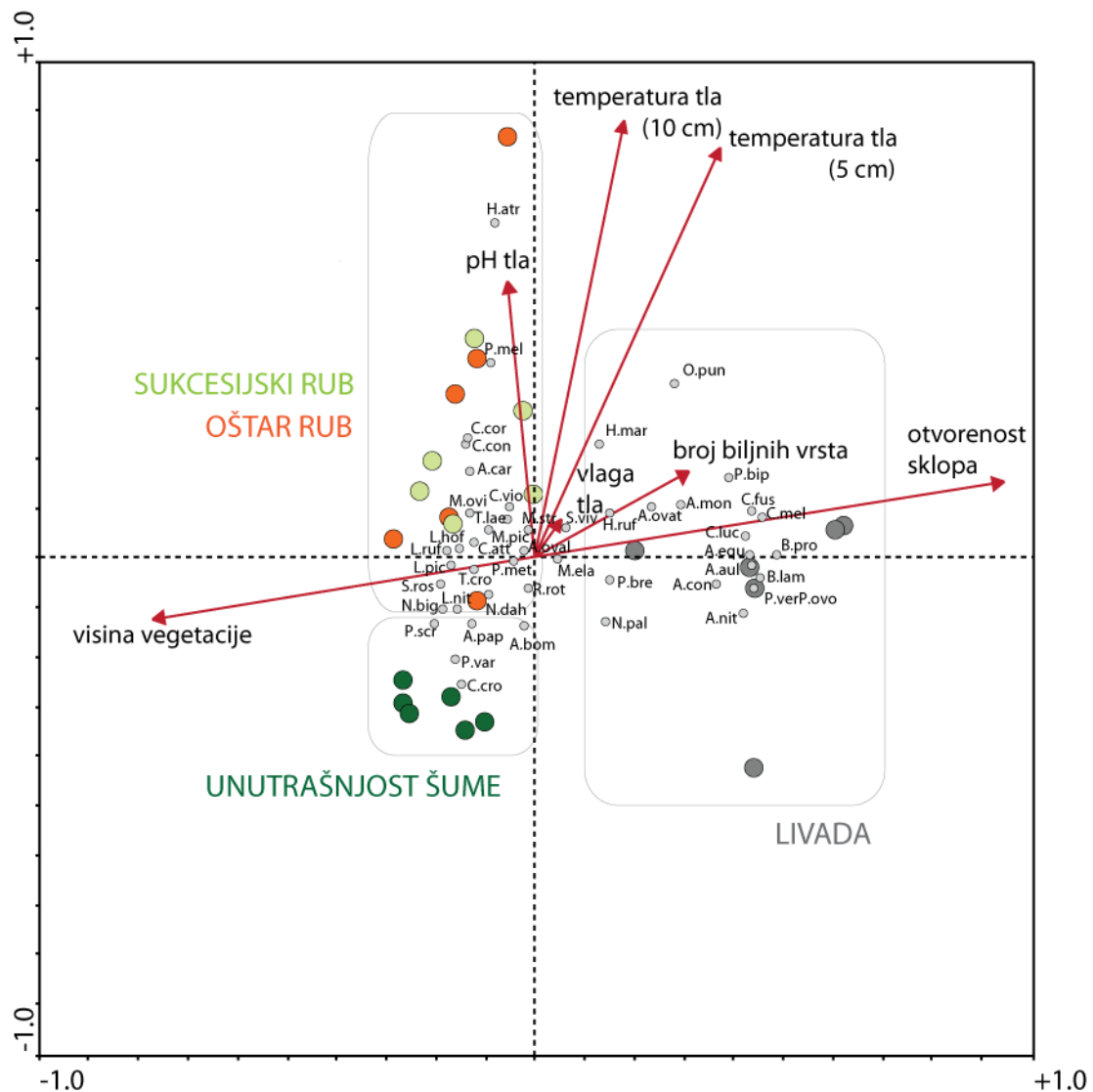
Tablica 29. Spearmanov koeficijent korelacije između broja vrsta, brojnosti jedinki trčaka i mjerenih abiotičkih čimbenika (otvorenost sklopa i pH tla) na istraživanim staništima i ukupnim podacima. Statistički značajne korelacije ($p < 0,05$) su masno otisnute.

UNUTRAŠNOST ŠUME	N	Spearman	t(N-2)	p-stupanj
Broj vrsta i otvorenost sklopa	6	0,441	0,984	0,3809
Broj vrsta i pH(H ₂ O) tla	6	-0,177	-0,359	0,7379
Broj vrsta i pH(KCl) tla	6	-0,088	-0,177	0,8679
Brojnost jedinki i otvorenost sklopa	6	-0,486	-1,111	0,3287
Brojnost jedinki i pH(H ₂ O) tla	6	-0,771	-2,425	0,0724
Brojnost jedinki i pH(KCl) tla	6	-0,886	-3,816	0,0188
OŠTRI RUB	N	Spearman	t(N-2)	p-stupanj
Broj vrsta i otvorenost sklopa	6	0,486	1,111	0,3287
Broj vrsta i pH(H ₂ O) tla	6	0,086	0,172	0,8717
Broj vrsta i pH(KCl) tla	6	-0,143	-0,289	0,7872
Brojnost jedinki i otvorenost sklopa	6	-0,257	-0,532	0,6228
Brojnost jedinki i pH(H ₂ O) tla	6	0,657	1,744	0,1562
Brojnost jedinki i pH(KCl) tla	6	0,429	0,949	0,3965
SUKCESIJSKI RUB	N	Spearman	t(N-2)	p-stupanj
Broj vrsta i otvorenost sklopa	6	-0,677	-1,839	0,1398
Broj vrsta i pH(H ₂ O) tla	6	-0,647	-1,699	0,1646
Broj vrsta i pH(KCl) tla	6	-0,588	-1,456	0,2192
Brojnost jedinki i otvorenost sklopa	6	-0,086	-0,172	0,8717
Brojnost jedinki i pH(H ₂ O) tla	6	0,086	0,172	0,8717
Brojnost jedinki i pH(KCl) tla	6	0,086	0,172	0,8717
LIVADA	N	Spearman	t(N-2)	p-stupanj
Broj vrsta i otvorenost sklopa	6	0,029	0,057	0,9572
Broj vrsta i pH(H ₂ O) tla	6	-0,143	-0,289	0,7872
Broj vrsta i pH(KCl) tla	6	-0,257	-0,532	0,6228
Brojnost jedinki i otvorenost sklopa	6	0,086	0,172	0,8717
Brojnost jedinki i pH(H ₂ O) tla	6	0,086	0,172	0,8717
Brojnost jedinki i pH(KCl) tla	6	0,200	0,408	0,7040
UKUPNI PODACI	N	Spearman	t(N-2)	p-stupanj
Broj vrsta i otvorenost sklopa	24	0,546	3,053	0,0058
Broj vrsta i pH(H ₂ O) tla	24	-0,166	-0,792	0,4371
Broj vrsta i pH(KCl) tla	24	-0,155	-0,738	0,4681
Brojnost jedinki i otvorenost sklopa	24	-0,467	-2,477	0,0214
Brojnost jedinki i pH(H ₂ O) tla	24	0,090	0,422	0,6773
Brojnost jedinki i pH(KCl) tla	24	0,057	0,270	0,7900

CCA analiza je napravljena da bi se odredio utjecaj okolišnih čimbenika (temperature tla, vlage tla, otvorenosti sklopa, pH tla, visine vegetacije, broja vrsta biljaka) na rasprostranjenje trčaka na šumskim rubovima, u unutrašnjosti šume i na livadi. Analiza je provedena na temelju zajednice trčaka pojedinih replikatnih postaja, pri čemu su iz analize isključene vrste trčaka koje nisu imale udio veći od 0,5% niti na jednoj postaji. U analizu je uključeno 48 vrsta trčaka, a podaci brojnosti su transformirani drugim korijenom. Popis skraćenih imena vrsta trčaka prikazan je u Prilogu 4.

U CCA analizi, svojstvene vrijednosti za vrste trčaka iznosile su na: prvoj osi 0,378, drugoj 0,116, trećoj 0,070, te na 0,055 četvrtoj. Prve dvije osi objasnile su 44% varijance u pojavljivanju vrsta trčaka i 70% varijance odnosa između vrsta trčaka i okolišnih čimbenika. Statistička signifikantnost osi analizirana je pomoću Monte-Carlo permutacijskog testa (199 permutacija). Prema testu značajnosti svih osi, ordinacija je bila statistički značajna ($F=3,873$, $p=0,005$).

Prva ordinacijska os jasno je odvojila postaje smještene na livadi (desno) od postaja smještenih u unutrašnjosti šume, te postaja na oštrom i sukcesijskom šumskom rubu (lijevo) (Slika 47). Postaje smještene na oštrom i sukcesijskom rubu grupirane su zajedno u gornjem lijevom kvadrantu, dok se postaje unutrašnjosti šume grupiraju zasebno u donjem lijevom kvadrantu. Međutim, obzirom da je druga svojstvena vrijednost niža od prve, postaje na šumskim rubovima sličnije su s postajama unutrašnjosti šume (udaljenost na x osi), nego li što izgleda na grafičkom prikazu. Iz CCA ordinacijskog prikaza, vidljivo je da su postaje smještene u luku od livade prema šumskim rubovima i unutrašnjosti šume (u obrnutom smjeru kazaljke na satu), sugerirajući da se zajednice trčaka mijenjaju postepeno od unutrašnjosti šume prema šumskim rubovima i livadi. Zanimljivo je istaknuti kako postaje na ordinacijskom prikazu pokazuju prijelazni karakter u prostornom sukcesijskom nizu (livada-šumski rubovi-unutrašnjost šume). Uz livadne postaje nalaze se tipične vrste trčaka otvorenih staništa, poput *Amara nitida*, *A.equestris*, *Calathus fuscipes*, *C. luctuosus*, *Harpalus marginellus*, *Poecilus versicolor*, i dr., dok uz postaje unutrašnjosti šume dolaze vrste trčaka šumskih specijalista, poput *Platynus scrobiculatus*, *Pterostichus variolatus*, *Carabus croaticus*. Uz oštri i sukcesijski rub vezane su vrste indiferentne na zasjenjenost, npr. *Carabus convexus*, *Harpalus atratus* i *Pterostichus melas*, te vrste trčaka šumski generalisti, npr. *Carabus coriaceus* i *Abax ovalis*. Otvorenost sklopa i visina vegetacije su snažno korelirane s x osi, a njihovi vektori su slične dužine, no suprotnog smjera. Visina vegetacije se pruža u smjeru postaja unutrašnjosti šume, a otvorenost sklopa u smjeru livadnih postaja. Vlaga tla i broj vrsta biljaka istog su smjera kao i otvorenost sklopa, no isti parametri nisu jako korelirani s prve dvije osi. Temperatura tla na obje mjerene dubine i pH tla korelirani su s y osi, a vektor pH tla pruža se u smjeru postaja na šumskim rubovima.



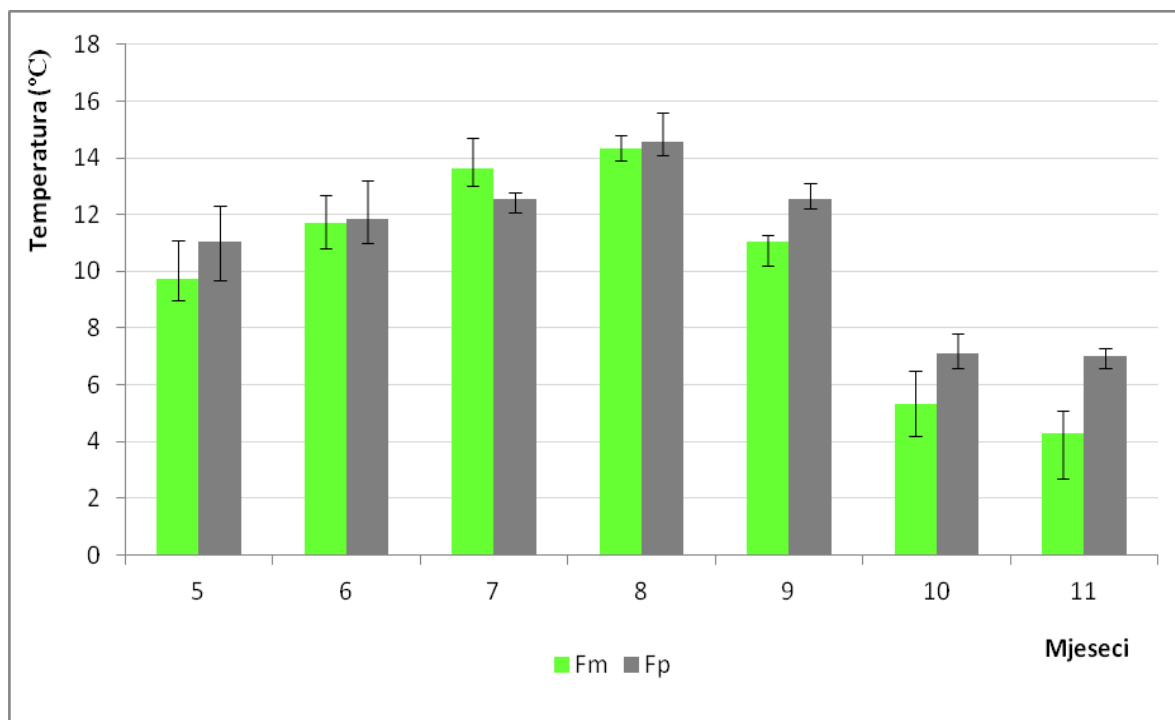
Slika 47. Prikaz prve dvije osi CCA analize na temelju zajednice trčaka oštrog i sukcesijskog šumskog ruba, unutrašnjosti šume, livade i mjerenih okolišnih čimbenika. Popis skraćenih imena vrsta trčaka prikazan je u Prilogu 4.

5.4. Zajednica trčaka gospodarene šume i prašume

5.4.1. Analiza okolišnih čimbenika

5.4.1.1. Temperatura tla na 5 cm dubine

Temperatura tla na dubini od 5 cm kretala se u rasponu od 3,4°C izmjerenih tijekom kasne jeseni u gospodarenoj šumi do 15,6°C izmjerenih tijekom ljeta 2009. godine u prašumi. U prosjeku je tijekom cijelog razdoblja istraživanja temperatura tla bila viša u prašumi nego li u gospodarenoj šumi, osim mjeseca srpnja, kad je tlo u gospodarenoj šumi bilo toplije (Slika 48). U oba šumska kompleksa su vrijednosti temperature tla postepeno rasle od svibnja do kolovoza, a u jesen dolazi do strmog pada temperature. Vrijednosti koeficijenta varijacije bile su većinom niže u prašumi nego li u gospodarenoj šumi. Najveće vrijednosti koeficijenta varijacije zabilježene su tijekom jeseni u gospodarenoj šumi (listopad-14,1%; studeni-17,6%) (Tablica 30). Podaci temperature tla izmjerene na 5 cm dubine nisu imali normalnu raspodjelu (Shapiro-Wilk test, $W=0,921$, $p<0,05$), a ista nije postignuta ni nakon provedenih transformacija. Mann Whitney U test je pokazao da ne postoje značajne razlike u temperaturi tla između prašume i gospodarene šume ($U=2950,00$, $p>0,05$).



Slika 48. Srednje vrijednosti, minimumi i maksimumi temperature tla izmjerene na dubini od 5 cm na istraživanim staništima tijekom 2009. godine. Legenda: Fm-gospodarena šuma, Fp-prašuma.

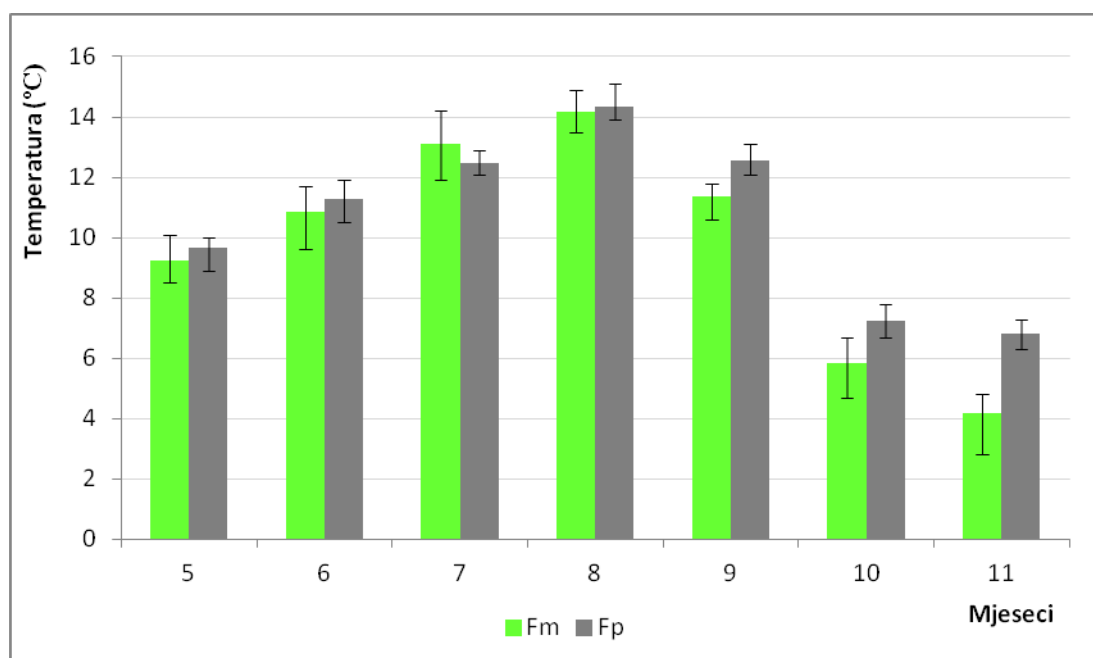
Tablica 30. Zbirni podaci za temperaturu tla izmjerenu na 5 cm dubine (°C) na istraživanim staništima tijekom 2009. godine. Masno otisnute vrijednosti su minimumi ili maksimumi rezultata opisne statistike.

GOSPODARENA ŠUMA	Mjeseci						
	svibanj	lipanj	srpanj	kolovoz	rujan	listopad	studen
Minimum	9,0	10,8	13,0	13,9	10,2	4,2	2,7
Maksimum	11,1	12,7	14,7	14,8	11,3	6,5	5,1
Srednja vrijednost	9,8	11,7	13,6	14,3	11,0	5,3	4,3
Standardna devijacija	0,6	0,6	0,5	0,3	0,3	0,7	0,8
Standardna pogreška	0,2	0,2	0,2	0,1	0,1	0,2	0,2
Koeficijent varijacije (%)	5,7	4,9	4,0	1,8	2,8	14,1	17,6

PRAŠUMA	svibanj	lipanj	srpanj	kolovoz	rujan	listopad	studen
Minimum	9,7	11,0	12,1	14,1	12,2	6,6	6,6
Maksimum	12,3	13,2	12,8	15,6	13,1	7,8	7,3
Srednja vrijednost	11,0	11,9	12,6	14,6	12,5	7,1	7,0
Standardna devijacija	1,0	0,7	0,2	0,4	0,3	0,4	0,3
Standardna pogreška	0,3	0,2	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1
Koeficijent varijacije (%)	9,1	5,9	1,7	2,9	2,3	5,8	3,6

5.4.1.2. Temperatura tla na 10 cm dubine

Temperatura tla na 10 cm dubine pokazala je sličan model kretanja kao i temperatura tla mjerena na 5 cm (Slike 48 i 49). Vrijednosti temperature tla na 10 cm kretale su se od 2,8°C izmjerenih u kasnu jesen u gospodarenoj šumi, pa do 15,1°C izmjerenih tijekom ljeta u prašumi. Tlo je većinom bilo toplije u prašumi nego li u gospodarenoj šumi (Slika 49). Izuzetak predstavlja mjesec srpanj, kada su zabilježene više vrijednosti temperature tla u gospodarenoj šumi. Koeficijent varijacije bio je tijekom gotovo cijele sezone istraživanja niži u prašumi nego li u gospodarenoj šumi. Najveće vrijednosti koeficijenta varijacije zabilježene su u gospodarenoj šumi tijekom jeseni, a iznosile su 11,4% u listopadu i 14,2% u studenom (Tablica 31). Prema Shapiro-Wilk testu podaci temperature tla izmjerene na 10 cm dubine nemaju normalnu raspodjelu ($W=0,948$, $p<0,05$), a ista nije postignuta ni nakon provedenih transformacija. Mann Whitney U test je pokazao da ne postoje statistički značajne razlike u temperaturi tla na 10 cm dubine između prašume i gospodarene šume ($U=3051,00$, $p>0,05$).



Slika 49. Srednje vrijednosti, minimumi i maksimumi temperature tla izmjerene na dubini od 10 cm na istraživanim staništima tijekom 2009. godine. Legenda: Fm-gospodarena šuma, Fp-prašuma.

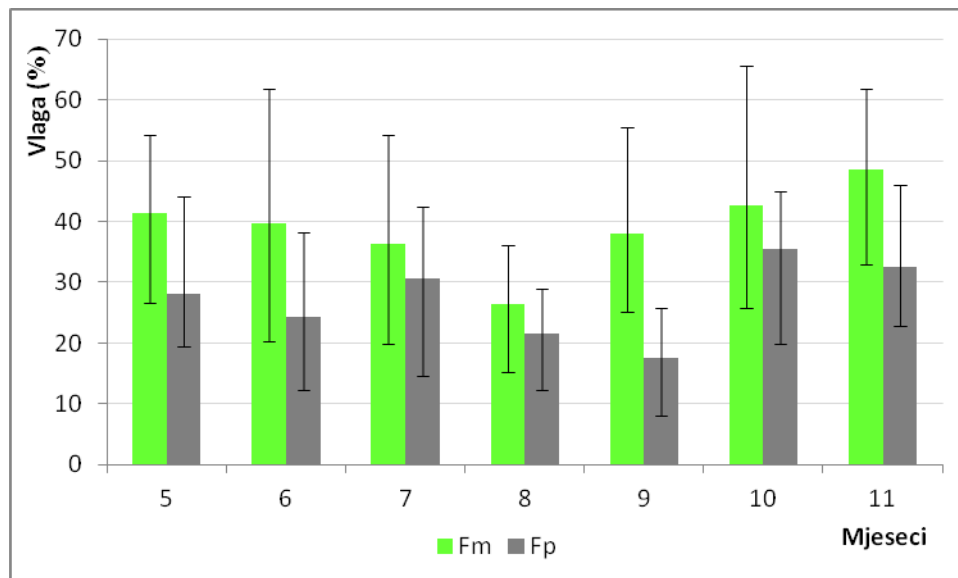
Tablica 31. Zbirni podaci za temperaturu tla izmjerenu na 10 cm dubine (°C) na istraživanim staništima tijekom 2009. godine. Masno otisnute vrijednosti su minimumi ili maksimumi rezultata opisne statistike.

GOSPODARENA ŠUMA	Mjeseci						
	svibanj	lipanj	srpanj	kolovoz	rujan	listopad	studeni
Minimum	8,5	9,6	11,9	13,5	10,6	4,7	2,8
Maksimum	10,1	11,7	14,2	14,9	11,8	6,7	4,8
Srednja vrijednost	9,3	10,8	13,1	14,2	11,4	5,9	4,2
Standardna devijacija	0,5	0,6	0,8	0,5	0,3	0,7	0,6
Standardna pogreška	0,2	0,2	0,2	0,2	0,1	0,2	0,2
Koeficijent varijacije (%)	5,8	5,9	5,9	3,8	2,9	11,4	14,2

PRAŠUMA	Mjeseci						
	svibanj	lipanj	srpanj	kolovoz	rujan	listopad	studeni
Minimum	8,9	10,5	12,1	13,9	12,1	6,7	6,3
Maksimum	10,0	11,9	12,9	15,1	13,1	7,8	7,3
Srednja vrijednost	9,7	11,3	12,5	14,4	12,6	7,2	6,8
Standardna devijacija	0,3	0,5	0,3	0,4	0,3	0,4	0,3
Standardna pogreška	0,1	0,2	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1
Koeficijent varijacije (%)	2,9	4,8	2,4	2,6	2,7	5,3	4,9

5.4.1.3. Vлага tла

Vлага u tlu tijekom razdoblja istraživanja kretala se u rasponu od 8% izmjerenih u prašumi u ranu jesen do 65,5% izmjerenih u jesen u gospodarenoj šumi. Tijekom cijelog razdoblja istraživanja vrijednosti vlage tla (srednje vrijednosti) bile su veće u gospodarenoj šumi nego li u prašumi (Slika 50). Vrijednosti vlage tla mijenjale su se tijekom sezone u gospodarenoj šumi na sljedeći način: od svibnja do kolovoza vrijednosti vlage tla su padale, a od kolovoza prema studenom su rasle. Vrijednosti koeficijenta varijacije bile su niže u gospodarenoj šumi nego li u prašumi, u kojoj su najveće promjene zabilježene u proljeće (36,8%) i jesen (34,1%) (Tablica 32). Podaci vlage tla imaju normalnu raspodjelu (Shapiro-Wilk test, $W=0,987$, $p>0,05$), te je proveden t-test. Ovaj test je pokazao da su vrijednosti vlage u tlu bile statistički značajno veće u gospodarenoj šumi nego li u prašumi ($t(166)= 7,435$, $p<0,001$).



Slika 50. Srednje vrijednosti, minimumi i maksimumi vlage tla izmjerene na dubini od 15 cm na istraživanim staništima tijekom 2009. godine. Legenda: Fm-gospodarena šuma, Fp-prašuma.

Tablica 32. Zbirni podaci za vlagu tla (%) izmjerenu na 15 cm dubine na istraživanim staništima tijekom 2009. godine. Masno otisnute vrijednosti su minimumi ili maksimumi rezultata opisne statistike.

Gospodarena šuma	Mjeseci						
	svibanj	lipanj	srpanj	kolovoz	rujan	listopad	studeni
Minimum	26,7	20,3	19,9	15,2	25,1	25,7	33,0
Maksimum	54,2	61,9	54,3	36,2	55,4	65,5	61,9
Srednja vrijednost	41,4	39,6	36,3	26,5	38,1	42,5	48,5
Standardna devijacija	7,7	11,4	10,3	6,3	9,8	10,8	9,0
Standardna pogreška	2,2	3,3	3,0	1,8	2,8	3,1	2,6
Koeficijent varijacije (%)	18,7	28,9	28,5	24,0	25,7	25,4	18,5

Prašuma	svibanj	lipanj	srpanj	kolovoz	rujan	listopad	studeni
Minimum	19,4	12,3	14,5	12,3	8,0	19,9	22,8
Maksimum	44,1	38,1	42,4	28,9	25,7	44,9	46,0
Srednja vrijednost	28,1	24,4	30,6	21,5	17,6	35,5	32,5
Standardna devijacija	8,4	9,0	8,2	5,5	6,0	9,0	6,7
Standardna pogreška	2,4	2,6	2,4	1,6	1,7	2,6	1,9
Koeficijent varijacije (%)	29,8	36,8	26,8	25,8	34,1	25,4	20,7

Pomoću Pearsonovog koeficijenta korelacije analiziran je odnos između temperature tla na 5 i 10 cm dubine u prašumi i gospodarenoj šumi, te njihov odnos prema udjelu vlage u tlu. Temperatura tla na 5 cm dubine je u prašumi pozitivno korelirana s temperaturom tla na 10 cm dubine, a vrijednosti su statistički značajne ($r=0,984$, $n=7$, $p<0,001$). Jaka negativna i statistički značajna korelacija je utvrđena za udio vlage u tlu, u odnosu na temperaturu tla mjerenu na 5 ($r=-0,784$, $n=7$, $p<0,05$) i 10 cm dubine ($r=-0,779$, $n=7$, $p<0,05$). Isti odnosi utvrđeni su i u gospodarenoj šumi, pa podaci pokazuju izrazito jaku pozitivnu korelaciju između temperature tla na 5 i 10 cm dubine, koja je statistički značajna ($r=0,993$, $n=7$, $p<0,001$). Za razliku od temperatura, udio vlage u tlu je negativno koreliran s temperaturom u tlu, a podaci su statistički značajni za obje mjerene dubine T5 ($r=-0,86$, $n=7$, $p<0,05$) i T10 ($r=-0,894$, $n=7$, $p<0,01$).

5.4.1.4. pH tla

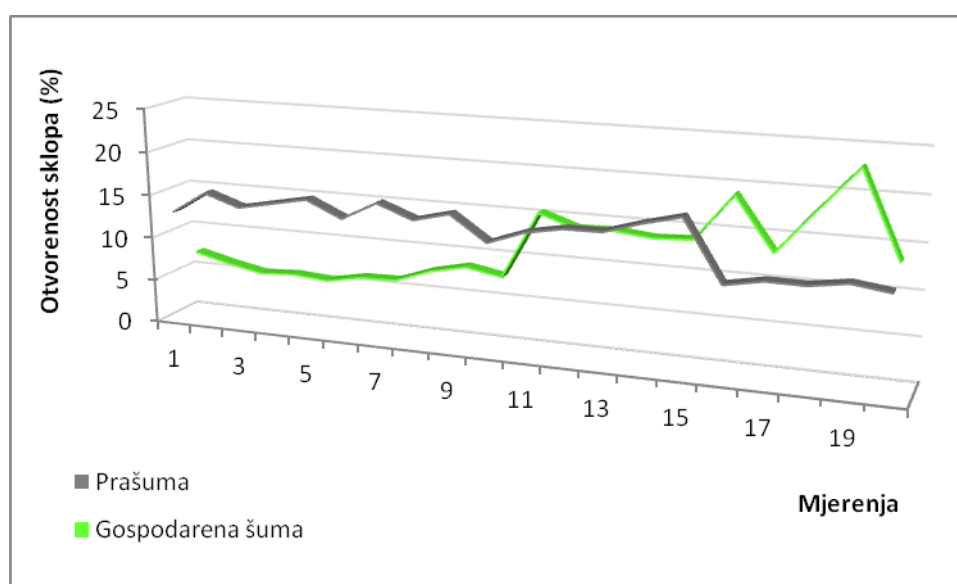
Vrijednosti pH (H_2O) tla bile su niže u prašumi nego li u gospodarenoj šumi, a kretale su se u rasponu od 4,00 u prašumi do 6,80 u gospodarenoj šumi (Tablica 33). Isti trend pokazuje i pH tla izmjeren u kalij kloridu, ali su vrijednosti bile nešto niže. Koeficijenti varijacije su niski i u prašumi i u gospodarenoj šumi (Tablica 33). Prema Mann Whitney U testu pH tla je statistički značajno niži u prašumi u odnosu na gospodarenu šumu pH(H_2O) ($U=0,00$, $p<0,05$), odnosno tlo u prašumi je kiseliije. Prema istom testu, nema značajnih razlika između istraživanih šuma u pH(KCl) ($U=1$, $p>0,05$).

Tablica 33. Zbirni podaci za pH tla na istraživanim staništima tijekom 2009. godine. Masno otisnute vrijednosti su minimumi ili maksimumi rezultata opisne statistike.

	Gospodarena šuma		Prašuma	
	pH (H ₂ O)	pH (KCl)	pH (H ₂ O)	pH (KCl)
Minimum	5,29	4,34	4,00	3,59
Maksimum	6,80	6,34	5,00	4,58
Srednja vrijednost	6,02	5,43	4,50	4,04
Standardna devijacija	0,83	1,04	0,41	0,41
Standardna pogreška	0,42	0,52	0,20	0,20
Koeficijent varijacije (%)	13,78	19,12	9,11	10,13

5.4.1.5. Otvorenost sklopa

Otvorenost sklopa u prašumi se kretala u rasponu od 10,54 do 17,33%, a u gospodarenoj šumi od 5,24 do 22,88%. Stoga je koeficijent varijacije bio veći u gospodarenoj šumi nego li u prašumi (Tablica 34). Otvorenost sklopa u istraživanim šumama bila je više-manje slična (Slika 51). U pojedinim dijelovima gospodarene šume otvorenost sklopa bila je niska, uslijed dobro razvijenog sloja grmlja i drvenastog sloja. Podaci otvorenosti sklopa u istraživanim šumama nemaju normalnu raspodjelu (Shapiro-Wilk test, $W=0,939$, $p<0,05$), te je primijenjen Mann-Whitney U test. Prema prethodno spomenutom testu otvorenost sklopa se statistički značajno razlikuje između prašume i gospodarene šume ($U=118,00$, $p<0,05$), te je neznatno veća u gospodarenoj šumi ($p=0,03$).



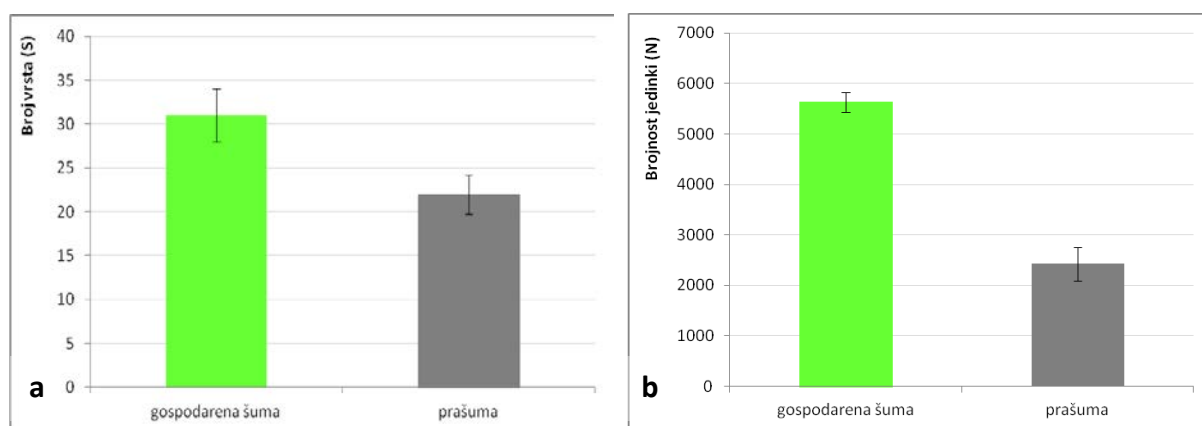
Slika 51. Otvorenost sklopa u prašumi i gospodarenoj šumi. Brojevi na x osi prikazuju sva mjerenja otvorenosti sklopa u istraživanim šumama tijekom 2009. godine.

Tablica 34. Zbirni podaci za otvorenost sklopa u istraživanim šumama tijekom 2009. godine. Masno otisnute vrijednosti su minimumi ili maksimumi rezultata opisne statistike.

	Gospodarena šuma	Prašuma
Minimum	5,24	10,54
Maksimum	22,88	17,33
Srednja vrijednost	11,15	14,01
Standardna devijacija	5,28	1,93
Standardna pogreška	1,18	0,43
Koeficijent varijacije (%)	47,37	13,81

5.4.2. Bogatstvo vrsta, brojnost i raznolikost trčaka

U gospodarenoj šumi zabilježen je veći broj vrsta i jedinki trčaka tijekom jednogodišnjeg istraživanja, tj. ukupno 31 vrsta i 5 634 jedinke (Tablica 35). Za razliku od gospodarene šume, u prašumi je zabilježen manji broj vrsta (22 vrste) i više nego dvostruko manji broj jedinki trčaka, 2 426 jedinke (Slika 52ab). Akumulacijska i rarefakcijska krivulja dosegle su asimptotu na istraživanim staništima, te je moguće međusobno uspoređivati zajednice obzirom na bogatstvo vrsta trčaka (Prilog 3c). Originalni podaci za broj vrsta (Shapiro-Wilk test, $W=0,970$, $p>0,05$) imali su normalnu raspodjelu, te su testirani pomoću parametrijskih statističkih metoda. Ista raspodjela za brojnost jedinki je postignuta nakon transformacije drugim korijenom (Shapiro-Wilk test, $W=0,977$, $p>0,05$). Prema t-testu broj vrsta trčaka ($t(54)=3,543$, $p<0,001$) i brojnost jedinki ($t(54)=3,371$, $p<0,01$) bili su statistički značajno veći u gospodarenoj šumi nego li u prašumi.



Slika 52. a) Ukupni broj vrsta trčaka ($\pm$ SD) na istraživanim staništima (n postaja po staništu = 4); b) Ukupna brojnost jedinki trčaka ($\pm$ SD) na istraživanim staništima (n postaja po staništu = 4).

Tablica 35. Ukupna brojnost trčaka u gospodarenoj šumi i prašumi tijekom 2009. godine (n postaja po staništu =4). Legenda: S-broj vrsta, N-brojnost jedinki, %-udio u ukupnoj brojnosti.

VRSTA	GOSPODARENA ŠUMA	%	PRAŠUMA	%
<i>Abax ovalis</i>	407	7,22	412	16,98
<i>Abax parallelepipedus</i>	20	0,35		
<i>Amara communis</i>	1	0,02		
<i>Amara nitida</i>	2	0,04		
<i>Amara ovata</i>			6	0,25
<i>Aptinus bombardia</i>	310	5,50	1	0,04
<i>Bembidion lampros</i>	3	0,05		
<i>Carabus catenulatus</i>	7	0,12		
<i>Carabus creutzeri</i>			2	0,08
<i>Carabus croaticus</i>	44	0,78	74	3,05
<i>Carabus irregularis</i>	1	0,02		
<i>Carabus violaceus</i>	36	0,64	80	3,30
<i>Cychrus attenuatus</i>	187	3,32	75	3,09
<i>Harpalus rufipes</i>	1	0,02		
<i>Leistus nitidus</i>	30	0,53		
<i>Leistus piceus</i>	13	0,23	30	1,24
<i>Leistus spinibarbis</i>			3	0,12
<i>Licinus hoffmannseggii</i>	21	0,37	27	1,11
<i>Molops elatus</i>	38	0,67		
<i>Molops ovipennis</i>	41	0,73	1	0,04
<i>Molops piceus</i>	56	0,99	4	0,16
<i>Molops striolatus</i>	48	0,85	74	3,05
<i>Nebria dahlii</i>	3781	67,11	942	38,83
<i>Notiophilus biguttatus</i>	2	0,04		
<i>Platynus scrobiculatus</i>	145	2,57		

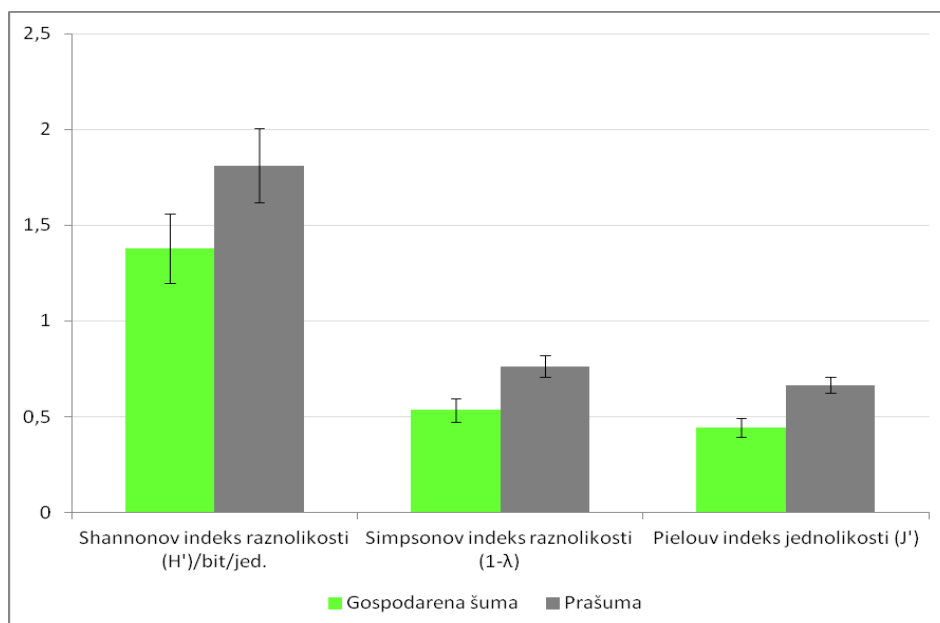
Tablica 35. Ukupna brojnost trčaka u gospodarenoj šumi i prašumi tijekom 2009. godine (n postaja po staništu =4). Legenda: S-broj vrsta, N-brojnost jedinki, %-udio u ukupnoj brojnosti. *Nastavak tablice s prethodne stranice.*

VRSTA	GOSPODARENA ŠUMA	%	PRAŠUMA	%
<i>Poecilus versicolor</i>	1	0,02		
<i>Pterostichus brevis</i>	16	0,28	126	5,19
<i>Pterostichus burmeisteri</i>	384	6,82	531	21,89
<i>Pterostichus oblongopunctatus</i>			1	0,04
<i>Pterostichus variolatus</i>	10	0,18	7	0,29
<i>Reicheiodes rotundipennis</i>	9	0,16	2	0,08
<i>Stomis rostratus</i>	6	0,11	2	0,08
<i>Synuchus vivalis</i>	2	0,04		
<i>Trechus croaticus</i>	8	0,14	10	0,41
<i>Trichotichnus laevicollis</i>	4	0,07	16	0,66
Broj vrsta (S)	31		22	
Brojnost jedinki (N)	5634		2426	

Shannonov indeks (H') i Simpsonov indeks ($1-\lambda$) raznolikosti su veći u prašumi nego li u gospodarenoj šumi (Slika 53, Tablica 36). Vrijednosti Shannonovog indeksa raznolikosti (H') kretale su se između 1,116 bit/jed. zabilježenih u gospodarenoj šumi do 1,995 bit/jed. zabilježenih u prašumi (Tablica 36). Koeficijent varijacije Shannonovog indeksa raznolikosti (H') je nizak u oba tipa šume, te se kretao od 10,7% u prašumi do 13,1% u gospodarenoj šumi. Simpsonov indeks raznolikosti ($1-\lambda$) se kretao u rasponu od 0,445 u gospodarenoj šumi pa do relativno visokih 0,820 u prašumi. Vrijednosti koeficijenta varijacije Simpsonova indeksa raznolikosti ($1-\lambda$) također su niske, te se kreću od 7,2% u prašumi do 11,4% u gospodarenoj šumi (Tablica 36).

Vrijednosti Shannonovog indeksa raznolikosti (H') slijedile su normalnu raspodjelu (Shapiro-Wilk test, $W=0,973$, $p>0,05$), te je t-test pokazao da je raznolikost statistički značajno manja u gospodarenoj šumi nego li u prašumi ($t(54) = -3,287$, $p<0,05$). Istu raspodjelu, kao i prethodno spomenuti indeks, slijede i vrijednosti Simpsonovog indeksa raznolikosti ($1-\lambda$) (Shapiro-Wilk test, $W=0,968$, $p>0,05$). Prema t-testu vrijednosti Simpsonova indeksa raznolikosti ($1-\lambda$) se statistički značajno ne razlikuju između prašume i gospodarene šume ($t(54) = 0,677$, $p>0,05$).

Pielouv indeks jednolikosti (J') je bio viši u prašumi nego li u gospodarenoj šumi, a kretao se u rasponu od 0,373 zabilježenih u gospodarenoj šumi do 0,704 u prašumi. Koeficijent varijacije bio je gotovo dvostruko niži u prašumi nego li u gospodarenoj šumi (Tablica 36). Podaci za Pielouv indeks jednolikosti (J') slijede normalnu raspodjelu (Shapiro-Wilk test, $W=0,966$, $p>0,05$), a t-test je pokazao da se jednolikost ne razlikuje statistički značajno između prašume i gospodarene šume ($t(54) = -0,293$, $p>0,05$).



Slika 53. Indeksi raznolikosti i jednolikosti (srednja vrijednost $\pm$ SD) u prašumi i gospodarenoj šumi (n postaja po staništu =4).

Tablica 36. Zbirni podaci indeksa raznolikosti i jednolikosti u prašumi i gospodarenoj šumi tijekom 2009. godine. Masno otisnute vrijednosti su minimumi ili maksimumi rezultata opisne statistike.

Gospodarena šuma	Shannonov indeks (H')/bit/jed.	Simpsonov indeks ($1-\lambda$)	Pielouv indeks jednolikosti (J')
Minimum	1,116	0,445	0,372
Maksimum	1,527	0,577	0,481
Srednja vrijednost	1,378	0,536	0,443
Standardna devijacija	0,180	0,061	0,049
Standardna pogreška	0,090	0,031	0,024
Koeficijent varijacije (%)	13,1	11,4	11,0
Prašuma	Shannonov indeks (H') /bit/jed.	Simpsonov indeks ($1-\lambda$)	Pielouv indeks jednolikosti (J')
Minimum	1,565	0,696	0,630
Maksimum	1,995	0,820	0,704
Srednja vrijednost	1,812	0,764	0,666
Standardna devijacija	0,193	0,055	0,040
Standardna pogreška	0,097	0,027	0,020
Koeficijent varijacije (%)	10,7	7,2	6,0

5.4.3. Dominantnost i konstantnost vrsta trčaka

Najbrojnija vrsta u prašumi i gospodarenoj šumi bila je *Nebria dahlii*, pri čemu je u gospodarenoj šumi bila zastupljena sa 67,11%, a u prašumi s 38,83% (Tablica 37). Zajedno s ostale tri vrste: *Abax ovalis* (7,22%), *Pterostichus burmeisteri* (6,82%) i *Aptinus bombardarda* (5,50%) činila je 86,65% ukupnog ulova u gospodarenoj šumi. Dominantne vrste u prašumi, uz vrstu *N. dahlii*, bile su: *P. burmeisteri* (21,89%), *A. ovalis* (16,98%) i *Pterostichus brevis* (5,19%), te su zajedno činile 82,89% ukupnog ulova. Iz rezultata je vidljivo da je brojnost dominantnih vrsta u prašumi znatno ujednačenija. Dok je vrsta *A. bombardarda* dominantna u gospodarenoj šumi, u prašumi je ulovljena svega jedna jedinka. Broj subdominantnih vrsta je dvostruko veći u prašumi (6 vrsta) nego li u gospodarenoj šumi (3 vrste). Zanimljivo je istaknuti kako su tri velike vrste trčaka: *Carabus violaceus*, *C. croaticus* i *Molops striolatus* bile brojnije u prašumi nego li u gospodarenoj šumi, gdje su zajedno činile više od 9% ulova. U gospodarenoj šumi je zabilježeno šest recedentnih i velik broj, čak 18 subrecedentnih vrsta. Nasuprot tome, jedna vrsta je recedentna u prašumi, a njih 11 je subrecedentno. Oba tipa šume imaju 18 zajedničkih vrsta. Veći broj diferencijalnih vrsta, njih čak 13, zabilježen je u gospodarenoj šumi, a to su: *Abax parallelepipedus*, *Amara communis*, *A. nitida*, *Bembidion lampros*, *Carabus catenulatus*, *C. irregularis*, *Harpalus rufipes*, *Leistus nitidus*, *Molops elatus*, *Notiophilus biguttatus*, *Platynus scrobiculatus*, *Poecilus versicolor* i *Synuchus vivalis*. U prašumi su zabilježene četiri diferencijalne vrste, a to su: *Amara ovata*, *Carabus creutzeri*, *Leistus spinibarbis* i *Pterostichus oblongopunctatus*.

Tablica 37. Dominantnost vrsta trčaka (%) u gospodarenoj šumi i prašumi tijekom 2009. godine.

GOSPODARENA ŠUMA		PRAŠUMA	
Vrsta	%	Vrsta	%
Dominantne vrste			
<i>Nebria dahlii</i>	67,11	<i>Nebria dahlii</i>	38,83
<i>Abax ovalis</i>	7,22	<i>Pterostichus burmeisteri</i>	21,89
<i>Pterostichus burmeisteri</i>	6,82	<i>Abax ovalis</i>	16,98
<i>Aptinus bombardarda</i>	5,50	<i>Pterostichus brevis</i>	5,19
Subdominantne vrste			
<i>Cychrus attenuatus</i>	3,32	<i>Carabus violaceus</i>	3,30
<i>Platynus scrobiculatus</i>	2,57	<i>Cychrus attenuatus</i>	3,09
<i>Molops piceus</i>	0,99	<i>Carabus croaticus</i>	3,05
		<i>Molops striolatus</i>	3,05
		<i>Leistus piceus</i>	1,24
		<i>Licinus hoffmannseggii</i>	1,11

Tablica 37. Dominantnost vrsta trčaka (%) u gospodarenoj šumi i prašumi tijekom 2009. godine.
Nastavak tablice s prethodne stranice.

Recedentne vrste			
<i>Molops striolatus</i>	0,85	<i>Trichotichnus laevicollis</i>	0,66
<i>Carabus croaticus</i>	0,78		
<i>Molops ovipennis</i>	0,73		
<i>Molops elatus</i>	0,67		
<i>Carabus violaceus</i>	0,64		
<i>Leistus nitidus</i>	0,53		
GOSPODARENA ŠUMA		PRAŠUMA	
Vrsta	%	Vrsta	%
Subrecedentne vrste			
<i>Licinus hoffmannseggii</i>	0,37	<i>Trechus croaticus</i>	0,41
<i>Abax parallelepipedus</i>	0,35	<i>Pterostichus variolatus</i>	0,29
<i>Pterostichus brevis</i>	0,28	<i>Amara ovata</i>	0,25
<i>Leistus piceus</i>	0,23	<i>Molops piceus</i>	0,16
<i>Pterostichus variolatus</i>	0,18	<i>Leistus spinibarbis</i>	0,12
<i>Reicheiodes rotundipennis</i>	0,16	<i>Carabus creutzeri</i>	0,08
<i>Trechus croaticus</i>	0,14	<i>Reicheiodes rotundipennis</i>	0,08
<i>Carabus catenulatus</i>	0,12	<i>Stomis rostratus</i>	0,08
<i>Stomis rostratus</i>	0,11	<i>Aptinus bombardia</i>	0,04
<i>Trichotichnus laevicollis</i>	0,07	<i>Molops ovipennis</i>	0,04
<i>Bembidion lampros</i>	0,05	<i>Pterostichus oblongopunctatus</i>	0,04
<i>Amara nitida</i>	0,04		
<i>Notiophilus biguttatus</i>	0,04		
<i>Synuchus vivalis</i>	0,04		
<i>Amara communis</i>	0,02		
<i>Carabus irregularis</i>	0,02		
<i>Harpalus rufipes</i>	0,02		
<i>Poecilus versicolor</i>	0,02		

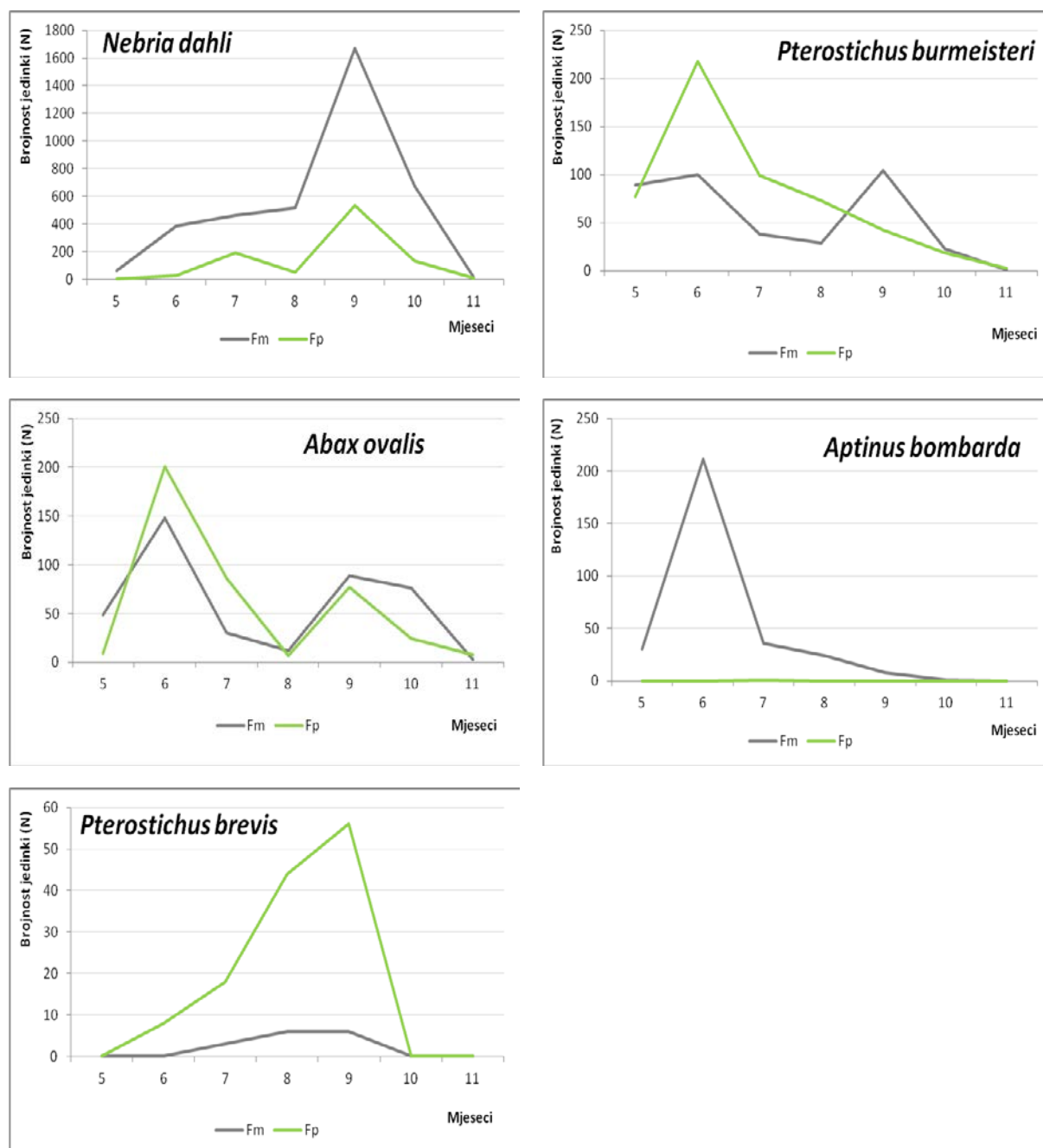
U gospodarenoj šumi zabilježeno je 10 eukonstantnih vrsta, a u prašumi njih osam (Tablica 38). Akcidentalne vrste su brojne u prašumi, te toj skupini pripada gotovo polovica vrsta. Sličan trend je uočen i u gospodarenoj šumi, gdje toj skupini pripada trećina vrsta.

Tablica 38. Konstantnost vrsta trčaka (%) u gospodarenoj šumi i prašumi tijekom 2009. godine.

GOSPODARENA ŠUMA		PRAŠUMA	
Vrsta	%	Vrsta	%
Eukonstantne vrste			
<i>Abax ovalis</i>	100	<i>Abax ovalis</i>	100
<i>Aptinus bombardarda</i>	100	<i>Carabus croaticus</i>	100
<i>Cychrus attenuatus</i>	100	<i>Nebria dahlii</i>	100
<i>Nebria dahlii</i>	100	<i>Pterostichus brevis</i>	100
<i>Pterostichus burmeisteri</i>	100	<i>Pterostichus burmeisteri</i>	100
<i>Platynus scrobiculatus</i>	95	<i>Cychrus attenuatus</i>	95
<i>Molops piceus</i>	85	<i>Carabus violaceus</i>	85
<i>Carabus croaticus</i>	80	<i>Molops striolatus</i>	80
<i>Molops elatus</i>	75		
<i>Molops striolatus</i>	75		
Konstantne vrste			
<i>Carabus violaceus</i>	70	<i>Licinus hoffmannseggii</i>	60
<i>Leistus nitidus</i>	65		
<i>Licinus hoffmannseggii</i>	65		
<i>Abax parallelepipedus</i>	55		
<i>Molops ovipennis</i>	50		
Akcesorne vrste			
<i>Leistus piceus</i>	45	<i>Leistus piceus</i>	40
<i>Pterostichus brevis</i>	40	<i>Pterostichus variolatus</i>	30
<i>Pterostichus variolatus</i>	40	<i>Trechus croaticus</i>	30
<i>Carabus catenulatus</i>	35	<i>Trichotichnus laevicollis</i>	25
<i>Trechus croaticus</i>	35		
<i>Reicheiodes rotundipennis</i>	30		
Akcidentalne vrste			
<i>Stomis rostratus</i>	20	<i>Amara ovata</i>	15
<i>Trichotichnus laevicollis</i>	15	<i>Molops piceus</i>	15
<i>Notiophilus biguttatus</i>	10	<i>Leistus spinibarbis</i>	10
<i>Synuchus vivalis</i>	10	<i>Reicheiodes rotundipennis</i>	10
<i>Amara communis</i>	5	<i>Stomis rostratus</i>	10
<i>Amara nitida</i>	5	<i>Aptinus bombardarda</i>	5
<i>Bembidion lampros</i>	5	<i>Carabus creutzeri</i>	5
<i>Carabus irregularis</i>	5	<i>Molops ovipennis</i>	5
<i>Harpalus rufipes</i>	5	<i>Pterostichus oblongopunctatus</i>	5
<i>Poecilus versicolor</i>	5		

5.4.4. Sezonska dinamika dominantnih i subdominantnih vrsta trčaka

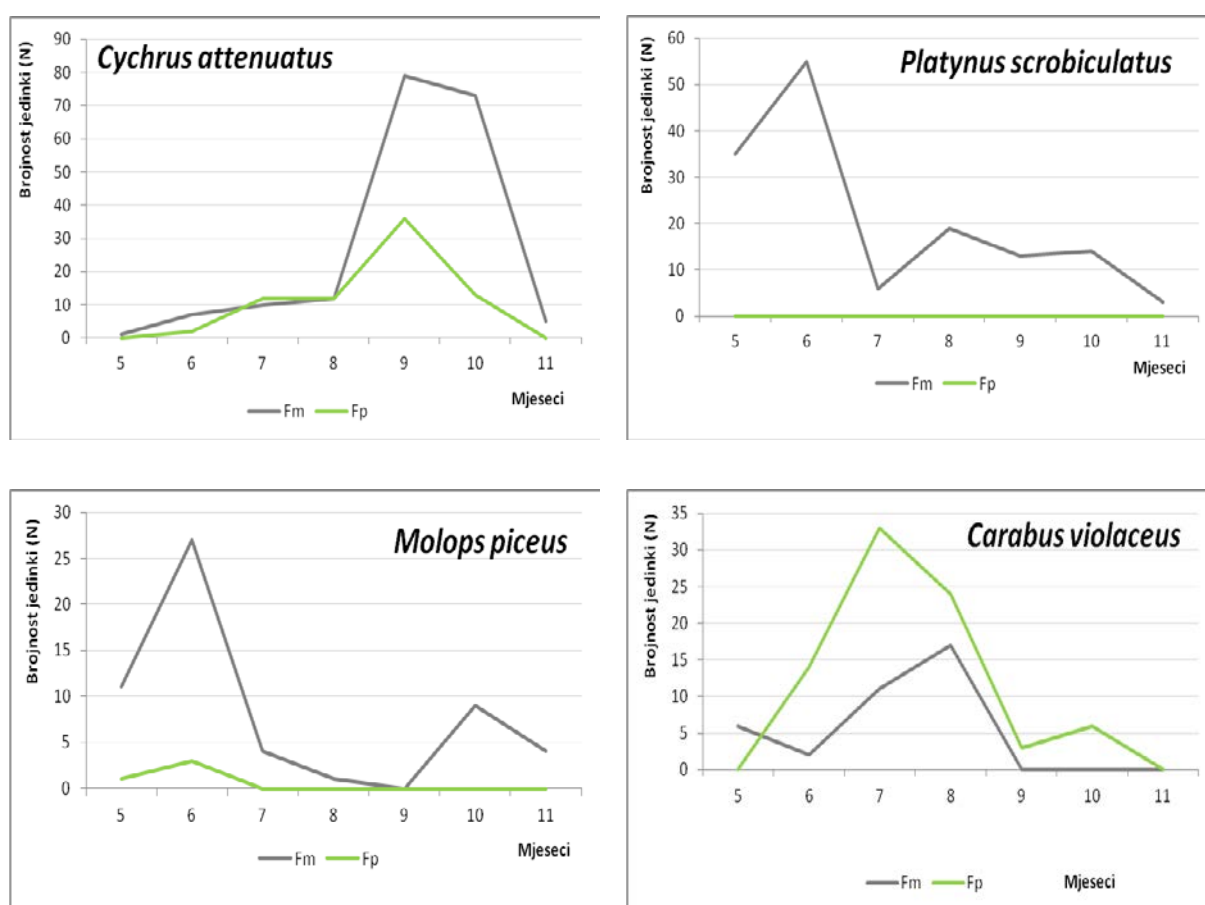
Sezonska dinamika pojedinih vrsta trčaka na staništu praćena je kod dominantnih i subdominantnih vrsta. Sezonska dinamika dominantnih vrsta *Nebria dahlii*, *Pterostichus brevis*, *P. burmeisteri* i *Abax ovalis* pokazuje isti trend rasta i pada u oba tipa šume (Slika 54).



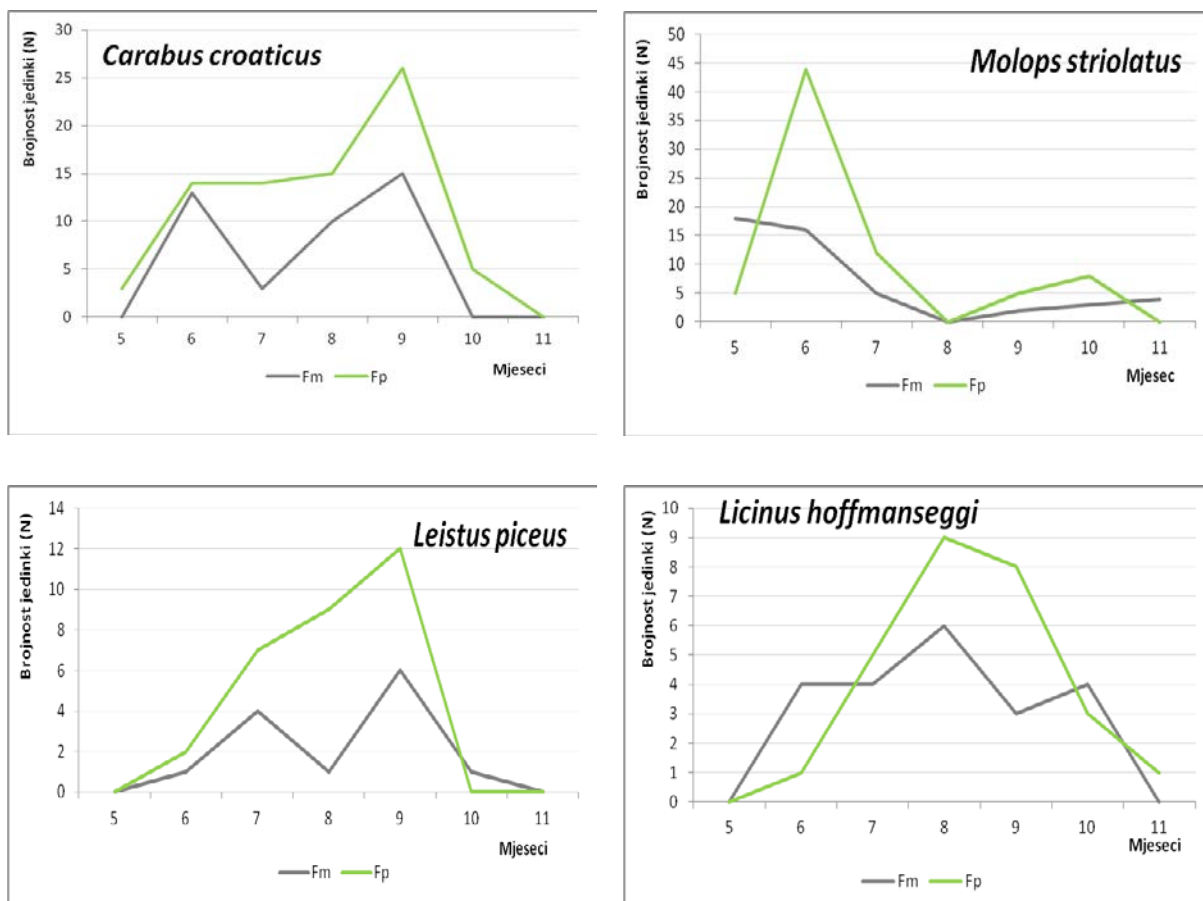
Slika 54. Sezonska dinamika dominantnih vrsta trčaka u prašumi Čorkova uvala (NP Plitvička jezera) i gospodarenoj šumi (Gorski kotar) tijekom 2009. godine. Legenda: Fm-gospodarena šuma, Fp-prašuma.

Vrste *N. dahlii* i *P. brevis* najaktivnije su bile u jesen, dok vrste *A. ovalis* i *P. burmeisteri* imaju dvije vršne vrijednosti, u proljeće i u jesen. Vrsta *Aptinus bombarda* je bila najbrojnija u proljeće, a početkom ljeta njena brojnost u gospodarenoj šumi se smanjuje (Slika 54).

Sezonska dinamika subdominantnih vrsta trčaka je također slična u prašumi i gospodarenoj šumi (Slika 55). Vrste *Molops piceus*, *M. striolatus* i *Platynus scrobiculatus* su najbrojnije u proljeće, dok im se u ljetu brojnost smanjuje. Nasuprot tome, vrste *Cychrus attenuatus*, *Carabus croaticus* i *Leistus piceus* su najaktivnije u jesen. Zanimljiv obrazac aktivnosti primjećen je kod dvije vrste trčaka: *Carabus violaceus* i *Licinus hoffmannseggii*. Obje vrste imaju jednu vršnu vrijednost, a brojnost im raste od proljeća prema ljetu i zatim se smanjuje (Slika 55).



Slika 55. Sezonska dinamika subdominantnih vrsta trčaka prašumi Čorkova uvala (NP Plitvička jezera) i gospodarenoj šumi (Gorski kotar) tijekom 2009. godine. Legenda: Fm-gospodarena šuma, Fp-prašuma.

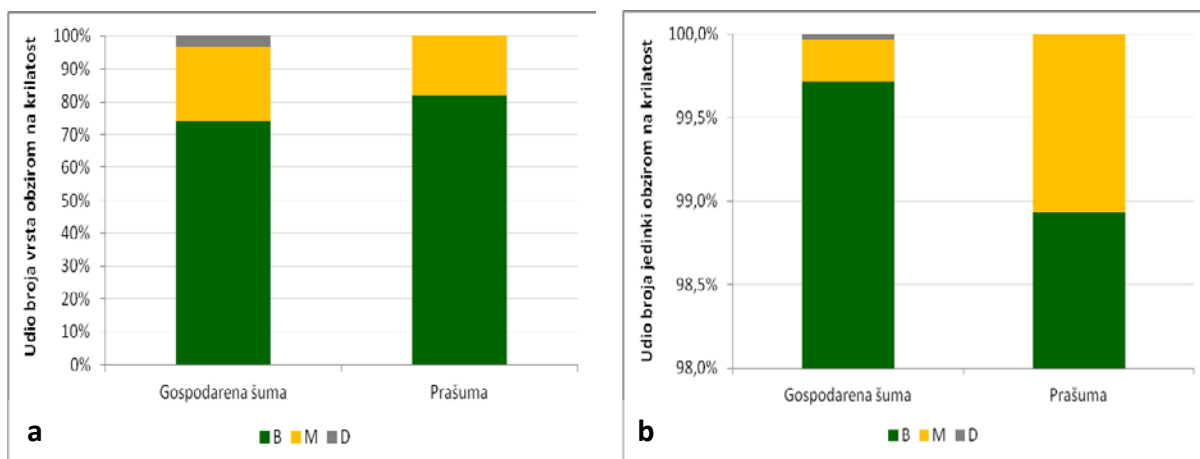


Slika 55. Sezonska dinamika subdominantnih vrsta trčaka prašumi Čorkova uvala (NP Plitvička jezera) i gospodarenoj šumi (Gorski kotar) tijekom 2009. godine. Legenda: Fm-gospodarena šuma, Fp-prašuma. Nastavak slike s prethodne stranice.

5.4.5. Analiza ekoloških i morfoloških značajki vrsta trčaka

5.4.5.1. Morfologija krila

Ukupni udio brahipternih vrsta neznatno je veći u prašumi nego li u gospodarenoj šumi, te u prašumi iznosi 81,8%, dok u gospodarenoj šumi iznosi 77,4% (Slika 56a). Ukupni udjeli brahipternih i makropternih vrsta nemaju normalnu raspodjelu, te je primijenjen Mann-Whitney U test. Udio brahipternih vrsta se statistički značajno ne razlikuje između gospodarene šume i prašume ($U=5,00$, $p>0,05$), a isti trend zabilježen je i za udio makropternih vrsta ($U=2,00$, $p>0,05$). Ukupni udio brahipternih jedinki je izuzetno visok u oba tipa šume, te u prašumi taj udio iznosi 98,9%, a u gospodarenoj šumi 99,7% (Slika 56b). Podaci udjela brahipternih i makropternih jedinki nisu slijedili normalnu raspodjelu, te je primijenjen Mann-Whitney U test. Isti test je pokazao da ne postoje statistički značajne razlike u ukupnom udjelu brahipternih ($U=4,00$, $p>0,05$) i makropternih jedinki ($U=4,00$, $p>0,05$) između istraživanih šuma.

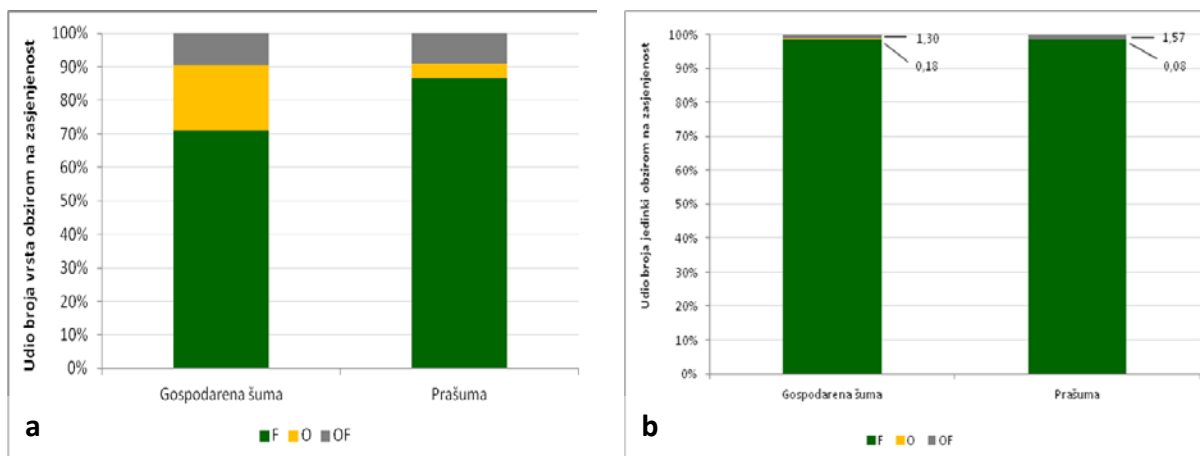


Slika 56. a) Udio broja vrsta trčaka obzirom na različiti stupanj razvijenosti stražnjeg para krila; b) Udio broja jedinki trčaka obzirom na različiti stupanj razvijenosti stražnjeg para krila. Legenda: B- brahipterne vrste, M-makropterne vrste, D-dimorfne vrste.

5.4.5.2. Zasjenjenost staništa

Obzirom na zasjenjenost staništa u oba tipa šume prevladavaju šumske vrste trčaka (Slika 57a). Ukupni udio šumskih vrsta trčaka je veći u prašumi (86,4%), nego li u gospodarenoj šumi (71%). Nasuprot tome, vrijednosti ukupnog udjela jedinki šumskih vrsta trčaka u obje šume su gotovo jednake, te u prašumi iznosi (96,3%), a u gospodarenoj šumi (98,5%) (Slika 57b). Podaci ukupnog udjela šumskih vrsta slijede normalnu raspodjelu (Shapiro-Wilk test, $W=0,913$, $p>0,05$), a primjena t-testa je pokazala da se udio šumskih vrsta statistički značajno ne razlikuje između prašume i

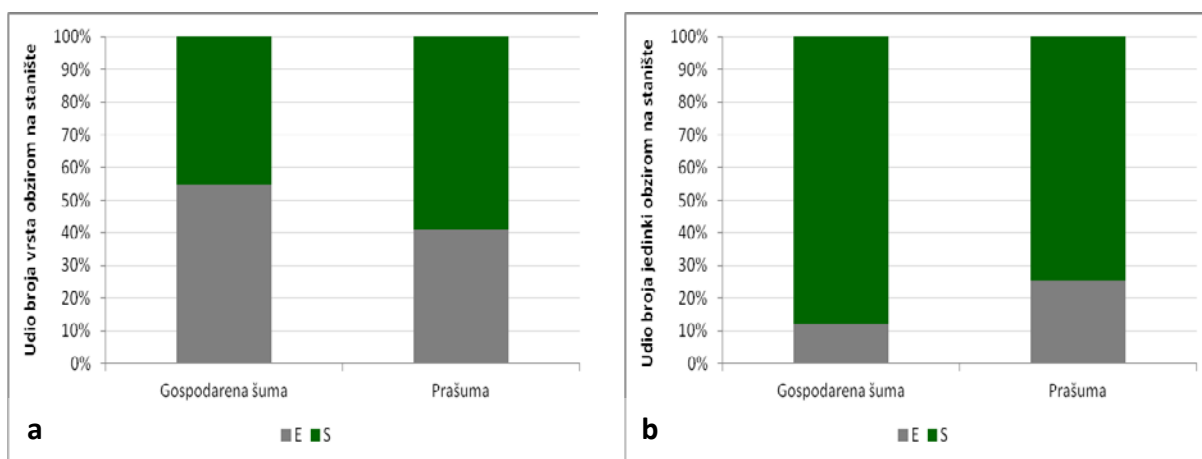
gospodarene šume ($t(6) = 0,023$, $p > 0,05$). Također, normalna raspodjela ukupnog udjela jedinki šumskih vrsta trčaka (Shapiro-Wilk test, $W = 0,928$, $p > 0,05$) testirana je t-testom, koji je pokazao da ne postoje statistički značajne razlike u ukupnom udjelu jedinki šumskih vrsta trčaka u odnosu na istraživane šume ($t(6) = 0,719$, $p > 0,05$). Ukupni udio vrsta trčaka otvorenih staništa veći je u gospodarenoj šumi (19,4%), nego li u prašumi (4,5%) (Slika 57a). No, ukupni udio njihovih jedinki je neznatan i u prašumi (0,2%) i u gospodarenoj šumi (0,8%) (Slika 57b). Originalni podaci ukupnog udjela vrsta trčaka otvorenih staništa imaju normalnu raspodjelu (Shapiro-Wilk test, $W = 0,828$, $p > 0,05$), dok je ista za ukupne udjele jedinki vrsta otvorenih staništa postignuta nakon log transformacije (Shapiro-Wilk test, $W = 0,828$, $p > 0,05$). Prema t-testu, udio broja vrsta ($t(6) = 0,837$, $p > 0,05$) i brojnosti jedinki trčaka otvorenih staništa ($t(6) = -1,013$, $p > 0,05$) statistički se značajno ne razlikuje između prašume i gospodarene šume. Slične niske vrijednosti zabilježene su i za vrste trčaka indiferentne prema zasjenjenosti, odnosno njihovi ukupni udjeli vrsta i jedinki u obje šume su zanemarivi (Slika 57ab). Podaci za udio broja vrsta (Shapiro-Wilk test, $W = 0,881$, $p > 0,05$) i broja jedinki indiferentnih vrsta trčaka (Shapiro-Wilk test, $W = 0,829$, $p > 0,05$) slijedili su normalnu distribuciju, te je primijenjen t-test. Isti test je pokazao da nema statistički značajnih razlika u udjelu broja vrsta koje su indiferentne na zasjenjenost između prašume i gospodarene šume ($t(6) = 1,395$, $p > 0,05$), dok se njihovi udjeli jedinki statistički značajno razlikuju ($t(6) = -4,209$, $p < 0,01$). Prema t-testu, udio jedinki indiferentnih na zasjenjenost je statistički značajno veći u prašumi nego li u gospodarenoj šumi ($p < 0,01$).



Slika 57. a) Udio broja vrsta trčaka obzirom na zasjenjenost staništa; b) Udio broja jedinki trčaka obzirom na zasjenjenost staništa. Legenda: F-šumske vrste (preferiraju zasjenjena staništa), O-vrste koje preferiraju otvorena staništa, OF-vrste indiferentne na zasjenjenost.

5.4.5.3. Odabir staništa

Obzirom na ekološku valenciju vrsta, u prašumi dominiraju stenovalentne vrste (59,1%), a u gospodarenoj šumi eurivalentne (54,8%) (Slika 58a). No, u ukupnom udjelu jedinki izražena je snažna dominacija stenovalentnih vrsta i u prašumi (74,4%) i gospodarenoj šumi (87,8%) (Slika 58b). Udio eurivalentnih (Shapiro-Wilk test, $W=0,903$, $p>0,05$) i stenovalentnih vrsta (Shapiro-Wilk test, $W=0,937$, $p>0,05$) ima normalnu raspodjelu, te je primijenjen t-test. Isti test je pokazao da ne postoji statistički značajna razlika udjela eurivalentnih ($t(6)= 0,972$, $p>0,05$) i stenovalentnih vrsta trčaka ($t(6)= -0,007$, $p>0,05$) obzirom na istraživane šume. Podaci udjela eurivalentnih (Shapiro-Wilk test, $W=0,974$, $p>0,05$) i stenovalentnih jedinki u ukupnom ulovu (Shapiro-Wilk test, $W=0,974$, $p>0,05$), imali su normalnu raspodjelu. Prema t-testu, udio eurivalentnih jedinki ($t(6)= -3,680$, $p<0,05$) i stenovalentnih jedinki ($t(6)= 3,680$, $p<0,05$) se statistički značajno razlikuje između istraživanih šuma. Udio stenovalentnih jedinki bio je statistički značajno veći u gospodarenoj šumi (t-test, $p<0,05$), dok je udio eurivalentnih jedinki bio statistički značajno veći u prašumi (t-test, $p<0,05$).

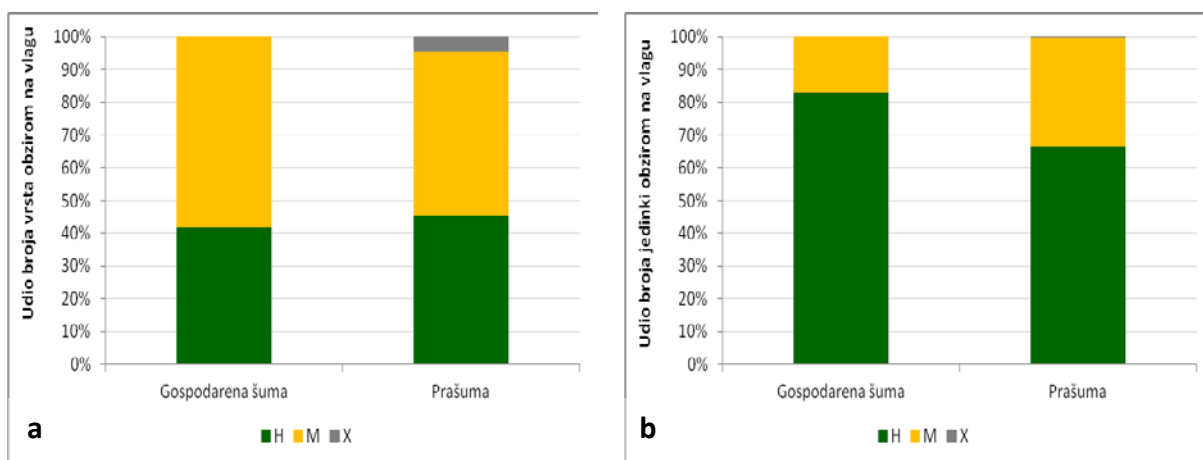


Slika 58. a) Udio broja vrsta trčaka obzirom na odabir staništa; b) Udio broja jedinki trčaka obzirom na odabir staništa. Legenda: E-eurivalentne vrste, S-stenovalentne vrste.

5.4.5.4. Afinitet vrsta prema vlazi u tlu

S obzirom na vlagu u tlu, u oba tipa šume u ulovu dominiraju mezofilne vrste trčaka (gospodarena šuma-58,1%; prašuma-50%), a potom slijede higrofilne vrste (Slika 59a). U ukupnom ulovu zabilježena je svega jedna kserofilna vrsta i to na području prašume. Za razliku od udjela vrsta, u ukupnom udjelu jedinki u oba tipa šume dominiraju higrofilne vrste (gospodarena šuma-83,2%; prašuma-66,4%), potom slijede mezofilne vrste (gospodarena šuma-16,8%; prašuma-33,5%) te kserofilne čiji je udio neznatan u ukupnom ulovu u prašumi i iznosi 0,1% (Slika 59b). Kserofilne vrste nisu zabilježene u gospodarenoj šumi.

Podaci udjela higrofilnih (Shapiro-Wilk test, $W=0,890$, $p>0,05$) i mezofilnih vrsta (Shapiro-Wilk test, $W=0,899$, $p>0,05$) imaju normalnu raspodjelu, a t-test je pokazao da nema statistički značajnih razlika u udjelu higrofilnih ($t(6)=0,753$, $p>0,05$) i mezofilnih vrsta ($t(6)=1,217$, $p>0,05$) u istraživanim šumskim kompleksima. Nadalje, podaci udjela higrofilnih (Shapiro-Wilk test, $W=0,839$, $p>0,05$) i mezofilnih jedinki (Shapiro-Wilk test, $W=0,839$, $p>0,05$) imaju normalnu raspodjelu, a t-test je pokazao da postoje statistički značajne razlike u udjelu higrofilnih ($t(6)=3,123$, $p<0,05$) i mezofilnih vrsta ($t(6)=-3,106$, $p<0,05$) na istraživanim područjima. Prema istom testu udio higrofilnih jedinki bio je statistički značajno veći u gospodarenoj šumi ($p<0,05$), dok je udio mezofilnih jedinki bio statistički značajno veći u prašumi ($p<0,05$).

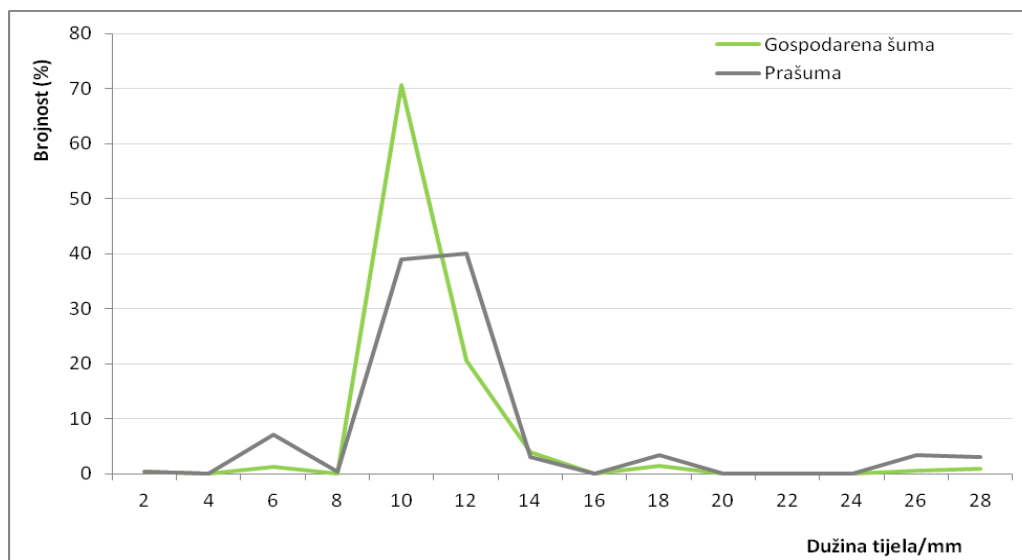


Slika 59. a) Udio broja vrsta trčaka obzirom na afinitet prema vlazi u tlu; b) Udio broja jedinki trčaka obzirom na afinitet prema vlazi u tlu. Legenda: H-higrofilne vrste, M-mezofilne vrste, X-xerofilne vrste.

5.4.5.5. Dužina tijela

U prašumi i gospodarenoj šumi dominiraju srednje velike vrste trčaka koje pripadaju veličinskim kategorijama 10 i 12 mm (Slika 60). Najveći udio brojnosti jedinki trčaka u ovim kategorijama je posljedica velike brojnosti vrsta *Nebria dahlii* i *Pterostichus burmeisteri* u istraživanim šumama. Udio malih vrsta trčaka (do 8 mm) je općenito nizak u obje istraživane šume. Zanimljivo je istaknuti da je udio velikih vrsta trčaka (veličinske kategorije 18, 26 i 28 mm) veći u prašumi nego li u gospodarenoj šumi. Prema Mann Whitney U testu zabilježene su statistički značajne razlike u udjelu brojnosti jedinki trčaka u veličinskim kategorijama 6, 10 i 12 mm, te 26 i 28 mm između istraživanih šuma (Tablica 40). Udio brojnosti jedinki trčaka u veličinskim kategorijama 10 i 12 mm bio je statistički značajno veći u gospodarenoj šumi nego li u prašumi. Nasuprot tome, udio brojnosti jedinki u

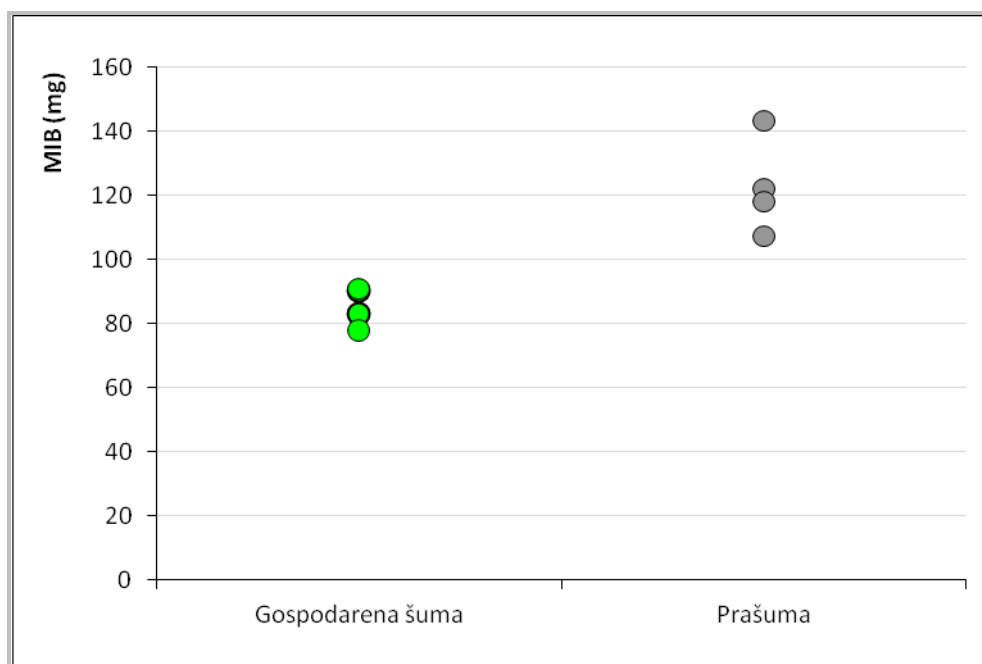
veličinskim kategorijama 6, 26 i 28 mm bio je statistički značajno veći u prašumi nego li u gospodarenoj šumi (Tablica 40).



Slika 60. Udio brojnosti jedinki trčaka u gospodarenoj šumi i prašumi prema veličinskim kategorijama, koje se temelje na srednjoj dužini tijela. Svaka kategorija bila je veličine 2 mm.

5.4.6. Srednja individualna biomasa trčaka

Vrijednosti srednje individualne mase (MIB) trčaka rastu sa starošću šume, tj. veće su u prašumi nego li u gospodarenoj šumi. Naime, srednja vrijednost MIB-a u prašumi iznosila je 122,66 mg, dok je u gospodarenoj šumi iznosila 85,46 mg (Slika 61, Tablica 39). Vrijednost MIB-a na postajama u prašumi kretala se u rasponu od 107,3 do 143,2 mg, a u gospodarenoj šumi od 78,0 do 90,9 mg. Vrijednosti MIB-a imale su normalnu raspodjelu (Shapiro-Wilk test, $W=0,935$ $p>0,05$), te je primijenjen t-test. Isti test je pokazao da postoji statistički značajna razlika u vrijednostima MIB-a između prašume i gospodarene šume ($t(6) = -4,581$, $p<0,01$). Prema t-testu, statistički značajne veće vrijednosti MIB-a utvrđene su u prašumi ($p<0,01$).



Slika 61. Vrijednosti srednje individualne mase -MIB trčaka (mg) (ukupna vrijednost po postajama, n postaja = 4) u gospodarenoj šumi i prašumi tijekom 2009. godine.

Tablica 39. Srednja dužina tijela (mm), procijenjena težina tijela (mg) i vrijednosti srednje individualne mase trčaka (mg) u gospodarenoj šumi i prašumi tijekom 2009. godine. Srednja dužina tijela trčaka izračunata je na temelju literaturnih podataka (FREUDE i sur. 2006). Težina tijela trčaka je procijenjena prema SZYSZKO (1983).

Vrsta	Srednja dužina tijela (mm)	Procijenjena težina tijela (mg)	Gospodarena šuma, težina/mg	Prašuma, težina/mg
<i>Abax ovalis</i>	13,00	93,17	37919,98	38385,83
<i>Abax parallelepipedus</i>	18,50	229,53	4590,69	
<i>Amara communis</i>	7,00	19,15	19,15	
<i>Amara nitida</i>	8,00	26,94	53,89	
<i>Amara ovata</i>	8,75	33,88		203,26
<i>Aptinus bombardus</i>	12,00	75,93	23539,71	75,93
<i>Bembidion lampros</i>	3,40	3,03	9,08	
<i>Carabus catenulatus</i>	28,50	692,54	4847,78	
<i>Carabus creutzeri</i>	26,50	575,03		1150,07
<i>Carabus croaticus</i>	29,50	756,34	33279,09	55969,38
<i>Carabus irregularis</i>	25,50	521,20	521,20	
<i>Carabus violaceus</i>	27,50	632,13	22756,53	50570,07
<i>Cychrus attenuatus</i>	14,00	112,60	21055,38	8444,67
<i>Harpalus rufipes</i>	13,50	102,60	102,60	
<i>Leistus nitidus</i>	7,50	22,85	685,38	

Tablica 39. Srednja dužina tijela (mm), procijenjena težina tijela (mg) i vrijednosti srednje individualne mase trčaka (mg) u gospodarenoj šumi i prašumi tijekom 2009. godine. Srednja dužina tijela trčaka izračunata je na temelju literaturnih podataka (FREUDE i sur. 2006). Težina tijela trčaka je procijenjena prema SZYSZKO (1983). *Nastavak tablice s prethodne stranice.*

<i>Leistus piceus</i>	7,50	22,85	297,00	685,38
<i>Leistus spinibarbis</i>	9,05	36,92		110,77
<i>Licinus hoffmannseggii</i>	12,00	75,93	1594,63	2050,23
<i>Molops elatus</i>	15,00	134,31	5103,59	
<i>Molops ovipennis</i>	12,00	75,93	3113,32	75,93
<i>Molops piceus</i>	11,50	68,11	3814,11	272,44
<i>Molops striolatus</i>	18,00	214,01	10272,60	15836,93
<i>Nebria dahlii</i>	11,50	68,11	257520,55	64158,78
<i>Notiophilus biguttatus</i>	4,50	6,19	12,39	
<i>Platynus scrobiculatus</i>	10,00	47,65	6909,72	
<i>Poecilus versicolor</i>	9,75	44,67	44,67	
<i>Pterostichus brevis</i>	7,50	22,85	365,54	2878,61
<i>Pterostichus burmeisteri</i>	13,25	97,82	37561,71	51940,80
<i>Pterostichus oblongopunctatus</i>	10,50	53,98		53,98
<i>Pterostichus variolatus</i>	18,00	214,01	2140,13	1498,09
<i>Reicheiodes rotundipennis</i>	2,15	0,94	8,44	1,88
<i>Stomis rostratus</i>	7,75	24,84	149,06	49,69
<i>Synuchus vivalis</i>	7,40	22,08	44,15	
<i>Trechus croaticus</i>	3,65	3,63	29,02	36,27
<i>Trichotichnus laevicollis</i>	7,25	20,95	83,80	335,20

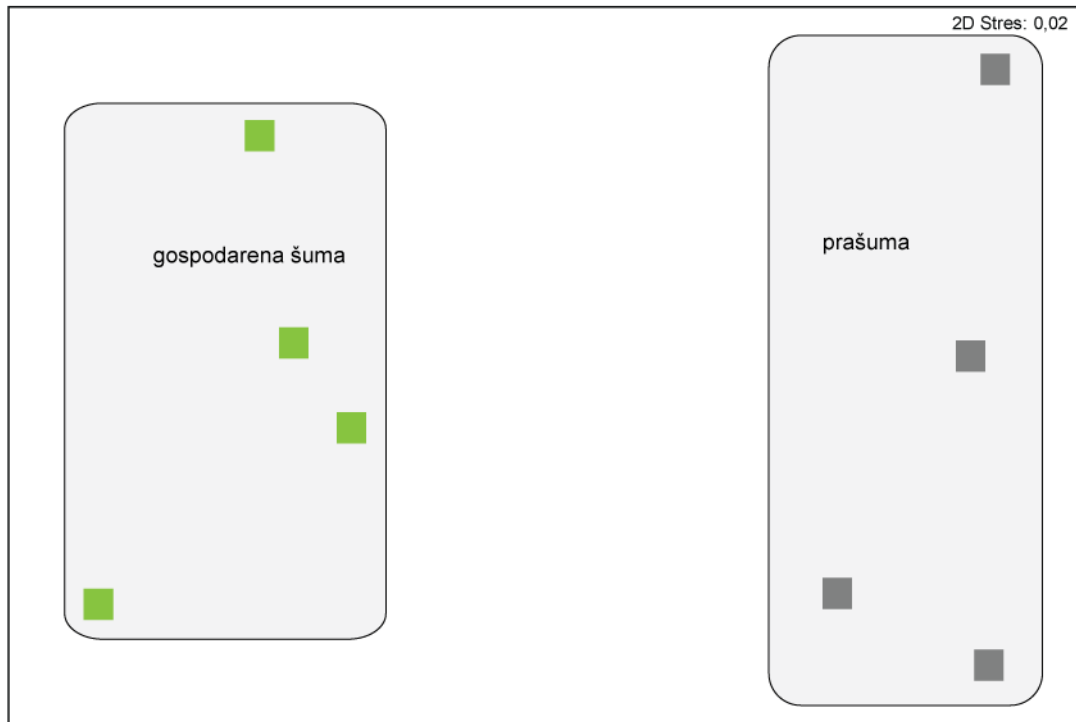
Tablica 40. Rezultati Mann Whitney U testa za razlike među veličinskim kategorijama s obzirom na istraživane šume. Značajne p razlike ($p < 0,05$) su masno otisnute.

VELIČINSKE KATEGORIJE DUŽINE TIJELA/mm														
	2	4	6	8	10	12	14	16	18	20	22	24	26	28
U	5,000	6,000	0,000	3,000	0,000	0,000	7,000	8,000	4,000	8,000	8,000	6,000	0,000	0,000
P	0,4705	0,6650	0,0304	0,1939	0,0304	0,0304	0,8852	0,8852	0,3123	0,8852	0,8852	0,6650	0,0304	0,0304

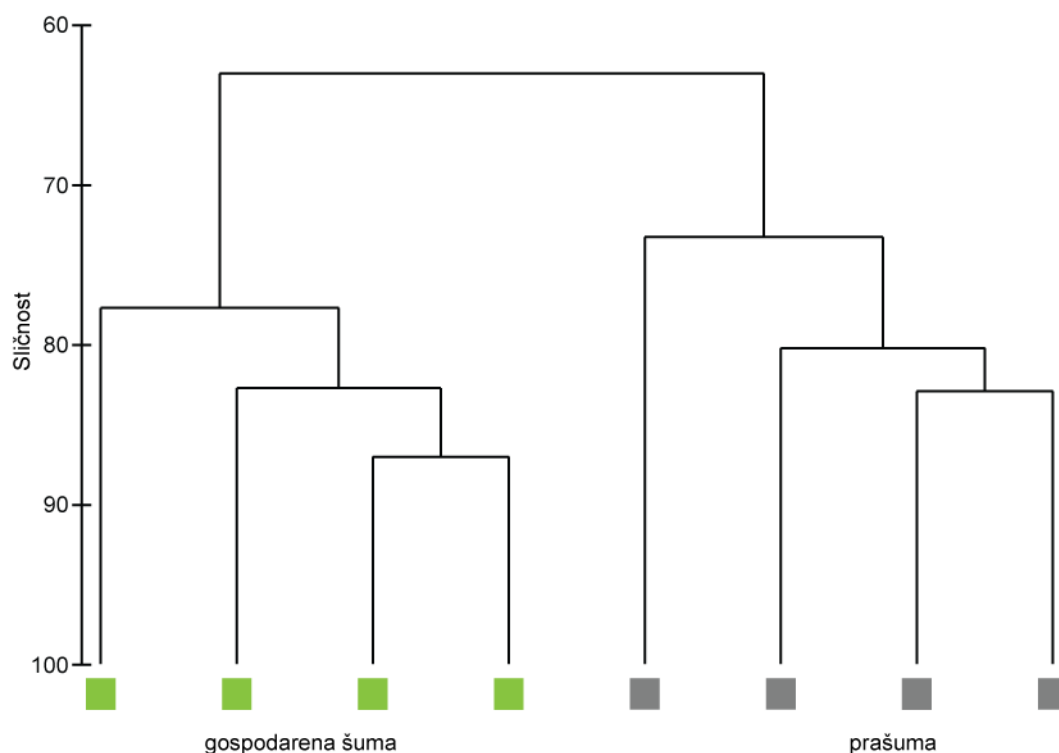
5.4.7. Sličnost zajednica trčaka prašume i gospodarene šume

Rezultati NMDS analize uz superimponirane rezultate klaster analize provedene pomoću Bray-Curtisovog indeksa sličnosti temelje se na transformiranim podacima brojnosti jedinki (četvrti korijen) (*group average linking*). Općenito, sve šumske postaje pokazuju jako visok stupanj sličnosti

(čak 63% sličnosti), ali se na ordinacijskoj osi zasebno odvaja zajednica trčaka gospodarene šume u odnosu na zajednicu trčaka u prašumi. Postaje smještene u gospodarenoj šumi tvore zasebnu grupu koja se odvaja na 78% sličnosti, dok je sličnost između postaja u prašumi nešto manja i iznosi 73% (Slike 62 i 63).



Slika 62. Prikaz rezultata multivarijatne analize (NMDS) ($\sqrt{\sqrt{}}$ -transformirani podaci) uz superimponirane rezultate klaster analize temeljene na Bray-Curtisovom koeficijentu sličnosti (*group average linking*) u gospodarenoj šumi i prašumi.



Slika 63. Dendrogram klaster analize temeljen na Bray-Curtisovom koeficijentu sličnosti (*group average linking*) izračunat prema *VV*-transformiranim podacima brojnosti trčaka u gospodarenoj šumi i prašumi.

5.4.8. Trčci i okolišni čimbenici

Statistički značajna pozitivna korelacija između temperature tla na 5 cm dubine i ukupne mjesečne brojnosti vrsta trčaka utvrđena je u gospodarenoj šumi, prašumi i u ukupnim podacima (Tablica 41). U prašumi i gospodarenoj šumi utvrđena je pozitivna korelacija između broja vrsta trčaka i temperature tla na 10 cm dubine i negativna između broja vrsta i udjela vlage u tlu. No, vrijednosti nisu bile statistički značajne. Temperatura tla na obje mjerene dubine pozitivno je korelirana s ukupnim mjesečnim ulovom trčaka u prašumi i gospodarenoj šumi, dok je korelacija između udjela vlage u tlu i ukupne mjesečne brojnosti trčaka bila negativna (Tablica 41). No, njihove vrijednosti nisu bile statistički značajne.

Tablica 41. Spearmanov koeficijent korelacije između broja vrsta, brojnosti jedinki trčaka i mjerenih abiotičkih čimbenika (temperatura i vlaga tla) na istraživanim staništima i ukupnim podacima. Statistički značajne korelacije ($p < 0,05$) su masno otisnute. Legenda: T5-temperatura tla na 5 cm dubine, T10-temperatura tla na 10 cm dubine.

GOSPODARENA ŠUMA	N	Spearman	t(N-2)	p-stupanj
Broj vrsta i temperatura T5	7	0,786	2,840	0,0362
Broj vrsta i temperatura T10	7	0,750	2,535	0,0522
Broj vrsta i vlaga	7	-0,750	-2,535	0,0522
Brojnost jedinki i temperatura T5	7	0,321	0,759	0,4821
Brojnost jedinki i temperatura T10	7	0,357	0,855	0,4316
Brojnost jedinki i vlaga	7	-0,357	-0,855	0,4316
PRAŠUMA	N	Spearman	t(N-2)	p-stupanj
Broj vrsta i temperatura T5	7	0,757	2,589	0,0489
Broj vrsta i temperatura T10	7	0,667	2,000	0,1019
Broj vrsta i vlaga	7	-0,396	-0,966	0,3786
Brojnost jedinki i temperatura T5	7	0,643	1,877	0,1194
Brojnost jedinki i temperatura T10	7	0,714	2,282	0,0713
Brojnost jedinki i vlaga	7	-0,679	-2,066	0,0938
UKUPNI PODACI	N	Spearman	t(N-2)	p-stupanj
Broj vrsta i temperatura T5	14	0,570	2,406	0,0331
Broj vrsta i temperatura T10	14	0,568	2,392	0,0340
Broj vrsta i vlaga	14	0,106	0,368	0,7191
Brojnost jedinki i temperatura T5	14	0,327	1,201	0,2531
Brojnost jedinki i temperatura T10	14	0,376	1,405	0,1854
Brojnost jedinki i vlaga	14	0,059	0,206	0,8403

U ukupnim podacima su broj vrsta i brojnost jedinki negativno korelirani s otvorenošću sklopa, ali vrijednosti nisu bile statistički značajne (Tablica 42). Nadalje, jedine statistički značajne korelacije utvrđene su između brojnosti jedinki i vrijednosti pH tla u ukupnom setu podataka. U prašumi i gospodarenoj šumi se Spearmanov koeficijent korelacije između otvorenosti sklopa i broja vrsta, te otvorenosti sklopa i brojnosti razlikuje prema predznaku, a vrijednosti nisu statistički značajne. Vrijednosti pH tla i broja vrsta su pozitivno korelirane u gospodarenoj šumi, a negativno u prašumi. U oba slučaja korelacije nisu statistički značajne. U pogledu brojnosti jedinki i vrijednosti pH tla, Spearmanov koeficijent korelacije je pozitivan, ali ne i statistički značajan (Tablica 42).

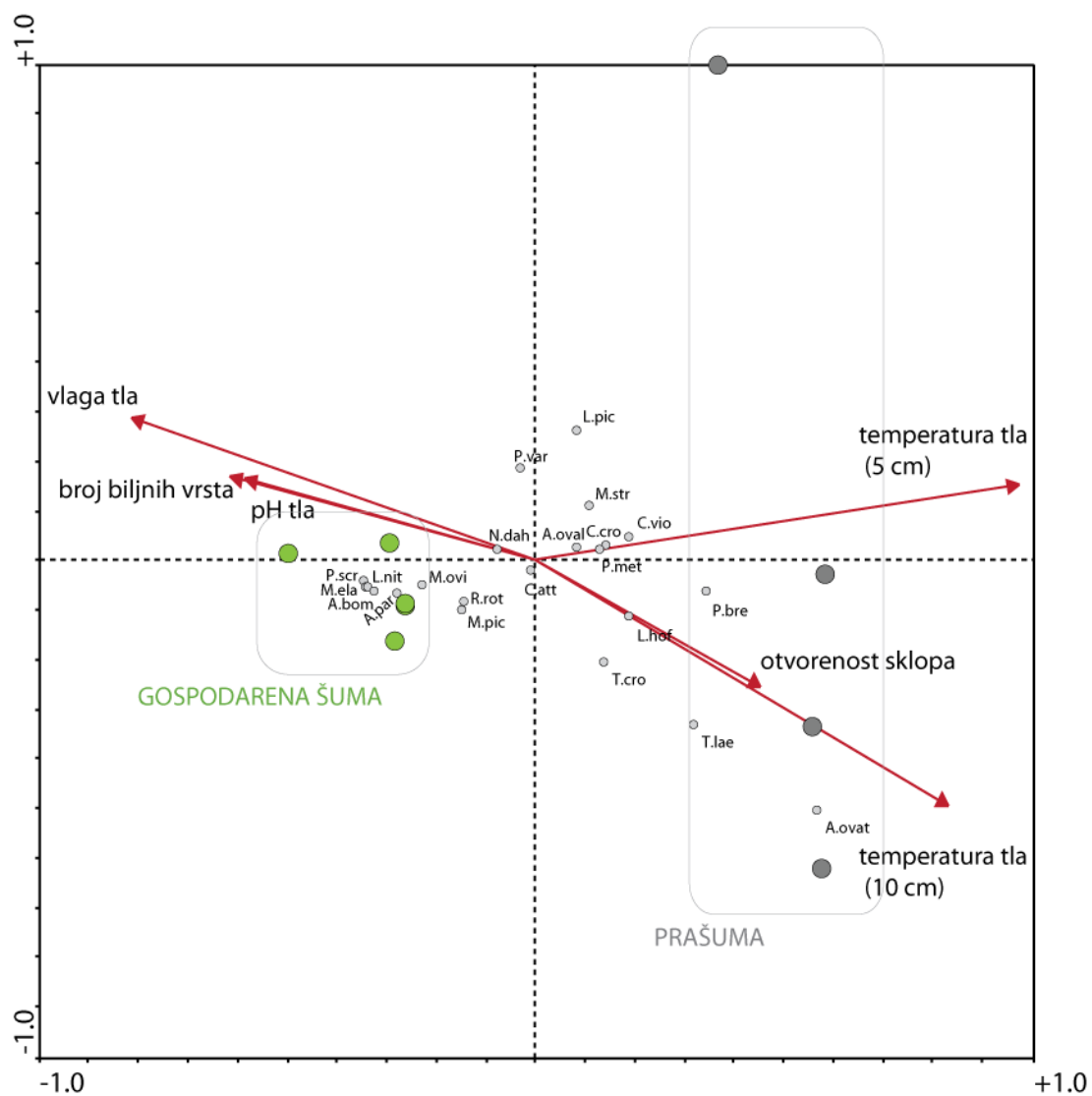
Tablica 42. Spearmanov koeficijent korelacije između broja vrsta, brojnosti jedinki trčaka i abiotičkih čimbenika (otvorenost sklopa i pH tla) na istraživanim staništima i ukupnim podacima. Statistički značajne korelacije ($p < 0,05$) su masno otisnute.

GOSPODARENA ŠUMA	N	Spearman	t(N-2)	p-stupanj
Broj vrsta i otvorenost sklopa	4	-0,632	-1,155	0,368
Broj vrsta i pH(H ₂ O) tla	4	-0,105	-0,150	0,895
Broj vrsta i pH(KCl) tla	4	0,738	1,546	0,262
Brojnost jedinki i otvorenost sklopa	4	0,800	1,886	0,200
Brojnost jedinki i pH(H ₂ O) tla	4	1,000		
Brojnost jedinki i pH(KCl) tla	4	0,400	0,617	0,600
PRAŠUMA	N	Spearman	t(N-2)	p-stupanj
Broj vrsta i otvorenost sklopa	4	0,316	0,471	0,684
Broj vrsta i pH(H ₂ O) tla	4	-0,632	-1,155	0,368
Broj vrsta i pH(KCl) tla	4	-0,632	-1,155	0,368
Brojnost jedinki i otvorenost sklopa	4	-0,200	-0,289	0,800
Brojnost jedinki i pH(H ₂ O) tla	4	0,400	0,617	0,600
Brojnost jedinki i pH(KCl) tla	4	0,400	0,617	0,600
UKUPNI PODACI	N	Spearman	t(N-2)	p-stupanj
Broj vrsta i otvorenost sklopa	8	-0,048	-0,118	0,910
Broj vrsta i pH(H ₂ O) tla	8	0,627	1,969	0,096
Broj vrsta i pH(KCl) tla	8	0,615	1,908	0,105
Brojnost jedinki i otvorenost sklopa	8	-0,262	-0,665	0,531
Brojnost jedinki i pH(H ₂ O) tla	8	0,905	5,203	0,002
Brojnost jedinki i pH(KCl) tla	8	0,857	4,076	0,007

CCA analiza je napravljena kako bi se utvrdio utjecaj okolišnih čimbenika (temperatura tla, vlaga tla, otvorenost sklopa, pH tla, broj vrsta biljaka) na rasprostranjenje trčaka u prašumi i gospodarenoj šumi. Analiza se temelji na zajednici trčaka pojedinih replikatnih postaja. Iz analize su isključene vrste trčaka koje nisu imale udio veći od 0,5% niti na jednoj postaji. U analizu su uključene 22 vrste trčaka, a podaci brojnosti su transformirani drugim korijenom. Popis skraćenih imena vrsta trčaka prikazan je u Prilogu 4.

U CCA analizi, svojstvene vrijednosti za vrste trčaka iznosile su na: prvoj osi 0,182, drugoj 0,042, trećoj 0,028 te 0,016 na četvrtoj osi (Slika 64). Prve dvije osi objasnile su 74,8% varijance u rasprostranjenju vrsta trčaka i 78,5% varijance odnosa između vrsta trčaka i okolišnih čimbenika. Statistička signifikantnost osi analizirana je pomoću Monte-Carlo permutacijskog testa (199 permutacija). Prema testu značajnosti svih osi, ordinacija je bila statistički značajna ($F=3,371$, $p=0,020$).

Prva ordinacijska os jasno je odvojila postaje smještene u prašumi (desno), od postaja smještenih u gospodarenoj šumi (lijevo) (Slika 64). Postaje u gospodarenoj šumi su međusobno homogenije i grupirane su više zajedno. Nasuprot tome, vidljiva je heterogenost unutar postaja u prašumi, te ih i CCA analiza odvaja i po y osi. Međutim, obzirom da je druga svojstvena vrijednost niža u odnosu na prvu, međusobna udaljenost postaja u prašumi je manja, tj. one su sličnije nego li što izgleda na grafičkom prikazu. Temperatura tla na 5 cm dubine snažno je korelirana s x osi, a slično pokazuju i ostali mjereni čimbenici. Temperature tla i otvorenost sklopa pružaju se u smjeru postaja u prašumi, dok se vlaga tla, pH tla i broj vrsta biljaka pružaju u smjeru postaja u gospodarenoj šumi. Vektori pH tla i otvorenosti sklopa su kraći u odnosu na ostale vektore, te vjerojatno imaju manji utjecaj na strukturiranje zajednice trčaka u prašumi i gospodarenoj šumi. Zanimljivo je istaknuti kako su uz pojedini tip šume najviše odvojile one vrste trčaka koje su zabilježene samo u jednom od tipova šume, npr. *Amara ovata* u prašumi ili *Aptinus bombardae* u gospodarenoj šumi. U središnjem dijelu ordinacijskog prostora grupiran je velik broj vrsta trčaka, a među njima su i dominantne i subdominantne vrste obaju istraživanih šuma.



Slika 64. Prikaz prve dvije osi CCA analize na temelju zajednice trčaka u gospodarenoj šumi i prašumi i mjerenih okolišnih čimbenika. Popis skraćenih imena vrsta trčaka prikazan je u Prilogu 4.

6. RASPRAVA

6.1. Utjecaj ekotona na zajednicu trčaka

Glavni rezultati istraživanja:

- (1) Zajednica trčaka u ekotonu sličnija je zajednici trčaka unutrašnjosti šume nego li livade.
- (2) Rubni efekt nije detektiran na cjelokupnom sastavu zajednice trčaka, ali je detektiran na razini vrsta i ekoloških svojstava vrsta.
- (3) Trčci nisu izbjegavali zonu ekotona, ali rubni specijalisti nisu zabilježeni, već su u zoni ekotona detektirane vrste koje pokazuju pozitivan odgovor prema ekotonu, tj. rubnom staništu.
- (4) Ekoton predstavlja barijeru za većinu vrsta otvorenih staništa, dok je za pojedine šumske vrste filter koji uspješno prolaze.
- (5) Okolišni čimbenici u području ekotona ne razlikuju se značajno u odnosu na unutrašnjost šume, pružajući stabilne mikroklimatske uvjete za zajednicu trčaka unutrašnjosti šume.

6.1.1. Utjecaj rubnog efekta na sastav i strukturu zajednice trčaka

Istraživanje je pokazalo da ne postoje značajne razlike u broju vrsta, brojnosti jedinki, raznolikosti i jednolikosti trčaka između ekotona i unutrašnjosti šume. Međutim, isti parametri zajednice se značajno razlikuju između unutrašnjosti šume i livade, dok razlike između ekotona i livade ne pokazuju isti obrazac. Broj vrsta trčaka i vrijednosti indeksa raznolikosti pokazuju trend rasta na ekotonu, ali on nije statistički značajan (Slike 21a, 22a, 24ab). Isti parametri zajednice također nisu bili značajno veći na ekotonu nego li u susjednim staništima, što se ne poklapa s klasičnom hipotezom ekotona. Sličan rezultat pokazuju istraživanja ekotona između borealne šume i područja čiste sječe, prema kojima je broj vrsta trčaka rastao od unutrašnjosti šume, ali se nije značajno razlikovao između unutrašnjosti šume i ekotona (HELIÖLÄ i sur. 2001). Nadalje, broj vrsta trčaka nije bio značajno veći ni na rubovima bukovih šuma i rubovima šume pirinejskog hrasta u Španjolskoj (TABOADA i sur. 2004), te na planinskim šumskim rubovima u Južnoj Africi (KOTZE i SAMWAYS 2001). Međutim, nekoliko istraživanja u Mađarskoj pokazalo je značajan utjecaj rubnog efekta na zajednicu trčaka, te je raznolikost bila značajno viša na ekotonu nego li u unutrašnjosti šume (BÁLDI i KISBENDEK 1994, MAGURA 2002, MOLNÁR i sur. 2001). Istraživanja MAGURA (2002) i MOLNÁR i sur. (2001) provedena su duž šumsko-livadnog gradijenta šume hrasta kitnjaka i bijelog graba, te su obuhvatila i livadno i šumsko stanište. Nasuprot tome, istraživanja BÁLDI i KISBENDEK (1994) obuhvatila su samo unutrašnjost šume i rub hrastovo-brijestovih šuma, te nije bilo moguće dovesti u odnos raznolikost

vrsta na rubu i livadi. Također, rubni efekt je zabilježen i duž šumsko-livadnog gradijenta bukove šume u Rumunjskoj, a raznolikost je bila značajno veća na ekotonu nego li u susjednim staništima (MÁTHÉ 2006).

Broj vrsta i raznolikost trčaka su značajno veći na livadi nego li u unutrašnjosti šume (Slike 21a, 22a i 24ab). Slične razlike između otvorenih staništa i šuma utvrđene su u različitim šumama i susjednim im staništima (BRANDMAYR i ZETTO BRANDMAYR 1986, BUTTERFIELD i sur. 1995, COMANDINI i VIGNA TAGLIANTI 1990, NIEMELÄ i HALME 1992). Naime, općenito su broj vrsta i raznolikost trčaka veći na otvorenim staništima (livada, travnjak, umjereno korišten pašnjak) nego li u šumi, a isti trendovi su uočeni prilikom istraživanja različitih šumsko-livadnih gradijenata (BEDFORD i USHER 1994, HELIÖLÄ i sur. 2001, MAGURA 2002), pa tako i u ovom istraživanju.

Brojnost jedinki trčaka je velika u unutrašnjosti šume i na ekotonu, a drastično se smanjuje na livadi, i to već na najbližoj livadnoj postaji koja je od samog šumskog ruba udaljena 15 m (Slika 21b). Velika brojnost jedinki u unutrašnjosti šume i na ekotonu je posljedica ponajprije izuzetno velike brojnosti vrste *Nebria dahlii*, te vrsta *Abax ovalis*, *Pterostichus burmeisteri* i *Aptinus bombarda*. Uniformni mikroklimatski uvjeti u unutrašnjosti bukovih šuma podržavaju nekolicinu vrsta trčaka čija je brojnost velika, a iste vrste preferiraju vlažne i hladnije uvjete (THIELE 1977). Naime, kolebanja u vlazi i temperaturi u bukovim šumama su znatno manja nego li primjerice u hrastovim šumama (THIELE 1977). Isti trend je zabilježen i u ovom istraživanju, koje je pokazalo kako se vrijednosti temperature i vlage tla, te otvorenosti sklopa ne razlikuju značajno između ekotona i unutrašnjosti dinarske bukovo-jelove šume, što je vrlo vjerojatno omogućilo stabilne mikroklimatske uvjete i rasprostranjenost šumskih vrsta trčaka do samog ruba šume. Kretanje brojnosti jedinki trčaka od unutrašnjosti šume prema šumskom rubu može ovisiti i o tipu istraživane šume (TABOADA i sur. 2004). Naime, prema istom istraživanju brojnost jedinki trčaka raste od unutrašnjosti šume prema šumskom rubu u hrastovoj šumi, a smanjuje se u bukovoj šumi. Brojnost jedinki trčaka bila je veća i u unutrašnjosti afromontanih šuma u Južnoj Africi (KOTZE i SAMWAYS 2001), bukovim šumama u Rumunjskoj (MÁTHÉ 2006), šumama hrasta kitnjaka i običnog graba (MAGURA 2002) i hrastovo-brijestovim šumama (BÁLDI i KISBENDEK 1994).

Čini se da zajednice trčaka ne pokazuju jedinstven odgovor prema ekotonu, posebice s aspekta raznolikosti. Različiti odgovori trčaka moguće su uvjetovani različitim tipovima istraživanih šuma (TABOADA i sur. 2004), fizionomijom šumskog ruba i dizajnom eksperimenta. U ovom istraživanju, kao i u istraživanjima HELIÖLÄ i sur. (2001) i TABOADA i sur. (2004), šumski rub je bio oštar, a ekotoni su promatrani kao gradijenti, te su lovne posude postavljene paralelno sa šumskim rubom. Nasuprot

tome, istraživani šumski rubovi u Mađarskoj i Rumunjskoj su bili sukcesijski i lovne posude su postavljene okomito na šumski rub, bez jasno definiranih postaja (MAGURA 2002, MÁTHÉ 2006, MOLNÁR i sur. 2001). Također, jedan od mogućih uzroka je različit odgovor pojedinačne vrste prema ekotonu, što ovisi o zahtjevima vrste prema staništu (SPENCE i sur. 1996).

Zajednica trčaka u ekotonu pokazuje visok stupanj sličnosti (čak 83%) sa zajednicom trčaka unutrašnjosti šume, dok je sličnost sa zajednicom trčaka na livadi znatno manja (51%) (Slika 26). Isti trend je uočen i kod NMDS analize, kao i kod CCA analize, prema kojoj su postaje na ekotonu izuzetno blisko smještene s postajama unutrašnjosti šume, a postaje na livadi su jako udaljene (Slike 27 i 29). U osnovi, zajednicu trčaka na promatranom ekotonu čine ponajprije vrsta trčaka koje naseljavaju unutrašnjost šume, te mali broj vrsta koje dolaze s livade. Rezultati prethodno spomenutih analiza pokazuju kako ekoton predstavlja oštru granicu za vrste otvorenih staništa, dok su šumske vrste dolazile do samog ruba šume. BEDFORD i USHER (1994) su pokazali da se zajednica trčaka na rubu između šume i obradivih poljoprivrednih površina sastoji od vrsta obaju susjednih staništa, no analiza hijerarhijskog klasteriranja je pokazala da je zajednica trčaka na rubu sličnija zajednici oranica nego li zajednici trčaka šume. Međutim, ista istraživanja provedena su u malim šumskim fragmentima (veličine od 1 do 6 ha), te su vrste otvorenih staništa lako kolonizirale rub između oranice i šume. MAGURA (2002) i MÁTHÉ (2006) su duž šumsko-livadnog gradijenta detektirali postojanje triju zajednica trčaka (zajednicu unutrašnjosti šume, zajednicu ekotona i zajednicu livade), što je vrlo vjerojatno vezano uz tip istraživaniog šumskog ruba i dizajn eksperimenta. Slične rezultate, kao i ovo istraživanje, pokazuju istraživanja šumsko-livadnog ruba u Africi (KOTZE i SAMWAYS 1999), ekotona borealnih šuma i područja čiste sječe u Finskoj (HELIÖLÄ i sur. 2001) i šumsko-livadnog ekotona u Mađarskoj (MAGURA 2002, MAGURA i sur. 2000, MOLNÁR i sur. 2001). Nadalje, istraživanja NIEMELÄ i sur. (1988) u tajgama, njihovim rubovima i okolnom otvorenom staništu također su pokazala da je zajednica trčaka na rubu sličnija zajednici trčaka unutrašnjosti šume nego li zajednici trčaka otvorenih staništa. Međutim, ne znači da ostale skupine životinja pokazuju ovakav odgovor prema šumskom rubu. Primjerice, šumske vrste daždevnjaka i bezrepaca u Sjevernoj Americi (DEMAYNADIER i HUNTER 1998) i mali sisavci u Brazilu (STEVENS i HUSBAND 1998) izbjegavaju šumski rub.

Trčci rubni specijalisti nisu utvrđeni u ovom istraživanju, baš kao i u istraživanjima borealnih šuma u Kanadi (SPENCE i sur. 1996) i Finskoj (HELIÖLÄ i sur. 2001, KOIVULA i sur. 2004), bukovih i hrastovih šuma u Španjolskoj (TABOADA i sur. 2004) i tropskih kišnih šuma u Brazilu (DIDHAM 1997). Općenito je brojnost beskralješnjaka velika na šumskim rubovima, no među njima je mali broj rubnih specijalista (DIDHAM 1997).

6.1.2. Rubni efekt i ekološka svojstva vrsta

Istraživanje je pokazalo asimetričan odgovor vrsta otvorenih staništa i šumskih vrsta trčaka, ukazujući pri tome kako su vrste otvorenih staništa više osjetljive na granicu šumskog ruba nego li šumske vrste trčaka (Slika 28b). Većinom su šumske vrste trčaka brahipterne vrste, ne mogu letjeti pa je njihova mogućnost rasprostiranja manja nego li makropternih vrsta (DEN BOER 1990). Iste vrste, prema dužini tijela, pripadaju u skupinu velikih vrsta. Pojedine šumske brahipterne vrste uspješno su prolazile ekoton koji je djelovao kao filter (FORMAN i MOORE 1992) i održale stabilne populacije na livadi, što ukazuje na dinamičku stabilnost istraživanog ekosustava (PIZZOLOTTO i sur. 2003). Također, na stabilnost ekosustava ukazuje i visoka brojnost brahipternih i velikih vrsta trčaka (SZYSZKO i sur. 2000). Primjerice, vrste *Abax ovalis*, *Molops elatus*, *M. striolatus* i *Pterostichus burmeisteri* su ili brojnije na livadi (kategorija dominantnih i subdominantnih vrsta) ili gotovo jednako brojne na livadi kao i u unutrašnjosti šume (Slika 23, Tablice 9 i 10). Međutim, šumske vrste trčaka ne pokazuju uvijek ovakav obrazac ponašanja, što je moguće uvjetovano tipom šumskog ruba, kontrastom između susjednih staništa i poremećajem na staništu (HELIÖLÄ i sur. 2001, KOIVULA i sur. 2004). Primjerice, duž šumsko-poljoprivrednog gradijenta brojnost šumskih vrsta trčaka se znatno smanjuje nakon zone ekotona zbog poremećaja na poljoprivrednom staništu (KOIVULA i sur. 2004). Međutim, prema istom istraživanju pojedine šumske vrste povremeno ipak imigriraju u susjedno poljoprivredno zemljište, ali se najčešće znatno ne udaljavaju od šumskog ruba.

Većinom su vrste otvorenih staništa makropterne, male ili srednje velike, mogu letjeti, a nastanjuju različite tipove otvorenih staništa, primjerice vrste iz rodova *Amara* Bonelli, 1810, *Bembidion* Latreille, 1802, *Harpalus* Latreille, 1802, *Poecilus* Bonelli, 1810 i dr. (HŮRKA 1996, LINDROTH 1992, THIELE 1977, WACHMANN i sur. 1995). Međutim, iako je njihova potencijalna mogućnost rasprostiranja veća nego li brahipternih vrsta (DEN BOER 1990), brojnost njihovih jedinki iznenađujuće se smanjuje 15 m prije zone ekotona. Iste vrste bile su česte na livadi (pripadaju skupini dominantnih i subdominantnih vrsta), no rijetko su prodirale u unutrašnjost šume (Slika 23, Tablice 9 i 10). Konkretnije, svega devet vrsta trčaka otvorenih staništa (od ukupno 31 vrste otvorenih staništa) uspjelo je prodrti u unutrašnjost šume, no njihova brojnost u šumi je neznatna (ukupno 17 jedinki ili 0,8% ukupnog ulova). Slične rezultate pokazuju istraživanja u borealnim šumama i šumskim rubovima nastalim uslijed čiste sječe (HELIÖLÄ i sur. 2001), poljoprivrednog zemljišta (KOIVULA i sur. 2004), te u bukovim šumama (TABOADA i sur. 2004). Moguće da je sličan odgovor vrsta otvorenih staništa uvjetovan tipom istraživanih šuma. Naime, dinarske bukovo-jelove šume, kao i bukove šume u Španjolskoj (dolaze na nadmorskoj visini od 1 250 do 1 433 m), te borealne šume u Finskoj odlikuju se nižim temperaturama, tamnije su i vlažnije nego li primjerice nizinske i brdske hrastove šume.

Mikroklimatski uvjeti koji vladaju u takvim šumama su nepovoljni za vrste otvorenih staništa, koje su često heliofilne, te preferiraju više temperature tla (THIELE 1977). Spearmanov koeficijent korelacije je pokazao da postoji pozitivna i statistički značajna korelacija između broja vrsta trčaka i temperature tla duž šumsko-livadnog gradijenta, a njegove vrijednosti su bile najveće upravo na otvorenom livadnom staništu (Tablica 16). Također, CCA analiza je pokazala kako su otvorenost sklopa i temperatura tla važni okolišni čimbenici koji utječu na zajednicu trčaka na livadi, dok je visina vegetacije negativno korelirana sa zajednicom trčaka na livadi, što je u skladu s THIELE (1977) (Slika 29). TUF i sur. (2012) su pokazali da temperatura tla značajno utječe na aktivnost vrsta otvorenih staništa. Fizionomija šumskog ruba je, također, vrlo vjerojatno utjecala na mogućnost imigracije vrsta otvorenih staništa u unutrašnjost šume (KOIVULA i sur. 2004). Istraživani rub između livade i unutrašnjosti šume je oštar, no sloj grmlja i prizemni sloj su izuzetno gusti. Ove livade su nastale početkom 20. stoljeća i niz godina su održavane kao košanice (ŠPÖRER, usmeno priopćenje), a sukcesijske promjene omogućile su zatvaranje šumskog ruba. Jačina rubnog utjecaja (izražava se kao dužina do koje se osjete promjene uzrokovane pojavom rubnog efekta) snažno ovisi o fizionomiji šumskog ruba (HARPER i sur. 2005, RIES i sur. 2004). Primjerice, na otvorenim šumskim rubovima je utjecaj na mikroklimu i vegetaciju pet puta veći nego li na zatvorenim, zasjenjenim i gustim rubovima (DIDHAM i LAWTON 1999). Međutim, vrste otvorenih staništa mogu biti i izrazito uspješni kolonizatori, posebice malih šumskih fragmenata (MAGURA i sur. 2001, NIEMELÄ i sur. 1988, 2007) koji imaju veću površinu ruba (USHER i sur. 1993) i čiji je rub više otvoren (NIEMELÄ i sur. 2007, BRIGIĆ, neobjavljeni podaci).

6.1.3. Rubni efekt i vrste

Rubni efekt imao je značajan utjecaj na rasprostranjenost pojedinih vrsta trčaka duž šumsko-livadnog gradijenta, što su pokazali rezultati indikatorske analize vrsta i analize ekotonalnog i matriks odgovora (Slika 23, Tablica 14). Matriks efekt je zabilježen za sljedeće šumske vrste: *Cychnus attenuatus*, *Molops piceus*, *Nebria dahlii* i *Platynus scrobiculatus*, te je njihova brojnost drastično smanjena na livadi. 1-way ANOVA (Fisher LSD *post-hoc* test) i Kruskal-Wallis test (test multiple usporedbe) su pokazali da je brojnost ovih vrsta značajno veća u unutrašnjosti šume nego li na livadi. Vrste *N. dahlii* i *M. piceus* imaju, također, stabilne populacije i na ekotonu, dok se brojnost jedinki vrste *C. attenuatus* na području ekotona smanjuje (Slika 23). Nasuprot tome, *P. scrobiculatus* je šumski specijalist, na kojeg je šumski rub snažnije utjecao, te vrsta nije uopće prodrla na livadu. Ova vrsta je rijetka na području Hrvatske (VUJČIĆ-KARLO i BRIGIĆ, neobjavljeni podaci), ali i središnje Europe (FREUDE i sur. 2006). Osjetljiva je na promjene mikroklimatskih uvjeta, te zahtijeva određeni tip staništa (VUJČIĆ-KARLO 1999). Vrsta *N. dahlii* je šumska brahipterna vrsta koja brojnošću jedinki često

dominira u šumama planinskog područja Italije, Slovenije i Hrvatske (BRANDMAYR 1981, DROVENIK 1978, DURBEŠIĆ 1982, VUJČIĆ-KARLO 1999). Općenito su vrste roda *Nebria* Latreille, 1802 izuzetno dobro prilagođene alpskim planinskim uvjetima i niskim temperaturama (BRANDMAYR i ZETTO BRANDMAYR 1986). Uzrok tako velikoj brojnosti je vrlo vjerojatno posljedica načina razmnožavanja. Naime, vrste roda *Nebria* su jesenske vrste koje estiviraju kao odrasli, a razvoj ličinke i sazrijevanje gonada se odvija u rano proljeće na niskim temperaturama (BRANDMAYR i ZETTO BRANDMAYR 1986). Isti autori navode kako su za potpun razvoj potrebne dvije do tri godine. Vrste *C. attenuatus* i *M. piceus* su brdsko-planinske šumske vrste središnje i južne Europe (APFELBECK 1904, DURBEŠIĆ 1982, HŮRKA 1996, RUCNER 1994, SCHLOSSER-KLEKOVSKI 1877-1879, VUJČIĆ-KARLO 1999), koje preferiraju unutrašnjost šume. Međutim, zbog guste vegetacije šumski generalist *M. piceus* može nastanjivati i planinske livade, a slični rezultati su opaženi i za druge vrste šumskih generalista na planinskim livadama u Italiji (BRANDMAYR i ZETTO BRANDMAYR 1986). Također, prema MAGURA (2002) vrsta *M. piceus* bila je brojnija na livadi nego li u unutrašnjosti šume.

Očito je da šumski generalisti lakše prolaze ekoton, dok za šumske specijaliste on može biti barijera (FORMAN i MOORE 1992). Šumski specijalisti su uglavnom osjetljivi na pojavu šumskog ruba, te iste vrste preferiraju unutrašnjost šumskog matriksa (ASSMANN 1999, NIEMELÄ i sur. 2007, TABOADA i sur. 2004). Međutim, staništa nisu međusobno izolirana i mogućnost rasprostiranja vrsta uvijek postoji. NIEMELÄ i HALME (1992) su pokazali da trčci šumski specijalisti mogu migrirati u okolna otvorena staništa, a vrste otvorenih staništa mogu prodrti u unutrašnjost šume. Nadalje, SPENCE i sur. (1996) u borealnim šumama Kanade su utvrdili da šumski specijalisti mogu imati stabilne populacije i na šumskom rubu.

Obrnuti matriks rubni efekt uočen je kod vrsta *Amara aulica*, *A. equestris*, *A. nitida*, *Bembidion lampros*, *Calathus luctuosus*, *Poecilus versicolor*, *Pterostichus ovoideus* i *Harpalus marginellus* (Slika 23). Većina navedenih vrsta naseljava otvorena staništa, od livada, pašnjaka, oranica do ruderalnih staništa (BRANDMAYR 1981, BRANDMAYR i ZETTO BRANDMAYR 1986, HŮRKA 1996, KRIŽANIĆ 2002, THIELE 1977, VUJČIĆ-KARLO 1999, WACHMANN i sur. 1995). Ove vrste mogu doći na različitim nadmorskim visinama, od nizina do planina. To su većinom makropterne, male do srednje velike vrste trčaka koje imaju dobru mogućnost rasprostiranja, te mogu brzo reagirati na novonastale promjene u okolišu (MOSSAKOWSKI i sur. 1990). Mogu imigrirati u unutrašnjost šume, no većinom je njihova brojnost u velikom šumskom kontinuumu mala (SKŁODOWSKI 2004). Primjerice, u Białowieża prašumi je metodom lovni posuda ulovljeno oko 59 000 jedinki trčaka svrstanih u 106 vrsta, pri čemu su od toga unutar roda *Amara* Bonelli, 1810 zabilježene svega 124 jedinke i 12 vrsta (SKŁODOWSKI 2004).

Slični rezultati su dobiveni i u ovom istraživanju, te su svega četiri vrste roda *Amara* zabilježene u unutrašnjosti šume s ukupno pet jedinki.

Ekotonalni rubni efekt zabilježen je za četiri vrste, a to su: *Aptinus bombardarum*, *Carabus violaceus*, *Abax ovalis* i *Pterostichus burmeisteri*, pri čemu je brojnost prve dvije vrste bila statistički značajno veća u području ekotona nego li u susjednim staništima (Slika 23). Vrsta *A. bombardarum* je šumska vrsta brdskog i gorskog pojasa središnje i južne Europe (FREUDE i sur. 2006, VARVARA 2005, WACHMANN i sur. 1995), koja nastanjuje različite tipove šuma (DURBEŠIĆ 1982, PRUNNER 2009, VARVARA 2005, VUJČIĆ-KARLO 1999), a posebno preferira rubna staništa s dubokim i rahlim tlom (VUJČIĆ-KARLO, usmeno priopćenje). Česta je i dominantna vrsta bukovih šuma, u kojima može biti zastupljena s izrazito velikim brojem jedinki (ANDORKÓ i KÁDÁR 2006). Vrsta *C. violaceus* je euritopna i široko rasprostranjena vrsta koja nastanjuje uglavnom umjereno vlažna tla crnogoričnih, mješovitih i listopadnih šuma. Čest je stanovnik šuma, šumskih rubova i otvorenih staništa (HŮRKA 1996, TURIN i sur. 2003). Vrste *P. burmeisteri* i *A. ovalis* su šumski generalisti, koji nastanjuju ne samo šume, već mogu biti i brojni na šumskim rubovima (MAGURA 2002). Iste vrste su česte u bukovim i bukovo-jelovim šumama u Hrvatskoj i Sloveniji, u kojima mogu imati guste populacije (BRANDMAYR 1981, DROVENIK 1978, DURBEŠIĆ 1982, VUJČIĆ-KARLO 1999). Nadalje, HŮRKA (1996) navodi da vrsta *P. burmeisteri*, osim šuma, nastanjuje i pašnjake i planinske livade. Međutim, postavlja se pitanje zašto je brojnost ovih vrsta veća u području ekotona nego li u unutrašnjosti šume. Ekotonalni odgovor ovih vrsta, koji pretpostavlja postojanje emergentnih svojstava na području ekotona (LIDICKER 1999), moguće je uvjetovan većom količinom dostupnog plijena i većim brojem povoljnih mikrostaništa. Tijekom izolacije materijala je primijećeno da je brojnost ostalih skupina beskralješnjaka (poput puževa, gujavica, dvojenoga, ličinka drugih kornjaša i dr.) veća na ekotonu i šumskim rubovima nego li na livadi i u unutrašnjosti šume. FOURNIER i LOREAU (1999) naglašavaju da gustoća plijena ima ključnu ulogu u rasprostriranju trčaka na staništu. Slično zaključuju i THOMAS i sur. (1998), koji su dokazali da je agregacija vrste *Pterostichus melanarius* Illiger, 1798 povezana s gustoćom plijena na staništu. BRYAN i WRATTEN (1984) i LUFF (1986) navode kako se trčci mogu agregirati u mikrostaništima s povećanom količinom plijena. Ekotonalni odgovor vrsta je, također, moguće uvjetovan i većim brojem povoljnih mikrostaništa za estivaciju, hibernaciju ili razmnožavanje.

Ekotonalni rubni efekt je zabilježen za veći broj vrsta kralješnjaka, posebice ptica i sisavaca (LEOPOLD 1933, LIDICKER 1999, RIES i sur. 2004). Već je i LEOPOLD (1933) primijetio povećanu brojnost parnoprstaša (posebice vrsta iz porodice Cervidae-jeleni) u zoni ekotona. Također, ekotonalni rubni efekt je zabilježen i za niz vrsta malih sisavaca na području Sjeverne Amerike, poput borealne voluharice (*Microtus xanthognathus* Leach, 1815), čekinjastog pamučastog štakora (*Sigmodon*

hispidus Say & Ord, 1825), sivorepe voluharice (*Microtus canicaudus* Miller, 1897) i dr. (LIDICKER 1999). Primjerice, borealna voluharica (*M. xanthognathus*) obitava na rubovima borealnih šuma i vlažnih staništa na kojima dominiraju preslice (vrste roda *Equisetum* Linné, 1758). U zoni ekotona ova vrsta sisavca nalazi obilje povoljnih mikrostaništa za gradnju gnijezda i skladištenje hrane, te obilje hrane za preživljavanje tijekom zimskih mjeseci (rizomi preslica) (LIDICKER 1999).

Istraživanje pokazuje kako isti šumski ekoton ima različit utjecaj na različite vrste trčaka unutar iste zajednice. Tako je dio vrsta trčaka pokazao matriks efekt, dio ekotonalni efekt, a dio vrsta, npr. *Molops elatus*, *M. striolatus* i *Pterostichus brevis*, neutralan odgovor. Slično pokazuju i istraživanja malih sisavaca između šume i područja čiste sječe (LIDICKER 1999 prema MILLS 1996).

Indikatorska analiza vrsta (IndVal) je pokazala da trčci pokazuju jasne preferencije prema staništu s određenim okolišnim uvjetima. Ista analiza je izdvojila dvije vrste trčaka kao indikatore ekotona, a to su: *A. bombarda* i *C. violaceus*. Iste vrste pokazuju pozitivan odgovor prema ekotonu i imaju značajnu indikatorsku vrijednost. MAGURA (2002) također navodi vrstu *A. bombarda* kao indikatora ruba panonske šume hrasta kitnjaka i običnog graba (*Quercus-Carpinetum*, Natura 2000: 91G0). Međutim, zanimljivo je da prethodna istraživanja istog autora u istim šumama navode vrstu *A. bombarda* kao indikatora unutrašnjosti šume, a vrstu *C. violaceus* kao indikatora livade (MAGURA i sur. 2000, MOLNÁR i sur. 2001). Ostale dvije vrste koje su pokazale matriks efekt u ovom istraživanju, *P. burmeisteri* i *A. ovalis*, IndVal analiza nije izdvojila kao indikatore ekotona jer ni brojnost njihovih jedinki nije bila statistički značajno veća na području ekotona u odnosu na susjedna staništa. Nasuprot tome, prema istoj analizi vrste *A. ovalis* i *P. burmeisteri* su indikatori unutrašnjosti šume (*Quercus-Carpinetum*) (MAGURA i sur. 2000, MOLNÁR i sur. 2001). Kasnija istraživanja u istim šumama pokazuju sličan, ali drugačiji rezultat, te izdvajaju vrstu *A. ovalis* kao indikatora šumskog ruba, a vrstu *P. burmeisteri* kao indikatora unutrašnjosti šume i šumskog ruba (MAGURA 2002). Indikatorska analiza vrsta izdvojila je vrste *P. scrobiculatus* i *C. croaticus* kao indikatore unutrašnjosti staništa, te niz vrsta za koje je zabilježen obrnuti matriks efekt kao indikatore livade.

Očito je da iste vrste trčaka pokazuju različit odgovor prema šumskom rubu što je najvjerojatnije uvjetovano različitim tipovima istraživanih šumskih rubova, geografskim položajem i matriksom, tj. tipom istraživane šume i okolnog staništa (RIES i sur. 2004). RIES i SISK (2010) ističu kako ni za jednu vrstu ne treba očekivati da pokazuje isti odgovor prema različitim tipovima rubova. Nadalje, velika varijabilnost rubnih odgovora ponajprije je vezana uz činjenicu da su različiti odgovori vrste vezani uz različite rubove (RIES i sur. 2004).

6.1.4. Implikacije za zaštitu

Čini se kako većina šumskih vrsta trčaka nije osjetljiva na pojavu šumskog ruba čija se fizionomija tijekom vremena promijenila uslijed prirodnog procesa sukcesije. Sličan rezultat su pokazala i istraživanja šumskih rubova u Finskoj i Kanadi, te su šumske vrste dolazile do samog ruba šume (HELIÖLÄ i sur. 2001, SPENCE i sur. 1996). Međutim, isti rub predstavlja barijeru za vrste otvorenih staništa. Bogatstvo vrsta i raznolikost trčaka su veliki na istraživanim planinskim livadama, te je na njima sakupljeno ukupno 58 vrsta trčaka. Među vrstama otvorenih staništa nalazi se i nekoliko rijetkih vrsta trčaka za faunu Hrvatske, poput vrsta *Amara curta*, *A. montivaga*, *A. nitida* i *Trichotichnus laevicollis*. Vrsta *A. curta* na području središnje Europe naseljava nezasjenjena staništa šumskih čistina, livade i pašnjake brdovitih područja (HŮRKA 1996, WACHMANN i sur. 1995). Prvi nalaz za Hrvatsku potječe od SCHLOSSER-KLEKOVSKOG (1877-1879), koji je navodi za područje Slavonije. Kasnije je vrsta zabilježena na planini Mosoru (NOVAK 1952), te u okolici sela Bjelsko kod Ogulina, naselja Zlobin sještenog sjeveroistočno od grada Bakra i na planini Učki (DURBEŠIĆ 1982) i to su jedini nalazi do ovog zabilježeni za Hrvatsku. Ova rijetka vrsta pripada skupini ugroženih vrsta i nalazi se na Crvenom popisu trčaka Hrvatske (VUJČIĆ-KARLO i sur. 2007). Vrsta *A. montivaga* je više planinska vrsta otvorenih staništa (HŮRKA 1996, WACHMANN i sur. 1995). U Hrvatskoj je, također, zabilježena s malim brojem nalaza (CSZIKI 1943, SCHLOSSER-KLEKOVSKI 1877-1879), kao i vrsta *A. nitida* (BREGOVIĆ 1985, SCHLOSSER-KLEKOVSKI 1877-1879). Vrsta *T. laevicollis* je planinska vrsta šuma i šumskih rubova (HŮRKA 1996), koja je u ovom istraživanju zabilježena i na livadi.

Uslijed depopulacije i starenja stanovništva gotovo i da nema poljoprivrednih aktivnosti na području Gorskog kotara, te planinske livade zarastaju šumom (TOPIĆ i NIKOLIĆ 2005). Zarastanje istraživanih livada je već u tijeku, a očituje se u širenju mladih stabala smreke, koja osvajaju ovakve otvorene površine. Ukoliko se stabla smreke ne uklone s livada, proces sukcesije će biti ubrzaniji i vrste otvorenih staništa će nestati. Planinske livade su iznimno vrijedna staništa ne samo s aspekta faune trčaka, već i s aspekta raznolikosti vaskularnih biljaka (TOPIĆ i NIKOLIĆ 2005) i faune leptira (MIHOČI i sur. 2006). Izostane li utjecaj čovjeka, proces prirodne sukcesije će utjecati na smanjenje bioraznolikosti na lokalnoj i regionalnoj razini.

Dakle, moguće je zaključiti kako rubni efekt nije detektiran na razini zajednice trčaka, ali je detektiran na razini vrsta i ekoloških svojstava vrsta. Bogatstvo vrsta i raznolikost trčaka nisu bili značajno veći na ekotonu u odnosu na susjedna staništa, te ovo istraživanje, kao i neka prethodna (npr. HELIÖLÄ i sur. 2001, KOTZE i SAMWAYS 2001, TABOADA i sur. 2004) ukazuju na potrebu preispitivanja klasične hipoteze ekotona. Fizionomija šumskog ruba imala je ključnu ulogu na

strukturiranje zajednice trčaka u području ekotona. Gustoća ponajprije sloja grmlja, a potom i drvenastog sloja, utjecala je na stabilnost mikroklimatskih uvjeta na području ekotona. Mikroklimatski uvjeti nisu se značajno razlikovali između unutrašnjosti šume i ekotona, te su šumske vrste trčaka (specijalisti i generalisti) dolazile do samog ruba šume, a neke ga i uspješno prolazile. Istovremeno je gusti šumski rub djelovao kao barijera i onemogućavao imigraciju vrsta otvorenih staništa u unutrašnjost šume. Očito je da šumske vrste trčaka nisu ugrožene postojanjem zatvorenih, gustih šumskih rubova koji su uklopljeni u veliki kontinuum šumskog matriksa, kao što su dinarske bukovo-jelove šume na području Gorskog kotara i Like. U skladu s time, zanimljivo je istaknuti i nalaz vrste *Carabus irregularis*, koja je ulovljena u području ekotona, a preferira tamna, zasjenjena i vlažna staništa (TURIN i sur. 2003). Ova vrsta je šumski specijalist, koja dolazi u planinskim bukovim i bukovo-jelovim šumama na području Balkana (PAVIĆEVIĆ i sur. 1997), a HŮRKA (1996) je navodi kao indikatora nefragmentiranog staništa.

6.2. Utjecaj šumskog ruba na zajednicu trčaka

Glavni rezultati ovog istraživanja:

- (1) Rubni efekt je detektiran na razini zajednice trčaka.
- (2) Zajednice trčaka na šumskim rubovima, oštrom i sukcesijskom, sličnije su zajednici trčaka unutrašnjosti šume nego li zajednici trčka livade.
- (3) Nema značajne razlike u biocenološkim parametrima zajednica trčaka između oštrog i sukcesijskog šumskog ruba.
- (4) Na šumskim rubovima zabilježene su vrste trčaka koje pokazuju pozitivan odgovor prema rubnom staništu.
- (5) Oštri i sukcesijski šumski rubovi su strukturno otvoreniji nego li uklopljeni šumski rubovi ekotona, te su permeabilniji i podložniji prodoru vrsta otvorenih staništa.
- (6) Okolišni čimbenici su se značajno razlikovali između šumskih rubova i unutrašnjosti šume, te su utjecali na zajednice trčaka na istim rubovima.

6.2.1. Rubni efekt i zajednica trčaka

U ovom istraživanju utvrđen je značajan rubni efekt na zajednici trčaka. Raznolikost trčaka (utvrđena Shannonovim indeksom) bila je značajno veća na oba šumska ruba i livadi nego li u unutrašnjosti šume. Nasuprot tome, razlike između rubova i livade nisu bile značajne, što još više naglašava postojanje rubnog efekta, jer su zajednice trčaka na livadnim staništima znatno raznolikije nego li zajednice trčaka unutrašnjosti šume (BRANDMAYR i ZETTO BRANDMAYR 1986, COMANDINI i VIGNA TAGLIANTI 1990, MAGURA i sur. 2000, THIELE 1977). Veća raznolikost ponajprije je uvjetovana većim brojem vrsta otvorenih staništa i vrsta indiferentnih na zasjenjenje koje su zabilježene na šumskim rubovima. U ovom istraživanju bogatstvo vrsta trčaka raste od unutrašnjosti šume prema sukcesijskom i oštrom rubu, i dalje prema livadi, no razlike nisu statistički značajne. Raznolikost i/ili bogatstvo vrsta bili su značajno veći i u drugim istraživanjima trčaka, npr. na sukcesijskim rubovima šume hrasta kitnjaka i bijelog graba u Mađarskoj (MAGURA 2002, MOLNÁR i sur. 2001) i sukcesijskim rubovima bukovih šuma u Rumunjskoj (MÁTHÉ 2006). Slični rezultati su zabilježeni i kod ostalih skupina životinja, npr. pauka na oštrim šumskim rubovima u Mađarskoj (GALLÉ i FEHÉR 2006), skokuncima na različitim ekotonima livade i šume u Poljskoj (SŁAWSKI i SŁAWSKA 2000), terestričkim mravima na rubu između livade i *Araucaria* šume u Brazilu (PINHEIRO i sur. 2010), malim sisavcima na prerijskom ekotonu u Kanadi (PASITSCHNAK-ARTS i MESSIER 1998), itd. Međutim, ovaj rezultat nije u skladu s rezultatom istraživanja trčaka na ekotonu (BRIGIĆ, ovo istraživanje), kao ni s rezultatima na planinskim šumskim rubovima u Južnoj Africi (KOTZE i SAMWAYS 2001), ekotonu između borealne šume

i područja čiste sječe (HELIÖLÄ i sur. 2001) i rubovima bukovih šuma i rubovima šume pirinejskog hrasta u Španjolskoj (TABOADA i sur. 2004).

Brojnost jedinki trčaka bila je značajno veća u unutrašnjosti šume, nego li na istraživanim šumskim rubovima i livadi, što je u skladu s BÁLDI i KISBENDEK (1994), KOTZE i SAMWAYS (2001), MAGURA (2002) i MÁTHÉ (2006). Velika brojnost trčaka u unutrašnjosti šume ponajprije je uzrokovana velikom brojnošću dominantnih vrsta trčaka, poput vrsta *Nebria dahlii*, *Abax ovalis*, *Pterostichus burmeisteri* i *Aptinus bombarda*. Ove vrste mogu imati guste populacije u šumskim zajednicama gorskog pojasa na području Gorskog kotara (DURBEŠIĆ 1982, VUJČIĆ-KARLO 1999). Iste vrste pripadaju kategoriji dominantnih vrsta i na oštrom i na sukcesijskom rubu. Međutim, brojnost vrste *N. dahlii* je značajno manja na šumskim rubovima i na livadi u odnosu na unutrašnjost šume. Nasuprot tome, brojnost ostalih dominantnih vrsta ne pokazuje značajnija odstupanja na istraživanim staništima. Vrsta *N. dahlii* je šumski specijalist koji preferira tamne, hladne i zasjenjene šume (BRANDMAYR 1981). Ovim istraživanjem je utvrđeno da je spomenuta vrsta dolazila do ruba ekotona dok su mikroklimatski uvjeti bili stabilni i nisu se značajno razlikovali od unutrašnjosti šume. Međutim, okolišni čimbenici, poput temperature tla i otvorenosti sklopa, se značajno razlikuju na oštrom i/ili sukcesijskom rubu u odnosu na unutrašnjost šume, što očigledno ne pogoduje ovoj vrsti.

Nasuprot tome, ostale tri dominantne vrste *A. ovalis*, *P. burmeisteri* i *A. bombarda* su šumski generalisti koji mogu kolonizirati i susjedna otvorena livadna staništa (BRIGIĆ, ovo istraživanje). Međutim, njihova kolonizacija je vrlo vjerojatno uvjetovana dubinom i kvalitetom tla (VUJČIĆ-KARLO, usmeno priopćenje), što je u skladu sa sporadičnim ulovima ovih vrsta na postajama smještenim na sredini prosjeke naftovoda i dalekovoda. Tijekom terenskih istraživanja jasno su uočene razlike u strukturi tla na prethodno spomenutim postajama. Naime, tlo iznad naftovoda je gotovo u potpunosti skeletno, dok je tlo ispod dalekovoda dublje i uz skeletne elemente razvio se i sloj humusa.

Zajednica trčaka na oštrom i sukcesijskom šumskom rubu pokazuje visok stupanj sličnosti (61%) s zajednicom trčaka unutrašnjosti šume (Slika 45). Nasuprot tome, sličnost između zajednica trčaka oba šumska ruba i zajednice trčaka na livadi je manja (48%). Slične rezultate su pokazale NMDS i CCA analize, prema kojima su postaje na šumskim rubovima smještene bliže postajama unutrašnjosti šume nego li postajama na livadi (Slike 46 i 47). Zajednice trčaka na istraživanim šumskim rubovima uglavnom se sastoje od tipičnih šumskih vrsta trčaka, poput vrsta *N. dahlii*, *A. ovalis*, *P. burmeisteri*, *A. bombarda* i *Cychrus attenuatus*, ali i vrsta indiferentnih na zasjenjenje i vrsta otvorenih staništa koje su kolonizirale iste rubove. Većina dosadašnjih istraživanja faune trčaka na šumskim rubovima ili

ekotonu su također pokazala veću sličnost između zajednice trčaka šumskog ruba i unutrašnjosti šume (HELIÖLÄ i sur. 2001, KOTZE i SAMWAYS 1999, MAGURA 2002, MAGURA i sur. 2000, MOLNÁR i sur. 2001). Također, sličan rezultat su pokazala istraživanja na razini porodica kornjaša Yu i sur. (2006), koja su provedena između šume i sukcesijskog stadija nastalog nakon čiste sječe na području Kine.

6.2.2. Trčci i okolišni čimbenici

Mjereni abiotički čimbenici, poput temperature tla, vlage tla i otvorenosti sklopa, se značajno razlikuju između unutrašnjosti šume i istraživanih šumskih rubova. Temperatura tla i otvorenost sklopa su značajno veći na oštrom i sukcesijskom šumskom rubu nego li u unutrašnjosti šume, dok je vlaga tla značajno manja. Promjene u abiotičkim čimbenicima, poput vlage tla, temperature tla i zasjenjenosti, utječu na rasprostiranje trčaka u staništu (THIELE 1977), te su sigurno utjecale i na sastav i strukturu faune trčaka na šumskim rubovima. CCA analiza, slično kao i analiza hijerarhijskog klasteriranja i NMDS analiza, jasno je odvojila postaje u unutrašnjosti šume od postaja na livadi i na šumskim rubovima (Slike 46 i 47). Prema dobivenom prikazu otvorenost sklopa i temperature tla najznačajnije utječu na zajednicu trčaka na livadi. Također, na livadi je zabilježena najveća pozitivna i statistički značajna vrijednost Spearmanovog koeficijenta korelacije između temperature tla i broja vrsta trčaka. Uz postaje na livadi međusobno blizu se grupiraju vrste otvorenih staništa, poput vrsta *Amara equestris*, *A. nitida*, *A. aulica*, *Calathus luctuosus*, *C. fuscipes*, *Poecilus versicolor*, *Harpalus rufipes*, itd. Ove vrste su više heliofilne, te preferiraju nezasjenjena staništa, više temperature i umjereno vlažna do suha tla (ANDERSON i sur. 2000, HŮRKA 1996, LINDROTH 1992, THIELE 1977, WACHMANN i sur. 1995). Prema TER BRAAKU i VERDONSCHOTU (1995), za vrste koje se međusobno blizu grupiraju očekuje se da su sličnije u odnosu na rasprostranjenost kroz staništa, dok su znatno udaljene vrste različite, te imaju drugačiju rasprostranjenost na staništu, što je vidljivo iz ordinacijskog prikaza (Slika 47). Na zajednicu trčaka unutrašnjosti šume najviše utječe visina vegetacije, koja posredno utječe i na stabilnost mikroklimatskih uvjeta u šumi, što potvrđuju i niski koeficijenti varijacije mjerenih abiotičkih čimbenika, poput temperature tla. Uz šumske postaje grupiraju se vrste šumskih specijalista, poput vrsta *Carabus croaticus*, *Pterostichus variolatus*, *Platynus scrobiculatus* i *Nebria dahliei*, koje preferiraju niže temperature, zasjenjena i vlažnija staništa (THIELE 1977). Nadalje, kratak vektor broja biljnih vrsta je usmjeren prema livadnim postajama, koje su bogata flornog sastava. Vektor pH tla pruža se u smjeru postaja na šumskim rubovima, te se čini da značajno utječe na zajednice na šumskim rubovima. Međutim, prethodni rezultati istraživanja o utjecaju pH na zajednicu trčaka su proturječni i nedosljedni (THOMAS i sur. 2002). Niži pH tla na šumskim rubovima je ponajprije posljedica veće pokrovnosti smreke na istim staništima (Prilog 2), jer iglice smreke mogu značajno utjecati na pH vrijednosti tla, te takva tla imaju nizak pH (čak ispod 3,5)

(BAKŠIĆ, usmeno priopćenje). WARDLE (2002) ističe kako je raznolikost većine skupina faune tla veća u tlima koja imaju relativno povoljne uvjete aktivnosti tla, gdje se pH tla kreće od 4,3 do 6,8 i visok je kapacitet izmjene iona, nego li u tlima gdje je izmjena iona znatno manja, a pH tla iznosi od 3 do 4. U skladu s time, smatram da pH tla nije ključni čimbenik koji utječe na strukturiranje zajednice trčaka. Vlaga tla je jedan od najznačajnijih čimbenika koji utječe na rasprostranjenje trčaka na staništu (HOLOPAINEN i sur. 1995, LINDROTH 1992, LUFF 1996). Šumske vrste trčaka općenito preferiraju vlažna staništa, dok vrste otvorenih staništa preferiraju suša tla ili su indiferentne prema vlazi. Međutim, vektor vlage u tlu je usmjeren prema livadnim postajama i iznenađujuće je kratak, što implicira da vlaga ima najmanji utjecaj na zajednice trčaka na istraživanim staništima. Moguće da je na rezultat utjecala struktura istraživanih tala, kao i metoda mjerenja. Mjerenje vlage na krškim terenima pomoću vlagomjera predstavlja svojevrsan problem, zbog skeletnosti tla, povećane količine listinca bukve i igličastog tla ispod jele ili smreke. Tla ispod jele ili smreke su poroznija i bogata zrakom, dok su tla na livadi duboka i kompaktna, a očitavanje vlage jednostavno. Zanimljivo je grupiranje pojedinih vrsta u centru ordinacije, npr. vrste *Abax ovalis*, *Pterostichus burmeisteri*, *Molops elatus* itd., a riječ je o šumskim generalistima koji su rasprostranjeni podjednako u svim istraživanim staništima. U odnosu na varijable, to bi bile vrste koje dolaze kod srednjih vrijednosti zadanih varijabli (TER BRAAK i VERDONSCHOT 1995).

6.2.3. Ekološka svojstva vrsta trčaka i rubni efekt

Glavni rezultati analize ekoloških svojstava vrsta su:

(1) Udio šumskih vrsta je značajno veći na šumskim rubovima i u unutrašnjosti šume nego li na livadi, dok je udio jedinki šumskih vrsta značajno manji na šumskim rubovima i livadi nego li u unutrašnjosti šume.

(2) Vrste otvorenih staništa su brojnije (prema broju vrsta i jedinki) na šumskim rubovima u odnosu na unutrašnjost šume, ali razlike nisu statistički značajne.

(3) Udio brahiopternih jedinki je značajno manji na šumskim rubovima i livadi u odnosu na unutrašnjost šume.

(4) Udio jedinki makropternih vrsta je značajno veći na šumskim rubovima i livadi nego li u unutrašnjosti šume.

(5) Udio jedinki mezofilnih vrsta je značajno veći na šumskim rubovima i livadi, nego li u unutrašnjosti šume, u kojoj je zabilježena značajna dominacija jedinki higrofilnih vrsta.

(6) Na temelju analiza ekoloških svojstava vrsta trčaka, nisu zabilježene značajne razlike između oštrog i sukcesijskog šumskog ruba.

Ovakvi rezultati su vrlo vjerojatno uvjetovani fizionomijom šumskog ruba, mikroklimatskim promjenama na staništu i promjenama u strukturi tla, na što ukazuju i rezultati istraživanja na ekotonu (BRIGIĆ, ovo istraživanje). Prema BRANDMAYRU (1981) brahpterne šumske vrste mogu biti osobito brojne u šumskim kompleksima, dok makropterne vrste nikad ne postižu takvu gustoću populacija. Prema istom autoru makropterne vrste imaju potpuno drugačiju „životnu taktiku“ nego li brahpterne vrste, te više nalikuju r-stratezima. Iste vrste imaju točkasti tip rasprostranjenosti u okolišu (engl. *patchily distributed*), manju gustoću populacija, visok fekunditet, kraće životne cikluse (npr. brojne vrste tribusa Pterostichini imaju dvogodišnje i trogodišnje cikluse), visoku mogućnost rasprostiranja i kontinuirano su prisiljene tražiti nova prikladna staništa. Oštri šumski rub je više „otvoren“ i podložan naseljavanju vrsta otvorenih staništa i vrsta indiferentnih na zasjenjenost, koje su najčešće makropterne i imaju dobru mogućnost rasprostranjenja (DEN BOER 1990). Udio vlage u tlu bio je niži na šumskim rubovima nego li u unutrašnjosti šume, što je utjecalo na porast brojnosti jedinki mezofilnih vrsta, a istovremeno i na smanjenje brojnosti šumskih higrofilnih vrsta.

6.2.4. Život na rubu ili „living on the edge“

Indikatorska analiza vrsta (IndVal) pokazala je kako vrste trčaka pokazuju jasne preferencije prema staništu. Ista analiza izdvojila je četiri vrste trčaka kao indikatore šumskog ruba, a to su: *Carabus coriaceus*, *Abax carinatus*, *Carabus violaceus* i *Trichotichnus laevicollis*. Vrsta *C. coriaceus* je ulovljena isključivo na šumskim rubovima, te nijedna jedinka nije ulovljena na livadi ili u unutrašnjosti šume. Stoga bi se vrsta *C. coriaceus* u kontekstu ovog istraživanja mogla smatrati isključivim rubnim specijalistom. Vrsta *C. coriaceus* je euritopna šumska vrsta koja na području središnje Europe uglavnom živi u umjereno vlažnim hrastovim i bukovim šumama, a može naseljavati i više otvorena staništa, poput vinograda, vrtova, parkova, voćnjaka ili živica (TURIN i sur. 2003). Dolazi na različitim nadmorskim visinama, od nizinskih područja do 1000 m nadmorske visine u središnjoj Europi, a na jugu Europe može je se naći i iznad 1500 m. TURIN (2000) ističe da je vrsta *C. coriaceus* posebice brojna na šumskim rubovima gustih hrastovo-grabovih šuma u Nizozemskoj. U Mađarskoj nastanjuje različite šumske zajednice, ali preferira sunčane šumske rubove (TURIN i sur. 2003). Zanimljivo je istraživanje RIECKEN i RATHS (1996), koji su upotrijebili mali transmitter kako bi pratili kretanje ove vrste. Utvrdili su da vrsta *C. coriaceus* koristi linearne elemente u krajoliku, poput šumskih rubova i živica, za orijentaciju i hranjenje. PAVIČEVIĆ i sur. (1997) navode da ova vrsta na području bivše Jugoslavije dolazi na pašnjacima, livadama, listopadnim i zimzelenim šumama. Prema dosadašnjim istraživanjima na području Gorskog kotara ova vrsta je zabilježena u različitim šumskim zajednicama, poglavito bukovih i jelovih šuma (DURBEŠIĆ 1982, VUJČIĆ-KARLO 1999). Vrsta je također zabilježena i u različitim šumskim zajednicama Učke (RUKAVINA 2009), šumi alepskog bora u okolini Vranskog jezera

kod Biograda (VUJČIĆ-KARLO, neobjavljeni podaci), bukovoj šumi i šumi alepskog bora, te pašnjaku na Velebitu (VUJČIĆ-KARLO, neobjavljeni podaci), šumi alepskog bora na Biokovu (VUJČIĆ-KARLO i DURBEŠIĆ 2002), različitim šumskim zajednicama na Medvednici (DURBEŠIĆ i sur. 1994, VUJČIĆ-KARLO 1999, ŠERIĆ JELASKA 2005), bukovim šumama na Papuku (ŠERIĆ JELASKA i sur. 2011), poplavnim šumama hrasta lužnjaka (VUJČIĆ-KARLO 1999), te na bazofilnom cretu u Plaškom (BRIGIĆ, neobjavljeni podaci) i u sukcesijskim stadijima bazofilnog creta na Žumberku (BRIGIĆ, neobjavljeni podaci). Na području Dalmacije (VUJČIĆ-KARLO i DURBEŠIĆ 2002, VUJČIĆ-KARLO, neobjavljeni podaci) zabilježena je podvrsta *C. coriaceus dalmatinus* Duftschmid 1812, a ovim istraživanjem podvrsta *C. coriaceus excavatus* Charpentier, 1825. Ova vrsta je također zabilježena na otvorenim staništima prosjeka nastalih uslijed izgradnje naftovoda i dalekovoda, koje su udaljene od istraživanih šumskih rubova oko 30 m (BRIGIĆ, ovo istraživanje), što je u skladu s rezultatima istraživanja RIECKENA i RATHSA (1996), koji navode da se vrsta malo udaljava od rubnih staništa. Zanimljivo je istaknuti kako je brojnost ove vrste mala u šumskim zajednicama gorskog pojasa u Hrvatskoj (prema ALEGRO (2000) isti pojas se nalazi na nadmorskoj visini od 600 do 1100 m), a lovni napor je usporediv (DURBEŠIĆ 1982, RUKAVINA 2009, VUJČIĆ-KARLO 1999). Primjerice, tijekom jednogodišnjeg istraživanja metodom lovnih posuda je sakupljeno osam jedinki vrste *C. coriaceus* u šumskoj zajednici *Abieti-Fagetum dinaricum* Treg. 1957 (0,4 jedinki/lovna posuda), 14 jedinki u *Aceri-Fagetum subalpinum* Horvat 1938 (0,7 jedinki/lovna posuda), jedna jedinka u *Piceetum croaticum montanum* Horv. 1950 (0,05 jedinki/lovna posuda), pet jedinki u *Blechno-Abietetum* Horv. 1950 (0,25 jedinki/lovna posuda) (VUJČIĆ-KARLO 1999); pet jedinki u *Seslerio autumnalis-Fagetum* (Horvat 1950) Wraber 1960 (0,55 jedinki/lovna posuda), jedna jedinka u *Abieti-Fagetum illyricum* Horvat (1938) 1974 (0,11 jedinki/lovna posuda), četiri jedinke u *Fagetum illyricum montanum* (Horvat 1935) Fukarek 1958 (0,44 jedinki/lovna posuda) (DURBEŠIĆ 1982). Nasuprot tome, u ovom istraživanju je na oštrom rubu dinarske bukovo-jelove šume ulovljeno 222 jedinke vrste *C. coriaceus* (7,4 jedinki/lovna posuda), a na sukcesijskom šumskom rubu iste šume 83 jedinke (2,77 jedinki/lovna posuda).

Obzirom na ekologiju vrste i dosadašnje poznate nalaze u Hrvatskoj postavlja se pitanje da li je vrsta *C. coriaceus* isključivo rubni specijalist, kao što ukazuju podaci IndVal analize. Smatram da vrsta *C. coriaceus* preferira rubna staništa, ali je ne smatram isključivim rubnim specijalistom. Međutim, moguće je da ova vrsta na višim nadmorskim visinama pokazuje izrazito pozitivan odgovor prema šumskom rubu, na što ukazuje niska brojnost vrste u šumama gorskog pojasa. Veća brojnost ove velike vrste moguće je uvjetovana povoljnijim okolišnim čimbenicima, povećanom količinom plijena i korištenjem linearnih elemenata u krajoliku. THIELE (1977) ističe da je ova vrsta više termofilna, te joj očito odgovaraju više temperature na istraživanim šumskim rubovima. Moguće da su više temperature važne za razvoj njihovih ličinki, koje su u velikom broju nađene na otvorenoj prosjeci

naftovoda ili za potpun razvojni ciklus ova vrsta na višim nadmorskim visinama treba oba tipa staništa (ARNDT, usmeno priopćenje). Također, ova velika vrsta je predator koji naseljava tla bogata puževima, koji mogu biti osobito brojni iznad vapnenačkih tala (kao što je i u ovom istraživanju) zbog procesa kalcifikacije (TURIN i sur. 2003). Tijekom izolacije je primijećena znatno veća količina dostupnog plijena na šumskim rubovima (poput puževa, gujavica, stonoga, dvojenoga, ličinaka drugih kornjaša, itd.). Na istim rubovima je također izražena i dominacija drugih predatora, kao što su rovke (STARČEVIĆ i sur. 2011). Očito je da linearni elementi krajolika nisu samo značajni za migraciju ptica (GILL 1995), već mogu utjecati i na kretanje i ponašanje trčaka (NOORDIJK i sur. 2006, RIECKEN i RATHS 1996).

Vrsta *Abax carinatus* je šumska vrsta koja naseljava različite šumske zajednice, od nizinskih predjela do planinskih područja središnje Europe (HŮRKA 1996, WACHMANN i sur. 1995). U Hrvatskoj naseljava različite šumske zajednice, a brojnija je u šumama nizinskog i brdskog pojasa nego li u šumama gorskog pojasa (DURBEŠIĆ 1982, BRIGIĆ, neobjavljeni podaci, RUKAVINA 2009, ŠERIĆ JELASKA 2005, ŠERIĆ JELASKA i sur. 2011, VUJČIĆ-KARLO 1999). Moguće da je veća brojnost ove vrste na šumskim rubovima uvjetovana višim temperaturama.

Indikatorske vrijednosti vrsta *C. violaceus* i *T. laevicollis* su manje nego li dviju prethodnih vrsta. Vrsta *T. laevicollis* je šumska vrsta koja dolazi na šumskim rubovima i u unutrašnjosti šume, od nizinskih do planinskih predjela (HŮRKA 1996, THIELE 1977, WACHMANN i sur. 1995). Također, može naseljavati i živice uz polja (THIELE 1977). Vrsta *C. violaceus* je euritopna široko rasprostranjena europska vrsta koja naseljava različite tipove staništa, od šuma i šumskih rubova, vriština, polja, vlažnih livada do parkova i vrtova (HŮRKA 1996, THIELE 1977, TURIN i sur. 2003, WACHMANN i sur. 1995). Za ovu vrstu su MAGURA i sur. (2000) utvrdili da nema značajnu indikatorsku vrijednost duž šumsko-livadnog gradijenta, a kasnije je MOLNÁR i sur. (2001) i MAGURA (2002) na istim staništima ističu kao indikatora livade. Međutim, na temelju rezultata ovog istraživanja vrsta *C. violaceus* je pokazala pozitivna odgovor prema ekotonu (BRIGIĆ, ovo istraživanje). Najvjerojatnije je veća brojnost ove vrste na istraživanim šumskim rubovima uvjetovana većom ponudom potencijalnog plijena i većim brojem dostupnih ekoloških niša.

6.2.4.1. Postoje li trčci rubni specijalisti?

Prema dosadašnjim istraživanjima trčaka na ekotonu i šumskim rubovima očito je da je postojanje trčaka rubnih specijalista vrlo upitno (BAKER i sur. 2007, BÁLDI i KISBENDEK 1994, BEDFORD i USHER 1994, DUELLI i sur. 1990, HELIÖLÄ i sur. 2001, KOIVULA i sur. 2004, KOTZE i SAMWAYS 2001, MAGURA 2002, MÁTHÉ 2006, MOLNÁR i sur. 2001, ROUME i sur. 2011, SPENCE i sur. 1996, TABOADA i sur. 2004, BRIGIĆ; ovo istraživanje). Rubni specijalisti među trčcima nisu utvrđeni u brojnim istraživanjima u

umjerenom pojasu (BÁLDI i KISBENDEK 1994, BEDFORD i USHER 1994, DUELLI i sur. 1990, KOTZE i SAMWAYS 2001, ROUME i sur. 2011, TABOADA i sur. 2004) i sjevernijim područjima (HELIÖLÄ i sur. 2001, KOIVULA i sur. 2004, SPENCE i sur. 1996). U prethodno spomenutim publikacijama nije primijenjena indikatorska analiza vrsta, dizajn eksperimenta je različit, a pojedini radovi nisu obuhvatili oba susjedna staništa (npr. BÁLDI i KISBENDEK 1994, TABOADA i sur. 2004). Nasuprot tome, dio istraživanja u umjerenoj zoni potencijalno ukazuje na postojanje trčaka rubnih specijalista (BEDFORD i USHER 1994, BRIGIĆ, ovo istraživanje, MAGURA i sur. 2001, MAGURA 2002, MOLNÁR i sur. 2001,), a indikatorske vrijednosti kreću se od 60 pa do visokih 100% zabilježenih u ovom istraživanju. Prema DUFRÊNE i LEGENDRE (1997), 100% indikatorska vrijednost označava da je vrsta pronađena samo u određenom staništu, te da je sakupljena u svim uzorcima istraživnog staništa. Analizirajući svoje podatke, kao i podatke prethodnih istraživanja u kojima su zabilježeni trčci rubni specijalisti (BEDFORD i USHER 1994, MAGURA 2002, MAGURA i sur. 2001, MOLNÁR i sur. 2001) očit je idiosinkratičan odgovor iste vrste prema različitim i sličnim šumskim rubovima. Najbolji primjer za to nam je vrsta *Carabus violaceus* ili još bolje vrste *Aptinus bombardus*, *Pterostichus burmeisteri* i *Abax ovalis*, koje su promatrane na gotovo istom staništu u različitim godinama (MAGURA 2002, MAGURA i sur. 2001, MOLNÁR i sur. 2001). Oprečni rezultati na različitim šumskim rubovima su u skladu s RIES i sur. (2004) i RIES i SISK (2010), koji ističu kako ni za jednu vrstu ne treba očekivati da pokazuje isti odgovor prema različitim tipovima rubova. ROUME i sur. (2011) diskutiraju da je prisustvo trčaka rubnih specijalista moguće povezano s prirodnom pojavom sukcesijskih šumskih rubova u biogeografskom kontekstu, koji su omogućili evoluiranje rubnih specijalista.

Na temelju svega iznesenog, smatram da ne postoje trčci isključivi rubni specijalisti, te da njihova evolucija nije vezana ni uz biogeografski kontekst. Iako 100% vrijednost predstavlja savršenu indikaciju za određeno stanište, smatram da je nužno uzeti u obzir i širi aspekt koji uključuje biologiju i ekologiju vrste, kao i analizirati prethodne nalaze vrste, te gledati što se dešava „izvan šumsko-livadnog ruba“. U skladu s RIES i sur. (2004), smatram da trčci mogu pokazivati pozitivan, negativan i neutralan odgovor prema ekotonu ili šumskom rubu, te da ne treba etiketirati vrste kao rubne specijaliste ili rubne vrste (RIES i SISK 2010).

Pozitivan odgovor vrste prema rubu ili ekotonu može ovisiti o prisustvu emergentnih svojstava (LIDICKER 1999), kvaliteti staništa i distribuciji resursa unutar i između staništa (RIES i sur. 2004), ali i o svojevrsnoj *cost-benefit* analizi vrste jer je predacija na rubnim staništima povećana (MURCIA 1995). Emergentna svojstva za trčke su najčešće vezana uz povećanu ponudu plijena ili veći broj ekoloških niša, no također je moguće da su vezana i uz promjene u abiotičkim čimbenicima. Naime, moguće je da povećanje temperature na šumskim rubovima ima pozitivan efekt na pojedine vrste (primjer vrste

Carabus coriaceus), ali istovremeno negativan efekt na šumske specijaliste koji preferiraju hladnije i tamnije stanište, kao što je unutrašnjost šume (npr. vrsta *Platynus scrobiculatus*). Međutim, za predviđanje odgovora vrste prema šumskom rubu ili ekotonu nužno je bolje poznavati emergentna svojstva na istim staništima, kao i biologiju i ekologiju istraživanih vrsta.

6.2.5. Indikatori matriks staništa

Indikatorska analiza izdvojila je vrste *Carabus croaticus*, *Leistus nitidus*, *Platynus scrobiculatus*, *Nebria dahlii* i *Abax parallelepipedus* kao indikatore unutrašnjosti šume. Vrsta *C. croaticus* je stenotopna endemska vrsta zapadnog dijela Balkanskog poluotoka, te dolazi u Sloveniji, Hrvatskoj, Bosni i Hercegovini, Srbiji, Makedoniji i Albaniji (TURIN i sur. 2003). Prema istim autorima ova vrsta nastanjuje šume na višim nadmorskim visinama (900-2 400 m). Česta je i dominantna ili subdominantna vrsta u šumama gorskog pojasa (VUJČIĆ-KARLO 1999), posebice u zoni bukve i jele (DURBEŠIĆ 1982). Vrsta *Leistus nitidus* je šumska planinska vrsta koja je u Hrvatskoj zabilježena s malim brojem nalaza (BREGOVIĆ 1985, CSZIKI 1943). U Europi nastanjuje bukove šume (BRANDMAYR i sur. 2005, TABOADA i sur. 2004), a u malom broju se pojavljuje i na šumskim rubovima (TABOADA i sur. 2004) i planinskim livadama (GRANDCHAMP i sur. 2005). Vrsta *N. dahlii* je šumska stenotopna vrsta, osobito brojna u šumama gorskog pojasa, posebice u zoni bukve i jele na području sjevera Italije, Sloveniji i Hrvatskoj (BRANDMAYR 1981, DROVENIK 1978, DURBEŠIĆ 1982, VUJČIĆ-KARLO 1999). Vrsta *Abax parallelepipedus* je šumska vrsta koja na području središnje Europe naseljava različite tipove šuma, od hrastovih do bukovi šuma (HŮRKA 1996, THIELE 1977), a posebice je česta u bukovim šumama u Njemačkoj (LINDROTH 1992). LINDROTH (1992) navodi kako ova vrsta preferira vlažna tla i zasjenjena staništa. Nasuprot tome, istraživanje MAGURA (2002) duž šumsko-livadnog gradijenta šume hrasta i graba u Mađarskoj, pokazuje da ova vrsta naseljava različite tipove staništa, te isti autor smatra da je ova vrsta stanišni generalist.

Vrste *Amara aulica*, *A. nitida*, *A. equestris*, *Bembidion lampros*, *B. properans*, *Calathus luctuosus*, *C. melanocephalus*, *Harpalus rufipes*, *Poecilus versicolor* i *Pterostichus ovoideus* su indikatori otvorenog staništa. Vrsta *P. versicolor* je makropterna vrsta koja obitava na otvorenim sunčanim staništima, poput livada, pašnjaka, polja, oranica, ruderalnih staništa i šumskih čistina (ANDERSON i sur. 2000, HŮRKA 1996, WACHMANN i sur. 1995). Na područji Europe je češća vrsta brdskog i gorskog pojasa, nego li nizina (HŮRKA 1996, WACHMANN i sur. 1995). Vrsta *P. ovoideus* je brahiopterna vrsta indiferentna na zasjenjenje, te u Europi nastanjuje različite tipove staništa od livada do šuma (HŮRKA 1996). Vrste roda *Amara* Bonelli, 1810 su makropterne vrste koje naseljavaju različite tipove otvorenih staništa od livada, pašnjaka, ruderalnih staništa i pokrajnjih staništa uz ceste i puteve do

agrarnih područja širom Europe (ANDERSON i sur. 2000, HŮRKA 1996, LINDROTH 1992, THIELE 1977, WACHMANN i sur. 1995). Uglavnom preferiraju manje vlažna tla, a to je posebice značajno za vrstu *A. equestris* koja preferira nezasjenjena više kamenita tla (LINDROTH 1992). Vrste roda *Bembidion* Latreille, 1802 su malene vrste koje mogu brzo kolonizirati otvorena staništa, bilo aktivnim letom ili vjetrom (MOSSAKOWSKI i sur. 1990). Vrste *Bembidion lampros*, *B. properans* i *B. brunnicornes* preferiraju umjereno vlažna do suha tla (ANDERSON i sur. 2000), a na području Europe nastanjuju nezasjenjena staništa livada, travnjaka i polja (HŮRKA 1996). Vrste roda *Calathus* Bonelli, 1810 su brahpterne i preferiraju sunčana nezasjenjena staništa (HŮRKA 1996, LINDROTH 1992). Nastanjuju livade i polja, od nizina do planinskih područja Europe (HŮRKA 1996, LINDROTH 1992, WACHMANN i sur. 1995). Vrsta *C. luctuosus* zabilježena je po prvi put za faunu trčaka Hrvatske (preliminarni popis VUJČIĆ-KARLO i BRIGIĆ, neobjavljeni podaci). Vrsta *H. rufipes* je ubikvist i široko rasprostranjena vrsta koja naseljava polja, oranice, livade, pašnjake, ruderalna staništa i šumske rubove širom Europe (ANDERSON i sur. 2000, HŮRKA 1996, WACHMANN i sur. 1995).

6.2.6. Implikacije za zaštitu

Šumski rubovi ne utječu značajno na vrste šumske generaliste, poput vrsta *Abax ovalis*, *Pterostichus burmeisteri* i *Aptinus bombardae*, te iste vrste mogu imati stabilne populacije i na šumskim rubovima, koji su znatno degradirani utjecajem čovjeka. Ovakav rezultat implicira da šumski rubovi mogu djelovati kao „izvori“ (PULLIAM, 1988) ili „stepping stones“ (DEN BOER 1970) za lokalne disperzivne procese, posebice šumskih generalista. Također, rubovi mogu biti i staništa na koje se povlače trčci nakon košnje na prosjekama dalekovoda i naftovoda. Međutim, šumski rubovi imaju izrazito negativan utjecaj na vrste šumske specijaliste, poput vrsta *Carabus croaticus*, *Nebria dahlii*, *Platynus scrobiculatus* i *Pterostichus variolatus*. Očito je da su ove vrste puno osjetljivije, te se njihova brojnost drastično smanjuje ili iste vrste u potpunosti nestaju sa istraživanih šumskih rubova. Zanimljivo je istaknuti kako ni naizgled povoljniji okolišni uvjeti (prvenstveno visina vegetacije, zasjenjenost sklopa i kvaliteta tla) na sukcesijskom šumskom rubu u odnosu na oštri šumski rub nisu pružili povoljne uvjete za ove vrste. Nadalje, mjereni okolišni čimbenici se značajno ne razlikuju između oštrog i sukcesijskog ruba, što ukazuje kako je regeneracijsko vrijeme (nešto više od 20 godina) prekratko da bi podržalo tipičnu faunu trčaka unutrašnjosti šume. Time nije potvrđena početna hipoteza istraživanja, prema kojoj je fauna sukcesijskog ruba znatno sličnija fauni unutrašnjosti šume nego li fauni oštrog šumskog ruba. Fauna sukcesijskog šumskog ruba se sastoji iz osiromašene faune trčaka unutrašnjosti šume (pri čemu dominiraju vrste šumski generalisti) i vrsta otvorenih staništa koje su kolonizirale ovo područje nakon sječe. Također, antropogeni utjecaj je i

dalje prisutan na prosjekama ispod dalekovoda, koje se sijeku u prosjeku svakih 10-tak do 15-tak godina (ŠPÖRER, usmeno priopćenje).

Fragmentacija šumskih staništa značajno utječe na povećanje površine ruba i smanjenje površine fragmenta (SAUNDERS i sur. 1991), što drastično utječe na smanjenje brojnih životinjskih vrsta (HILTY i sur. 2006), pa tako i trčaka (RAINIO i NIEMELÄ 2003). Trčci šumski specijalisti su osobito osjetljivi na takve promjene, te mogu u potpunosti nestati iz malih šumskih fragmenata (NIEMELÄ i sur. 1988). Međutim, treba imati na umu da su istraživani šumski rubovi sastavnice kontinuiranog šumskog matriksa dinarskih bukovo-jelovih šuma, te da iste šume nisu fragmentirane. Takav kontinuum stabilnog šumskog matriksa pruža istim vrstama povoljne mikroklimatske uvjete i mogućnost rasprostiranja u unutrašnjost šume. Stoga smatram da šumski specijalisti nisu ugroženi na ovim staništima. Međutim, očigledno je da u „ovoj priči“ postoje i dobitnici (šumski generalisti, pojedine velike vrste trčaka poput vrste *C. coriaceus*) i gubitnici (šumski specijalisti).

6.2.7. Dinamika vegetacije i zajednice trčaka

Usporedimo li rezultate istraživanja na šumskim rubovima s rezultatima na ekotonu (BRIGIĆ, ovo istraživanje), možemo zaključiti kako postoje značajne razlike u biocenološkim značajkama zajednice trčaka (poput raznolikosti, broja vrsta i brojnosti jedinki), sličnosti između zajednica trčaka i dominaciji vrsta trčaka, te abiotičkim čimbenicima (npr. temperatura i vlage tla, otvorenost sklopa, itd.). Očito je da rubni efekt ima značajan utjecaj na raznolikost vrsta, sastav i strukturu zajednice trčaka, što su pokazala i dosadašnja istraživanja trčaka na rubovima (npr. MAGURA 2002, MÁTHÉ 2006, MOLNÁR i sur. 2001). Međutim, ovo istraživanje ukazuje kako starost šumskog ruba može utjecati na varijabilnost rubnog efekta, što je u skladu s rezultatima LAURANCEA i sur. (2007). Istraživani šumski rubovi značajno se razlikuju prema vremenu nastanka (nedavni, zatvoreni, uklopljeni), a samim time i prema fizionomiji, te posredno prema mikroklimatskim prilikama i promjenama na staništu (npr. degradacija tla). Klimatski uvjeti na šumskim rubovima umjerenog pojasa pod snažnim su utjecajem ruba i stadija sukcesije (c.f. MATLACK 1994). Prema MATLACK (1994), jačina rubnog efekta se smanjuje s napredovanjem procesa sukcesije (odnosno vremenom regeneracije) i manjim kontrastom između staništa (npr. visina vegetacije). Nadalje, KAPOŠ i sur. (1997) ističu da promjene u okolišnim čimbenicima na novonastalim rubovima nestaju, ili postaju kompleksnije, kako napreduje proces sukcesije. Dakle, očito je da promjene u vegetaciji utječu na mikroklimatske uvjete na staništu, a posredno i na faunu trčaka koja obitava na šumskim rubovima. Do sličnih opažanja u odnosu na zajednice trčaka dolaze i BAKER i sur. (2007). Uklopljeni šumski rubovi predstavljaju svojevrsan tampon, omogućuju stabilne mikroklimatske uvjete, te šumske vrste trčaka (specijalisti i generalisti)

dolaze u velikom broju u području ekotona. Nasuprot tome, mikroklimatske prilike su na vremenski mlađim rubovima znatno nestabilnije, na što ukazuju i koeficijenti varijacije mjerenih okolišnih čimbenika. Ista staništa su strukturno otvorena i jako permeabilna, te podložna kolonizaciji vrsta otvorenih staništa, što je uvjetovalo veću raznolikost na nedavnim i sukcesijskim šumskim rubovima.

Razumijevanje funkcionalne uloge šumskih rubova u krajoliku je od osobitog značaja zbog sve većeg antropogenog pritiska na šumska staništa širom svijeta. Istraživanja zajednice trčaka su još uvijek malobrojna da bi se mogao pretpostaviti odgovor vrsta trčaka prema različitim rubovima u krajoliku (npr. BÁLDI i KISBENDEK 1994, HELIÖLÄ i sur. 2001, KOIVULA i sur. 2004, KOTZE i SAMWAYS 2001, MAGURA 2002, MÁTHÉ 2006, MOLNÁR i sur. 2001, ROUME i sur. 2011, TABOADA i sur. 2004). Poznavanje odgovora vrsta prema rubovima je ne samo od iznimnog značaja zbog efikasnih mjera zaštite, već i zbog potencijalno korisnih svojstava šumskih rubova u poljoprivredne svrhe (ROUME i sur. 2011).

6.3. Zajednice trčaka prašume i gospodarene šume

Glavni rezultati istraživanja:

- (1) Broj vrsta i brojnost jedinki trčaka su značajno veći u gospodarenoj šumi nego li u prašumi, dok je raznolikost značajno veća u prašumi.
- (2) Zajednice trčaka prašume i gospodarene šume pokazuju visok stupanj međusobne sličnosti.
- (3) Nisu detektirane značajne razlike u većini ekoloških svojstava vrsta.
- (4) Vrijednosti srednje individualne biomase trčaka bile su značajno veće u prašumi nego li u gospodarenoj šumi uslijed značajno veće brojnosti velikih vrsta trčaka (kao što su vrste *Carabus croaticus* i *C. violaceus*) u prašumi.

Prašume su iznimno rijetke na području srednje i jugoistočne Europe (LEIBUNDGUT 1983), te su istraživanja faune trčaka u istim ekosustavima izuzetno malobrojna, a rezultati istraživanja su uglavnom publicirani u sklopu ostale faune člankonožaca u prašumama (npr. CHUMAK i sur. 2005, NIȚU i sur. 2009, RIZUN i CHUMAK 2003). Na području srednje i sjeverne Europe postoji veći broj istraživanja faune trčaka u tzv. starim šumama (engl. *ancient woodlands*), čija starost iznosi oko 150 godina (ASSMANN 1999, DESENDER i sur. 1999, SROKA i FINCH 2006). Nasuprot tome, pojedina stabla u prašumi Čorkova uvala (NP Plitvička jezera) su stara oko 500 godina (MIKAC, usmeno priopćenje). Također, iste šume se nalaze unutar heterogenog krajolika, a njihova površina ponekad ne prelazi 20 ha. Stoga je komparacija rezultata često otežana i potrebno je imati na umu da nije riječ o istovjetnim tipovima staništa. Isti problem naglašavaju CHUMAK i sur. (2005) koji su uspoređivali raznolikost i brojnost člankonožaca između prašume u Ukrajini i gospodarene šume u Švicarskoj, te su imali visok stupanj autokorelacije.

6.3.1. Sastav i struktura zajednice trčaka

Istraživanje je pokazalo da je broj vrsta trčaka znatno veći u gospodarenoj dinarskoj bukovo-jelovoj šumi nego li u prašumi, što je moguće posljedica heterogenosti staništa. Prema hipotezi stanišne heterogenosti, povećanje broja staništa vodi k povećanju broja vrsta u krajoliku, uslijed povećanja broja i odjeljivanja ekoloških niša (MACARTHUR i MACARTHUR 1961). U prašumi Čorkova uvala je okolna stanišna heterogenost izrazito niska (iz Slike 10 je vidljivo da su postaje u Čorkovoj uvali „*utopljene u moru šume*“) što je uvjetovalo isključenje eurivalentnih vrsta trčaka, kao i vrsta otvorenih staništa. Stanišna heterogenost je na području Ravne Gore bila znatno veća (Slika 4), a najbolji dokaz tome su sastav i struktura zajednice trčaka u gospodarenoj šumi. Naime, u gospodarenoj šumi je zabilježeno pet vrsta trčaka, slijedom: *Amara communis*, *A. nitida*, *Bembidion lampros*, *Harpalus rufipes* i *Poecilus versicolor*, čija ukupna brojnost iznosi osam jedinki, a njihov

zajednički udio u zajednici 0,15%. Prilikom istraživanja ekotona, za većinu ovih vrsta uočen je obrnuti matriks rubni efekt, te im se brojnost značajno smanjuje idući od ekotona prema unutrašnjosti šume. To su vrste otvorenih staništa koje mogu letjeti (HŮRKA 1996, LINDROTH 1992, THIELE 1977, WACHMANN i sur. 1995), te su u šumu imigrirale s obližnjih otvorenih staništa. Prema ARNDT (2003) vrste otvorenih staništa mogu letjeti kroz šumu tražeći nova povoljna staništa koja mogu naseliti. Izuzetno su efikasni kolonizatori nedavnih, čak i malih progala, nastalih selektivnom sječom (KOIVULA i NIEMELÄ 2003, ULYSHEN i sur. 2006), čistom sječom (KOIVULA i sur. 2002) ili prirodnim poremećajima, npr. vjetrom (BOUGET 2003). Zanimljivo je istaknuti kako je prve jedinke vrsta otvorenih staništa moguće naći mjesec dana nakon sječe šume (KOIVULA i NIEMELÄ 2003). Kolonizacijski uspjeh ovih vrsta često je poboljšan šumskim putevima, koji imaju funkciju koridora i pospešuju kolonizaciju novih nezasjenjenih staništa (KOIVULA i NIEMELÄ 2003). U sastavu zajednice trčaka šume, vrste otvorenih staništa najčešće pripadaju skupini akcidentalnih i subrecedentnih vrsta, posebice ako je riječ o većim šumskim kompleksima (SKŁODOWSKI 2004), a sličan trend je opažen i u ovom istraživanju. Međutim, u malim šumskim fragmentima s povećanom površinom ruba se broj vrsta i brojnost jedinki vrsta otvorenih staništa može znatno povećati, što ukazuje na poremećaj na staništu (NIEMELÄ i sur. 1993, 2007).

Broj vrsta i raznolikost trčaka bili su veći u gospodarenim šumama u odnosu na prirodne listopadne šume u Belgiji (DESENDER i sur. 1999), a slične rezultate su pokazala istraživanja kornjaša u Finskoj (VÄISÄNEN i sur. 1993). Međutim, u oba slučaja je fauna rijetkih stenotopnih šumskih vrsta bila osiromašena u gospodarenim šumama, a slično pokazuju i istraživanja u Njemačkoj (ASSMANN 1999). RILEY i BROWNE (2011) su također utvrdili veći broj vrsta trčaka u dobno mlađim listopadnim šumama nego li u šumama starim preko 150 godina na području Sjeverne Amerike. Isti trend je opažen i u borealnim šumama u Kanadi (MIDDLETON i MERRIAM 1985). Nasuprot tome, opsežno istraživanje različitih šumskih zajednica u Białowieża šumi u Poljskoj je pokazalo da se broj vrsta trčaka značajno ne razlikuje između prašume i sukcesijskih stadija različite starosti nastalih uslijed čiste sječe (SKŁODOWSKI 2006). Isti trend je zabilježen i u acidofilnim šumama hrasta kitnjaka i obične breze u sjeverozapadnoj Njemačkoj (ASSMANN 1999), te između prašuma Ukrajine i gospodarenih šuma u Švicarskoj (CHUMAK i sur. 2005).

Brojnost jedinki trčaka bila je znatno veća u gospodarenoj šumi nego li u prašumi, a glavni uzrok tome jest brojnost vrste *Nebria dahlii*. Naime, u gospodarenoj šumi je ulovljena 3 781 jedinka (67,1% ukupnog ulova u gospodarenoj šumi), a u prašumi 942 jedinke iste vrste (38,8% ukupnog ulova u prašumi). Koliko je omjer brojnosti između prašume i gospodarene šume pod izrazitim utjecajem dominacije ove vrste, pokazuje činjenica da ukoliko ovu vrstu isključimo iz analize, tada se brojnost

jedinki između gospodarene šume i prašume statistički značajno ne razlikuje (Mann Whitney U test, $U=4,00$, $p>0,05$). Vrsta *N. dahlia* je šumski specijalist koji preferira dublja šumska tla (BRANDMAYR 1981). U dosadašnjim istraživanjima zabilježena je u nizu šumskih zajednica na području Gorskog kotara, te brojnošću jedinka dominira u šumi gorskog javora i bukve (*Aceri-Fagetum subalpinum* Horv. 1938) (DURBEŠIĆ 1982, 1984, VUJČIĆ-KARLO 1999), gorskoj smrekovoj šumi (*Picetum croaticum montanum* Horvat 1950) i šumi jele s rebračom (*Blechno-Abietetum* Horvat /1938/1950) (VUJČIĆ-KARLO 1999). Zabilježena je kao dominantna vrsta u dinarskoj bukovo-jelovoj šumi (*Abieti-Fagetum prealpinodinaricum*, danas *Omphalodo-Fagetum* /Tregubov 1957/Marinček i sur. 1993) (DROVENIK 1978) i u primorskoj bukovo-jelovoj šumi s jesenskom šašikom (*Seslerio autumnalis-Fagetum* M. Wraber ex Borhidi 1963) (BRANDMAYR 1981) na području Slovenije. Prema BRANDMAYR (1981), brojčana dominacije ove vrste povezana je s načinom razmnožavanja i prilagodbom vrste na niske temperature okoliša. Međutim, zanimljivo je istaknuti kako je VUJČIĆ-KARLO (1999) tijekom dvogodišnjeg istraživanja u dinarskoj bukovo-jelovoj šumi na području Gorskog kotara zabilježila ukupno 1301 jedinku trčaka, od čega svega 23 jedinke ove vrste. Gustoća populacija ove vrste je različita u prethodno spomenutim šumama, a sličan trend pokazuju i rezultati u gospodarenoj šumi i prašumi. Mogući uzrok tome jest lokalna varijabilnost staništa (LUFF 1990, NIEMELÄ i sur. 1992).

Međutim, čak i ukoliko isključimo vrstu *N. dahlia* iz analize, brojnost jedinki trčaka je i dalje veća u gospodarenoj šumi (1 862 jedinke) nego li u prašumi (1 484 jedinke). Iako ovi rezultati nisu statistički značajni, u skladu su s dosadašnjim istraživanjima prema kojima je brojnost jedinki trčaka bila veća u srednje dobnim šumskim sastojinama (KOIVULA i sur. 2002, RILEY i BROWNE 2011, SPENCE i sur. 1996). Također, na brojnost jedinki, kao i na broj vrsta, mogla je utjecati i veća količina listinca u prašumi koja je uočena tijekom terenskih istraživanja. Nadalje, na povećanu količinu listinca ukazuje i niža pH vrijednost tla u prašumi, što je najvjerojatnije posljedica veće koncentracije huminskih kiselina u tlu (BARDGETT 2007). GUILLEMAIN i sur. (1997) su pokazali da povećanje sloja listinca utječe na smanjenje brojnosti jedinki i broja vrsta trčaka. Na dijelovima staništa gdje je sloj listinca bio dublji, vrste trčaka tzv. ubikvisti su postali manje brojni i naposljetku nestali iz zajednice u kojoj su opstale samo šumske vrste trčaka. U unutrašnjosti šume, gdje je sloj listinca dubok, raznolikost sastava zajednice je smanjena jer većina stanišnih generalista, vrsta koje pokazuju pozitivan odgovor prema rubu, i vrsta otvorenih staništa nestaje s takvih staništa. Također, smještaj postaja u prašumi moguće je utjecao na rezultat jer postaja koja se nalazila iznad dubokog smeđeg tla u vrtači prašume imala je gotovo dvostruko veći broj jedinki trčaka, nego li postaje smještene na plićem smeđem tlu. Na to upućuju i rezultati NMDS i CCA analiza (Slike 62 i 64), iz kojih je vidljiv međusobno više udaljen položaj postaja iz prašume.

Analiza hijerarhijskog klasteriranja je pokazala da zajednice trčaka u prašumi i gospodarenoj šumi pokazuju jako visok stupanj sličnosti, preko 63% (Slika 63). Najvjerojatniji uzrok velikoj sličnosti istraživanih šuma su klimatske promjene tijekom geološke prošlosti, posebice u Pleistocenu, koje su imale značajan utjecaj na rasprostranjenost većine europskih svojti (SCHMITT 2007). Obzirom na biogeografsku pripadnost, gotovo 30% vrsta trčaka zabilježenih u obje istraživane šume rasprostranjeno je na području Alpa i dijela Balkanskog poluotoka. Uglavnom su to šumske stenotopne vrste uskog areala, koje ne mogu letjeti, te im je mogućnost rasprostiranja ograničena. Među njima se nalaze četiri endemske vrste, a to su: *Carabus croaticus*, *C. creutzeri*, *Pterostichus variolatus carniolicus* i *Trechus croaticus*, koje su endemi Alpa i Dinarida (TURIN i sur. 2003, VUJČIĆ-KARLO i sur. 2007). Također, neke od planinskih vrsta poput, vrsta *C. creutzeri* i *C. croaticus*, imaju disjunktne areal (LÖBL i SMETANA 2003, TURIN i sur. 2003). Uski areal imaju također i druge vrste, poput vrsta *Carabus catenulatus*, *Molops piceus*, *M. striolatus*, *M. ovipennis*, *N. dahliei* i *Reicheiodes rotundipennis* (LÖBL i SMETANA 2003), a iste vrste su značajne u sastavu faune istraživanih šuma. Očito je da se fauna trčaka zapadne Hrvatske (npr. Gorski kotar, Lika, itd.) sastoji se od niza vrsta koje su rasprostranjene na području Alpa, Dinarida i dijela Balkanskog poluotoka, što je u skladu s istraživanjima VUJČIĆ-KARLO (1999) i RUKAVINA i sur. (2010). VUJČIĆ-KARLO (1999) je utvrdila iznenađujuće malu sličnost između zajednica trčaka dinarske bukovo-jelove šume (NP Risnjak) i panonske bukovo-jelove šume s vlasuljom (PP Medvednica). Prema istom istraživanju zajednica trčaka panonske bukovo-jelove šume bila je sličnija zajednici trčaka šume hrasta lužnjaka s velikom žutilovkom i rastavljenim šašem u Posavini, što je vrlo vjerojatno uvjetovano klimatskim promjenama koje su utjecale na promjenu areala vrsta.

Ukoliko isključimo slučajne vrste otvorenih staništa iz sastava faune gospodarene šume, može se uočiti kako je sastav zajednice obaju šuma prilično homogen, posebice ako ih usporedimo s drugim tipovima šuma u Hrvatskoj (npr. RUKAVINA 2009, VUJČIĆ-KARLO 1999). Obje zajednice imaju gotovo iste dominantne vrste, a razlika postoji u prisutnosti vrsta *A. bombardia* i *P. brevis*. Vrsta *A. bombardia* je u gospodarenoj šumi dominantna vrsta, dok je u prašumi ulovljena svega jedna jedinka ove vrste. Mogući razlog tome je što ova šumska vrsta brdskog i gorskog pojasa (FREUDE i sur. 2006, WACHMANN i sur. 1995) preferira rubna staništa s dubokim i rahlim tlom (VUJČIĆ-KARLO, usmeno priopćenje), a to potvrđuju i istraživanja ekotona i šumskog ruba ovog rada. Stoga je moguće da je velika gustoća sklopa i udaljenost od rubnih staništa u Čorkovoj uvali uvjetovala ovakav rezultat. Vrsta *P. brevis* je planinska vrsta rasprostranjena na području jugoistočne Europe (ĆURČIĆ i sur. 2007, FREUDE i sur. 2006, GUÉORGUIEV 2007, GUÉORGUIEV i GUÉORGUIEV 1995). Na temelju dosadašnjih istraživanja u Hrvatskoj ova vrsta naseljava i šumska i livadna staništa brdskih i planinskih područja (KOVAČEVIĆ 1956, RUCNER 1994, BRIGIĆ, ovo istraživanje). Tijekom istraživanja zabilježene su i dvije rijetke

planinske vrste: *C. irregularis* i *C. creutzeri*, koje na području Balkana naseljavaju mješovite šume (PAVIČEVIĆ i MESAROŠ 1997).

CCA analiza u kombinaciji s pretpostavljenim najznačajnijim čimbenicima okoliša dala je sličan prikaz kao i NMDS analiza (Slike 62 i 64), ali s vektorima relativnog utjecaja praćenih varijabli. CCA analiza je pokazala da su temperatura i vlaga tla važne varijable koje utječu na rasprostranjenje trčaka. SROKA i FINCH (2006) su utvrdili da vlaga ima najveći utjecaj na sastav zajednica trčaka, kako šumskih tako i široko rasprostranjenih vrsta. Mikroklimatski uvjeti u obje istraživane šume su općenito vrlo slični, a to su pokazali i mjereni okolišni čimbenici poput, temperature tla na obje mjerene dubine i otvorenosti sklopa. Vlaga tla bila je značajno viša u gospodarenoj šumi, no to je ponajprije posljedica veće količine oborina na području Gorskog kotara. Naime, prema ZANINOVIĆ i sur. (2008) prosječna godišnja količina oborina na području Ravne Gore iznosi između 2 000 i 2 500 mm, a na području Plitvičkih jezera oko 1 400 mm. U središnjem dijelu ordinacijskog prikaza smještene su ponajprije dominantne i subdominantne vrste trčaka, poput vrsta *P. burmeisteri*, *C. violaceus*, *C. attenuatus*, *A. ovalis* itd., koje naseljavaju obje istraživane šume. Većinom su to vrste šumskih generalista koje preferiraju mikroklimatske uvjete u bukovim šumama. SROKA i FINCH (2006) su opazili sličan trend za vrste trčaka šumske generaliste u starim šumama u Njemačkoj.

6.3.2. Ekološka i morfološka svojstva vrsta trčaka i vrijednosti MIB-a

Analiza ekoloških i morfoloških svojstava vrsta je pokazala da nema značajnih razlika u većini promatranih svojstava vrsta između prašume i gospodarene šume. Također, nisu zabilježene ni značajne razlike u udjelu brahipternih vrsta i jedinki između istraživanih šuma, kao ni razlike u broju i šumskih i stenovalentnih vrsta i brojnosti njihovih jedinki. Time nije potvrđena početna hipoteza koja je pretpostavila da će zbog antropogenog utjecaja u gospodarenoj šumi udio brahipternih vrsta i jedinki biti veći u prašumi. Mogući uzrok tome je visoki stupanj prirodnosti gospodarenih šuma na području Ravne Gore (MIKAC, usmeno priopćenje). Brojnost jedinki brahipternih vrsta bila je izuzetno visoka u obje istraživane šume, što je u skladu s BRANDMAYR (1981) koji ističe da brahipterne vrste dominiraju brojnošću jedinki u šumskim ekosustavima. Dosadašnja istraživanja su pokazala da trčci u heterogenom krajoliku, fragmentiranim i manje stabilnim staništima imaju veću mogućnost rasprostranjenja, tj. u takvim staništima prevladavaju makropterne ili dimorfne vrste trčaka (DE VRIES i sur. 1996, DEN BOER 1990, RIBERA i sur. 2001). Iste vrste mogu relativno brzo reagirati na novonastale promjene u okolišu. Nasuprot tome, brahipterne vrste su vrlo usko vezane s dinamičkom stabilnosti ekosustava, te preferiraju velike, kontinuirane i uvjetno rečeno trajne biotope (klimaks stadije staništa), kao što su šume (BRANDMAYR 1981). Također, njihova mogućnost rasprostranjenja je znatno

manja (DEN BOER 1990). Dosadašnja istraživanja su pokazala da šumski zahvati mogu značajno utjecati na šumske brahpterne vrste (DU BUS DE WARNAFFE i LEBRUN 2004, NIEMELÄ i sur. 2007, PIHLAJA i sur. 2006, SKŁODOWSKI 2006). Ukoliko je intenzitet promjena na staništu jači, broj vrsta i brojnost jedinki šumskih brahipternih vrsta se smanjuje, što je posebice izraženo primjenom čiste sječe (HELIÖLÄ i sur. 2001, PIHLAJA i sur. 2006, SKŁODOWSKI 2006). Međutim, čini se da preborno gospodarenje tj. selektivna sječa ima znatno manji utjecaj na sastav i strukturu faune trčaka, a slične rezultate pokazala su i druga istraživanja (ATLEGIM i sur. 1997, HUBER i BAUMGARTEN 2005, NIEMELÄ i sur. 2007).

Vrijednosti indeksa srednje individualne biomase (MIB) bile su značajno veće u prašumi, nego li u gospodarenoj šumi, čime je potvrđena hipoteza povećanja prosječne duljine tijela prema kojoj smanjenje poremećaja na staništu omogućuje ili podržava veću srednju duljinu tijela (LÖVEI i MAGURA 2006, SZYSZKO 1983). Vrijednosti MIB-a u prašumi su veće, uslijed dvostruko veće brojnosti velikih vrsta trčaka, poput vrsta *Carabus croaticus* i *C. violaceus*. Brojnost velikih vrsta trčaka raste na staništu s napredovanjem procesa sukcesije (npr. MAGURA i sur. 2002). Stoga se MIB pokazao kao dobar indikator stupnja sukcesije, a rezultati su u skladu s drugim istraživanjima npr. u bukovim šumama različite starosti (SCHREINER 2011, ŠERIĆ JELASKA i sur. 2011), borovim šumama različite starosti (SCHWERK i SZYSZKO 2007), postindustrijskim područjima (SCHWERK i SZYSZKO 2008), listopadnim šumama i sukcesijskim stadijima različite starosti nastalim čistom sječom (SKŁODOWSKI 2006) i saniranim staništima uslijed izljeva otrovnog mulja rudnika (CÁRDENAS i HIDALGO 2007). Međutim, vrijednosti MIB-a ne rastu uvijek s napretkom sukcesije, što može ovisiti o tipu šume (KWIATKOWSKI 2011, SCHWERK i SZYSZKO 2007).

6.3.3. Sezonska dinamika vrsta trčaka

Sezonska dinamika dominantnih i subdominantnih vrsta trčaka razlikuje se ovisno o vremenu razmnožavanja vrsta. Kod većine vrsta je kretanje sezonske dinamike slično u prašumi i gospodarenoj šumi. Prema vremenu razmnožavanja trčke možemo podijeliti na: proljetne vrste (razmnožavaju se u proljeće i rano ljeto te prezimljuju kao odrasli), jesenske (razmnožavaju se u jesen i prezimljuju u stadiju ličinke) i bimodalne vrste (razmnožavaju se u proljeće i u jesen, te prezimljuju u oba stadija) (THIELE 1977). Vrste *Aptinus bombardus* i *Molops striolatus* su proljetne vrste koje su najbrojnije u oba tipa šume u to doba (HŮRKA 1996, THIELE 1977, WACHMANN i sur. 1995). TURIN i sur. (2003) ističu kako je brojnost vrste *Carabus croaticus*, koja je endem zapadnog Balkana, najveća u lipnju i srpnju. Međutim, rezultati ove disertacije pokazuju da je brojnost ove vrste veća u jesen u oba tipa šume, s time da se primjećuje povećanje broja jedinki i u proljeće. VUČIĆ-KARLO (1999) je u šumama Gorskog kotara zabilježila dvije vršne vrijednosti aktivnosti ove vrste: u proljeće i jesen. Stoga se na temelju

rezultata ovog istraživanja i istraživanja VUJČIĆ-KARLO (1999) može zaključiti kako je vrsta *C. croaticus* bimodalna vrsta, a ne proljetna, što impliciraju podaci TURIN i sur. (2003). Vrste *Cychrus attenuatus*, *Carabus violaceus*, *Licinus hoffmannseggii* i *Leistus piceus* su jesenske vrste, te je njihova aktivnost najveća u tom razdoblju godine (THIELE 1977, TRAUTNER i GEIGENMÜLLER 1987, TURIN i sur. 2003, WACHMANN i sur. 1995). Vrste *Pterostichus burmeisteri*, *Abax ovalis* i *Molops piceus* imaju dvije vršne aktivnost, te pokazuju bimodalni karakter (THIELE 1977, VUJČIĆ-KARLO 1999, WACHMANN i sur. 1995). Ne postoje literaturni podaci o vremenu razmnožavanja vrsta *Platynus scrobiculatus* i *Nebria dahliei*. Prema rezultatima ovog istraživanja aktivnost vrste *P. scrobiculatus* ima dvije vršne vrijednosti (bimodalna vrsta), a isti trend je zabilježila VUJČIĆ-KARLO (1999). Vrsta *N. dahliei* je najaktivnija u jesen, te je riječ o vrsti koja prezimljuje u obliku ličinke (BRANDMAYR 1981, VUJČIĆ-KARLO 1999).

Moguće je zaključiti na osnovu Shannonovog indeksa raznolikosti (H') kako je raznolikost trčaka bila veća u prašumi nego li u gospodarenoj šumi, no bogatstvo vrsta i brojnost jedinki trčaka su pokazali suprotan trend. Iako je bogatstvo vrsta u gospodarenoj šumi zasigurno uvjetovano većom okolnom stanišnom heterogenošću, postavlja se pitanje bogatstva vrsta u stadiju klimaksa, kao što je prašuma. Na bogatstvo vrsta u prašumama umjerenog pojasa općenito se gleda kroz prizmu velike biološke raznolikosti u prašumama tropskih kišnih šuma. Dosadašnja istraživanja CHUMAK i sur. (2005) i DUELLI i sur. (2005) ukazuju da se ista paradigma ne mora nužno odnositi i na prašume umjerenog pojasa. Smatram da je nužno provesti daljnja istraživanja u prašumi koja bi trebala obuhvatiti različite razvojne faze prašume, sakupiti materijal na razini biotopa i ekotopa (*sensu* BRANDMAYR 1981), primijeniti dodatne metode lova (npr. SKŁODOWSKI 2003, 2004) i pojačati replikaciju. Također, rezultati istraživanja ukazuju na još jedan zanimljiv aspekt, a to je da preboran način gospodarenja ima mali utjecaj na faunu trčaka. Međutim, koliki je zapravo utjecaj prebornog načina gospodarenja na faunu trčaka potrebno je tek utvrditi budućim istraživanjima. Ista istraživanja trebala bi obuhvatiti veći broj gospodarenih šuma (tj. pojačati replikaciju), vidjeti što se s faunom trčaka događa neposredno nakon prebornog zahvata i pratiti trend promjena kroz duži vremenski period. Sličnost zajednice trčaka gospodarene šume i prašume je relativno visoka, međutim ona nije isključivo uvjetovana sličnim stanišnim prilikama, te je nužno sagledati širi aspekt i uzeti u obzir povijesne promjene koje su mogle utjecati na sastav faune trčaka.

7. ZAKLJUČAK

EKOTON

- Rubni efekt na uklopljenom šumskom rubu tj. ekotonu nije detektiran na biocenološkim značajkama zajednice trčaka, ali je detektiran na razini vrsta i ekološkim svojstvima vrsta trčaka, što ukazuje na potrebu preispitivanja klasične hipoteze ekotona.
- Uklopljeni šumski rub predstavlja barijeru za većinu vrsta trčaka otvorenih staništa, dok je za šumske vrste generaliste filter koji uspješno prolaze.
- Trčci nisu izbjegavali zonu ekotona, ali rubni specijalisti nisu zabilježeni, već su u zoni ekotona detektirane vrste, koje pokazuju pozitivan odgovor prema ekotonu tj. rubnom staništu.
- Okolišni čimbenici u području ekotona tj. uklopljenog šumskog ruba ne razlikuju se značajno u odnosu na unutrašnjost šume, pružajući stabilne mikroklimatske uvjete za zajednicu trčaka unutrašnjosti šume.
- Šumske vrste trčaka nisu ugrožene postojanjem zatvorenih, gustih šumskih rubova koji su uklopljeni u veliki kontinuum šumskog matriksa. Međutim, vrste otvorenih staništa su ugrožene uslijed sukcesijskih promjena na livadama, koje se očituju u širenju smreke i obrastanju livada. Ukoliko se ne poduzmu mjere zaštite, novonastale promjene utjecat će na znatno smanjenje lokalne bioraznolikosti.

ŠUMSKI RUB

- Rubni efekt je na oštrom i sukcesijskom šumskom rubu detektiran na razini zajednice trčaka, što je uvjetovano strukturom šumskih rubova, koji su više otvoreni, permeabilniji i podložniji naseljavanju vrsta otvorenih staništa.
- Nema značajne razlike u biocenološkim značajkama zajednica trčaka između oštrog i sukcesijskog šumskog ruba, jer regeneracijsko vrijeme na sukcesijskom šumskom rubu nije trajalo dovoljno dugo kako bi se omogućili stabilni mikroklimatski uvjeti za zajednice trčaka unutrašnjosti šume.
- Na šumskim rubovima su detektirane vrste koje pokazuju pozitivan odgovor prema rubu. Iste vrste preferiraju rubna staništa zbog veće količine dostupnog plijena, većeg broja ekoloških niša i povoljnijih mikroklimatskih prilika.
- Šumski rubovi ne utječu značajno na vrste šumske generaliste, koji mogu imati stabilne populacije i na šumskim rubovima, ali imaju izrazito negativan utjecaj na vrste šumske specijaliste, čija se brojnost drastično smanjuje ili iste vrste u potpunosti nestaju sa šumskih rubova.

- Zajednice trčaka na uklopljenom, oštrom i sukcesijskom šumskom rubu, su sličnije zajednici trčaka unutrašnjosti šume nego li zajednici livade. Stupanj sličnosti u zajednicama trčaka između uklopljenog šumskog ruba i unutrašnjosti šume je veći nego li stupanj sličnosti između ostalih šumskih rubova i unutrašnjosti šume, a glavni razlog tome su slične mikroklimatske prilike na uklopljenom šumskom rubu u odnosu na unutrašnjost šume.
- Fizionomija šumskih rubova ima ključnu ulogu na strukturiranje zajednice trčaka u području ekotona i šumskih rubova. Ona izravno utječe na mikroklimatske prilike na staništu, a posredno i na faunu trčaka.
- Iako je fauna trčaka u pojedinim dijelovima Hrvatske istraživana sustavno i u više navrata (kao na području Gorskog kotara), očito je moguće očekivati nalaze novih vrsta trčaka za faunu Hrvatske, posebice na otvorenim staništima koja su općenito do sada manje istraživana.

PRAŠUMA I GOSPODARENA ŠUMA

- Heterogenost okolnog staništa je utjecala na povećanje bogatstva vrsta trčaka u gospodarenoj šumi, a rezultati impliciraju da se paradigma bogatstva vrsta svojstvena tropskim prašumama ne mora nužno odnositi i na prašume umjerenog pojasa.
- Zajednice trčaka prašume i gospodarene šume pokazuju visok stupanj međusobne sličnosti što je prvenstveno uvjetovano klimatskim promjenama tijekom geološke prošlosti koje su utjecale na rasprostranjenost vrsta.
- U prašumi prevladavaju veće vrste trčaka (kao što su vrste *Carabus croaticus* i *C. violaceus*), koje su utjecale i na povećanje vrijednosti srednje individualne biomase trčaka.
- Rezultati istraživanja impliciraju da preboran način gospodarenja ima mali utjecaj na faunu trčaka. Međutim, koliki je zapravo utjecaj prebornog načina gospodarenja na faunu trčaka potrebno je tek utvrditi budućim istraživanjima.

8. LITERATURA

- ADIS J (1979) Problems in interpreting arthropod sampling with pitfall traps. *Zoologischer Anzeiger* 202: 177-184.
- ALEGRO A (2000) Skripta za ekologiju bilja. Prirodoslovno-matematički fakultet Sveučilišta u Zagrebu, Zagreb.
- ALLAN BF, KEESING F, OSTFELD RS (2003) Effect of forest fragmentation on Lyme disease risk. *Conservation Biology* 17: 267-272.
- ALTHOFF GH, HOCKMAN P, KLENNER M, NIEHEUS FJ, WEBER F (1994) Dependence of running activity and net reproduction in *Carabus auronitens* on temperature. U: Desender K, Dufrêne M, Loreau M, Luff M, Maelfait JP (ur) *Carabid beetles: ecology and evolution*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, 95-100.
- ANDERSON R, MCFERRAN D, CAMERON A (2000) *The Ground Beetles of Northern Ireland*. Ulster Museum, Dublin.
- ANDORKÓ R, KÁDÁR F (2006) Carabid beetle (Coleoptera: Carabidae) communities in a woodland habitat in Hungary. *Entomologica Fennica* 17(3): 221-228.
- ANDRÉN H (1992) Corvid density and nest predation in relation to forest fragmentation: a landscape perspective. *Ecology* 73: 794-804.
- ANIĆ I, MIKAC S (2008) Struktura, tekstura i pomlađivanje dinarske bukovo-jelove prašume Čorkova uvala. *Šumarski list* 132(11-12): 505-515.
- APFELBECK V (1904) *Die Käferfauna des Balkanhalbinsel, mit Berücksichtigung Klein-Asiens und der Insel Kreta*. I Band. R. Friedländer und Sohn Verlag, Berlin.
- ARMAND AD (1992) Sharp and gradual mountain timberlines as a result of species interactions. U: HANSEN AJ, DI CASTRI F (ur) *Landscape boundaries: consequences for biotic diversity and ecological flows*. Springer Verlag, New York, 360-378.
- ARNDT E (2003) Ground beetles (Coleoptera: Carabidae) as a CROWN beetles in a Central European flood plain forest. *DIAS* 114: 17-24.
- 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.
- ATIENZA JC, FARINOS GP, ZABALLOS JP (1996) Role of temperature in habitat selection and activity patterns in the ground beetle *Angoleus nitidus*. *Pedobiologia* 40: 240-250.
- ATLEGIM O, SJÖBERG K, BALL JP (1997) Forestry effects on a boreal ground beetle community in spring: selective logging and clear-cutting compared. *Entomologica Fennica* 8: 19-26.
- BAARS MA (1979) Catches in pitfall traps in relation to mean densities of carabid beetles. *Oecologia* 41: 25-46.
- BAKER SC, BARMUTA LA, MCQUILLAN PB, RICHARDSON AMM (2007) Estimating edge effects on ground-dwelling beetles at clear felled non-riparian stand edges in Tasmanian wet eucalypt forest. *Forest Ecology and Management* 239(1-3): 92-101.

- BARBER HS (1931) Traps for cave-inhabiting insects. *Journal of the Elisha Mitchell Scientific Society* 46: 259-266.
- BARDGETT R (2007) *The biology of soil, a community and ecosystem approach*. Oxford University Press, New York.
- BÁLDI A, KISBENDEK T (1994) Comparative analysis of edge effect on bird and beetle communities. *Acta Zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae* 40: 1-14.
- BEDFORD SE, USHER MB (1994) Distribution of arthropod species across the margins of farm woodlands. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 48: 295-305.
- BEECHER WJ (1942) *Nesting birds and the vegetation substrate*. Chicago Ornithological Society, Chicago.
- BESTELMEYER BT, AGOSTI D, ALONSO LE, BRANDÃO CRF, BROWN WL Jr, DELABIE JHC, ROGERIO S (2000) Field techniques for the study of ground-dwelling ants: an overview, description, and evaluation. U: Wilson DE (ur) *Ants. Standard methods for measuring and monitoring biodiversity*, Smithsonian Institution Press, Washington D.C., 122-144.
- BEZDĚK A, JAROŠ J, SPITZER K (2006) Spatial distribution of ground beetles (Coleoptera: Carabidae) and moths (Lepidoptera) in the Mrtvý luh bog, Šumava Mts. (Central Europe): a test of habitat island community. *Biodiversity and Conservation* 15: 395-409.
- BLAKE S, FOSTER GN, EYRE MD, LUFF ML (1994) Effects of habitat type and grassland management practices on the body size distribution of carabid beetles. *Pedobiologia* 38: 502-512.
- BONACCI O, GOTTSTEIN S, ROJE-BONACCI T (2009) Negative impacts of grouting on the underground karst environment. *Ecohydrology* 4: 492-502.
- BOUGET C (2003) Short-term effect of wind throw disturbance on ground beetles communities: gap and gap size effect. *DIAS* 114: 25-40.
- BOULTON AJ, FINDLAY S, MARMONIER P, STANLEY EH, VALETT HM (1998) The functional significance of the hyporheic zone in streams and rivers. *Annual Review of Ecology and Systematics* 29: 59-81.
- BRAID MR, PANIZZI KTC (1994) The pitfall trap: a review of types and their uses for invertebrate collection. *Journal of the Alabama Academy of Science* 65(3): 171-191.
- BRANDMAYR P (1981) The main axes of the coenocline continuum from macroptery to brachyptery in carabid communities of the temperate zone. U: Brandmayr P, Den Boer PJ, Weber F (ur) *Ecology of carabids: the synthesis of field study and laboratory experiment*. University of Münster, Westphalia, 147-169.
- BRANDMAYR P, ZETTO BRANDMAYR T (1986) Phenology of ground beetles and its ecological significance in some of the main habitat types of Southern Europe. U: Den Boer PJ, Mossakowski D, Luff ML, Weber F (ur) *Carabids beetles: their adaptations and dynamics*. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart, 195-220.
- BRANDMAYR P, ZETTO T, PIZZOLOTTO R (2005) *I coleotteri carabidi per l'avalutazione ambientale e la conservazione della biodiversità*. APAT, Roma.

- BARKMAN JJ, DOING H, SEGAL S (1964) Kritische Bemerkungen und Vorschläge zur quantitativen Vegetationsanalyse. *Acta botanica Neerlandica* 13: 394-419.
- BRAUN-BLANQUET J (1964) *Pflanzensoziologie: Grundzüge der Vegetationskunde*. Verlag Eugen Ulmer, Wien-New York.
- BREGOVIĆ A (1985) Zbirka karabida Entomološkog odjela Gradskog muzeja Varaždin. *Godišnjak Gradskog muzeja Varaždin* 7: 221-248.
- BRIGIĆ A (2008) Trčci (Coleoptera, Carabidae) botaničkog rezervata "Don močvar" u Blatuši. (elaborat).
- BRIGIĆ A, VUJČIĆ-KARLO S, STANČIĆ Z, ALEGRO A, MATONIČKIN KEPČIJA R (2009) Population density and microhabitat selection in the ground beetle species *Brachinus crepitans* (Coleoptera: Carabidae). *Entomologia Generalis* 32(1): 113-126.
- BRITTINGHAM MC, TEMPLE SA (1983) Have cowbirds caused forest songbirds to decline? *BioScience* 33: 31-35.
- BRYAN KM, WRATTEN SD (1984) The responses of polyphagous predators to spatial heterogeneity: aggregation by carabid and staphylinid beetles to their cereal aphid prey. *Ecological Entomology* 9: 251-259.
- BUTTERFIELD J, LUFF ML, BAINES M, EYRE MD (1995) Carabid beetle communities as indicators of conservation potential in upland forests. *Forest Ecology and Management* 79: 63-77.
- CADENASSO ML, PICKETT STA (2001) Effects of edge structure on the flux of species into forest interiors. *Conservation Biology* 15: 91-97.
- CADENASSO ML, PICKETT STA, WEATHERS KC, JONES CG (2003a) A framework for a theory of ecological boundaries. *BioScience* 53: 750-758.
- CADENASSO ML, PICKETT STA, WEATHERS KC, BELL SS, BENNING TL, CARREIRO M, DAWSON TE (2003b) An interdisciplinary and synthetic approach to ecological boundaries. *BioScience* 53: 717-722.
- CÁRDENAS AM, HIDALGO JM (2007) Application of the Mean Individual Biomass (MIB) of ground beetles (Coleoptera, Carabidae) to assess the recovery process of the Guadiamar Green Corridor (south Iberian Peninsula). *Biodiversity and Conservation* 16: 4131-4146.
- CULVER D, PIPAN T, GOTTSTEIN S (2006) Hypotelminorheic - a unique freshwater habitat. *Subterranean Biology* 59: 1-7.
- CHASKO GG, GATES JE (1982) Avian habitat suitability along a transmission-line corridor in an oak-hickory forest region. *Wildlife Monographs* 82: 1-41.
- CHEN J, FRANKLIN JF, SPIES TA (1995) Growing-season microclimatic gradients from clearcut edges into old-growth Douglas-fir forests. *Ecological Applications* 5: 74-86.
- CHERNOV YI, MAKAROVA OL (2008) Beetles (Coleoptera) in High Arctic. U: Penev L, Erwin T, Assmann T (ur) *Back to the roots and back to the future. Towards a new synthesis between taxonomic, ecological and biogeographical approaches in carabidology*. Proceedings of the XIII European Carabidologists Meeting. Pensoft Publishers, Blagoevgrad, Sofia-Moscow, 207-240.

LITERATURA

- CHUMAK V, DUELLI P, RIZUN V, OBRIST MK, WIRZ P (2005) Arthropod biodiversity in virgin and managed forests in Central Europe. *Forest, Snow and Landscape Research* 79(1/2): 101-109.
- CLARKE KR, GORLEY RN (2006) PRIMER v6: User Manual/Tutorial. PRIMER-E, Plymouth.
- CLARKE KR, WARWICK RM (2001) Change in marine communities: an approach to statistical analysis and interpretation, ed. 2. PRIMER-E, Plymouth.
- CLEMENTS FE (1905) Research methods in ecology. University Publishing Company, Lincoln.
- COMANDINI F, VIGNA TAGLIANTI A (1990) Ground beetle communities in a Mediterranean area (Tolfa Mountains, Central Italy). U: Stork NE (ur) The role of ground beetles in ecological and environmental studies. Intercept Ltd., Andover, 171-179.
- CSIKI E (1946) Die Käferfauna des Karpaten-Beckens. I Band. Allgemeiner Teil und Caraboidea. Naturwissenschaftliche Monographien, Budapest.
- ČARNI A (2003) Vegetation of forest edges in the central part of Istria (Istria, north-western Croatia). *Natura Croatica* 12(3): 131-140.
- ČARNI A, FRANJIĆ J, ŠKVORC Ž (2002) Vegetacija grmastih šumskih rubova u Slavoniji (Hrvatska). *Šumarski list* 126(9-10): 459-468.
- ĆURČIĆ SB, BRAJKOVIĆ MM, ĆURČIĆ BPM (2007) The carabids of Serbia. Institute of Zoology, Faculty of Biology, University of Belgrade; Committee for Karst and Speleology, Serbian Academy of Sciences and Arts in Belgrade; Department of Conservation Biology, Vegetation and Landscape Ecology, Faculty of Life Sciences, University of Vienna; UNESCO MAB Committee of Serbia in Belgrade; Belgrade, Vienna.
- DAVIES KF, MARGULES CR (1998) Effects of habitat fragmentation on carabid beetles: experimental evidence. *Journal of Animal Ecology* 67: 460-471.
- DE VRIES HH (1994) Size of habitat and presence of ground beetle species. U: Desender K, Dufrêne M, Maelfait JP (ur) Carabid beetles. Ecology and evolution. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, 253-259.
- DE VRIES HH, DEN BOER PJ, VAN DIJK TS (1996) Ground beetle species in heathland fragments in relation to survival, dispersal, and habitat preference. *Oecologia* 107: 332-342.
- DEMAYNADIER PG, HUNTER ML Jr (1998) Effects of silvicultural edges on the distribution and abundance of amphibians in Maine. *Conservation Biology* 12: 340-352.
- DEN BOER PJ (1970) On the significance of dispersal power for populations of carabid beetles (Coleoptera, Carabidae). *Oecologia* 4: 1-28.
- DEN BOER PJ (1979) The individual behaviour and population dynamics of some carabid beetles in forests. *Miscellaneous Papers, LH, Wageningen* 18: 157-166.
- DEN BOER PJ (1990) Density limits and survival of local populations in 64 carabid species with different powers of dispersal. *Journal of Evolutionary Biology* 3: 19-48.
- DESENDER K, DEKONINCK W, MAES D, CREVECOEUR L, DUFRÊNE M, JACOBS M, LAMBRECHTS J, POLLET M, STASSEN E, THYS N (2008) Een nieuwe verspreidingsatlas van de Loopkevers en Zandloopkevers

- (Carabidae) in België. Instituut voor Natuur- en Bosonderzoek and Koninklijk Belgisch Instituut voor Natuurwetenschappen, Brussels.
- DESENDER K, ERVYNCK A, TACK G (1999) Beetle diversity and historical ecology of woodlands in Flanders. *Belgian Journal of Zoology* 129: 139-155.
- DESENDER K, TURIN H (1989) Loss of habitats and changes in the composition of the ground and tiger beetle fauna in four West-European countries since 1950 (Coleoptera: Carabidae, Cicindelidae). *Biological Conservation* 48: 277-294.
- DIDHAM RK (1997) The influence of edge effects and forest fragmentation on leaf litter invertebrates in Central Amazonia. U: Laurance WF, Bierregaard RO Jr (ur) *Tropical forest remnants. Ecology, management and conservation of fragmented communities*. The University of Chicago Press, Chicago, 55-70.
- DIDHAM RK, LAWTON JH (1999) Edge structure determines the magnitude of changes in microclimate and vegetation structure in tropical forest fragments. *Biotropica* 31: 17-30.
- DOMIĆ D (2009) Sezonska dinamika trčaka u Kopačkom ritu s posebnim osvrtom na vrste bioindikatore zagađenja. Magistarski rad, Odjel za Biologiju Sveučilišta Josipa Juraja Strossmayera u Osijeku, Osijek.
- DROVENIK B (1978) Cenotske, ekološke i fenološke raziskave karabidov (Carabidae-Coleoptera) v nekaterih mraziščih Trnovskega gozda (Smrečje, Smrekova draga). Doktorska naloga, Univerza v Ljubljani, VTOZD za biologijo Biotehniške Fakultete, Ljubljana.
- DROVENIK B, PEKS H (1994) *Catalogus faunae. Carabiden der Balkanländer. Coleoptera Carabidae*. Schwanfelder Coleopterologische Mitteilungen 1: 1-103.
- DU BUS DE WARNAFFE GD, LEBRUN P (2004) Effects of forest management on carabid beetles in Belgium: implications for biodiversity conservation. *Biological Conservation* 118: 219-234.
- DUELLI P, CHUMAK V, OBRIST MK, WIRZ P (2005) The biodiversity values of European virgin forests. *Forest, Snow and Landscape Research* 79(1): 91-99.
- DUELLI P, STUDER M, MARCHAND I, JAKOB S (1990) Population movements of arthropods between natural and cultivated areas. *Biological Conservation* 54: 193-207.
- DUFRENE M, LEGENDRE P (1997) Species assemblages and indicator species: the need for a flexible asymmetrical approach. *Ecological Monographs* 67: 345-366.
- DURBEŠIĆ P (1982) Fauna kornjaša (Coleoptera) šumskih zajednica Gorskog kotara. Doktorska disertacija, Prirodoslovno-matematički fakultet Sveučilišta u Zagrebu, Zagreb.
- DURBEŠIĆ P (1984) Cenološke karakteristike kornjaša u asocijaciji *Abieti-fagetum illyricum* u Gorskom kotaru, Hrvatska. *Acta entomologica Jugoslavica* 20 (1-2): 63-74.
- DURBEŠIĆ P (1986) Analiza zajednica trčaka dvaju lokaliteta u asocijaciji *Seslerio autumnalis-Fagetum* u Gorskom kotaru, Hrvatska. *Acta entomologica Jugoslavica* 22(1-2): 25-37.
- DURBEŠIĆ P (1988) *Pterostichus variolatus carniolicus* (Coleoptera, Carabidae) u šumskim zajednicama Nacionalnog parka Risnjak. Zbornik referata naučnog skupa "Minerali, stijene, izumrli i živi životinjski svijet BiH". Zemaljski muzej Bosne i Hercegovine, 509-512.

- DURBEŠIĆ P (1992) Die Carabidae und Silphidae (Coleoptera) in Waldassoziation *Blechno-Abietum* Horvat (1938) im Nationalpark Risnjak, Kroatien. 6. IUFRO-Tannensymposium: 239-242.
- DURBEŠIĆ P, VUJČIĆ-KARLO S (2001) Trčci (Coleoptera, Carabidae) u jelovim šumama u Hrvatskoj. U: Prpić B (ur) Obična jela (*Abies alba* Mill.) u Hrvatskoj. Akademija šumarskih znanosti, Zagreb, 599-605.
- DURBEŠIĆ P, VUJČIĆ-KARLO S, BUKVIĆ I (1994) Faunističko i zoogeografsko istraživanje kornjaša (Coleoptera - Insecta) šumskih zajednica Medvednice. Šumarski list 68: 85-90.
- DURBEŠIĆ P, VUJČIĆ-KARLO S, ŠERIĆ L (2000) The ground beetles (Coleoptera, Carabidae) of some of the forest communities of Lonjsko polje. Limnological reports. U: Horvatić J (ur) Hrvatsko ekološko društvo, Sveučilište u Osijeku, Osijek, 151-156.
- EKSCHMITT K, WOLTERS V, WEBER M (1997) Spiders, carabids, and staphylinids: the ecological potential of predatory macroarthropods. U: Benckiser G (ur) Fauna in soil ecosystems. Recycling processes, nutrient fluxes, and agricultural production. Marcel Dekker, New York, 307-362.
- ERDŐS L, ZALATNAI M, MORSCHHAUSER T, BÁTORI Z, KÖRMÖCZI L (2011) On the terms related to spatial ecological gradients and boundaries. Acta Biologica Szegediensis 55(2): 279-287.
- ERICSON D (1979) The interpretation of pitfall catches of *Pterostichus cupreus* and *P. melanarius* (Coleoptera, Carabidae) in cereal fields. Pedobiologia 19: 398-408.
- EYER MD, LUFF ML (1990) A preliminary classification of european grassland habitats using carabid beetles. U: Stork NE (ur) The role of ground beetles in ecological and environmental studies. Intercept Ltd., Andover, 227-243.
- EYRE MD, RUSHTON SP (1989) Quantification of conservation criteria using invertebrates. Journal of Applied Ecology 26: 159-171.
- FAGAN WF, CANTRELL RS, COSNER C (1999) How habitat edges change species interactions. American Naturalist 153: 165-182.
- FARAGALLA AA, ADAM EE (1985) Pitfall trapping of tenebrionid and carabid beetles (Coleoptera) in different habitats in the central region of Saudi Arabia. Zeitschrift für Angewandte Entomologie 99: 466-471.
- FARINA A (2006) Principles and methods in landscape ecology. Towards a science of the landscape. Springer, Dordrecht.
- FICHTER E (1941) Apparatus for the comparison of soil surface arthropod populations. Ecology 22: 338-339.
- FORMAN RTT, MOORE PN (1992) Theoretical foundations for understanding boundaries in landscape mosaics. U: Hansen AJ, di Castri F (ur) Landscape boundaries: consequences for biotic diversity and ecological flows (Ecological studies 92). Springer, New York, 236-258.
- FOURNIER E, LOREAU M (1999) Effects of newly planted hedges on ground-beetle diversity (Coleoptera, Carabidae) in an agricultural landscape. Ecography 22: 87-97.

- FOURNIER E, LOREAU M (2001) Respective roles of recent hedges and forest patch remnants in the maintenance of ground-beetle (Coleoptera: Carabidae) diversity in an agricultural landscape. *Landscape Ecology* 16: 17-32.
- FRANK JH (1991) Staphylinidae. U: Stehr FW (ur) An introduction to immature insects of North America. Kendall-Hunt, Dubuque, 341-352.
- FREUDE H, HARDE K-W, LOHSE GA, KLAUSNITZER B (2006) Die Käfer Mitteleuropas, Band 2 Adephaga 1: Carabidae (Laufkäfer). Spektrum Verlag, Heidelberg-Berlin.
- GALLÉ R, FEHÉR B (2006) Edge effect on spider assemblages. *Tiscia* 35: 37-40.
- GANGLBAUER L (1892) Die Käfer von Mitteleuropa. I. Carl Gerold's Sohn Verlag, Wien.
- GATES JE, GYSEL LW (1978) Avian nest dispersion and fledging success in field-forest ecotones. *Ecology* 59: 871-883.
- GEOPORTAL DGU (2012) <http://geoportal.dgu.hr/viewer/> (gledano: 18. rujna 2012.)
- GILL FB (1995) Ornithology (2nd ed.). W. H. Freeman and Company, New York.
- GOOGLE MAPS (2012) (<http://maps.google.com/>) (gledano: 22. ožujka 2009.)
- GOSZ JR (1991) Fundamental ecological characteristics of landscape boundaries. U: Holland MM, Naiman RJ, Risser PG (ur) Role of landscape boundaries in the management and restoration of changing environments. Chapman and Hall, New York, 8-30.
- GOSZ JR (1993) Ecotone hierarchies. *Ecological Applications* 3: 369-376.
- GOTTSTEIN S, IVKOVIĆ M, TERNJEJ I, JALŽIĆ B, KEROVEC M (2007) Environmental features and crustacean community of anchihaline hypogean waters on the Kornati islands, Croatia. *Marine Ecology: an evolutionary perspective*. 28: 24-30.
- GOTTSTEIN S, KEROVEC M, MAGUIRE I, BUKVIĆ I (1999) Ecological notes on *Austropotamobius pallipes italicus* (Faxon, 1914) (Decapoda, Astacidae) in the karstic spring of Neretva. U: Keller MM, Oidtmann B, Hoffmann R, Vogt G (ur.) Freshwater crayfish proceedings of the XIIth Symposium of the International Association of Astacology. International Association of Astacology, Augsburg, 620-628.
- GOTTSTEIN S, KRŠINIĆ F, TERNJEJ I, CUKROV N, KUTLEŠA P, JALŽIĆ B (2012) Shedding light on crustacean species diversity in the anchihaline caves of Croatia. *Natura Croatica* 1: 54-58.
- GRANDCHAMP A-C, BERGAMINI A, STOFER S, NIEMELÄ J, DUELLI P, SCHEIDEGGER C (2005) The influence of grassland management on ground beetles (Carabidae, Coleoptera) in Swiss montane meadows. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 110: 307-317.
- GREENSLADE PJM (1964) Pitfall trapping as a method for studying populations of Carabidae (Coleoptera). *Journal of Animal Ecology* 33: 301-310.
- GRIGGS RF (1938) Timberlines in the northern Rocky Mountains. *Ecology* 19: 548-564.
- GUÉORGUIEV B (2007) Annotated catalogue of the carabid beetles of Albania (Coleoptera: Carabidae). Series Faunistica 64. Pensoft Publishers, Sofia-Moscow.

- GUÉORGUIEV V, GUÉORGUIEV B (1995) Catalogue of the ground-beetles of Bulgaria (Coleoptera: Carabidae). Series faunistica 2. Pensoft Publishers, Sofia-Moscow.
- GUILLEMAIN M, LOREAU M, DAUFRESNE T (1997) Relationships between the regional distribution of carabid beetles (Coleoptera: Carabidae) and the abundance of their potential prey. *Acta Oecologica* 18: 465-483.
- HANSEN AJ, DI CASTRI F (1992) Landscape boundaries. Consequences for biotic diversity and ecological flows. Springer, New York.
- HARPER KA, MACDONALD SE, BURTON P, CHEN J, BROSOFSKY KD, SAUNDERS S, EUSKIRCHEN ES, ROBERTS D, JAITEH M, ESSEEN P-A (2005) Edge influence on forest structure and composition in fragmented landscapes. *Conservation Biology* 19(3): 768-782.
- HELIÖLÄ J, KOIVULA M, NIEMELÄ J (2001) Distribution of carabid beetles (Coleoptera, Carabidae) across a boreal forest-clearcut ecotone. *Conservation Biology* 15(2): 370-377.
- HERMY M, HONNAY O, FIRBANK L, GRASHOF-BOKDAM C, LAWESSON JE (1999) An ecological comparison between ancient and other forest plant species of Europe, and the implications for forest conservation. *Biological Conservation* 91: 9-22.
- HERTZ M (1927) Houmioita petokuoriaisten olinpaikoista. *Luonnon Ystävä* 31: 218-222.
- HEYDEMANN B (1956) Über die Bedeutung der "Formalinfallen" für die zoologische Landesforschung. *Faunistische Mitteilungen aus Norddeutschland* 6: 19-24.
- HILTY JA, LIDICKER WZ Jr, MERENLENDER AM (2006) Corridor ecology: the science and practice of linking landscapes for biodiversity conservation. Island Press, Washington D.C.
- HOLLAND JM (2002) Carabid beetles: their ecology, survival and use in agroecosystems. U: Holland JM (ur) *The agroecology of carabid beetles*. Intercept Ltd., Andover, 1-40.
- HOLLAND MM (1988) SCOPE/MAB technical consultations on landscape boundaries. U: di Castri F, HANSEN AJ, HOLLAND MM (ur) *A new look at ecotones: emerging international projects on landscape boundaries*. Special Issue 17. International Union of Biological Sciences, Paris, 47-106.
- HOLLAND MM, RISSE PG, NAIMAN RJ (1991) Ecotones. The role of landscape boundaries in the management and restoration of changing environments. Chapman and Hall, London.
- HOLLAND MM, RISSE PG (1991) The role of landscape boundaries in the management and restoration of changing environments: Introduction. U: Holland MM, Risser PG, Naiman RJ (ur) *Ecotones. The role of landscape boundaries in the management and restoration of changing environments*. Chapman and Hall, London, 1-7.
- HOLOPAINEN JK, BERGMAN T, HAUTALA E-L, OKSANEN J (1995) The ground beetle fauna (Coleoptera: Carabidae) in relation to soil properties and foliar fluoride content in spring cereals. *Pedobiologia* 39: 193-206.
- HONĚK A (1988) The effect of crop density and microclimate on pitfall trap catches of Carabidae, Staphylinidae (Coleoptera), and Lycosidae (Araneae) in cereal fields. *Pedobiologia* 32: 233-242.
- HONĚK A (1997) The effect of plant cover and weather on the activity density of ground surface arthropods in a fallow field. *Entomological research in organic agriculture* 3: 203-210.

- HONNAY O, VERHEYEN K, HERMY M (2002) Permeability of ancient forest edges for weedy plant species invasion. *Forest Ecology and Management* 161: 109-122.
- HUBER C, BAUMGARTEN M (2005) Early effects of forest regeneration with selective and small scale clear-cutting on ground beetles (Coleoptera, Carabidae) in a Norway spruce stand in Southern Bavaria (Höglwald). *Biodiversity and Conservation* 14: 1989-2007.
- HUBER Đ, JAKŠIĆ Z, FRKOVIĆ A, ŠTAHAN Ž, KUSAK J, MAJNARIĆ D, GRUBEŠIĆ M, KULIĆ B, SINDIČIĆ M, MAJIĆ SKRBINŠEK A, LAY V, LIUŠTINA M, ZEC D, LAGINJA R, FRANCETIĆ I (2008) Plan gospodarenja smeđim medvjedom u Republici Hrvatskoj. Ministarstvo regionalnog razvoja, šumarstva i vodnog gospodarstva, Zagreb.
- HUHTA E, AHO T, JANTTI A, SUORSA P, KUITUNEN M, NIKULA A, HAKKARAINEN H (2004) Forest fragmentation increases nest predation in the Eurasian Treecreeper. *Conservation Biology* 18: 148-155.
- HŮRKA K (1996) Carabidae of the Czech and Slovak Republics. Kabourek, Zlín.
- IRMLER U, HOERNES U (2003) Assignment and evaluation of ground beetle (Coleoptera: Carabidae) assemblages to sites on different scales in a grassland landscape. *Biodiversity and Conservation* 12: 1405-1419.
- JELASKA SD (2004) Analysis of canopy closure in the *Omphalodo-Fagetum* forests in Croatia using hemispherical photography. *Hacquetia* 3(2): 43-49.
- JELASKA SD (2009) Floristic and ecological characteristics of the beech-fir virgin forests in Croatia. U: Matić S, Anić I (ur) Proceedings of the scientific symposium "Virgin forest ecosystems of Dinaric karst and nature-based forest management in Croatia". Croatian Academy of Sciences and Arts, Zagreb, 91-100.
- JONSELL M, HANSSON J (2011) Logs and stumps in clearcuts support similar saproxylic beetle diversity: implications for bioenergy harvest. *Silva Fennica* 45(5): 1053-1064.
- JONSSON BG, KRUYNS N, RANIUS T (2005) Ecology of species living on dead wood - lessons for dead wood management. *Silva Fennica* 39: 289-309.
- KAPOS V, WANDELLI E, CAMARGO JL, GANADE G (1997) Edge-related changes in environment and plant responses due to forest fragmentation in central Amazonia. U: Laurance WF, Bierregaard RO Jr (ur) Tropical forest remnants. The University of Chicago Press, Chicago, 33-44.
- KEGEL B (1990) Diurnal activity of carabid beetles living on arable land. U: Stork NE (ur) The role of ground beetles in ecological and environmental studies. Intercept Ltd., Andover, 66-76.
- KHOBRAKOVA LT, SHAROVA IK (2005) Life cycles of ground beetles (Coleoptera, Carabidae) from the mountain taiga and mountain forest-steppe in the eastern Sayan. *Biological Bulletin* 32: 571-575.
- KOČA GJ (1905) Popis tvrdokrilaca (kornjaša) vinkovačke okoline. Prilog fauni Hrvatske i Slavonije. Kraljevska zemaljska tiskara, Zagreb.
- KOIVULA MJ (2001) Carabid beetles (Coleoptera, Carabidae) in boreal managed forests – meso-scale ecological patterns in relation to modern forestry. PhD Thesis, Faculty of Science, University of Helsinki, Helsinki.

- KOIVULA MJ (2002) Alternative harvesting methods and boreal carabid beetles (Coleoptera, Carabidae). *Forest Ecology and Management* 167: 103-121.
- KOIVULA MJ, HYYRYLAINEN V, SOININEN E (2004) Carabid beetles (Coleoptera, Carabidae) at forest-farmland edges in southern Finland. *Journal of Insect Conservation* 8: 297-309.
- KOIVULA MJ, KUKKONEN J, NIEMELÄ J (2002) Boreal carabid-beetle (Coleoptera, Carabidae) assemblages along the clear-cut originated succession gradient. *Biodiversity and Conservation* 11: 1269-1288.
- KOIVULA MJ, NIEMELÄ J (2003) Gap felling as a forest harvesting method in boreal forests: responses of carabid beetles (Coleoptera, Carabidae). *Ecography* 26: 179-187.
- KOIVULA MJ, PUNTTILA P, HAILA Y, NIEMELÄ J (1999) Leaf litter and the small-scale distribution of carabid beetles (Coleoptera, Carabidae) in the boreal forest. *Ecography* 22(4): 424-435.
- KOIVULA MJ (2011) Useful model organisms, indicators, or both? Ground beetles (Coleoptera, Carabidae) reflecting environmental conditions. U: Kotze DJ, Assmann T, Noordijk J, Turin H, Vermeulen R (ur) Carabid beetles as bioindicators: biogeographical, ecological and environmental studies. *ZooKeys* 100. Pensoft Publishers, Sofia-Moscow, 287-317.
- KOLASA J, ZALEWSKI M (1995) Notes on ecotone attributes and functions. *Hydrobiologia* 303: 1-7.
- KORPEL S (1995) *Die Urwälder der Westkarpaten*. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart-Jena-New York.
- KOTZE DJ, SAMWAYS MJ (1999) Invertebrate conservation at the interface between the grassland matrix and natural Afromontane forest fragments. *Biodiversity and Conservation* 8: 1339-1363.
- KOTZE DJ, SAMWAYS MJ (2001) No general edge effects for invertebrates at Afromontane forest/grassland ecotones. *Biodiversity and Conservation* 10: 443-466.
- KOVAČEVIĆ Ž (1958) Entomološka istraživanja u Nacionalnom parku "Plitvička jezera", Nacionalni park "Plitvička jezera", Zagreb, 401-408.
- KRIŽANIĆ A (2002) Fauna trčaka (Coleoptera, Carabidae) ornitološkog rezervata Krapje Đol. Diplomski rad, Prirodoslovno-matematički fakultet Sveučilišta u Zagrebu, Zagreb.
- KWIATKOWSKI A (2011) Assemblages of carabid beetles (Coleoptera, Carabidae) in humid forest habitats of different stages of succession in the Puszcza Knyszyńska Forest (northeastern Poland). U: Kotze DJ, Assmann T, Noordijk J, Turin H, Vermeulen R (ur) Carabid beetles as bioindicators: biogeographical, ecological and environmental studies. *ZooKeys* 100. Pensoft Publishers, Sofia-Moscow, 447-459.
- LAHTI DC (2001) The "edge effect on nest predation" hypothesis after twenty years. *Biological Conservation* 99: 365-374.
- LANGHOFFER A (1913) Entomobiologička opažanja hrvatske faune. *Rad JAZU* 195(53): 213-225.
- LAURANCE WF, NASCIMENTO HEM, LAURANCE SG, ANDRADE A, EWERS RM, HARMS KE, LUIZA RCC, RIBEIRO JE (2007) Habitat fragmentation, variable edge effects, and the landscape-divergence hypothesis. *PLoS ONE* 2(10): e1017.
- LEGENDRE P, LEGENDRE L (1998) Numerical ecology, 2nd English edition. Elsevier Science BV, Amsterdam.

- LEIBUNDGUT H (1983) Do close to nature forestry practices lead to economic improvement? *Forstarchiv* 54: 47-51.
- LEOPOLD A (1933) Game management. Charles Scribner's Sons, New York.
- LIDICKER WZ Jr (1999) Responses of mammals to habitat edges: an overview. *Landscape Ecology* 14: 333-433.
- LIDICKER WZ Jr, PETERSON JA (1999) Responses of small mammals to habitat edges. U: Barrett GW, PELES JD (ur) *Landscape ecology of small mammals*. Springer-Verlag, New York, 211-227.
- LINDENMAYER DB, FISCHER J (2006) Habitat fragmentation and landscape change, an ecological and conservation synthesis. Island Press, Washington D.C.
- LINDROTH CH (1992) Ground beetles (Carabidae) of Fennoscandia: a zoogeographic study. Specific knowledge regarding the species. Part 1. Smithsonian Institution Libraries and The National Science Foundation, Washington D.C.
- LOVEJOY TE, RANKIN JM, BIERGAARD RO, BROWN KS, EMMONS LH, VAN DER VOORT ME (1984) Ecosystem decay of Amazon remnants. U: Niteki NH (ur) *Extinctions*. University of Chicago Press, Chicago, 295-325.
- LÖBL I, SMETANA A (ur) (2003) *Catalogue of Palaearctic Coleoptera*, Vol. 1. Apollo Books, Stenstrup.
- LÖVEI GL, MAGURA T (2006) Body size changes in ground beetle assemblages – a reanalysis of Braun et al. (2004)'s data. *Ecological Entomology* 31: 411-414.
- LÖVEI GL, SUNDERLAND KD (1996) Ecology and behavior of ground beetles (Coleoptera: Carabidae). *Annual Review of Entomology* 41: 231-256.
- LUFF ML (1975) Some features influencing the efficiency of pitfall traps. *Oecologia* 19: 345-357.
- LUFF ML (1986) Aggregation of some Carabidae in pitfall traps. U: Den Boer PJ, Luff ML, Mossakowski D, Weber F (ur) *Carabid beetles, their adaptations and dynamics*. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart, 385-397.
- LUFF ML (1996) Use of carabids as environmental indicators in grasslands and cereals. *Annales Zoologici Fennici* 33: 185-195.
- LUFF ML (2002) Carabid assemblage organization and species composition. In: Holland J M (ur) *The agroecology of carabid beetles*. Intercept Ltd., Andover, 41-80.
- LUFF ML (2007) The Carabidae (ground beetles) of Britain and Ireland. *Handbooks for the identification of British Insects*. Royal Entomological Society, St. Albans.
- LUKA H, MARGGI W, HUBER C, GONSETH Y, NAGEL P (2009) *Coleoptera, Carabidae: ecology, atlas*. Fauna Helvetica, 24. Centre suisse de cartographie de la faune & Schweizerische Entomologische Gesellschaft, Neuchâtel.
- MACARTHUR RH, MACARTHUR JW (1961) On bird species diversity. *Ecology* 42: 594-598.

- MAELFAIT JP, DESENDER K (1990) Possibilities of short-term carabid sampling for site assessment studies. U: Stork NE (ur) The role of ground beetles in ecological and environmental studies. Intercept Ltd., Andover, 217-225.
- MAGURA T (2002) Carabids and forest edge: spatial pattern and edge effect. *Forest Ecology and Management* 157: 23-37.
- MAGURA T, ELEK Z, TÓTHMÉRÉSZ B (2002) Impacts of non-native spruce reforestation on ground beetles. *European Journal of Soil Biology* 38: 291-295.
- MAGURA T, TÓTHMÉRÉSZ B, MOLNÁR T (2000) Spatial distribution of carabids along grass-forest transects. *Acta Zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae* 46: 1-17.
- MAGURA T, TÓTHMÉRÉSZ B, MOLNÁR T (2001) Forest edge and diversity: carabids along forest-grassland transects. *Biodiversity and Conservation* 10: 287-300.
- MAGURA T, TÓTHMÉRÉSZ B, ELEK Z (2003) Diversity and composition of carabids during a forestry cycle. *Biodiversity and Conservation* 12: 73-85.
- MARTINOVIĆ J (1997) Tloznanstvo u zaštiti okoliša, priručnik za inženjere. Državna uprava za zaštitu okoliša, Zagreb.
- MATALIN AV, MAKAROV KV (2008) Life cycles in the ground-beetle tribe Pogonini (Coleptera, Carabidae) from the Lake Elton region, Russia. U: Penev L, Erwin T, Assmann T (ur) Back to the roots and back to the future. Towards a new synthesis between taxonomic, ecological and biogeographical approaches in carabidology. Proceedings of the XIII European Carabidologists Meeting. Pensoft Publishers, Sofia-Moscow, 305-324.
- MATIĆ S, SKENDEROVIĆ J (1992) Uzgajanje šuma. U: Rauš Đ (ur) Šume u Hrvatskoj. Šumarski fakultet Sveučilišta u Zagrebu i JP "Hrvatske šume", Zagreb, 81-96.
- MATLACK GR (1994) Vegetation dynamics of the forest edge-trends in space and successional time. *Journal of Ecology* 82: 113-123.
- MÁTHÉ I (2006) Forest edge and carabid diversity in a Carpathian beech forest. *Community Ecology* 7: 91-97.
- MCCUNE B, MEFFORD MJ (2011) PC-ORD. Multivariate Analysis of Ecological Data. Version 6. MjM Software. Gleneden Beach, Oregon, U.S.
- MCGEOCH MA, CHOWN SL (1998) Scaling up the value of bioindicators. *Trends in Ecology and Evolution* 13: 46-47.
- MCGEOCH MA, VAN RENSBURG BJ, BOTES A (2002) The verification and application of bioindicators: a case study of dung beetles in a savanna ecosystem. *Journal of Applied Ecology* 39: 661-672.
- MEINERS SJ, PICKETT STA (1999) Changes in community and population responses across a forest-field gradient. *Ecography* 22: 261-267.
- MELBOURNE BA (1999) Bias in the effect of habitat structure on pitfall traps: an experimental evaluation. *Australian Journal of Ecology* 24: 228-239.

- MEŠTROV M (1962) Un nouveau milieu aquatique souterrain le biotope hypotelminorheique. Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, Paris, 254: 2677-2679.
- MIDDLETON J, MERRIAM G (1985) The rationale for conservation: problems from a virgin forest. *Biological Conservation* 33: 133-145.
- MIHOČI I, VAJDIĆ M, ŠAŠIĆ M (2006) The status of the Damon Blue *Polyommatus (Agrodiaetus) damon* (Denis & Schiffermüller, 1775) (Papilionoidea: Lycaenidae, Polyommataini) in the Croatian butterfly fauna. *Natura Croatica* 15(1-2): 15-25.
- MILLS LS (1995) Edge effects and isolation: redbacked voles on forest remnants. *Conservation Biology* 9: 395-402.
- MILLS LS (1996) Fragmentation of a natural area: dynamics of isolation for small mammals on forest remnants. U: Wright RG (ur) *National parks and protected areas: their role in environmental protection*. Blackwell Science Publishers, Cambridge, 199-218.
- MLYNÁŘ Z (1977) Revision der Arten und Unterarten der Gattung *Molops* Bon. (s. str.) (Coleoptera, Carabidae). *Folia Entomologica Hungarica* 30: 3-150.
- MOLNÁR T, MAGURA T, TÓTHMÉRÉSZ B, ELEK Z (2001) Ground beetles (Carabidae) and edge effect in oak-hornbeam forest and grassland transects. *European Journal of Soil Biology* 37: 297-300.
- MORGAN JW (1998) Patterns of invasion of an urban remnant of a species-rich grassland in southeastern Australia by non-native plant species. *Journal of Vegetation Science* 9: 181-190.
- MOSSAKOWSKI D, DORMANN W (2011) A plea for using qualitative aspects in the interpretation of ecological field data as revealed by the proof of carabid beetle assemblages of a pristine salt marsh. U: Kotze DJ, Assmann T, Noordijk J, Turin H, Vermeulen R (ur) *Carabid beetles as bioindicators: biogeographical, ecological and environmental studies*. Zookeys 100. Pensoft Publishers, Sofia-Moscow, 273-286.
- MOSSAKOWSKI D, FRÄMBS H, BARO A (1990) Carabid beetles as indicators of habitat destruction caused by military tanks. U: Stork NE (ur) *The role of ground beetles in ecological and environmental studies*. Intercept Ltd., Andover, 237-243.
- MURCIA C (1995) Edge effects in fragmented forests: implications for conservation. *Trends in Ecology and Evolution* 10: 58-62.
- NAGEL TA, SVOBODA M, DIACI J (2006) Regeneration patterns after intermediate wind disturbance in an old-growth *Fagus-Abies* forest in southeastern Slovenia. *Forest Ecology and Management* 226: 268-278.
- NAIMAN RJ, HOLLAND MM, DECAMPS H, RISSER PG (1988) A new UNESCO program: research and management of land: inland water ecotones. U: di Castri F, Hansen AJ, Holland MM (ur) *A new look at ecotones: emerging international projects on landscape boundaries*. Biology International, Special Issue 17: International Union of Biological Sciences, Paris, 107-136.
- NÈVE G (1994) Influence of temperature and humidity on the activity of three *Carabus* species. U: Desender K, Dufrêne M, Loreau M, Luff M, Maelfait JP (ur) *Carabid beetles: ecology and evolution*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, 189-192.

- NIEMELÄ J (1990) Spatial distribution of carabid beetles in the southern Finnish taiga: the question of scale. U: Stork NE (ur) The role of ground beetles in ecological and environmental studies. Intercept Ltd., Andover, 143-156.
- NIEMELÄ J (1999) Management in relation to forest disturbances and dynamics. *Forest Ecology and Management* 115: 127-134.
- NIEMELÄ J (2000) Biodiversity monitoring for decision-making. *Annales Zoologici Fennici* 37: 307-317.
- NIEMELÄ J, HAILA Y, HALME E, LAHTI T, PAJUNEN T, PUNTTILA P (1988) The distribution of carabid beetles in fragments of old coniferous taiga and adjacent managed forest. *Annales Zoologici Fennici* 25: 107-119.
- NIEMELÄ J, HAILA Y, HALME E, PAJUNEN T, PUNTTILA P (1990) Diversity variation in carabid beetle assemblages in the southern Finnish taiga. *Pedobiologia* 34: 1-10.
- NIEMELÄ J, HAILA Y, HALME E, PAJUNEN T, PUNTTILA P (1992) Small-scale heterogeneity in the spatial distribution of carabid beetles in the southern Finnish taiga. *Journal of Biogeography* 19: 173-181.
- NIEMELÄ J, HAILA Y, PUNTTILA P (1996) The importance of small-scale heterogeneity in boreal forests: variation in diversity in forest-floor invertebrates across the succession gradient. *Ecography* 19: 352-368.
- NIEMELÄ J, HALME E (1992) Habitat associations of carabid beetles in fields and forests on the Åland Islands, SW Finland. *Ecography* 15: 3-11.
- NIEMELÄ J, KOIVULA M, KOTZE DJ (2007) The effects of forestry on carabid beetles (Coleoptera: Carabidae) in boreal forests. *Journal of Insect Conservation* 11: 5-18.
- NIEMELÄ J, KOTZE DJ, VENN S, PENEV L, STOYANOV I, SPENCE J, HARTLEY D, MONTES DE OCA E (2002) Carabid beetle assemblages (Coleoptera, Carabidae) across urban-rural gradients: an international comparison. *Landscape Ecology* 17: 387-401.
- NIEMELÄ J, LANGOR DW, SPENCE JR (1993) Effects of clear-cut harvesting on boreal ground beetle assemblages (Coleoptera: Carabidae) in western Canada. *Conservation Biology* 7: 551-561.
- NIEMELÄ J, SPENCE J (1999) Dynamics of local expansion by an introduced species: *Pterostichus melanarius* Ill. (Coleoptera, Carabidae) in Alberta, Canada. *Diversity and Distributions* 5: 121-127.
- NIȚU E, OLENICI N, POPA I, NAE A, BIRȘ IA (2009) Soil and saproxylic species (Coleoptera, Collembola, Araneae) in primeval forests from the northern part of South-Eastern Carpathians. *Annals of Forest Research* 52: 27-54.
- NOORDIJK J, PRINS D, DE JONGE M, VERMEULEN R (2006) Impact of a road on the movements of two ground beetle species (Coleoptera: Carabidae). *Entomologica Fennica* 17: 276-283.
- NOVAK P (1952) Kornjaši jadranskog primorja (Coleoptera). JAZU, Zagreb.
- ODUM EP (1953) *Fundamentals of ecology*. WB Saunders, Philadelphia.
- ODUM EP (1971) *Fundamentals of ecology*. WB Saunders, Philadelphia.

- PAJE F, MOSSAKOWSKI D (1984) pH-preferences and habitat selection in carabid beetles. *Oecologia* 64: 41-46.
- PASITSCHNIAK-ARTS M, MESSIER F (1998) Effects of edges and habitats on small mammals in a prairie ecosystem. *Canadian Journal of Zoology* 76: 2020-2025.
- PAVIČEVIĆ D, MESAROŠ G, OGNJANOVIĆ J, BJELIĆ-MESAROŠ J (1997) *Catalogus Faunae Jugoslaviae. Carabini of Yugoslavia and adjacent areas*. CD-ROM Encyclopaedia, Ecolibri i BIONET, Beograd.
- PEARCE JL, VENIER LA (2006) The use of ground beetles (Coleoptera: Carabidae) and spiders (Araneae) as bioindicators of sustainable forest management: a review. *Ecological Indicators* 6: 780-793.
- PETERS DPC, GOSZ JR, POCKMAN WT, SMALL EE, PARMENTER RR, COLLINS SL, MULDAVIN E (2006) Integrating patch and boundary dynamics to understand and predict biotic transitions at multiple scales. *Landscape Ecology* 21: 19-33.
- PIHLAJA M, KOIVULA M, NIEMELÄ J (2006) Responses of boreal carabid beetle assemblages (Coleoptera, Carabidae) to clear-cutting and top-soil preparation. *Forest Ecology and Management* 222: 182-190.
- PINHEIRO ERS, DUARTE EL, DIEHL E, HARTZ SM (2010) Edge effects on epigeic ant assemblages in a grassland forest mosaic in southern Brazil. *Acta Oecologica* 36: 365-371.
- PIZZOLOTTO R, BRANDMAYR P, MAZZEI A (2003) Carabid beetles in a Mediterranean region: biogeographical and ecological features. *DIAS report* 114: 243-245.
- PONTÉGNIE M, DU BUS DE WARNAFFE GD, LEBRUN P (2005) Impacts of silvicultural practices on the structure of hemi-edaphic macrofauna community. *Pedobiologia* 49: 199-210.
- PRPIĆ B (1972) Neke značajke prašume Čorkova uvala. *Šumarski list* 96(9-10): 325-333.
- PRUNNER W (2009) Carabid assemblages of various forest communities of the National Park Thayatal (northern part), Lower Austria. Diploma Thesis, University of Vienna, Vienna.
- PULLIAM HR (1988) Sources, sinks, and population regulation. *American Naturalist* 132: 652-661.
- RAINIO J, NIEMELÄ J (2003) Ground beetles (Coleoptera: Carabidae) as bioindicators. *Biodiversity and Conservation* 12: 487-506.
- RASSI P, ALANEN A, HAKALISTO S, HANSKI I, LEHIKONEN E, OHENOJA E, SIITONEN J, SUVANTOLA L, VITIKAINEN O, VÄISÄNEN R, KANERVA T, MANNERKOSKI I (2000) Suomen lajien uhanalaisuus 2000. Uhanalaisten lajien II seurantatyöryhmä. Finnish Ministry of Environment, Helsinki.
- REGENT (2006) WinSCANOPY for hemispherical image analysis - Manual. Regent Instruments Inc., Chemin Sainte-Foy, Quebec.
- RIBERA I, DOLEDEC S, DOWNIE IS, FOSTER GN (2001) Effect of land disturbance and stress on species traits of ground beetle assemblages. *Ecology* 82: 1112-1129.
- RIECKEN U, RATHS U (1996) Use of radio telemetry for studying dispersal and habitat use of *Carabus coriaceus* L. *Annales Zoologici Fennici* 33: 109-116.

- RIES L, FLETCHER RJ Jr, BATTIN J, SISK TD (2004) Ecological responses to habitat edges: mechanisms, models, and variability explained. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* 35: 491-522.
- RIES L, SISK TD (2004) A predictive model of edge effects. *Ecology* 85: 2917-2926.
- RIES L, SISK TD (2010) What is an edge species? The implications of sensitivity to habitat edges. *Oikos* 119: 1636-1642.
- RILEY KN, BROWNE RA (2011) Changes in ground beetle diversity and community composition in age structured forests (Coleoptera, Carabidae). U: Erwin T (ur) *Proceedings of a symposium honouring the careers of Ross and Joyce Bell and their contributions to scientific work. Burlington, Vermont, 12-15 June 2010. ZooKeys* 147. Pensoft Publishers, Sofia-Moscow, 601-621.
- RISSE PG (1995) The status of the science examining ecotones. *BioScience* 45: 318-325.
- RIZUN VB, CHUMAK VO (2003) Carabid beetle communities (Coleoptera, Carabidae) in virgin beech forests of the Ukrainian Carpathians. *Vestnik Zoologii* 16: 114-120.
- ROBINSON SK, THOMPSON FR, DONOVAN TM, WHITEHEAD DR, FAABROG J (1995) Regional forest fragmentation and the nesting success of migratory birds. *Science* 267(5206): 1987-1990.
- ROUME A, DECONCHAT M, RAISON L, BALENT G, OUIN A (2011) Edge effects on ground beetles at the woodlot-field interface are short-range and asymmetrical. *Agricultural and Forest Entomology* 13: 395-403.
- RÖBER H, SCHMIDT G (1949) Untersuchungen über die räumliche und biotopmässige Verteilung einheimischer Käfer (Carabidae, Silphidae, Geotrupidae, Necrophoridae). *Natur um Heimat* 9: 1-19.
- RUCNER Z (1994) Beitrag zur Entomofauna einiger Waldassoziationen Kroatiens. *Natura Croatica* 3: 1-22.
- RUKAVINA I (2009) Raznolikost trčaka (Coleoptera: Carabidae) duž visinskog gradijenta šumskih staništa Učke. Diplomski rad, Prirodoslovno-matematički fakultet Sveučilišta u Zagrebu, Zagreb.
- RUKAVINA I, MRAZOVIĆ A, KUČINIĆ M, ŠERIĆ JELASKA L (2010) Assemblage, zoogeography and endangered status of carabid beetles in forest habitats of the Učka Nature Park. *Entomologica Croatica* 14(1-2): 121-134.
- SALGADO JM, ORTUÑO VM (1998) Two new cave-dwelling beetle species (Coleoptera: Carabidae: Trechinae) of the Cantabrian karst (Spain). *The Coleopterists Bulletin* 52(4): 351-362.
- SARLÖV HERLIN I (2001) Approaches to forest edges as dynamic structures and functional concepts. *Landscape Research* 26: 27-43.
- SAUNDERS DA, HOBBS RJ, MARGULES CR (1991) Biological consequences of ecosystem fragmentation: a review. *Conservation Biology* 5: 18-32.
- SCHLOSSER-KLEKOVSKI J (1877-1879) Fauna kornjašah trojedne kraljevine, I. JAZU, Zagreb.
- SCHLOSSER-KLEKOVSKI J (1882) Dodaci k fauni kornjašah trojedne kraljevine izdanoj godine 1879. godine. *Rad JAZU* 61(1): 122-185.

- SCHMITT T (2007) Molecular biogeography of Europe: Pleistocene cycles and postglacial trends, review. *Frontiers in Zoology* 4: 1-13.
- SCHREINER A (2011) Large carabids (Coleoptera: Carabidae) prevail in ageing forests: Mean Individual Biomass and *Carabus* dominance as indicators of succession in North Rhine-Westphalian beech forests. *Angewandte Carabidologie* 9: 51-55.
- SCHWERK A, SZYSZKO J (2007) Increase of Mean Individual Biomass (MIB) of Carabidae (Coleoptera) in relation to succession in forest habitats. *Wiadomosci Entomologie* 26 (3): 195-206.
- SCHWERK A, SZYSZKO J (2008) Patterns of succession and conservation value of post-industrial areas in central Poland based on carabid fauna (Coleoptera, Carabidae). U: Penev L, Erwin T, Assmann T (ur) Back to the roots and back to the future. Towards a new synthesis between taxonomic, ecological and biogeographical approaches in carabidology. Proceedings of the XIII European Carabidologist Meeting. Pensoft, Blagoevgrad, 469-482.
- SCHWERK A, SZYSZKO J (2011) Model of succession in degraded areas based on carabid beetles (Coleoptera, Carabidae). U: Kotze DJ, Assmann T, Noordijk J, Turin H, Vermeulen R (ur) Carabid beetles as bioindicators: biogeographical, ecological and environmental studies. *ZooKeys* 100. Pensoft Publishers, Sofia-Moscow, 319-332.
- SCUDDER GGE (1998) Pitfall trapping. U: Finnamore AT (ur) The SAGE project, a workshop report on terrestrial arthropod sampling protocols for graminoid ecosystems. Prepared for the Ecological Monitoring Coordinating Office of Environment Canada. EMAN Occasional Paper Series Report, 53-56, 65-66. <http://www.cciw.ca/eman/>
- SEASTEDT TR, BOWMAN WD, CAINE TN, MCKNIGHT D, TOWNSEND A, WILLIAMS MW (2004) The landscape continuum: a model for high elevation ecosystems. *BioScience* 54: 111-121.
- SHAW MR, HARTE J (2001) Response of nitrogen cycling to simulated climate change: differential responses along a subalpine ecotone. *Global Climate Change* 7: 193-210.
- SHELFORD VE (1913) Animal communities in temperate America. The University of Chicago Press, Chicago.
- SHELFORD VE (1935) Some marine biotic communities of the Pacific coast of North America: general survey of the communities - their extent and dynamics. *Ecological Monographs* 5: 249-292.
- SHMIDA A, WILSON MV (1985) Biological determinants of species diversity. *Journal of Biogeography* 12: 1-20.
- SIITONEN J (2001) Forest management, coarse woody debris and saproxylic organisms: Fennoscandian boreal forests as an example. *Ecological Bulletins* 49: 11-42.
- SIMBERLOFF D (2001) Management of boreal forest biodiversity - A view from the outside. *Scandinavian Journal of Forest Research, Supplement* 3: 105-118.
- SINDIČIĆ M, ŠTRBENAC A, OKOVIĆ P (2010) Plan upravljanja risom u Hrvatskoj, za razdoblje od 2010. do 2015., prema razumijevanju i rješavanju ključnih pitanja u upravljanju populacijom risa u Republici Hrvatskoj. Ministarstvo kulture i Državni zavod za zaštitu prirode, Zagreb.
- SKŁODOWSKI JJW (2003) Carabid beetles in tree hole and decaying stumps of the Białowieża Primeval Forest. *Baltic Journal of Coleopterology* 3(2): 91-96.

- SKŁODOWSKI JJW (2004) The occurrence of carabids in yellow plates in the Białowieża Primeval Forest. *Baltic Journal of Coleopterology* 4 (2): 117-123.
- SKŁODOWSKI JJW (2006) Anthropogenic transformation of ground beetle assemblages (Coleoptera: Carabidae) in Białowieża Primeval Forest, Poland: from primeval forests to managed woodlands of various ages. *Entomologica Fennica* 17: 296-314.
- SŁAWSKI M, SŁAWSKA M (2000) The forest edge as a border between forest and meadow. Vegetation and Collembola communities. *Pedobiologia* 44: 442-450.
- SMITH KW (2007) The utilization of dead wood resources by woodpeckers in Britain. *Ibis* 149(2): 183-192.
- SPENCE JR, LANGOR DW, NIEMELÄ J, CARCAMO HA, CURRIE CR (1996) Northern forestry and carabids: the case for concern about old-growth species. *Annales Zoologici Fennici* 33: 173-184.
- SPENCE JR, NIEMELÄ J (1994) Sampling carabid assemblages with pitfall traps - the madness and the method. *Canadian Entomologist* 126: 881-894.
- SROKA K, FINCH OD (2006) Ground beetle diversity in ancient woodland remnants in north-western Germany (Coleoptera, Carabidae). *Journal of Insect Conservation* 10: 335-350.
- STARČEVIĆ M, MRAKOVČIĆ M, BRIGIĆ A (2011) Effects of edges on small mammals communities in Dinaric beech-fir forest. U: Denys C, Amori G, Chapuis J-L, Hutterer R, Giraudoux P, Henttonen H, Krasnov B, Kryštufek B, Lovari S, Michaux J, Palomo J, Vigne J-D, Volobouev V, Zima J (ur) Abstract volume, VIth European Congress of Mammalogy, Paris, Université Pierre et Marie Curie & Muséum National d'Histoire Naturelle, 57.
- STATSOFT INC. (2010) Statistica (Data Analysis Software System), Version 10. <http://www.statsoft.com/>
- STEVENS SM, HUSBAND TP (1998) The influence of edge on small mammals: evidence from Brazilian Atlantic forest fragments. *Biological Conservation* 85: 1-8.
- STORK NE (1987) Adaptations of arboreal carabids to life in trees. *Acta Phytopathologica et Entomologica Hungarica* 22: 273-291.
- STRAYER DL, POWER ME, FAGAN WF, PICKETT STA, BELNAP J (2003) A classification of ecological boundaries. *BioScience* 53: 723-729.
- SUNDERLAND KD (2002) Invertebrate pest control by carabids. U: Holland J M (ur) The agroecology of carabid beetles. Intercept Ltd., Andover, 165-214.
- SZYSZKO J (1983) Methods of macrofauna investigations. U: Szujewski A, Szyzsko J, Mazurs S, Perliński S (ur) The process of forest soil macrofauna formation after afforestation of farmland. Warsaw Agricultural University Press, Warsaw, 10-16.
- SZYSZKO J (1990) Planning of prophylaxis in threatened pine forest biocoenoses based on an analysis of the fauna of epigeic Carabidae. Warsaw Agricultural University Press, Warsaw.
- SZYSZKO J, VERMEULEN HJW, KLIMASZEWSKI K, ABS M, SCHWERK A (2000) Mean Individual Biomass (MIB) of ground beetles (Carabidae) as an indicator of the state of the environment. U: Brandmayr P, Lövei G, Zetto Brandmayr T, Casale A, Vigna Taglianti A (ur) Natural history and applied ecology of carabid beetles. Pensoft Publishers, Sofia-Moscow, 289-294.

- ŠERIĆ JELASKA L (2005) Fauna trčaka (Carabidae, Coleoptera) u šumskim zajednicama Medvednice. Magistrski rad, Prirodoslovno-matematički fakultet Sveučilišta u Zagrebu, Zagreb.
- ŠERIĆ JELASKA L, DURBEŠIĆ P (2009) Comparison of the body size and wing form of carabid species (Coleoptera: Carabidae) between isolated and continuous forest habitats. *Annales de la Société Entomologique de France* 45(3): 327-338.
- ŠERIĆ JELASKA L, DUMBOVIĆ V, KUČINIĆ M (2011) Carabid beetle diversity and Mean Individual Biomass in beech forests of various ages. U: Kotze DJ, Assmann T, Noordijk J, Turin H, Vermeulen R (ur) Carabid beetles as bioindicators: biogeographical, ecological and environmental Studies. *ZooKeys* 100. Pensoft Publishers, Sofia-Moscow, 393-405.
- ŠTRBENAC (ur) (2010) Plan upravljanja vukom u Hrvatskoj, za razdoblje od 2010. do 2015., prema razumijevanju i rješavanju ključnih pitanja u upravljanju populacijom vuka u Republici Hrvatskoj. Ministarstvo kulture i Državni zavod za zaštitu prirode, Zagreb.
- ŠUSTEK Z (1987) Changes in body size structure of carabid communities (Coleoptera: Carabidae) along an urbanisation gradient. *Biologia* 42: 145-156.
- ŠUSTEK Z (1994) Classification of the carabid assemblages in the floodplain forests in Moravia and Slovakia. U: Desender K, Dufrêne M, Loreau M, Luff M, Maelfait JP (ur) Carabid beetles: ecology and evolution. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, 371-376.
- TABOADA A, KOTZE DJ, SALGADO JM (2004) Carabid beetle occurrence at the edges of oak and beech forests in NW Spain. *European Journal of Entomology* 101: 555-563.
- TER BRAAK CJF, SMILAUER P (2002) CANOCO Reference Manual and CanoDraw for Windows User's Guide: Software for Canonical Community Ordination (version 4.5). Microcomputer Power, Ithaca, NY, USA.
- TER BRAAK CJF, VERDONSCHOT (1995) Canonical correspondence analysis and related multivariate methods in aquatic ecology. *Aquatic Sciences* 57(3): 255-289
- THIELE HU (1977) Carabid beetles in their environments. Springer-Verlag, Berlin.
- THOMAS CFG, HOLLAND JM, BROWN NJ (2002) The spatial distribution of carabid beetles in agricultural landscapes. U: Holland JM (ur) The agroecology of carabid beetles. Intercept Ltd., Andover, 305-344.
- THOMAS CFG, PARKINSON L, MARSHALL EJP (1998) Isolating the components of activity-density for the carabid beetle *Pterostichus melanarius* in farmland. *Oecologia* 116: 103-112.
- TIETZE F (1973) Zur Ökologie, Soziologie und Phänologie der Laufkäfer (Coleoptera, Carabidae) des Grünlandes im Süden der DDR II, 2. Teil: Die diagnostisch wichtigen Carabidenarten des untersuchten Grünlandes und ihre Verbreitungsschwerpunkte. *Hercynia N. F.* 10: 111-126.
- TISCHLER W (1949) Grundzüge der terrestrischen Tierökologie. Vieweg, Braunschweig.
- TOFT S, BILDE T (2002) Carabid diets and food value. U: Holland JM (ur) The agroecology of carabid beetles. Intercept Ltd., Andover, 81-110.

- TOPIĆ J, NIKOLIĆ T (2005) Opći uzroci ugroženosti. U: Nikolić T, Topić J (ur) Crvena knjiga vaskularne flore Republike Hrvatske. Kategorije EX, RE, CR, EN i VU. Ministarstvo kulture i Državni zavod za zaštitu prirode, Zagreb, 52-63.
- TRAUTNER J, GEIGENMÜLLER K (1987) Tiger beetles and ground beetles, illustrated key to the Cicindelidae and Carabidae of Europe. Josef Margraf, Aichtal.
- TUF IH, DEDEK P, VESELÝ M (2012) Does the diurnal activity pattern of carabid beetles depend on season, ground temperature and habitat? Archives of Biological Sciences Belgrade, 64(2): 721-732.
- TURIN H (2000) De Nederlandse loopkevers, verspreiding en oecologie (Coleoptera: Carabidae). Nederlandse Fauna 3. Nationaal Natuurhistorisch Museum Naturalis, KNNV Uitgeverij & EIS-Nederland, Leiden.
- TURIN H, PENEV I, CASALE A (2003) The genus *Carabus* in Europe. Pensoft Publishers, Sofia-Moscow.
- UETZ GW, UNZICKER JD (1976) Pitfall trapping in ecological studies of wandering spiders. Journal of Arachnology 3: 101-111.
- ULYSHEN MD, HANULA JL, HORN S, KILGO JC, MOORMAN CE (2006) The response of ground beetles (Coleoptera: Carabidae) to selection cutting in a South Carolina bottomland hardwood forest. Biodiversity and Conservation 15: 261-274.
- USHER MB, FIELD JP, BEDFORD SE (1993) Biogeography and diversity of ground-dwelling arthropods in farm woodlands. Biodiversity Letters 1: 54-62.
- VAN DER MAAREL E (1990) Ecotones and ecoclines are different. Journal of Vegetation Science 1: 135-138.
- VANCE CC, NOL E (2003) Temporal effects of selection logging on ground beetle communities in northern hardwood forests of eastern Canada. EcoScience 10: 49-56.
- VARVARA M (2005) Diversity and the main ecological requirements of the epigeic species of Carabidae (Coleoptera: Carabidae) from two types of forest ecosystems in Suceava County (Moldavia). Entomologica Romanica 10: 81-88.
- VÄISÄNEN R, BISTRÖM O, HELIÖVAARA K (1993) Sub-cortical Coleoptera in dead pines and spruces: is primeval species composition maintained in managed forests? Biodiversity and Conservation 2: 95-113.
- VUJČIĆ-KARLO S (1992) Fauna trčaka (Carabidae) i njihove cenološke karakteristike u Nacionalnom parku "Risnjak". Magistarski rad, Prirodoslovno-matematički fakultet Sveučilišta u Zagrebu, Zagreb.
- VUJČIĆ-KARLO S (1999) Faunističko - ekološka istraživanja trčaka (Carabidae) u različitim šumskim zajednicama Hrvatske. Doktorska disertacija, Prirodoslovno-matematički fakultet Sveučilišta u Zagrebu, Zagreb.
- VUJČIĆ-KARLO S, BRIGIĆ A, ŠERIĆ JELASKA L, KOKAN B, HRAŠOVEC B (2007) Crveni popis ugroženih vrsta trčaka (Coleoptera, Carabidae) u Hrvatskoj. Državni zavod za zaštitu prirode, Zagreb. (http://www.dzzp.hr/publikacije/crveni_popis_trchci.pdf)

- VUJČIĆ-KARLO S, DURBEŠIĆ P (2002) Visinska distribucija trčaka (Carabidae) na Biokovu. U: Kerovec M, Durbešić P (ur) Prirodoslovna istraživanja Biokovskog područja, II. Hrvatsko ekološko društvo, 255-265.
- VUJČIĆ-KARLO S, DURBEŠIĆ P (2004) Ground beetle (Coleoptera: Carabidae) fauna of two oak woods with two different water balances. *Acta entomologica Slovenica* 12: 139-150.
- VUKELIĆ J, MIKAC S (2010) Znanstvena analiza značajki prašuma sjevernoga Velebita i uspostavljanje monitoringa kao polazišta za praćenje promjena u šumskim staništima, posebice unutar ekološke mreže NATURA 2000. Šumarski fakultet Sveučilišta u Zagrebu, Zagreb.
- VUKELIĆ J, MIKAC S, BARIČEVIĆ D, BAKŠIĆ D, POSAVEC R (2008) Šumska staništa i šumske zajednice u Hrvatskoj, Nacionalna ekološka mreža. Državni zavod za zaštitu prirode, Zagreb.
- WACHMANN E, PLATEN R, BRANDT D (1995) Laufkäfer - Beobachtung, Lebensweise. Naturbuch Verlag, Augsburg.
- WARDLE DA (2002) Communities and ecosystems – linking aboveground and belowground components. Princeton University Press, New Jersey.
- WATLING JI, ORROCK JL (2010) Measuring edge contrast using biotic criteria helps define edge effects on the density of an invasive plant. *Landscape Ecology* 25: 69-78.
- WEATHERS K, CADENASSO ML, PICKETT STA (2001) Forest edges as nutrient and pollutant concentrators: potential synergisms between fragmentation, forest canopies, and the atmosphere. *Conservation Biology* 15: 1506-1514.
- WEAVER JE, ALBERTSON FW (1956) Grasslands of the great plains: their nature and use. Johnsen, Lincoln.
- WILCOVE DS (1985) Nest predation in forest tracts and the decline of migratory songbirds. *Ecology* 66: 1211-1214.
- WOODCOCK BA (2005) Pitfall trapping in ecological studies. U: Leather S (ur) Insect sampling in forest ecosystems. Blackwell Publishers, Oxford, 37-57.
- YARROW MM, SALTHER SN (2008) Ecological boundaries in the context of hierarchy theory. *Biosystems* 92(3): 233-244.
- YATES ED, LEVIA DF, WILLIAMS CL (2004) Recruitment of three non-native invasive plants into a fragmented forest in southern Illinois. *Forest Ecology and Management* 190: 119-130.
- YU X-D, LUO T-H, YANG J, ZHOU H-Z (2006) Distribution of ground-dwelling beetles (Coleoptera) across a forest-clearcut ecotone in Wolong Natural Reserve, southwestern China. *Insect Science* 13: 127-135.
- ZANINOVIĆ K, GAJIĆ-ČAPKA M, PERČEC TADIĆ M, VUČETIĆ M, MILKOVIĆ J, BAJIĆ A, CINDRIĆ K, CVITAN L, KATUŠIN Z, KAUCIĆ D, LIKSO T, LONČAR E, LONČAR Ž, MIHAJLOVIĆ D, PANDŽIĆ K, PATARČIĆ M, SRNEC L, VUČETIĆ V (2008) Klimatski atlas Hrvatske: 1961.-1990., 1971.-2000. Državni hidrometeorološki zavod, Zagreb.
- ZENG H, PELTOLA H, TALKKARI A, VENÄLÄINEN A, STRANDMAN H, KELLOMÄKI S, WANG K (2004) Influence of clear-cutting on the risk of wind damage at forest edges. *Forest Ecology and Management* 203: 77-88.

9. PRILOZI

Prilog 1. Bogatstvo biljnih vrsta, raznolikost i jednolikost na istraživanim staništima.

Broj vrsta biljaka	Pielouv indeks jednolikosti (J')	Shannonov indeks (H')/ bit/jed.	Simpsonov indeks ($1-\lambda$)
Prašuma			
25	0,962353896	3,097698	0,965182
33	0,970724313	3,394145	0,975000
35	0,976761563	3,472727	0,976932
30	0,970678757	3,301470	0,971634
Gospodarena šuma			
32	0,981634221	3,402085	0,975904
45	0,984216285	3,746579	0,983860
Šumski rubovi			
48	0,983194814	3,806145	0,984133
64	0,987109222	4,105272	0,988940
9	0,927680061	2,038321	0,881423
19	0,964979611	2,841324	0,954545
54	0,986418885	3,934809	0,987001
51	0,983402543	3,866567	0,986042
57	0,985044874	3,982587	0,987766
52	0,987486807	3,901801	0,986805
49	0,981989264	3,821726	0,985079
56	0,990202132	3,985912	0,987949
49	0,989060806	3,849247	0,986410
Livada			
60	0,986488851	4,039025	0,987669
44	0,990122520	3,746811	0,983607
26	0,975260523	3,177493	0,969712

Prilog 2. Vegetacijske snimke istraživanih postaja uključuju kombiniranu procjenu abundancije i pokrovnosti vrsta, a temelje se na BRAUN-BLANQUET (1964) metodi (proširena prema BARKMANU 1964). Legenda: GŠ-gospodarena šuma, r-jedna jedinka u snimci, van snimke pojavljivanje također sporadično, +2-5 jedinki u snimci, pokrovnost<5%, 1-6-50 jedinki u snimci, pokrovnost<5%, 2m->50 jedinki u snimci, pokrovnost<5%, 2-pokrovnost 5-25%, bez obzira na broj jedinki, 3-pokrovnost 26-50%, bez obzira na broj jedinki, 4-pokrovnost 51-75%, bez obzira na broj jedinki, 5-pokrovnost 76-100%, bez obzira na broj jedinki.

Vrsta/podvrsta	Prašuma					GŠ		Šumski rubovi										Livada			
sloj drveća																					
<i>Abies alba</i> Mill.	1	2	3	1	2	4	2	+	2	.	.	+	.	.	.	2	+	+	.	.	.
<i>Fagus sylvatica</i> L.	1	4	4	4	5	1	4	4	3	.	.	2	.	+	2	.	.	+	.	.	.
<i>Acer pseudoplatanus</i> L.	1	.	r	+	r	.	+	.	2	.	.	.	.	.	+	+	2	.	.	.	.
<i>Picea abies</i> (L.) Karsten	1	1	.	.	.	.	+	+	3	5	5	3	.	+	1	2	.	.	.	.	.
<i>Sorbus aucuparia</i> L.	1	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	3	.	.	.	.	.	.
<i>Corylus avellana</i> L.	1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Tilia platyphyllos</i> Scop.	1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Fraxinus excelsior</i> L.	1	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Prunus avium</i> L.	1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	r	.	.	.
<i>Salix caprea</i> L.	1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	3	.	.	.	.	.	.

sloj grmlja																					
<i>Acer pseudoplatanus</i> L.	5	r	.	r	+	.	+	1	.	+	.	+	2	+	1	2	+	+	.	.	.
<i>Abies alba</i> Mill.	5	.	.	1	+	+	1	+	+	.	.	1	.	+	2	+	+	+	.	.	.
<i>Fagus sylvatica</i> L.	4	.	.	.	+	3	2	.	+	.	.	.	+	+	+	+	+	2	.	.	.
<i>Sambucus nigra</i> L.	4	+	1	+	1	.	.	.	.	.	.	.	+	+	.	.	+	.	.	.	.
<i>Rhamnus alpinus</i> L. ssp. <i>fallax</i> (Boiss.) Maire et Petitm.	5	.	.	r	r	.	+	.	+	.	.	2	.	r	.	2	2	1	.	.	.
<i>Picea abies</i> (L.) Karsten	5	.	.	r	.	.	+	.	.	+	+	.	+	2	2	2	+	+	.	.	.
<i>Corylus avellana</i> L.	4	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	3	1	+	+	2	3	.	.	.
<i>Clematis vitalba</i> L.	4	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	1	+	+	1	1	1	.	.	.
<i>Tilia platyphyllos</i> Scop.	4	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	r	.	r	r	.	+	.	.	.
<i>Salix caprea</i> L.	4	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1	.	.	r	+	.	.	.	.
<i>Sorbus aria</i> (L.) Crantz	5	.	.	.	.	.	.	r	.	.	.	r	.	.	.	+	.	.	.	.	.
<i>Acer platanoides</i> L.	4	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Rosa canina</i> L.	4	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Betula pendula</i> Roth.	4	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	r	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Populus tremula</i> L.	4	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	r	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Acer campestre</i> L.	4	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.
<i>Ulmus glabra</i> Hudson	4	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	r	.	.	.	.	.	.
<i>Sorbus aucuparia</i> L.	5	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	+	+	+	.	.	+	.	.	.
<i>Rubus hirtus</i> Waldst. et Kit.	5	2	2	2	1	+	+	.	+	.	.	r	2	.	1	+	.	.	.	.	.
<i>Daphne mezereum</i> L.	5	.	r	.	r	+	r	.	+	.	.	r	r	.	r	.	+	+	.	.	.

Prilog 2. Vegetacijske snimke istraživanih postaja uključuju kombiniranu procjenu abundancije i pokrovnosti vrsta, a temelje se na BRAUN-BLANQUET (1964) metodi (proširena prema BARKMANU 1964). Legenda: GŠ-gospodarena šuma, r-jedna jedinka u snimci, van snimke pojavljivanje također sporadično, +2-5 jedinki u snimci, pokrovnost<5%, 1-6-50 jedinki u snimci, pokrovnost<5%, 2m->50 jedinki u snimci, pokrovnost<5%, 2-pokrovnost 5-25%, bez obzira na broj jedinki, 3-pokrovnost 26-50%, bez obzira na broj jedinki, 4-pokrovnost 51-75%, bez obzira na broj jedinki, 5-pokrovnost 76-100%, bez obzira na broj jedinki. *Nastavak tablice s prethodne stranice.*

Vrsta/podvrsta	Prašuma	GŠ	Šumski rubovi										Livada
<i>Vaccinium myrtillus</i> L.	5	. +	+ 1 . . + 1 1 + 1 . .										. . .
<i>Lonicera xylosteum</i> L.	5 . + + .	. .	 + 1 . + 1 .										. . .
<i>Lonicera nigra</i> L.	5	. +	. + . . . + . + . + +										. . .
<i>Rubus idaeus</i> L.	5	. .	. + . . . 1 . . . 1 1										. . .
<i>Daphne laureola</i> L.	5	+ .	r									r	. . .
<i>Rosa pendulina</i> L.		. .	 + . . + + . .										. . .
<i>Juniperus communis</i> L.		. .	. . r +										. . .
<i>Ribes uva-crispa</i> L.	. . 1 .	. .											. . .
<i>Senecio ovatus</i> (P.Gaertn., B.Mey. et Scherb.) Willd.		+ .											. . .
<i>Blechnum spicant</i> (L.) Roth.		+ .											. . .
<i>Euonymus latifolia</i> (L.) Mill.		. +											. . .
<i>Rosa</i> sp.		. .	. . . r										. . .
<i>Rubus</i> sp.		. .	 r . .										. . .
<i>Euonymus verrucosa</i> Scop.		. .	 + . .										. . .
<i>Berberis vulgaris</i> L.		. .	 + . .										. . .

sloj prizemnog rašća

<i>Omphalodes verna</i> Moench		1 1	2 2 . 1 1 1 2 2 2 2 1										. . .
<i>Dryopteris filix-mas</i> (L.) Schott	2 2 3 3	+ 1	. + . . 1 + + + + 1 1										. . .
<i>Galium odoratum</i> (L.) Scop.	2 1 1 1	1 1	. 1 + + . + 1										. . .
<i>Mycelis muralis</i> (L.) Dumort.	+ + 1 .	+ +	. . . + . + . + . + +										. . .
<i>Carex sylvatica</i> Huds.		+ +	. + . . + 1 + 2 1 + +										. . .
<i>Euphorbia amygdaloides</i> L.		+ .	1 + . + + + + + + . +										. . .
<i>Salvia glutinosa</i> L.	r . . .	. .	. + . . + 2 1 + + 1 +										. . .
<i>Oxalis acetosella</i> L.	. 1 1 1	1 1	. 1 . . 1 . + 1 . . .										. . .
<i>Gentiana asclepiadea</i> L.		+ .	1 1 . . 1 1 + 2 1 1 .										. . .
<i>Knautia drymeia</i> Heuff.		. .	1 + . . + + . + + . .									+ 2 +	
<i>Asarum europaeum</i> L.		. .	1 . . 1 1 + + 1 + + +										. . .
<i>Anemone nemorosa</i> L.	. . . +	1 2	+ 1 1 1 1										. . .
<i>Sanicula europaea</i> L.		1 1	. 1 . . + . + 1 . + +										. . .
<i>Mercurialis perennis</i> L.		1 .	. . . 1 2 . 1 1 2 + 1										. . .
<i>Bupthalmum salicifolium</i> L.		. .	1 . . . + . . . + + +									2 + 2	
<i>Dryopteris dilatata</i> (Hoffm.) A.Gray	+ + 1 .	. +	. + + + . . .										. . .
<i>Senecio ovatus</i> (P.Gaertn., B.Mey. et Scherb.) Willd.	+ . . .	. 1	. 1 . . . + + . . 1 +										. . .

Prilog 2. Vegetacijske snimke istraživanih postaja uključuju kombiniranu procjenu abundancije i pokrovnosti vrsta, a temelje se na BRAUN-BLANQUET (1964) metodi (proširena prema BARKMANU 1964). Legenda: GŠ-gospodarena šuma, r-jedna jedinka u snimci, van snimke pojavljivanje također sporadično, +2-5 jedinki u snimci, pokrovnost<5%, 1-6-50 jedinki u snimci, pokrovnost<5%, 2m->50 jedinki u snimci, pokrovnost<5%, 2-pokrovnost 5-25%, bez obzira na broj jedinki, 3-pokrovnost 26-50%, bez obzira na broj jedinki, 4-pokrovnost 51-75%, bez obzira na broj jedinki, 5-pokrovnost 76-100%, bez obzira na broj jedinki. *Nastavak tablice s prethodne stranice.*

Vrsta/podvrsta	Prašuma	GŠ	Šumski rubovi	Livada
<i>Aremonia agrimonoides</i> (L.) DC.	. . r .	. +	. + + . + . . + 1 . +	. . .
<i>Actaea spicata</i> L.	. . . +	. r	 + + + + +	. . .
<i>Cyclamen purpurascens</i> Mill.		. +	+ + . 1 1 1 . 1	. . .
<i>Angelica sylvestris</i> L.		. .	+ 1 . . . + . . . + +	+ 1 .
<i>Calamintha grandiflora</i> (L.) Moench		. .	. 1 . . + + + + . + +	. . .
<i>Eupatorium cannabinum</i> L.		. .	 + 2 . + 2 2 1	. . +
<i>Solidago virgaurea</i> L.		. .	 + + + 1 1 + +	. . .
<i>Hordelymus europaeus</i> (L.) Harz	+ + 1 +	. .	 1 . . + . . .	. . .
<i>Cardamine bulbifera</i> (L.) Crantz	+ + + +	. +		. + .
<i>Asplenium scolopendrium</i> L.	r + + +	. +	 +	. . .
<i>Fragaria vesca</i> L.	. r . .	. .	+ . . + . 1 . . . 1 .	+ . .
<i>Prenanthes purpurea</i> L.		. +	 + + . + + . +	. . .
<i>Dactylis glomerata</i> L.		. .	2 1 . . . + +	2 2 .
<i>Phyteuma spicatum</i> L.		. .	. + . . + . + + + . .	+ . .
<i>Athyrium filix-femina</i> (L.) Roth	+ . . +	+ +	 1 .	. . .
<i>Acer pseudoplatanus</i> L.	. r . 1	. 1	. 1	+ . .
<i>Veratrum album</i> L.	. . 2 1	+ .	2 +	. . .
<i>Acer platanoides</i> L.	. . . +	2 .	. r . r +	. . .
<i>Polystichum aculeatum</i> (L.) Roth	. . . +	. +	 + + . + .	. . .
<i>Cardamine trifolia</i> L.		1 1	 + + . +	. . .
<i>Neottia nidus-avis</i> (L.) Rich.		r .	. r . + . . 1 . . + .	. . .
<i>Polygonatum verticillatum</i> (L.) All.		. 1	+ + . + +	. . .
<i>Cirsium erisithales</i> (Jacq.) Scop.		. +	+ + . . 1 . +	. . .
<i>Veronica urticifolia</i> Jacq.		. +	 + . + + + . .	. . .
<i>Brachypodium pinnatum</i> (L.) P.Beauv.		. .	3 2 . . +	3 2 .
<i>Telekia speciosa</i> (Schreb.) Baumg.		. .	+ 2 1 +	r . .
<i>Hypericum perforatum</i> L.		. .	. 1 . . . + . . . 1 .	+ . +

Prilog 2. Vegetacijske snimke istraživanih postaja uključuju kombiniranu procjenu abundancije i pokrovnosti vrsta, a temelje se na BRAUN-BLANQUET (1964) metodi (proširena prema BARKMANU 1964). Legenda: GŠ-gospodarena šuma, r-jedna jedinka u snimci, van snimke pojavljivanje također sporadično, +2-5 jedinki u snimci, pokrovnost<5%, 1-6-50 jedinki u snimci, pokrovnost<5%, 2m->50 jedinki u snimci, pokrovnost<5%, 2-pokrovnost 5-25%, bez obzira na broj jedinki, 3-pokrovnost 26-50%, bez obzira na broj jedinki, 4-pokrovnost 51-75%, bez obzira na broj jedinki, 5-pokrovnost 76-100%, bez obzira na broj jedinki. *Nastavak tablice s prethodne stranice.*

Vrsta/podvrsta	Prašuma	GŠ	Šumski rubovi	Livada
<i>Carex digitata</i> L.		. .	 2 . 1 + + + .	
<i>Brachypodium sylvaticum</i> (Huds.) P.Beauv.		. .	 + 1 . . + 2 2	
<i>Tussilago farfara</i> L.		. .	 + . . . 1 +	. + 2
<i>Clinopodium vulgare</i> L.		. .	 + . . . + +	. + +
<i>Cardamine kitaibelii</i> Becherer	2 1 1 2	. .		
<i>Stellaria nemorum</i> L. ssp. <i>glochidiosperma</i> Murb.	2 1 1 2	. .		
<i>Geranium robertianum</i> L.	1 2 1 +	. .		
<i>Paris quadrifolia</i> L.	. . . +	+ +	. +	
<i>Lamium galeobdolon</i> (L.) L.		. +	. + . . + . +	
<i>Platanthera bifolia</i> (L.) Rich.		. r	. + . . + . +	
<i>Galium mollugo</i> L.		. .	2 +	2 2 .
<i>Potentilla erecta</i> (L.) Raeuschel		. .	2 +	2 1 .
<i>Colchicum autumnale</i> L.		. .	1 +	2 + .
<i>Heracleum sphondylium</i> L.		. .	+ r . r . +	
<i>Veronica officinalis</i> L.		. .	. + . . +	+ + .
<i>Maianthemum bifolium</i> (L.) F.W.Schmidt		. .	. . . + 1 + . . + . . .	
<i>Helleborus niger</i> L. ssp. <i>macranthus</i> (Freyn) Schiffner		. .	. . . + 1 . . . + . +	
<i>Hepatica nobilis</i> Schreber		. .	 1 . + 1 + . .	
<i>Atropa bella-donna</i> L.		. .	 r r . . + .	. . r
<i>Urtica dioica</i> L.	+ 2 2 .	. .		
<i>Myosotis sylvatica</i> Hoffm.	+ + 2 .	. .		
<i>Glechoma hirsuta</i> Waldst. et Kit.	+ + + .	. .		
<i>Cardamine carnosa</i> Waldst. et Kit.	+ + . +	. .		
<i>Solanum dulcamara</i> L.	r + . .	. .		r . . .
<i>Ruscus hypoglossum</i> L.	r r + .	. .		
<i>Abies alba</i> Mill.	. + . .	. 1	. 1	
<i>Epilobium montanum</i> L.	. + . .	. .	 + 1	
<i>Lamium orvala</i> L.		1 1	 +	

Prilog 2. Vegetacijske snimke istraživanih postaja uključuju kombiniranu procjenu abundancije i pokrovnosti vrsta, a temelje se na BRAUN-BLANQUET (1964) metodi (proširena prema BARKMANU 1964). Legenda: GŠ-gospodarena šuma, r-jedna jedinka u snimci, van snimke pojavljivanje također sporadično, +2-5 jedinki u snimci, pokrovnost<5%, 1-6-50 jedinki u snimci, pokrovnost<5%, 2m->50 jedinki u snimci, pokrovnost<5%, 2-pokrovnost 5-25%, bez obzira na broj jedinki, 3-pokrovnost 26-50%, bez obzira na broj jedinki, 4-pokrovnost 51-75%, bez obzira na broj jedinki, 5-pokrovnost 76-100%, bez obzira na broj jedinki. *Nastavak tablice s prethodne stranice.*

Vrsta/podvrsta	Prašuma	GŠ	Šumski rubovi	Livada
<i>Origanum vulgare</i> L.		. .	2	+ + .
<i>Briza media</i> L.		. .	1	2 2 .
<i>Centaurea nigrescens</i> Willd.		. .	1	2 2 .
<i>Achillea millefolium</i> L.		. .	1	2 2 .
<i>Cirsium montanum</i> (Waldst. et Kit. ex Willd.) Spreng.		. .	+ 1	+ . .
<i>Primula vulgaris</i> Huds.		. .	+ . . +	+ . .
<i>Trifolium pratense</i> L.		. .	+	1 + .
<i>Carex pallescens</i> L.		. .	+	1 + .
<i>Alchemilla</i> sp.		. .	+	+ + .
<i>Cruciata glabra</i> (L.) Ehrend.		. .	+	+ + .
<i>Vicia cracca</i> L.		. .	+	+ + .
<i>Hypericum tetrapterum</i> Fr.		. .	+	+ + .
<i>Hypericum hirsutum</i> L.		. .	. + + +	. . .
<i>Cirsium arvense</i> (L.) Scop.		. .	 1 + +	. . .
<i>Pteridium aquilinum</i> (L.) Kuhn		. .	 + . . 1 + .	. . .
<i>Silene vulgaris</i> (Moench.) Garcke		. .	 + .	+ + .
<i>Plantago lanceolata</i> L.		. .		1 1 +
<i>Leucanthemum vulgare</i> Lam.		. .		1 + +
<i>Lunaria rediviva</i> L.	. + 2 .	. .		. . .
<i>Polypodium vulgare</i> L.	. + . .	. .	 +	. . .
<i>Galanthus nivalis</i> L.	. . + +	. .		. . .
<i>Geranium phaeum</i> L.	. . + +	. .		. . .
<i>Lotus corniculatus</i> L.		. .	1	2 . .
<i>Lysimachia nemorum</i> L.		. .	+ +	. . .
<i>Trifolium montanum</i> L.		. .	+	1 . .
<i>Silene nutans</i> L.		. .	+	+ . .
<i>Lathyrus pratensis</i> L.		. .	+	+ . .
<i>Chamaespartium sagittale</i> (L.) Gibbs		. .	+	+ . .
<i>Veronica chamaedrys</i> L.		. .	+	. 1 .

Prilog 2. Vegetacijske snimke istraživanih postaja uključuju kombiniranu procjenu abundancije i pokrovnosti vrsta, a temelje se na BRAUN-BLANQUET (1964) metodi (proširena prema BARKMANU 1964). Legenda: GŠ-gospodarena šuma, r-jedna jedinka u snimci, van snimke pojavljivanje također sporadično, +2-5 jedinki u snimci, pokrovnost<5%, 1-6-50 jedinki u snimci, pokrovnost<5%, 2m->50 jedinki u snimci, pokrovnost<5%, 2-pokrovnost 5-25%, bez obzira na broj jedinki, 3-pokrovnost 26-50%, bez obzira na broj jedinki, 4-pokrovnost 51-75%, bez obzira na broj jedinki, 5-pokrovnost 76-100%, bez obzira na broj jedinki. *Nastavak tablice s prethodne stranice.*

Vrsta/podvrsta	Prašuma	GŠ	Šumski rubovi										Livada
<i>Viola reichenbachiana</i> Jord. ex Boreau		. .	. + +										. . .
<i>Digitalis grandiflora</i> Mill.		. .	. + r										. . .
<i>Sorbus aucuparia</i> L.		. .	. + r . .										. . .
<i>Stachys sylvatica</i> L.		. .	. + + .										. . .
<i>Agrostis canina</i> L.		. .	. +										. 2 .
<i>Luzula campestris</i> (L.) DC.		. .	. +										. 1 .
<i>Aposeris foetida</i> (L.) Less.		. .	 1 +										. . .
<i>Homogyne sylvestris</i> Cass.		. .	 1 . +										. . .
<i>Fagus sylvatica</i> L.		. .	 1 . +										. . .
<i>Hieracium murorum</i> L.		. .	 + . . +										. . .
<i>Galium sylvaticum</i> L.		. .	 + . . . + . . .										. . .
<i>Gymnadenia conopsea</i> (L.) R.Br.		. .	 r										+ . .
<i>Epipactis</i> sp.		. .	 r +										. . .
<i>Campanula trachelium</i> L.		. .	 + . + . .										. . .
<i>Erigeron annuus</i> (L.) Pers.		. .	 + . .										. . +
<i>Carex flacca</i> Schreb.		. .	 +										+ . .
<i>Festuca rubra</i> L.		. .											2 1 .
<i>Rhinanthus freynii</i> (A.Kern. ex Sterneck) Fiori		. .											1 1 .
<i>Galium verum</i> L.		. .											1 1 .
<i>Tragopogon pratensis</i> L.		. .											+ 1 .
<i>Rumex acetosa</i> L.		. .											+ 1 .
<i>Ranunculus acris</i> L.		. .											+ 1 .
<i>Thymus pulegioides</i> L.		. .											+ . +
<i>Leontodon hispidus</i> L. ssp. <i>danubialis</i> (Jacq.) Simonk.		. .											+ . +
<i>Sanguisorba minor</i> Scop. ssp. <i>muricata</i> Briq.		. .											+ . +
<i>Circaea lutetiana</i> L.	. + . .	. .											. . .
<i>Symphytum tuberosum</i> L.	. + . .	. .											. . .
<i>Arum maculatum</i> L.	. + . .	. .											. . .
<i>Cardamine impatiens</i> L.	. . 1 .	. .											. . .
<i>Arabis alpina</i> L.	. . + .	. .											. . .
<i>Allium ursinum</i> L.		2 .											. . .

Prilog 2. Vegetacijske snimke istraživanih postaja uključuju kombiniranu procjenu abundancije i pokrovnosti vrsta, a temelje se na BRAUN-BLANQUET (1964) metodi (proširena prema BARKMANU 1964). Legenda: GŠ-gospodarena šuma, r-jedna jedinka u snimci, van snimke pojavljivanje također sporadično, +2-5 jedinki u snimci, pokrovnost<5%, 1-6-50 jedinki u snimci, pokrovnost<5%, 2m->50 jedinki u snimci, pokrovnost<5%, 2-pokrovnost 5-25%, bez obzira na broj jedinki, 3-pokrovnost 26-50%, bez obzira na broj jedinki, 4-pokrovnost 51-75%, bez obzira na broj jedinki, 5-pokrovnost 76-100%, bez obzira na broj jedinki. *Nastavak tablice s prethodne stranice.*

Vrsta/podvrsta	Prašuma	GŠ	Šumski rubovi	Livada
<i>Cephalanthera damasonium</i> (Mill.) Druce		1 .		. . .
<i>Luzula luzuloides</i> (Lam.) Dandy et Wilmott		+ .		. . .
<i>Polypodium vulgare</i> L.		+ .		. . .
<i>Festuca drymeja</i> Mert. Koch		. +		. . .
<i>Doronicum austriacum</i> Jacq.		. +		. . .
<i>Phyteuma zahlbruckneri</i> Vest		. .	+	. . .
<i>Chaerophyllum</i> sp.		. .	. + . . .	. . .
<i>Vicia</i> sp.		. .	. + . . .	. . .
<i>Cardamine enneaphyllos</i> (L.) Crantz		. .	. + . . .	. . .
<i>Geum rivale</i> L.		. .	. + . . .	. . .
<i>Carex pilulifera</i> L.		. .	. + . . .	. . .
<i>Fragaria moschata</i> Duchesne		. .	. + . . .	. . .
<i>Silene dioica</i> (L.) Clairv.		. .	. r . . .	. . .
<i>Luzula</i> sp.		. .	. . + . .	. . .
<i>Galium</i> sp.		. .	. . + . .	. . .
<i>Potentilla erecta</i> (L.) Raeuschel		. .	. . + + .	. . .
<i>Polygonatum multiflorum</i> (L.) All.		. .	 + .	. . .
<i>Artemisia vulgaris</i> L.		. .	 1 .	. . .
<i>Tanacetum vulgare</i> L.		. .	 1 .	. . .
<i>Agrostis stolonifera</i> L.		. .	 + .	. . .
<i>Lysimachia vulgaris</i> L.		. .	 + .	. . .
<i>Festuca gigantea</i> (L.) Vill.		. .	 + .	. . .
<i>Calamagrostis epigejos</i> (L.) Roth		. .	 + .	. . .
<i>Agrimonia eupatoria</i> L.		. .	 + .	. . .
<i>Cephalanthera rubra</i> (L.) Rich.		. .	 + .	. . .

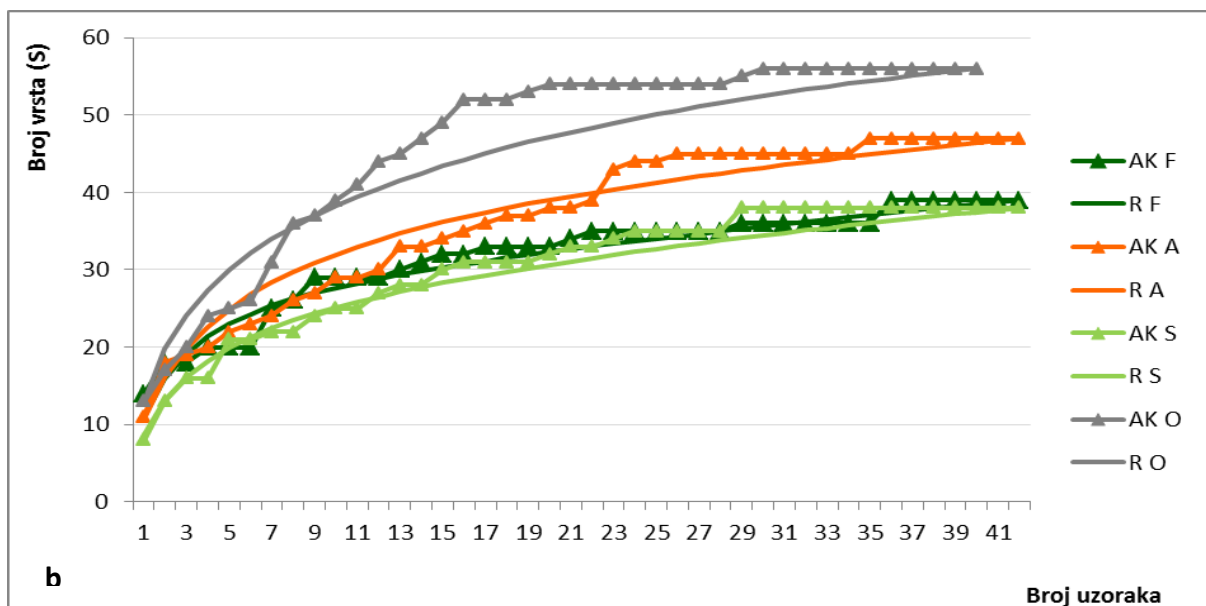
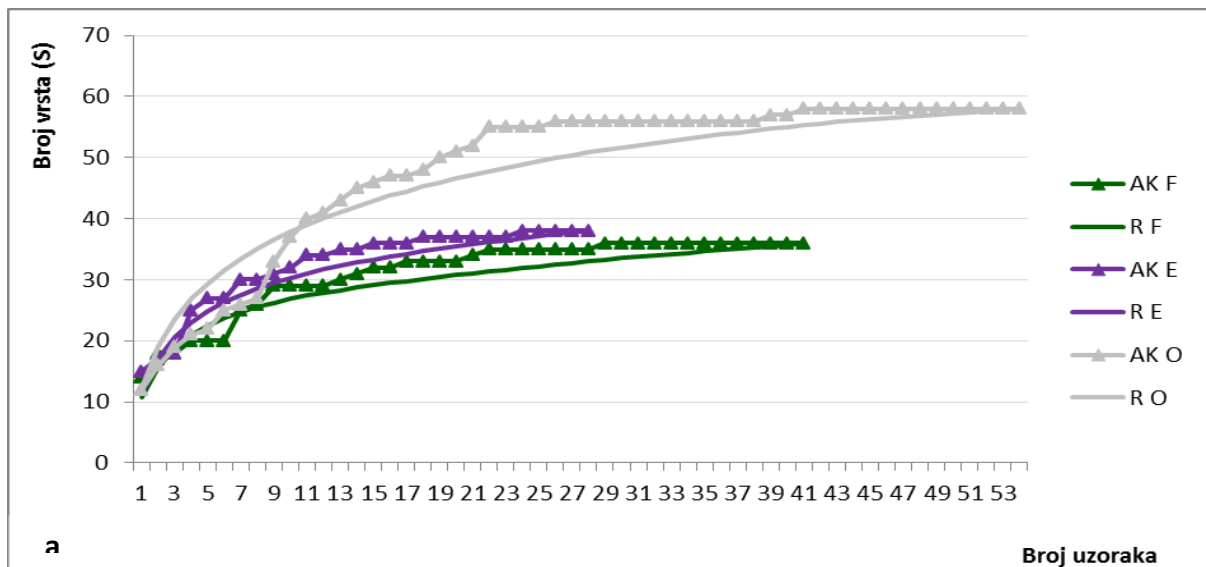
Prilog 2. Vegetacijske snimke istraživanih postaja uključuju kombiniranu procjenu abundancije i pokrovnosti vrsta, a temelje se na BRAUN-BLANQUET (1964) metodi (proširena prema BARKMANU 1964). Legenda: GŠ-gospodarena šuma, r-jedna jedinka u snimci, van snimke pojavljivanje također sporadično, +2-5 jedinki u snimci, pokrovnost<5%, 1-6-50 jedinki u snimci, pokrovnost<5%, 2m->50 jedinki u snimci, pokrovnost<5%, 2-pokrovnost 5-25%, bez obzira na broj jedinki, 3-pokrovnost 26-50%, bez obzira na broj jedinki, 4-pokrovnost 51-75%, bez obzira na broj jedinki, 5-pokrovnost 76-100%, bez obzira na broj jedinki. *Nastavak tablice s prethodne stranice.*

Vrsta/podvrsta	Prašuma	GŠ	Šumski rubovi	Livada
<i>Lathyrus vernus</i> (L.) Bernhardt		. .	 +	. . .
<i>Fraxinus excelsior</i> L.		. .	 r	. . .
<i>Moehringia muscosa</i> L.		. .	 +	. . .
<i>Blechnum spicant</i> (L.) Roth.		. .	 +	. . .
<i>Asplenium trichomanes</i> L.		. .	 +	. . .
<i>Hypericum richeri</i> Vill. ssp. <i>grisebachii</i> (Boiss.) Nyman		. .	 +	. . .
<i>Bromus ramosus</i> Huds.		. .	 +	. . .
<i>Hedera helix</i> L.		. .	 1	. . .
<i>Aconitum lycoctonum</i> L. ssp. <i>vulparia</i> (Reichenb.) Nyman		. .	 1	. . .
<i>Listera ovata</i> (L.) R.Br.		. .	 r	. . .
<i>Scrophularia nodosa</i> L.		. .	 +	. . .
<i>Agrostis capillaris</i> L.		. .	 +	. . .
<i>Salvia pratensis</i> L.		. .		2 . .
<i>Plantago media</i> L.		. .		2 . .
<i>Koeleria pyramidata</i> (Lam.) P.Beauv.		. .		2 . .
<i>Dactylorhiza sambucina</i> (L.) Soó		. .		1 . .
<i>Carex caryophyllea</i> Latourr.		. .		1 . .
<i>Traunsteinera globosa</i> (L.) Rchb.		. .		+ . .
<i>Malva alcea</i> L.		. .		+ . .
<i>Phyteuma betonicifolium</i> Vill.		. .		+ . .
<i>Taraxacum officinale</i> Weber		. .		+ . .
<i>Poa pratensis</i> L.		. .		+ . .
<i>Ajuga reptans</i> L.		. .		+ . .
<i>Anthyllis vulneraria</i> L.		. .		+ . .
<i>Cerastium brachypetalum</i> Pers.		. .		+ . .

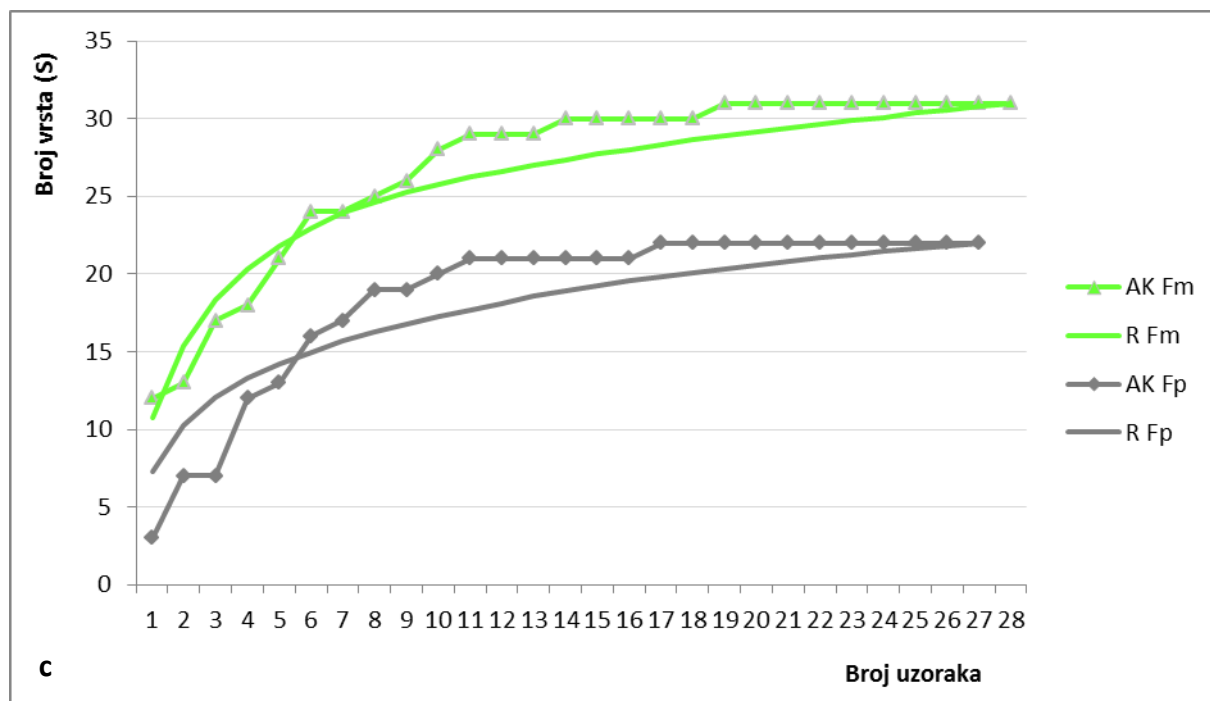
Prilog 2. Vegetacijske snimke istraživanih postaja uključuju kombiniranu procjenu abundancije i pokrovnosti vrsta, a temelje se na BRAUN-BLANQUET (1964) metodi (proširena prema BARKMANU 1964). Legenda: GŠ-gospodarena šuma, r-jedna jedinka u snimci, van snimke pojavljivanje također sporadično, +2-5 jedinki u snimci, pokrovnost<5%, 1-6-50 jedinki u snimci, pokrovnost<5%, 2m->50 jedinki u snimci, pokrovnost<5%, 2-pokrovnost 5-25%, bez obzira na broj jedinki, 3-pokrovnost 26-50%, bez obzira na broj jedinki, 4-pokrovnost 51-75%, bez obzira na broj jedinki, 5-pokrovnost 76-100%, bez obzira na broj jedinki. *Nastavak tablice s prethodne stranice.*

Vrsta/podvrsta	Prašuma	GŠ	Šumski rubovi	Livada
<i>Crocus</i> sp.		. .		+ . .
<i>Carum carvi</i> L.		. .		+ . .
<i>Avenula pubescens</i> (Dumort.) Dumort.		. .		. 2 .
<i>Silene sendtneri</i> Boiss.		. .		. 1 .
<i>Crepis</i> sp.		. .		. 1 .
<i>Lotus corniculatus</i> L. ssp. <i>hirsutus</i> Rothm.		. .		. 1 .
<i>Campanula patula</i> L.		. .		. 1 .
<i>Trisetum flavescens</i> (L.) P.Beauv.		. .		. 1 .
<i>Viola arvensis</i> Murray		. .		. + .
<i>Stellaria graminea</i> L.		. .		. + .
<i>Cirsium vulgare</i> (Savi) Ten.		. .		. + .
<i>Trifolium repens</i> L.		. .		. + .
<i>Festuca pratensis</i> Huds.		. .		. . 3
<i>Festuca rupicola</i> Heuff.		. .		. . 3
<i>Medicago sativa</i> L.		. .		. . 2
<i>Clematis vitalba</i> L.		. .		. . 1
<i>Medicago lupulina</i> L.		. .		. . 1
<i>Picris hieracioides</i> L.		. .		. . 1
<i>Polygala comosa</i> Schkuhr		. .		. . +
<i>Pastinaca sativa</i> L.		. .		. . +
<i>Rhinanthus aristatus</i> Celak.		. .		. . +
<i>Centaurea jacea</i>		. .		. . +
<i>Onobrychis viciifolia</i> Scop.		. .		. . +
<i>Picea abies</i> (L.) Karsten		. .		. . +
<i>Trifolium hybridum</i> L.		. .		. . r

Prilog 3. Akumulacijske i rarefakcijske krivulje (po postajama i mjesečnim uzorcima) povećanja kumulativnog broja svojti na istraživanim staništima. **a) duž šumsko-livadnog gradijenta.** Legenda: AK F-akumulacijska krivulja za unutrašnjost šume, R F-rarefakcijska krivulja za unutrašnjost šume, AK E-akumulacijska krivulja za ekoton, R E-rarefakcijska krivulja za ekoton, AK O-akumulacijska krivulja za livadu, R O-rarefakcijska krivulja za livadu.; **b) na šumskim rubovima, unutrašnjosti šume i livadi.** Legenda: AK F-akumulacijska krivulja za unutrašnjost šume, R F-rarefakcijska krivulja za unutrašnjost šume, AK A-akumulacijska krivulja za oštri rub, R A-rarefakcijska krivulja za oštri rub, AK S-akumulacijska krivulja za sukcesijski rub, R S-rarefakcijska krivulja za sukcesijski rub, AK O-akumulacijska krivulja za livadu, R O-rarefakcijska krivulja za livadu.;



Prilog 3. Akumulacijske i rarefakcijske krivulje (po postajama i mjesečnim uzorcima) povećanja kumulativnog broja svojti na istraživanim staništima. **c) u gospodarenoj šumi i prašumi.** Legenda: AK Fm - Fm-akumulacijska krivulja za gospodarenu šumu, R Fm - Fm-rarefakcijska krivulja za gospodarenu šumu, AK Fp - Fp-akumulacijska krivulja za prašumu, R Fp - Fp-rarefakcijska krivulja za prašumu.



Prilog 4. Popis skraćenih imena vrsta trčaka u CCA analizi

CCA analiza: EKOTONI	
Vrsta	Skraćeno ime
<i>Abax ovalis</i>	A.ova
<i>Abax parallelepipedus</i>	A.par
<i>Amara aulica</i>	A.aul
<i>Amara convexior</i>	A.con
<i>Amara equestris</i>	A.equ
<i>Amara montivaga</i>	A.mon
<i>Amara nitida</i>	A.nit
<i>Aptinus bombardia</i>	A.bom
<i>Bembidion lampros</i>	B.lam
<i>Bembidion properans</i>	B.pro
<i>Calathus fuscipes</i>	C.fus
<i>Calathus luctuosus</i>	C.luc
<i>Calathus melanocephalus</i>	C.mel
<i>Carabus catenulatus</i>	C.cat
<i>Carabus croaticus</i>	C.cro
<i>Carabus violaceus</i>	C.vio
<i>Cychrus attenuatus</i>	C.att
<i>Harpalus marginellus</i>	H.mar
<i>Harpalus rufipes</i>	H.ruf
<i>Leistus nitidus</i>	L.nit
<i>Licinus hoffmannseggii</i>	L.hof
<i>Molops elatus</i>	M.ela
<i>Molops ovipennis</i>	M.ovi
<i>Molops piceus</i>	M.pic
<i>Molops striolatus</i>	M.str
<i>Nebria dahlii</i>	N.dah
<i>Notiophilus biguttatus</i>	N.big
<i>Panagaeus bipustulatus</i>	P.bip
<i>Platynus scrobiculatus</i>	P.scr
<i>Poecilus versicolor</i>	P.ver
<i>Pterostichus brevis</i>	P.bre
<i>Pterostichus burmeisteri</i>	P.bur
<i>Pterostichus ovoideus</i>	P.ovo
<i>Reicheiodes rotundipennis</i>	R.rot
<i>Synuchus vivalis</i>	S.viv
<i>Trichotichnus laevicollis</i>	T.lae

Prilog 4. Popis skraćenih imena vrsta trčaka u CCA analizi. *Nastavak tablice s prethodne stranice.*

CCA analiza: ŠUMSKI RUBOVI	
Vrsta	Skraćeno ime
<i>Abax carinatus</i>	A.car
<i>Abax ovalis</i>	A.oval
<i>Abax parallelepipedus</i>	A.par
<i>Amara aulica</i>	A.aul
<i>Amara convexior</i>	A.con
<i>Amara equestris</i>	A.equ
<i>Amara montivaga</i>	A.mon
<i>Amara nitida</i>	A.nit
<i>Amara ovata</i>	A.ovat
<i>Aptinus bombardia</i>	A.bom
<i>Bembidion lampros</i>	B.lam
<i>Bembidion properans</i>	B.pro
<i>Calathus fuscipes</i>	C.fus
<i>Calathus luctuosus</i>	C.luc
<i>Calathus melanocephalus</i>	C.mel
<i>Carabus convexus</i>	C.con
<i>Carabus coriaceus</i>	C.cor
<i>Carabus croaticus</i>	C.cro
<i>Carabus violaceus</i>	C.vio
<i>Cychrus attenuatus</i>	C.att
<i>Harpalus atratus</i>	H.atr
<i>Harpalus marginellus</i>	H.mar
<i>Harpalus rufipes</i>	H.ruf
<i>Leistus nitidus</i>	L.nit
<i>Leistus piceus</i>	L.pic
<i>Leistus rufomarginatus</i>	L.ruf
<i>Licinus hoffmannseggii</i>	L.hof
<i>Molops elatus</i>	M.ela
<i>Molops ovipennis</i>	M.ovi
<i>Molops piceus</i>	M.pic
<i>Molops striolatus</i>	M.str
<i>Nebria dahlii</i>	N.dah
<i>Notiophilus biguttatus</i>	N.big
<i>Notiophilus palustris</i>	N.pal
<i>Ophonus puncticeps</i>	O.pun
<i>Panagaeus bipustulatus</i>	P.bip
<i>Platynus scrobiculatus</i>	P.scr
<i>Poecilus versicolor</i>	P.ver
<i>Pterostichus burmeisteri</i>	P.bur
<i>Pterostichus brevis</i>	P.bre
<i>Pterostichus melas</i>	P.mel

Prilog 4. Popis skraćenih imena vrsta trčaka u CCA analizi. *Nastavak tablice s prethodne stranice.*

<i>Pterostichus ovoideus</i>	P.ovo
<i>Pterostichus variolatus</i>	P.var
<i>Reicheiodes rotundipennis</i>	R.rot
<i>Stomis rostratus</i>	S.ros
<i>Synuchus vivalis</i>	S.viv
<i>Trechus croaticus</i>	T.cro
<i>Trichotichnus laevicollis</i>	T.lae

CCA analiza: PRAŠUMA - GOSPODARENA ŠUMA	
Vrsta	Skraćeno ime
<i>Abax ovalis</i>	A.oval
<i>Abax parallelepipedus</i>	A.par
<i>Amara ovata</i>	A.ovat
<i>Aptinus bombardia</i>	A.bom
<i>Carabus croaticus</i>	C.cro
<i>Carabus violaceus</i>	C.vio
<i>Cychrus attenuatus</i>	C.att
<i>Leistus nitidus</i>	L.nit
<i>Leistus piceus</i>	L.pic
<i>Licinus hoffmannseggii</i>	L.hof
<i>Molops elatus</i>	M.ela
<i>Molops ovipennis</i>	M.ovi
<i>Molops piceus</i>	M.pic
<i>Molops striolatus</i>	M.str
<i>Nebria dahlii</i>	N.dah
<i>Platynus scrobiculatus</i>	P.scr
<i>Pterostichus brevis</i>	P.bre
<i>Pterostichus burmeisteri</i>	P.bur
<i>Pterostichus variolatus</i>	P.var
<i>Reicheiodes rotundipennis</i>	R.rot
<i>Trechus croaticus</i>	T.cro
<i>Trichotichnus laevicollis</i>	T.lae

10. ŽIVOTOPIS**OSOBNİ PODACI**

Ime i prezime: Andreja Brigić
 Adresa: Bukovačka cesta 157, 10 000 Zagreb, Hrvatska
 Elektronička pošta: andreja.brigic@biol.pmf.hr
 Datum i mjesto rođenja: 08.08.1977., Zagreb
 Bračno stanje: Udana, majka dvoje djece

OBRAZOVANJE

2003. Upisala Poslijediplomski studij biologija na Prirodoslovno-matematičkom fakultetu Sveučilišta u Zagrebu

1996.-2002. Prirodoslovno-matematički fakultet Sveučilišta u Zagrebu, Biološki odsjek, dipl.ing.biologije (smjer:ekologija), diplomirala s izvrsnim uspjehom, prosječna ocjena svih ispita na studiju 4,78

1992.-1996. V. prirodoslovno-matematička gimnazija, Zagreb, maturirala s izvrsnim uspjehom

1984. -1992. OŠ „Oton Iveković“, Zagreb

RADNO ISKUSTVO

2004.- danas Znanstveni novak – asistent, Zoologijski zavod, Prirodoslovno-matematički fakultet Sveučilišta u Zagrebu (od 01. svibnja 2004.) zaposlena na znanstvenim projektima „Procjena sastavnica zajednice slatkovodnih riba u odnosu na oštećenja staništa“ i „Raznolikost, održivost i značajke zajednica slatkovodnih riba Hrvatske“

2003. –2004. Stručni suradnik na projektu „Nacionalni monitoring ribarstva RH“ na Zoologijskom zavodu, Prirodoslovno-matematičkog fakulteta (1. siječnja-30. travnja 2004.)

NASTAVNO ISKUSTVO

Sudjelovanje u nastavi (praktikumi, predavanj, seminari) iz kolegija:

Kralješnjaci (preddiplomski studij: Biologije i Znanosti o okolišu)

Osnova zaštite prirode (preddiplomski studij: Biologija)

Zaštita prirode (preddiplomski studij: Znanosti o okolišu)

Zaštićene vrste i područja u RH (preddiplomski studij: Eksperimentalna biologija,
diplomski studij: Ekologija i zaštita prirode)

NASTAVNI MATERIJALI

2010. Terenski dnevnik iz Vertebrata – interna skripta za teren (autor: Brigić A, dipl. ing. biol, nositelj kolegija: doc. dr. sc. Davor Zanella)
2008. Zbirka iz Vertebrata i CD Zbirke iz Vertebrata
- Osmislila koncept i samostalno izradila većinu preparata koji se nalaze u Studentskoj zbirci za učenje Vertebrata. Također, kao dodatak učenju te uspješnijem svladavanju gradiva Vertebrata samostalno napravila i CD koji uključuje nekoliko poglavlja: Anatomija svitkovaca, Fotografije preparata, Fotografije vrsta u zbirci, Popis vrsta u zbirci, Raznolikost kralješnjaka u Hrvatskoj i svijetu, Sistematika i Predgovor
2005. Skripta iz kralješnjaka – interna skripta (autori: Buj I, Brigić A, nositelji kolegija: prof. dr. sc. Milorad Mrakovčić, prof. dr. sc. Perica Mustafić, doc. dr. sc. Davor Zanella)
2004. Praktikum iz zoologije kralješnjaka – interna skripta za studente (autori: Buj I, Brigić A, Čaleta M, Marčić Z; nositelji kolegija: prof. dr. sc. Milorad Mrakovčić, prof. dr. sc. Perica Mustafić, doc. dr. sc. Davor Zanella)

POMOĆNI VODITELJ DIPLOMSKIH RADOVA

Starčević M (2010 - u izradi): Utjecaj rubnog efekta na sastav i strukturu zajednice malih sisavaca duž šumskog ruba. (voditelj: prof. dr. sc. Milorad Mrakovčić)

Antonović I (2010 - u izradi) Fauna terestričkih rakova (Isopoda, Oniscidae) specijalnog botaničkog rezervata Đon Močvar (Blatuša). (voditelj: doc. dr. sc. Renata Matoničkin Kepčija)

Bujan J (2010) Fauna mrava (Hymenoptera: Formicidae) cretova u Hrvatskoj. Diplomski rad Sveučilište u Zagrebu, 1-82. (voditelj: prof. dr. sc. Mladen Kučinić)

POMOĆNI VODITELJ RADOVA ZA REKTOROVU NAGRADU

Antonović I (2012) Utjecaj sukcesijskih promjena na zajednice jednakonožaca (Isopoda: Oniscidae) na bazofilnom cretu. (voditelj: doc. dr. sc. Renata Matoničkin Kepčija)

Starčević M (2012) Utjecaj šumskog ruba na faunu malih sisavaca. (voditelj: prof. dr. sc. Milorad Mrakovčić)

POPIS PUBLIKACIJA**Ocjenski radovi (1):**

1. **Križanić A** (2002) Fauna trčaka (Coleoptera: Carabidae) ornitološkog rezervata Krapje Đol. Diplomski rad, Prirodoslovno-matematički fakultet Sveučilišta u Zagrebu, Zagreb, 116 str. Voditelj: prof. dr. sc. Paula Durbešić.

Autorske knjige (1):

1. Mrakovčić M, **Brigić A**, Buj I, Čaleta M, Mustafić P, Zanella D (2006) Crvena knjiga slatkovodnih riba Hrvatske. Ministarstvo kulture i Državni zavod za zaštitu prirode, Zagreb.

Uredničke knjige (1):

1. Mrakovčić M, **Brigić A** (2006) Crvena knjiga slatkovodnih riba Hrvatske. Ministarstvo kulture i Državni zavod za zaštitu prirode, Zagreb.

Izvorni znanstveni radovi u CC časopisima (4):

1. Antonović I*, **Brigić A***, Sedlar Z, Bedek J, Šoštarić R (2012) Terrestrial isopod community as indicator of succession in a peat bog. *Zookeys* 176: 171-188. (* equally contributed)
2. **Brigić A**, Vujčić-Karlo S, Stančić Z, Alegro A, Matoničkin Kepčija R (2009) Population density and microhabitat selection in the ground beetle species *Brachinus crepitans* (Coleoptera: Carabidae). *Entomologia Generalis* 32(1): 113-126.
3. Buj I, Podnar M, Mrakovčić M, Choleva L, Šlechtová V, Tvrtković N, Čaleta M, Mustafić P, Marčić Z, Zanella D, **Brigić A** (2008) Genetic diversity and phylogenetic relationships of spined loaches (genus *Cobitis*) in Croatia based on mtDNA and allozyme analysis. *Folia Zoologica* 57(1-2): 71-82.
4. Stančić Z, **Brigić A**, Liber Z, Rusak G, Franjić J (2008) Adriatic coastal plant taxa and communities of Croatia and their threat status. *Acta botanica Gallica* 155(2): 179-199.

Znanstveni radovi u časopisima zastupljenim u SCI bazi (1):

1. Stančić Z, **Brigić A**, Vujčić-Karlo S (2010) The carabid beetle fauna (Coleoptera, Carabidae) of a traditional garden in the Hrvatsko Zagorje region. *Periodicum biologorum* 112(2): 193-199. (corresponding author: **Brigić A**)

Znanstveni radovi u časopisima s međunarodnom recenzijom (1):

1. **Brigić A**, Alegro A, Šegota V (2009) *Araneus alsine* (Walckenaer, 1802), (Araneidae, Araneae, Arachnida) – a rare and likely threatened spider of the Croatian fauna. *Natura Croatica* 18(1): 39-48.

Ostali znanstveni radovi u časopisima s recenzijom (1):

1. Šoštarić R, Potrebica H, **Brigić A** (2007) Neposredno datiranje botaničkih uzoraka u arheološkom kontekstu - biljni ostaci s prapovijesnog lokaliteta Kaptol-Gradci kod Požege (Hrvatska). *Prilozi Instituta za arheologiju u Zagrebu* 24: 79-88.

Stručni radovi (1):

1. **Brigić A**, Vujčić-Karlo S, Stančić Z (2004) Fauna trčaka na različitim kopnenim staništima Krapje đola. *Bilten parka prirode Lonjsko polje* 5 (1-2):13-26. (znanstveno-popularni članak).

Sažeci u zbornicima skupova (24):

1. Starčević M, Mrakovčić M, **Brigić A** (2011) Effects of edges on small mammals communities in Dinaric beech-fir forest. In: Denys C, Amori G, Chapuis J-L, Hutterer R, Giraudoux P, Henttonen H, Krasnov B, Kryštufek B, Lovari S, Michaux J, Palomo J, Vigne J-D, Volobouev V, Zima J (eds): Abstract Volume, VIth European Congress of Mammalogy, Paris, France, pp 57. (poster, međunarodna recenzija, sažetak, znanstveni)
2. Antonović I, **Brigić A**, Sedlar Z, Bedek J (2011) Terrestrial isopod communities in a small peat bog and surrounding forest in Northwest Croatia. In: Zidar P, Štrus J, (eds): Proceedings of the 8th International Symposium of Terrestrial Isopod Biology ISTIB 2011, Bled, Slovenia, pp 95-96. (predavanje, međunarodna recenzija, sažetak, znanstveni)
3. Bujan J, **Brigić A**, Šoštarić R, Sedlar Z (2011) Ant communities in Croatian basophilous fens. Symposium Internationale Entomofaunisticum Europae Centralis XXII, Varaždin, Croatia, pp. 29-30. (predavanje, međunarodna recenzija, sažetak, znanstveni)
4. Bujan J, **Brigić A**, Ješovnik A (2010) "Ant diversity in Croatian peat bogs", In: Nash DR, den Boer SPA, De Fine Licht HH, Boomsma JJ (eds): Book of abstracts, Meeting of the International Union for the Study of Social Insects (IUSSI), Copenhagen, Denmark, pp 18. (poster, međunarodna recenzija, sažetak, znanstveni)
5. **Brigić A**, Alegro A, Sedlar Z, Šegota V, Šoštarić R, Vujčić-Karlo S (2009) Carabid beetles (Coleoptera, Carabidae) in Croatian peat bogs. In: Hengeveld R, Noordijk J, Opsteeg T, Turin R, Vermuelen HJW (eds): XIV European Carabidologists Meeting "Carabid beetles as bioindicators, the use of ground beetles in ecological and environmental studies; the usefulness and threats of methods used for monitoring species and populations". Book of abstracts, Westerbork, The Netherlands, pp 30. (predavanje, međunarodna recenzija, sažetak, znanstveni)
6. Vujčić-Karlo S, Lukač G, Babajko M, **Brigić A** (2009) The impact of human activities on the carabids in Mediterranean marshland: living or surviving In: Hengeveld R, Noordijk J, Opsteeg T, Turin R, Vermuelen HJW (eds): XIV European Carabidologists Meeting "Carabid beetles as bioindicators, the use of ground beetles in ecological and environmental studies; the usefulness and threats of methods used for monitoring species and populations". Book of abstracts, Westerbork, The Netherlands, pp 55. (poster, međunarodna recenzija, sažetak, znanstveni)
7. Alegro A, **Brigić A**, Šegota V, Šoštarić R (2009) Botanical and entomological aspect of an isolated peat bog in central Croatia (SE Europe). In: Miko L, Boitani L (eds): 2nd European Congress of Conservation Biology "Conservation biology and beyond: from science to practice", Book of Abstracts. Czech University of Life Sciences, Faculty of Environmental Sciences, Prague, Czech Republic, pp 152. (poster, međunarodna recenzija, sažetak, znanstveni)

8. Marčić Z, Duplić A, Čaleta M, Zanella D, Mustafić P, Buj I, **Brigić A**, Mrakovčić M (2009) Conservation action plan for the croatian dace (*Telestes polylepis*) In: Miko L, Boitani L (eds): 2nd European Congress of Conservation Biology "Conservation biology and beyond: from science to practice", Book of Abstracts. Czech University of Life Sciences, Faculty of Environmental Sciences, Prague, Czech Republic, p 192. (poster, međunarodna recenzija, sažetak, znanstveni)
9. Duplić A, Marčić Z, Čaleta M, Zanella D, Mustafić P, Buj I, **Brigić A**, Mrakovčić M (2009) Measures for the recovery of the soft-mouth trout (*Salmothymus obtusirostris*) in Croatia. In: Miko L, Boitani L (eds): 2nd European Congress of Conservation Biology "Conservation biology and beyond: from science to practice", Book of Abstracts. Czech University of Life Sciences, Faculty of Environmental Sciences, Prague, Czech Republic, pp 64. (poster, međunarodna recenzija, sažetak, znanstveni)
10. **Brigić A**, Vujčić-Karlo S (2009) Diversity and distribution of the tiger beetle fauna of Croatia (Coleoptera: Carabidae). In: Soldán T, Papáček M, Boháč J (eds): SIEEC 21 "Communications and Abstracts", Czech Entomological Society, University of South Bohemia & Biological Center of the Academy of Sciences of the Czech Republic, České Budějovice, Czech Republic, pp 10. (poster, međunarodna recenzija, sažetak, znanstveni)
11. Stančić Z, **Brigić A**, Vujčić-Karlo S (2009) The occurrence of ground beetles (Coleoptera, Carabidae) in a small traditional garden. In: Prešern J (ed): II Slovenian Entomological Symposium, Book of Abstracts, Slovenian Entomological Society & Slovenian Museum of Natural History, Ljubljana, Slovenia, pp 108-109. (poster, međunarodna recenzija, sažetak, znanstveni)
12. **Brigić A**, Vujčić-Karlo S, Stančić Z, Alegro A (2007) Diversity and habitat preferences of carabid beetles (Coleoptera, Carabidae) on wetlands in the Lonjsko polje Nature park. In: Penev L (ed): Back to the roots or back to the future? Towards a new synthesis between taxonomic, ecological and biogeographical approaches in carabidology, XIII European Carabidologists Meeting, Abstract Volume & Programme. Pensoft Publishers, Blagoevgrad, Bulgaria, pp 71. (poster, međunarodna recenzija, sažetak, znanstveni)
13. Vujčić-Karlo S, Lukač G, **Brigić A** (2007) Vertical distribution and habitat preferences of carabids on the south Velebit mount in Croatia. In: Penev L (ed): Back to the roots or back to the future? Towards a new synthesis between taxonomic, ecological and biogeographical approaches in carabidology, XIII European Carabidologists Meeting, Abstract Volume & Programme. Pensoft Publishers, Blagoevgrad, Bulgaria, pp 79. (poster, međunarodna recenzija, sažetak, znanstveni)
14. Buj I, Podnar M, Mrakovčić M, Hamzić A, Čaleta M, Marčić Z, Mustafić P, **Brigić A**, Zanella D, Skaramuca B (2007) Raznolikost i taksonomski položaj vijuna roda *Cobitis* u sljevovima Neretve i Trebišnjice. In: Skaramuca B, Dulčić J (eds): Zbornik radova znanstveno - stručnog skupa "Ugrožene i endemske vrste riba u slivovima rijeka Neretve, Trebišnjice i Morače". Sveučilište u Dubrovniku & EastWest Institute, Dubrovnik, Hrvatska, pp 59-60. (predavanje, međunarodna recenzija, sažetak, znanstveni)
15. Duplić A, Mrakovčić M, Mustafić P, **Brigić A**, Buj I, Čaleta M, Zanella D, Marčić Z (2007) Status and trends of freshwater ichthyofauna in Croatia. In: Buj I, Zanella L, Mrakovčić M (eds): XII European Congress of Ichthyology (ECI XII): Book of Abstracts. Hrvatsko ihtiološko društvo, Cavtat, Hrvatska, pp 158-159. (poster, međunarodna recenzija, sažetak, znanstveni)
16. Mrakovčić M, Mustafić P, **Brigić A**, Buj I, Čaleta M, Zanella D, Opačak A, Marčić Z, Mišetić S (2007) Fish community alterations due to damming in the Neretva River (Croatia). In: Buj I, Zanella L, Mrakovčić M (eds): XII European Congress of Ichthyology (ECI XII): Book of Abstracts. Hrvatsko ihtiološko društvo, Cavtat, Hrvatska, pp 235. (predavanje, međunarodna recenzija, sažetak, znanstveni)

17. Mustafić P, Mrakovčić M, Čaleta M, Zanella D, Buj I, Marčić Z, Duplić A, **Brigić A**, Mišetić S (2007) Index of biotic integrity of the fish community in large Croatian rivers. In: Buj I, Zanella L, Mrakovčić M (eds): XII European Congress of Ichthyology (ECI XII): Book of Abstracts. Hrvatsko ihtiološko društvo, Cavtat, Hrvatska, pp 168. (poster, međunarodna recenzija, sažetak, znanstveni)
18. Buj I, Podnar M, Mrakovčić M, Tvrtković N, Čaleta M, Mustafić P, Marčić Z, Zanella D, **Brigić A** (2006) Genetic diversity and phylogenetic relationships of spined loaches (genus *Cobitis*) in Croatia based on mtDNA analysis. In: Mrakovčić M, Buj I, Zanella L (eds): 3rd International Conference "Loaches of the genus *Cobitis* and related genera: biology, systematics, genetics, distribution, ecology & conservation", Programme & Book of Abstracts. Hrvatsko ihtiološko društvo, Šibenik, Hrvatska, pp 20-21. (poster, međunarodna recenzija, sažetak, znanstveni)
19. Mrakovčić M, Duplić A, Mustafić P, Buj I, Dolenec Z, Zanella D, Čaleta M, Marčić Z, **Brigić A**, Podnar M (2006) Conservation status of the genus *Cobitis* and related species in Croatia. In: Mrakovčić M, Buj I, Zanella L (eds): 3rd International Conference "Loaches of the genus *Cobitis* and related genera: biology, systematics, genetics, distribution, ecology & conservation", Programme & Book of Abstracts. Hrvatsko ihtiološko društvo, Šibenik, Hrvatska, pp 74. (predavanje, međunarodna recenzija, sažetak, znanstveni)
20. Mustafić P, Mrakovčić M, Hajduk-Černeha B, Zanella D, Čaleta M, Buj I, **Brigić A**, Marčić Z (2006) Long-term changes to ichthyofauna composition of Butoniga reservoir. In: Arko-Pijevac M, Kružić B, Kovačić M (eds): 2nd Scientific Symposium With International Participation, Natural history researches of the Rijeka Region. Natural History Museum in Rijeka, Rijeka, Croatia, pp 78-79. (predavanje, domaća recenzija, sažetak, znanstveni)
21. **Brigić A**, Mrakovčić M, Mustafić P, Buj I, Čaleta M, Zanella D (2004) Freshwater ichthyofauna of the Neretva River delta and its tributaries In: Saat T (ed): Estonian Marine Institute Report Series 12. Estonian Marine Institute, University of Tartu, Tallinn, Estonia, pp 146. (poster, međunarodna recenzija, sažetak, znanstveni)
22. Buj I, Mrakovčić M, Mustafić P, Čaleta M, Zanella D, **Brigić A** (2004) *Cottus ferrugineus* – Danubian or endemic species? In: Saat T (ed): Estonian Marine Institute Report Series 12. Estonian Marine Institute, University of Tartu, Tallinn, Estonia, pp 187. (poster, međunarodna recenzija, sažetak, znanstveni)
23. Mrakovčić M, Mustafić P, Čaleta M, Zanella D, Buj I, **Brigić A** (2004) Status and characteristics of Croatian freshwater fish. In: Saat T (ed): Estonian Marine Institute Report Series 12. Estonian Marine Institute, University of Tartu, Tallinn, Estonia, pp 51. (predavanje, međunarodna recenzija, sažetak, znanstveni)
24. Mustafić P, Mrakovčić M, Mišetić S, Zanella D, Čaleta M, Buj I, **Brigić A** (2004) Fish fauna in reservoirs of Drava River in Croatia from 1983 to 2003. In: Saat T (ed): Estonian Marine Institute Report Series 12. Estonian Marine Institute, University of Tartu, Tallinn, Estonia, pp 155. (poster, međunarodna recenzija, sažetak, znanstveni)

Ostali radovi (21):

1. **Brigić A**, Lucić A (2012) „Children Animal Atlas“. Maestral, Zagreb.
2. **Brigić A** (2008) Trčci (Coleoptera, Carabidae) botaničkog rezervata "Đon močvar" u Blatuši. (elaborat).
3. Vujčić-Karlo S, **Brigić A**, Šerić Jelaska L, Kokan B, Hrašovec B (2007) Crveni popis ugroženih vrsta trčaka (Coleoptera, Carabidae) u Hrvatskoj. Državni zavod za zaštitu prirode, Zagreb. (http://www.dzsp.hr/publikacije/crveni_popis_trchci.pdf)
4. Mrakovčić M, Mustafić P, Mišetić S, Plenković-Moraj A, Kerovec M, Mihaljević Z, Ternjej I, Čaleta M, Zanella D, Buj I, Marčić Z, **Brigić A**, Gligora M, Kralj K (2008) Istraživanje i optimizacija ihtiocenoze u svrhu smanjenja trofije akumulacije Butoniga tijekom 2007. godine. (elaborat).
5. Mrakovčić M, Mustafić P, Mišetić S, Plenković-Moraj A, Mihaljević Z, Kerovec M, Zanella D, Čaleta M, Gligora M, Buj I, **Brigić A**, Marčić Z, Kralj K (2008) Fizikalno-kemijske, biološke i ihtiološke značajke nadzemnih voda hidroenergetskog sustava HE Varaždin, HE Čakovec i HE Dubrava u godini 2007. (elaborat).
6. Mrakovčić M, Mustafić P, Mišetić S, Plenković-Moraj A, Kerovec M, Mihaljević Z, Ternjej I, Čaleta M, Zanella D, Buj I, Marčić Z, **Brigić A**, Gligora M, Kralj K (2007) Istraživanje i optimizacija ihtiocenoze u svrhu smanjenja trofije akumulacije Butoniga tijekom 2006. godine. (elaborat).
7. Mrakovčić M, Mustafić P, Nikolić T, Plenković-Moraj A, Kerovec M, Mihaljević Z, Ternjej I, Čaleta M, Zanella D, Buj I, Marčić Z, **Brigić A**, Gligora M, Kralj K (2007) Utvrđivanje stanja u jezerima Savica u gradu Zagrebu i planske mjere smanjenja onečišćenja u jezerima. (elaborat).
8. **Brigić A**, Lucić A (2006) „Dino's Illustrated Childrens Map of the World“. Maestral, Zagreb.
9. Mrakovčić M, Mustafić P, Kerovec M, Mišetić S, Plenković-Moraj A, Mihaljević Z, Ternjej I, Zanella D, Čaleta M, Buj I, **Brigić A**, Gligora M, Kralj K (2006) Istraživanje i optimizacija ihtiocenoze u svrhu smanjenja trofije akumulacije Butoniga tijekom 2005. godine. (elaborat).
10. Mrakovčić M, Mustafić P, Mišetić S, Plenković-Moraj A, Mihaljević Z, Kerovec M, Zanella D, Čaleta M, Buj I, **Brigić A**, Marčić Z, Gligora M, Kralj K (2006) Fizikalno-kemijske, biološke i ihtiološke značajke nadzemnih voda hidroenergetskog sustava HE Varaždin, HE Čakovec i HE Dubrava u godini 2006. (elaborat).
11. Mrakovčić M, Mustafić P, Mišetić S, Plenković-Moraj A, Mihaljević Z, Kerovec M, Zanella D, Čaleta M, Buj I, **Brigić A**, Marčić Z, Gligora M, Kralj K, Erben R, Lajtner J (2006) Fizikalno-kemijske, biološke i ihtiološke značajke nadzemnih voda hidroenergetskog sustava HE Varaždin, HE Čakovec i HE Dubrava u godini 2005. (elaborat).
12. Mrakovčić M, Mustafić P, Plenković-Moraj A, Mihaljević Z, Mišetić S, Ternjej I, Čaleta M, Zanella D, Buj I, **Brigić A**, Marčić Z, Gligora M, Kralj K (2006) Biološka istraživanja akumulacija hidroenergetskog sustava HE Vinodol tijekom 2005. godine. (elaborat).
13. Mrakovčić M, Mustafić P, Zanella D, Čaleta M, Buj I, **Brigić A** (2005) Prikaz životinjskog svijeta šireg područja delte Neretve. Sektorska studija. (elaborat).
14. Mrakovčić M, Mustafić P, Kerovec M, Mišetić S, Plenković-Moraj A, Mihaljević Z, Ternjej I, Zanella D, Čaleta M, Buj I, **Brigić A**, Gligora M, Kralj K (2005) Istraživanje i optimizacija ihtiocenoze u svrhu smanjenja trofije akumulacije Butoniga tijekom 2004. godine. (elaborat).
15. Mrakovčić M, Mustafić P, Mihaljević Z, Ternjej I, Zanella D, Mišetić S, Čaleta M, Buj I, **Brigić A** (2005) Program optimizacije ihtiocenoze akumulacije Bajer tijekom 2004. godine. (elaborat).

16. Mrakovčić M, Mustafić P, Mišetić S, Plenković-Moraj A, Mihaljević Z, Kerovec M, Zanella D, Čaleta M, Buj I, **Brigić A**, Ternjej I, Gligora M, Kralj K (2005) Fizikalno-kemijske, biološke i ihtiološke značajke nadzemnih voda hidroenergetskog sustava HE Varaždin, HE Čakovec i HE Dubrava u godini 2004. (elaborat).
17. Mrakovčić M, Mišetić S, Plenković-Moraj A, Razlog-Grlica J, Mihaljević Z, Čaleta M, Mustafić P, Kerovec M, Pavlinić I, Zanella D, Buj I, **Brigić A**, Gligora M, Kralj K (2004) Kategorizacija i inventarizacija florističkih i faunističkih vrijednosti Parka prirode "Vransko jezero". (elaborat).
18. Mrakovčić M, Mustafić P, Čaleta M, Zanella D, Buj I, **Brigić A** (2004) Studija i procjene stanja (monitoring) ribljeg fonda područja dijelova rijeka Drave, Save, Krapine, Mirne, Cetine i Matice te Baćinskih jezera u 2003. godini. (elaborat).
19. Mrakovčić M, Mustafić P, Kerovec M, Mišetić S, Plenković-Moraj A, Mihaljević Z, Ternjej I, Oraić D, Zrnčić S, Zanella D, Čaleta M, Buj I, **Brigić A**, Gligora M, Kralj K (2004) Istraživanje i optimizacija ihtiocenoze u svrhu smanjenja trofije akumulacije Butoniga tijekom 2003. godine. (elaborat).
20. Mrakovčić M, Mustafić P, Mišetić S, Plenković-Moraj A, Mihaljević Z, Kerovec M, Zanella D, Čaleta M, Buj I, **Brigić A**, Ternjej I, Gligora M, Kralj K (2004) Fizikalno-kemijske, biološke i ihtiološke značajke nadzemnih voda hidroenergetskog sustava HE Varaždin, HE Čakovec i HE Dubrava u godini 2003. (elaborat).
21. Mrakovčić M, Mustafić P, Čaleta M, Zanella D, Buj I, **Brigić A** (2003) Studija i procjene stanja (monitoring) ribljeg fonda područja dijelova rijeka Drave, Save, Krapine, Mirne, Cetine i Matice te Baćinskih jezera u 2002. godini. (elaborat).