

JIHOČESKÁ UNIVERSITA V ČESKÝCH BUDĚJOVICÍCH

Biologická fakulta

Katedra zoologie



Štěpán Vodka

**Společenstva xylofágního hmyzu v lužním lese:
distribuce a hostitelská specificita**

Magisterská diplomová práce

2007

Vedoucí práce: Mgr. Lukáš Čížek, Ph. D.

Poděkování

Tímto bych chtěl poděkovat svému školiteli Lukáši Čížkovi za obětavou pomoc, nápady, cenné rady a vřelý přístup. Dále bych chtěl poděkovat Honzovi Čížkovi a Davidu Hauckovi za pomoc v terénu, vedení LZ Židlochovice a Valtického polesí, hajným p. Novotnému i p. Konečnému, jejichž ochota ke spolupráci nám umožnila výzkum provést. Velký dík samozřejmě patří všem, kdož mi poskytli byť jedinou smysluplnou radu, zejména Martinu Konvičkovi a Kateřině Novákové.

Vodka, Š., 2005: Společenstva xylofágního hmyzu na v lužním lese: distribuce a hostitelská specificita [Communities of xylophagous insects in floodplain forest: distribution and host specificity.] Master thesis, Faculty of Biological Science, University of South Bohemia, České Budějovice, Czech Republic.

Prohlášení

Prohlašuji, že jsem tuto práci vypracoval samostatně pouze s použitím citované literatury a za odborného vedení školitele.

Prohlašuji, že v souladu s § 47b zákona č. 111/1998 Sb. v platném znění souhlasím se zveřejněním své diplomové práce v úpravě vzniklé vypuštěním vyznačených částí archivovaných biologickou fakultou elektronickou cestou ve veřejně přístupné části databáze STAG provozované Jihočeskou univerzitou v Českých Budějovicích na jejích internetových stránkách.

V Českých Budějovicích, 30. dubna 2007

Abstract

During the last century the forests of Central Europe changed from open woodlands to even-aged stands with closed-canopy. This change resulted in severe decline of forest biodiversity. This study examines how, and why such change affected xylophagous insects. I have studied microhabitat preferences, i.e. distribution of xylophagous insects in canopy and understorey of closed forests, forest edges and wooded meadows. I used method of rearing insect from timber baits exposed to ovipositing females of xylophagous insects in different situations in the forest at the beginning of vegetation season. After one season of exposition, the baits were collected enclosed in fly-wire cages, where emerging insects were collected for two seasons.

This thesis consists of two parts: The first part is an unpublished manuscript dealing with effect of habitat insolation, vertical stratification, forest structure and amount of dead wood on community of long-horned beetles (Cerambycidae) and jewel beetles (Buprestidae) feeding on wood of pedunculate oak (*Quercus robur*). Baits were exposed in the canopy and the understorey of forest interior, the canopy and the understorey of forest edge and on solitary trees on wooded meadows.

Most insect species do prefer insolated wood for their development, and were more common in the understorey than in the canopy. Insolation of bait was thus the prime factor affecting composition of reared insects. No relation was found between dead wood volume and species composition or abundance of reared insects. This shows that insolation of the dead wood is crucial to conservation of most xylophagous insects.

The second part of the thesis studies effect of vertical stratification and insolation on distribution of xylophages feeding reared from wood of 8 tree species (*Alnus glutinosa*, *Populus alba*, *P. x canadensis*, *Salix alba*, *Carpinus betulus*, *Quercus robur*, *Tilia cordata*, *Ulmus laevis*) and host specificity of xylophages. Results show that: (i) community composition of xylophages reflects evolutionary history of their host plants; (ii) communities reared from different trees exhibit different preferences for forest strata and insolation of the habitat, probably in connection to preferred growth conditions of the host plant, (iii) many xylophagous insect species exhibit strong preferences to insolated habitats, and are thus confined to forest edges in extensively managed forests as well as in unmanaged forest reserves.

Obsah

I. Část (Nepublikovaný rukopis)	
1. Introduction	8
2. Methods	10
2.1. Study area	10
2.2. Insect sampling	10
2.3. Sampling design	11
2.4. Environmental variables	11
2.5. Analyses	12
3. Result	14
4. Discussion	16
4.1. Dead wood volume	17
Conservation implications	18
5. References	20
6. Appendix	24
II. Část	
1. Úvod	31
2. Literární přehled	32
2.1. Biodiverzita lesního hmyzu	32
2.2. Historický vývoj středoevropských nížinných lesů	33
3. Cíle výzkumu	36
4. Metodika	37
4.1. Charakteristika území	37
4.2. Návnady na xylofágní hmyz	37
4.3. Stanoviště	38
4.4. Studované druhy dřevin	38
4.5. Analýza dat	39
5. Výsledky	40
5.1. Výsledky pro všechny druhy stromů	40
5.2. Výsledky pro jednotlivé druhy stromů	41
5.3. Hostitelská specificita	42
6. Diskuse	43
6.1. Vertikální distribuce hmyzu	43
6.2. Vliv oslunění	43
6.3. Hostitelská specificita a podobnosti společenstev	44
7. Závěr	46
8. Reference	47
9. Příloha	55

I. část

(Nepublikovaný rukopis)

Biodiversity in a temperate deciduous forest: distribution of saproxylic beetles and implications for forest history and management

Abstract

Despite long tradition of natural history, there is little quantitative information regarding habitat requirements of xylophagous insects in temperate forests. We studied habitat preferences of two beetle families, Buprestidae and Cerambycidae, in an oak-dominated alluvial hardwood forest using a novel method of rearing insects from timber baits. The baits (15kg of freshly cut oak shots and branches) were exposed in both canopy and understory of closed forest, on forest edge and on standard trees in wooded meadow. Beetle samples reared from the baits differed among situations in species richness but not in abundance; highest richness was found for insolated understory and solitary trees. Insolation was the most important factor affecting composition of reared communities, alone explaining 30% of variation in species data. Effects of vertical strata and solitary trees were also significant, while effect of amount of dead wood was not. These patterns yield strong support to the hypothesis that Central European lowlands were covered by open-canopy woodlands rather than closed forests in a pristine state. This needs to be taken into account, when developing conservation strategies.

1.Introduction

The specialized invertebrates developing on dead wood belong among the most rapidly declining part of European biodiversity. The EU Habitat Directive rightly protects 21 saproxylic species, representatives of this guild also stand in prominent positions in national insect red lists (e.g. Farkač et al., 2005). The declines are occurring despite a steady increase of forest cover across Europe and also despite genuine efforts of foresters for growing forests with a more natural tree species composition (Warren and Key, 1991). Given that saproxylic insect fauna comprises thousands of species in Europe, often with highly exacting requirements for substrate type and quality, the decline represent an indisputable threat to continental biodiversity (Jonsell et al., 1998; Schiegg, 2000a, b; Kappes and Topp, 2004; Gibb et al., 2006).

It is generally assumed that the situation is caused by a low volume of dead wood in managed forests, and increase of dead wood volumes is the most commonly encountered for battling the decreases of saproxylic insects (Siitonen, 1994; Martikainen, 2000; Chandler, 1991; Økland et al, 1996). Accordingly, establishment of non-intervention reserves and increase of dead wood volumes in managed forests by such method as prolonged timber harvest cycle, retaining harvest remnants in forests and leaving a proportion of trees to decay are the most commonly advocated remedies to battle the declines. However, these universal measures do not take into account possible differences in habitat requirements of saproxylic species in different woodland types and regions. In particular, most of the current research on saproxylic species requirements has been carried out in boreal or sub-boreal forests of Fennoscandia (Kaila et al., 1997; Martikainen et al., 2000; Schroeder et al., 2006; Wikars et al., 2005; Jonsell and Weslien, 2003; Siitonen, 1994; Selonen et al., 2005; Sverdrup-Thygeson and Ims, 2002), although the bulk of saproxylic diversity, in terms of species richness, occurs in oak-dominated woods of lowland temperate Europe.

A little reflected aspect of ecology of saproxylic insects is a potential importance of such structural features as tree density, insolation and canopy height. For instance, up to fifty percent of saproxylic organisms in Sweden require sun-exposed substrates (Jonsell et al., 1998) and the preference of some species to sunny conditions is regularly mentioned in life history accounts (for example Bílý, 2002). Given the dependency of many saproxylic insects on sun-exposed substrates, a development with potentially far-reaching impact was increasing stand density, brought about during last ca 100 years by the cessation of such now-obsolete

management techniques as coppicing and woodland pasture (Rackham, 1998; Warren and Key, 1991) and their replacement by even-aged high forest. Conservationists for long regarded the woodland closure as a beneficial process, returning woodlands to a more natural state (Ellenberg, 1988; Vrška, 2006). More recently, it has been proposed that temperate lowland woodlands would be rather open even in absence of human intervention as a result of activity of wild ungulates (Vera, 2000; Bakker et al., 2004) and natural disturbances (e.g., Attiwill, 1994; Lindbladh et al., 2003; Bouget and Duelli; 2004; Moretti et Barbalat, 2004). The deleterious impact of woodland closure is well documented for such organisms as higher plants (Peterken and Francis, 1999; Strandberg et al., 2005), butterflies (Warren, 1991; Freese et al. 2006), beetles (Ranius and Nilsson, 1997), centipedes (Grgic and Kos, 2005) or insectivorous birds (Fuller and Henderson, 1992; Hansson, 2001). In response, restoring such traditional management techniques as coppicing, and coppicing with standards is increasingly advocated and even applied as conservation management. The requirements of saproxylic organisms are less known. In particular, a bulk of the evidence for association with sunny conditions comes from areas near range margins of temperate woodlands (Ranius and Jansson, 2000; Lindhe and Lindelöw, 2004). In Central Europe, active opening-up woodlands for saproxylic organisms is only practiced and the few existing programmes are not based on quantitative evidence.

Answering the question where the saproxylic organisms breed and occur is crucial for establishment of efficient conservation strategies. If position of dead wood with regard to insolation affects the species richness and composition of saproxylic assemblages, then spatial distribution of dead wood may be as important as its quantitative supply. If species specialised on sunny substrates breed high in canopy, than non-intervention strategies is the best way to safeguard their populations. If, in contrast, both amount of sun and vertical stratum matters, then more active management measures will be necessary. To contribute to the debate, we studied how position of dead wood and its insolation affects the species richness and composition of assemblages of two beetle families, the long-horned (Cerambycidae) and jewel (Buprestidae) beetles.

2. Methods

2.1. Study area

The study was conducted in alluvial woodlands of Southern Moravia, Czech Republic (163 - 171 m a.s.l., 16°45'-16°55'E, 48°45'-48°50'N). The woodlands consist of mosaic of intensively managed hard-wood forests, overgrown pasture forests and meadows with old solitary oaks. The prevailing trees are pedunculate oak (*Quercus robur*), hornbeam (*Carpinus betulae*), limes (*Tilia cordata*, *T. platyphyllos*), ash (*Fraxinus angustifolia*), elms (*Ulmus laevis*, *U. minor*), white poplar (*Populus alba*), and field maple (*Acer campestre*).

In the past, the forests were prevailingly managed as coppice with standards or pasture woodland. Since about hundred fifty to one hundred years, the traditional management ceased, and forests were largely transferred to high-forest, now managed via clear-cutting and subsequent planting in ca 120 years rotation.

The study area is rich in saproxylic and xylophagous insects, forming a hot-spot of these groups in the Czech Republic (Rozkosny and Vanhara, 1995-96).

2.2 Insect sampling

To sample communities of wood-boring insects, we reared xylophagous insects from standardized timber baits exposed to ovipositing females in the forest. Baits were made of freshly cut timber of a pedunculate oak (*Quercus robur*). Each bait contained 15-20 kg (average 17.4 kg, total of 296 kg of timber was exposed). Material for the baits came from healthy small trees (DBH 15-20 cm). A bait contained 3-4 pieces of stem (diameter 15-20 cm), bunch of 15-30 thinner branches (diameter 1-10cm), and bunch of shots (diameter <1cm). Length of the branches was 1 m. The diameter and decay state excludes insects depending on wood of larger diameters, those depending on living wood and those preferring an advanced decay. The branch-diameter classes were evenly distributed among all baits. Baits were prepared in mid April 2004 and immediately exposed in the forest in order to attract ovipositing females of xylophagous insects.

In October 2004, baits were collected and during winter enclosed in fly-wire cages. Baits exposed in shady positions (*see below*) were placed in shade, while those from sunny positions were exposed to the sun. Metallic fly-wire with square openings 1.2x1.2 mm was used for caging, allowing small insects (e.g., scolytids, Diptera and parasitic Hymenoptera)

but holding larger insects, such as long-horned (Cerambycidae) and jewel beetles (Buprestidae), inside. We thus use long-horned and jewel beetles as model groups. Emerging insects were collected regularly 2-3 times a week for two years (2005-2006). Collected insects were mounted, identified and databased.

2.3. Sampling design

To allow for investigation of effect of forest strata and insolation on wood-boring insects, baits were simultaneously exposed on **(i)** old solitary trees in meadows, and in four situations in the forest: **(ii)** canopy-shade, **(iii)** canopy-sun, **(iv)** understory-shade, and **(v)** understory-sun.

In the canopy, the baits were suspended in the upper tree layer, 17-22 meters above the ground in crowns of larger trees, either protected from sun by dense foliage of the tree (ii), or near the top of a tree on the forest edge, where sunshine fully reached the baits (iii). In the understory, baits were suspended one meter above ground either in a shady understory (iv), or at sunlit forest edge (v). Baits exposed on solitary trees were hanged in both, canopy and understory.

Baits were exposed at three sites in mature forests patches and adjacent wooded meadows, the sites being located 1-6 km from each other. At each site, each of the five positions was sampled by one bait, except for the site 1, where two additional baits were exposed, one in understory-shade, one in understory-sun position. This gives three replicates for each of the positions (i) – (iii) and four replicates for (iv) and (v), with 17 baits in total. The canopy was thus sampled by six baits (positions ii. & iii.), the understory by 8 baits (positions iv. & v.); the shade by 7 baits (positions ii. & iv.); and the insolated situations were sampled by 10 baits (positions i., iii. & v.).

2.4. Environmental variables

Effects of following environmental variables were investigated:

Forest stratum – canopy, understory, solitary tree; coded binarily.

Insolation – sun or shade; coded binarily.

Dead wood – Depending on microhabitat preferences, insects presence and abundance might be affected by dead wood volume in exposition situation, volume of sun-exposed or shaded

dead wood irrespective to strata; dead wood volume found in one of the investigated strata irrespective to insolation; or total amount of dead wood at the site. To control for these confounding factors, we considered **(a)** dead wood found near the bait in conditions corresponding to the conditions of exposition, **(b)** dead wood found within each stratum at each site, **(c)** sun-exposed and shaded dead wood found at each site, and **(d)** total dead wood volume at each site.

Ad (a), we estimated the amount of dead wood (in m³ per 1 hectare) for surroundings of each bait as dead wood present in bait vicinity in conditions of exposition situation. For solitary tree (i), it was merely dead wood found within a circle of 50 m diameter with the bait in its center; for canopy shade (ii) and understory shade(iv), it was dead wood found in the corresponding strata (>5m and < 5m above ground) within a circle of 50 m diameter with the bait in its center; for canopy-sun (iii) and (v) understory-sun, it was dead wood found in the corresponding strata (>5m and < 5m above ground), but within a rectangle 10 x 50m placed along forest edge, with bait in its centre. Ad (b), we used sums of (ii) & (iii) for the canopy, and (iv) & (v) for the understory. Ad (c), we used sums of (ii) & (iv) for shaded and (iii) & (v) for insolated positions. Finally, ad (d), we used sums of (ii), (iii), (iv) & (v) for each site.

Bait weight – weight (in kg) was used as a covariable to filter out possible effect of bait size.

Site – to filter out possible differences among sites, site identities were used as covariables in analyses.

2.5. Analyses

Species accumulation curves and diversity estimates were computed using software EstimateS 8,00 (Colwell, 2006). We used Chao 1 (Chao, 1984) with 1000 randomizations to estimate diversity in strata and insolation situations.

We used redundancy analysis (RDA), a linear constrained ordination method that relates the composition of samples to external predictors (Lepš and Šmilauer, 2003), to test for relationship between the composition of samples and environmental variables. Ordinations were performed using software CANOCO v. 4.51 (ter Braak and Šmilauer, 2002). We focused scaling on inter-sample distances; species score was divided by SD, the data were log-transformed, samples were not centered nor standardized, species were centered. The effects of dead wood volume estimated by different methods were assessed using the

CANOCO manual forward selection of environmental variables. Sites and weight of bait were used as covariables.

We performed two separate RDA analyses, one on full dataset, and reduced dataset. The full dataset included all individuals, species and samples. The reduced dataset excluded solitary tree samples. This exclusion facilitated determining the effect of each of the examined variables in the forest via the variance partitioning procedure (Lepš and Šmilauer, 2003). The statistical significance of the contribution of each variable was determined using Monte Carlo permutation test (9,999 permutations).

3. Results

We reared total of 2,605 individuals of 22 species (Cerambycidae: 17 species, 2,231 individuals; Buprestidae: 5 species, 374 individuals) from the pedunculate oak wood (**Table 1**). These numbers correspond to 8.8 beetle individuals per 1kg of wood. A large portion of local pool of oak-feeding species developing in the freshly dead oak branches was reared (Sláma, 1998).

The species accumulation curves (**Figure 1**) indicated a lower species richness in the shade and in the canopy, in comparison to sun and understory. The Chao 1 species richness estimator predicted similar pattern, indicating the number of species was unlikely to increase with more intensive sampling in the shade. It would, however, increase in sunny positions both in canopy and understory.

The distribution of individuals also indicated a high preference for insolated wood: 73% of reared species was more common in sunny positions (**Figure 2a**). Nearly 68% of species were more common in the understory; stratum preferences, however, were less pronounced (**Figure 2b**). The abundance of beetles also reveals an interesting pattern. Only a single species was most abundant in the understory-shade, while seven species reached the highest numbers of individuals in solitary tree samples and further seven species in understory sun samples. (**Figure 3**).

The first canonical axis of the RDA ordination of full dataset (**Figure 4**), in which stratum, insolation and dead-wood were used as environmental variables, explained 36.5 % of variability in species data. The first ordination axis ($F = 8.73$, $p < 0.001$) was directed from insolated to shady positions, representing a gradient of insolation. The second axis represented height, or vertical stratification gradient. All canonical axes together explained 47.6% of total variation ($F = 4.03$; $p < 0.001$). Effect of dead wood volume estimated by any method used was low ($< 5\%$ of total variation) and always insignificant ($p > 0.15$), justifying to ignore dead wood effects in further analyses.

Ignoring dead wood, the variance partitioning procedure revealed that stratum and insolation explained 45.9 % of variation in species data, insolation explaining 28.2% of total variation inexplicable by other variables and stratum (including solitary trees) explaining 12.3% of total variation inexplicable by other variables.

The pattern returned by RDA on the reduced data set was practically identical to that from full data set (diagram not shown). The first and all axes explained 44.3% ($F = 10.26$, $p < 0.001$) and 51.3% ($F = 7.47$, $p < 0.001$) of variation in species data. The subsequent variance

partitioning showed that the insolation explained 36.7% of total variation inexplicable by other variables, while the stratum (canopy/understory) explained 15.7% of total variation inexplicable by other variables.

4. Discussion

Based on rearing saproxylic beetles from dead wood baits, we showed that the insolation of the dead wood is the crucial factor determining the species richness and assemblage composition of oak-utilizing xylophagous beetles in a temperate Central European woodland. The rearing method allows for a high confidence that the results reflect actual preferences of individual species, as each emerged beetle provides an evidence for both female selection of oviposition sites and the ability of her offspring to accomplish development.

Only very few species preferred shady conditions of closed forest. This largely confirms the findings of other studies authors (Lindhe et al, 2005; Morreti et al., 2004; Ranius and Jansson, 2000). The new finding of this study is that the height of positioning the baits had much lesser effect than insolation and that, crucially, more species preferred insolated wood located in understory than insolated wood located in canopy.

To the best of our knowledge, most of so far conducted studies of habitat preferences of saproxylic insects were based on activity rather than rearing records, and thus were open to potential criticism for not adequately reflecting breeding habitats of the studied organisms. The few studies that indeed used rearing originated from boreal or hemi-boreal forests (Lindhe and Lindelöw, 2004), or near northern range edges for oak wood specialists (Ranius and Jansson, 2000). Critics could have argued that the studies because insects in harsher climates often display preferences for exceptionally warm microclimates (Shreeve et al., 1996; Bridle and Vines, 2007), the studies did not reflect the situation in range cores. Our results effectively refutes such criticisms, documenting that the preferences of oak-wood insects for insolated wood, already disclosed in Fennoscandia, apply for Central Europe as well.

The preferences are consistent with the hypothesis that lowland oak-dominated woods of temperate Europe would be rather sparse in a natural state (Vera, 2000; Rackham, 1998). They had to contain substantial amounts of dead wood situated near the ground, either in form of fallen but sun-exposed logs, or in the form of decaying trunks not shaded by neighbouring trees. Regardless a specific mechanisms that kept the woodlands open, a simple consideration of richness of the fauna preferring insolated wood documents that this resource had to be rather common and that the „natural“ oak-dominated landscapes had to have a savannah- or park-like appearance. Additionally, the rather sparse structures of historically common pasture woodlands and coppices with standards necessarily supported stronger populations of

oak-dependent saproxylic invertebrates than present-day high forests with long rotation. Oak-dependent saproxylic beetles thus display a similar pattern as such notoriously heliophilous groups as butterflies or forest floor herbs. The closure of lowland woods, phenomenon not older than ca 150 years, drives the bulk of oak-associated biodiversity to open structures within woodlands, be their edges, sparse stands or solitary trees growing on woodland meadows.

Because our sampling targeted insects attacking freshly dead wood, it likely missed species attacking either living trees, or wood in more advanced state of decay, whose preference for insolated substrate may be lower (Jonsell et al., 1998). However, because oak is a shade-intolerant tree, it is not likely that the pattern would change too much, relative to other cooccurring tree species (Jonsson et al., 2005).

4.1. Dead wood volume

We did not detect any relationship between the insects reared from baits and dead wood volume (DWV) surrounding the baits. In fact, the DWV was largest in shaded understory, preferred by minimum of beetles. The *amount* of local DWV thus seems rather irrelevant to most xylophages. Several other studies found only weak relationship between local DWV and species richness of saproxylic beetles (Franc et al., 2007; Økland et al., 1996; Siitonen, 1994). Franc et al. (2007) argued that what matters is overall supply of dead wood in wider landscapes, rather than on a local level. However, our sampling was carried out within a relatively small geographic scale (maximum distance 6 km), within a single contiguous wood with rather high DWV.

The low relevance of DWV thus demonstrates that it is quality of the saproxylic habitat that matters. The distribution of dead-wood within the forest is thus far more important than its total volume, at least on local scale.

This of course does not rule out the necessity to maintain or increase dead wood volumes, particularly so because the temporal continuity of DW supply may play an important role (Jonsell and Nordlander, 2002), as it ensures long-term persistence of metapopulations of saproxylic species. Continuity may partly explain the high diversity of beetles found on old (> 150 years) solitary trees on sparsely wooded meadows, despite relatively low local DWD volumes due low tree density. These trees, relics from a past pasture woodlands, are sun-exposed and slowly dying. The condition of continuity of suitable DW is thus met over many years.

4.2. Conservation implications

The factual disappearance of sparse, traditionally managed stands from most of Central Europe threatens an entire guild of saproxylic insects depending on insolated dead wood of oak, and possibly other sun-intolerant tree species. The conservation policy of increasing dead wood volume in forests may prove as inefficient, unless attention is paid to the distribution of this crucial habitat, which is, to opening up the lowland woodlands. This brings important implications for management of woodland reserves commercial forestry.

In most of Central Europe, the aim of mainstream conservation community for woodland conservation is non-intervention strategy, allowing for natural ecosystem dynamics. This may be appropriate for mountain or submountain regions with low human population density and high overall forest cover (Jonasova et al., 2005). It is nevertheless dramatically risky for lowland woods, because whatever factors had maintained open woodland structure in pre-cultural conditions, they likely operated on very large spatial scales. Current total areas of lowland woods are simply too small to sustain populations of large herbivores (Vera, 2000), or harbor all successional stages created by fires, floods and windfalls. In contrast, traditional coppicing with standards or woodland pasture had operated on small scales, creating fine mosaics of all possible successional stages. Regarding saproxylic insects, these practices create stands with distances among trees allowing sun to reach both trunks and decaying wood on forest floor. They should be restored wherever feasible, especially in reserves situated in areas harboring remnant populations of sun-depending saproxylic beetles. Reestablishment of these practices is consistent with international regarding EU-protected saproxylic beetles, as well as with conservation of other groups, such as butterflies.

It is not likely that a management for sun-depending species threatens other components of biodiversity. High forests will not cease to exist, as they represent a commercially attractive option for growing high-quality oak timber. Notably, the beetle showing most marked preference for shade in our study, *Leiopus nebulosus*, is a very common species in the Central European lowlands, evidently benefiting from prevailing high forests. Also, a recent study of epigeic invertebrates in coppices and high forests demonstrated that practically all of species of conservation prefer open stands, whereas close stands are preferred by widespread generalists (Spitzer et al., submitted).

As in reserves, any measures to increase the supply of sun-exposed dead wood will likely increase the biodiversity in commercial forests. These may comprise leaving selected

trees uncut to decay wherever this does not preclude normal forestry operations, widening up edges along forest roads, or preserving wide mantles among forests and non-forest lands. With increasing demand for fuel-wood, return to coppicing may become profitable even in commercial woods, especially in on less productive locations (Utínek, 2004); such attempts should be welcomed rather than objected by conservationists. Ideal locations for dead wood management are also non-protected forests utilized for other purposes than timber production, such as deer parks or green areas around cities.

5. References

- Attiwill, P.M., 1994. The disturbance of forest ecosystems - The Ecological basis for conservative management. *For. Ecol. Manage.* 63 (2-3), 247-300.
- Bakker, E.S., Olf, H., Vandenberghe, C., de Maeyer, K., Smit, R., Gleichman, J.M., 2004. Ecological anachronisms in the recruitment of temperate light-demanding tree species in wooded pastures *J. Appl. Ecol.* 41, 571-582.
- Bílý, S., 2002. Summary of the bionomy of the Buprestid beetles of Central Europe (Coleoptera: Buprestidae). *Acta Entomol. Mus. Nat. Pragae. Suppl.* 10.
- Bouget, Ch., Duelli, P., 2004. The effects of windthrow on forest insect communities: a literature review. *Biol. Conserv.* 118, 281-299.
- Bridle, J.R., Vines, T.H., 2007. Limits to evolution at range margins: when and why does adaptation fail? *TREE* 22 (3), 140-147.
- Chandler, D.S., 1991. Comparison of some slime mold and fungus feeding beetles (Coleoptera, *Eucinetoidea*, *Cucujoidea*) in an old-growth and 40-year-old forest in New Hampshire. *Coleopt. Bull.* 45, 239-256.
- Chao, A., 1984. Non – parametric estimation of the number of classes in a population. *Scand. J. Stat.* 11, 265-270.
- Colwell, R.K., 2006. EstimateS: Statistical estimation of species richness and shared species from samples. Version 8. <http://viceroy.eeb.uconn.edu/estimates>.
- Ellenberg, H., 1988. *Vegetation ecology of Central Europe*. Cambridge University Press, New York.
- Farkač, J., Král, D., Škorpík, M., 2005 (eds.). Červený seznam ohrožených druhů České republiky. Bezobratlí. List of threatened species in the Czech Republic. Invertebrates. Agentura ochrany přírody a krajiny ČR. Praha.
- Franc, N., Götmark, F., Økland, B., Nordén, B., Paltto, H., 2007. Factors and scales potentially important for saproxylic beetles in temperate mixed oak forest. *Biol. Conserv.* 135, 86-98.
- Freese, A., Benes, J., Bolz, R., Cizek, O., Dolek, M., Geyer, A., Gros, P., Konvicka, M., Liegl, A., Stettmer, C., 2006. Habitat use of the endangered butterfly *Euphydryas maturna* and forestry in Central Europe. *Anim. Conserv.* 9, 388-397.

- Fuller, R.J., Henderson, A.C.B., 1992. Distribution of breeding songbirds in Bradefield Woods, Suffolk, in relation to vegetation and coppice management. *Bird study* 39, 73-88.
- Gibb, H., Pettersson, R.B., Hjalten, J., Hilszczanski, J., Ball, J.P., Johansson, T., Atlegrim, O., Danell, K., 2006. Conservation-oriented forestry and early successional saproxylic beetles: responses of functional groups to manipulated dead wood substrates *Biol. Conserv.* 129 (4), 437-450.
- Grgic, T., Kos, I. 2005. Influence of forest development phase on centipede diversity in managed beech forests in Slovenia. *Biodiversity and Conservation* 14, 1841-1862
- Hansson, L., 2001. Traditional management of forests: plant and bird community responses to alternative restoration of oak-hazel woodland in Sweden. *Biodiv. Conserv.* 10, 1865-1873.
- Jonášová M., van Hees A., Prach K., 2005. Rehabilitation of monotonous exotic coniferous plantations: A case study of spontaneous establishment of different tree species. In: *Ecol. Eng.* Vol 28 (2), pp. 141-148.
- Jonsell, M., Weslien, J., Ehnstrom, B., 1998. Substrate requirements of red-listed saproxylic invertebrates in Sweden. *Biodiv. Conserv.* 7 (6), 749-764.
- Jonsell, M., Nordlander, G., 2002. Insects in polypore fungi as indicator species: a comparison between forest sites differing in amounts and continuity of dead wood. *For. Ecol. Manage.* 157, 101-118.
- Jonsell, M., Weslien, J., 2003. Felled or standing retained wood – it makes a difference for saproxylic beetles. *For. Ecol. Manage.* 175, 425-435.
- Jonsson, B.G., Kruys, N., Ranius, T., 2005. Ecology of species living on dead wood – Lessons for dead wood management. *Silva Fenn.* 39 (2), 289-309.
- Kaila, L., Martikainen, P., Punttila, P., 1997. Dead trees left in clear-cuts benefit saproxylic Coleoptera adapted to natural disturbances in boreal forest. *Biodiv. Conserv.* 6 (1), 1-18.
- Kappes, H., Topp, W., 2004. Emergence of Coleoptera from deadwood in a managed broadleaved forest in central Europe. *Biodiv. Conserv.* 13 (10), 1905-1924.
- Lepš J., Šmilauer P., 2003. *Multivariate analysis of ecological data using CANOCO.* Cambridge University Press, Cambridge.
- Lindbladh, M., Niklasson, M., Nilsson, S.G., 2003. Long-time record of fire and open canopy in a high biodiversity forest in southeast Sweden. *Biol. Conserv.* 114, 231-243.
- Lindhe, A., Lindelöw, Å., 2004. Cut high stumps of spruce, birch, aspen and oak as breeding substrates for saproxylic beetles. *For. Ecol. Manage.* 203, 1-20.

- Lindhe, A., Lindelöw, Å., Åsebald, N., 2005. Saproxylic beetles in standing dead wood density in relation to substrate sun-exposure and diameter. *Biodiv. Conserv.* 14 (12), 3033–3053.
- Martikainen, P., Siitonen, J., Punttila, P., Kaila, L., Rauh, J., 2000. Species richness of Coleoptera in mature managed and old-growth boreal forests in southern Finland. *Biol. Conserv.* 94, 199-209.
- Moretti, M., Barbalat, S., 2004. The effects of wildfires on wood – eating beetles in deciduous forests on the southern slope of the Swiss Alps. *For. Ecol. Manage.* 187, 85-103.
- Morreti, M., Obrist, M.K., Duelli, P., 2004. Arthropod biodiversity after forest fires: winners and losers in the winter fire regime of the southern Alps. *Ecography* 27 (2), 173-186.
- Økland, B., Bakke, A., Hagvar, S., Kvamme, T., 1996. What factors influence the diversity of saproxylic beetles? A multiscaled study from a spruce forest in southern Norway. *Biodiv. Conserv.* 5, 75–100.
- Peterken, G.F., Francis, J.L., 1999. Open spaces as habitats for vascular ground flora species in the woods of central Lincolnshire, UK. *Biol. Conserv.* 91, 55-72.
- Rackham, O., 1998: Savanna in Europe. In: Kirby, K. J., Watkins, C. (eds.): *The Ecological History of European Forests*. pp. 1–24. Oxford University Press.
- Ranius, T., Jansson, N., 2000. The influence of forest regrowth, original canopy cover and tree size on saproxylic beetles associated with old oaks. *Biol. Conserv.* 95, 85-94.
- Ranius, T., Nilsson, S.G., 1997. Habitat of *Osmoderma eremita* Scop. (Coleoptera: *Scarabaeidae*), a beetle living in hollow trees. *J. Insect Conserv.* 1, 193-204.
- Rozkošný R., Vaňhara J. (eds.) 1995–1996: *Terrestrial Invertebrates of the Pálava Biosphere Reserve of UNESCO*, I–III. *Folia Sci. Nat. Univ. Mas. Brun.*, *Biol.* 92: 1–208, 93: 209–408, 94: 409–630.
- Schroeder, L.M., Ranius, T., Ekbom, B., Larsson, S., 2006. Recruitment of saproxylic beetles in high stumps created for maintaining biodiversity in a boreal forest landscape. *Can. J. Forest Res.* 36 (9), 2168-2178.
- Schiegg, K., 2000a. Are there saproxylic beetle species characteristic of high dead wood connectivity? *Ecography* 23 (5), 579-587.
- Schiegg, K., 2000b. Effects of dead wood volume and connectivity on saproxylic insect species diversity. *Ecoscience* 7 (3), 290-298.
- Selonen, V.A.O., Ahlroth, P., Kotiaho, J.S., 2005. Anthropogenic disturbance and diversity of species: polypores and polypore-associated beetles in forest, forest edge and clear-cut. *Scan. J. Forest Res.* 20, 49-58.

- Shreeve, T.G., Dennis, R.L.H., Pullin, A.S., 1996. Marginality: Scale determined processes and the conservation of the British butterfly fauna. *Biodiv. Conserv.* 5 (10), 1131-1141.
- Siitonen, J., 1994. Decaying wood and saproxylic coleoptera in 2 old spruce forests—a comparison based on 2 sampling methods. *Ann. Zool. Fenn* 31 (1), 89-95.
- Sláma, M.E.F., 1998. Tesaříkovití – Cerambycidae České Republiky a Slovenské Republiky. Praha.
- Spitzer L., Konvička M., Beneš J, Tropek R. & Tuf I.H. (submitted) Does closure of traditionally managed open woodlands threaten epigeic invertebrates? Effects of coppicing and high deer densities.
- Strandberg, B., Kristiansen, S.M., Tybirk, K., 2005. Dynamic oak-scrub to forest succession: Effects of management on understory vegetation, humus forms and soils. *For. Ecol. Manage.* 211, 318-328.
- Sverdrup-Thygeson, A., Ims, R.A., 2002. The effect of forest clearcutting in Norway on the community of saproxylic beetles on aspen. *Biol. Conserv.* 106 (3), 347-357.
- ter Braak, C.J.F., Šmilauer, P., 2002. CANOCO, version 4.5. – Centre for Biometry, Wageningen.
- Utínek, D., 2004. Conversions of coppices to a coppice-with-standards in Urban Forests of Moravský Krumlov, *J. For. Sci.*, Vol. 50 -38-46.
- Vera, F.W.M., 2000. *Grazing Ecology and Forest History*. CAB International, Wallingford.
- Vrska, T., 2006. Developmental dynamics of virgin forest reserves in the Czech republic, v. 2, Floodplain forests. Academia, Prague.
- Warren, M.S., 1991. The successful conservation of an endangered species, the Heath fritillary butterfly *Mellicta athalia* in Britain. *Biol. Conserv.* 55, 37–56.
- Warren, M. S., Key R. S., 1991: Woodland: Past, Present and Potential for Insect. In: Collins, M. N., Thomas, J. A. (eds.): *The conservation of insects and their habitats*. pp. 155-210. Academic press, London.
- Wikars, L.O., Sahlin, E., Ranius, T., 2005. A comparison of three methods to estimate species richness of saproxylic beetles (Coleoptera) in logs and high stumps of Norway spruce. *Can. Entomol.* 137 (3), 304-324.

6. Appendix

	Sun			Shade		Total sum
	Solitary tree	Understory	Canopy	Understory	Canopy	
<i>Agrilus angustulus</i>	88	102	40	3	4	237
<i>Agrilus obscuricollis</i>	78	13	5	0	0	96
<i>Agrilus olivicolor</i>	0	0	0	1	1	2
<i>Agrilus sulcicollis</i>	2	17	10	3	1	33
<i>Anaesthetis testacea</i>	0	0	0	0	1	1
<i>Cerambyx scopoli</i>	10	3	0	0	0	13
<i>Chrysobothris affinis</i>	2	4	0	0	0	6
<i>Clytus arietis</i>	0	11	0	0	0	11
<i>Exocentrus adpersus</i>	180	6	71	48	21	326
<i>Exocentrus lusitanus</i>	0	2	0	0	0	2
<i>Leiopus nebulosus</i>	62	109	14	315	254	754
<i>Mesosa curculionoides</i>	23	39	56	0	57	175
<i>Mesosa nebulosa</i>	1	0	0	0	0	1
<i>Phymatodes alni</i>	152	198	418	2	85	855
<i>Phymatodes testaceus</i>	5	0	33	5	24	67
<i>Plagionotus arcuatus</i>	0	8	0	0	0	8
<i>Pogonocherus hispidulus</i>	0	0	0	2	1	3
<i>Pyrrhidium sanguineum</i>	1	0	0	0	0	1
<i>Rhopalopus macropus</i>	0	1	0	0	0	1
<i>Saperda scalaris</i>	0	4	0	4	4	12
<i>Stenostola ferrea</i>	0	1	0	0	0	1
<i>Xylotrechus antilope</i>	1	0	0	0	0	1
Total sum	607	515	647	383	453	2605

Table 1

List of species and number of individuals of xylophagous beetles reared from baits of oak wood in the five investigated situations of the woodland

Explanatory variables	Covariables	First axis			All axes		
		Eigen.	F	p	Trace	F	p
Full dataset							
Stratum (C-U-S), Insolation, DWrealSq DWrealSq	BaitWeight, Site	0.365	8.73	0.002	0.476	4.03	0.001
	Stratum (C-U-S), Insolation, BaitWeight, Site	0.016			0.016	0.55	0.76
Stratum (C-U-S), Insolation, Stratum (C-U-S)	BaitWeight, Site, DWRealSqrt	0.32	8.31	0.003	0.4	4.51	0.001
	Insolation, BaitWeight, Site, DWRealSqrt	0.066	2.01	0.17	0.097	1.63	0.11
Insolation	Stratum (C-U-S), BaitWeight, Site, DWRealSqrt	0.283			0.283	9.59	0.001
Full dataset (without dead-wood volume)							
Stratum (C-U-S), Insolation, Insolation	BaitWeight, Site	0.364	9.62	0.001	0.459	5.43	0.001
	Stratum(C-U-S), Site, BaitWeight				0.282	9.98	0.001
Stratum (C-U-S)	Insolation, Site, BaitWeight	0.123	3.86	0.01	0.157	2.79	0.01
Reduced dataset (without solitary tree samples and dead-wood volume)							
Stratum (C-U), Insolation	BaitWeight, Site	0.443	10.26	0.001	0.513	7.47	0.001
Insolation	Stratum, BaitWeight, Site				0.367	10.69	0.001
Stratum	Insolation, BaitWeight, Site				0.157	4.57	0.005

Table 2

The results of the RDA ordination of full and reduced datasets and variation partitioning procedures

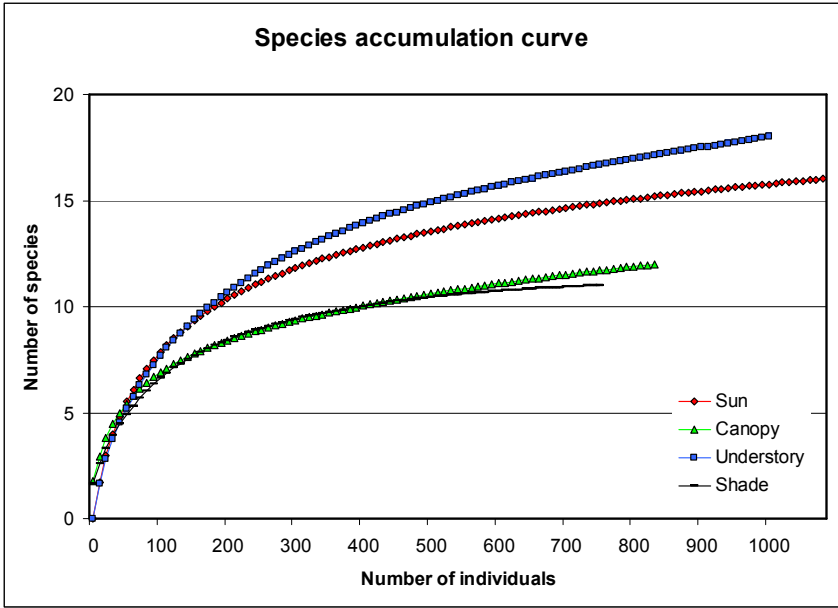


Figure 1a

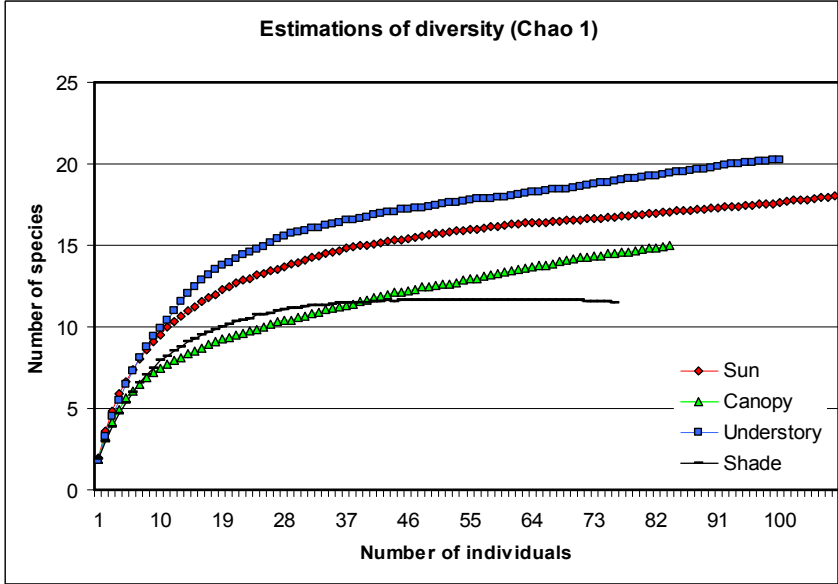


Figure 1b

Figure 1

Species accumulation curves showing accumulation of species in samples (a), and accumulation curve predicting the diversity by Chao 1 estimator.

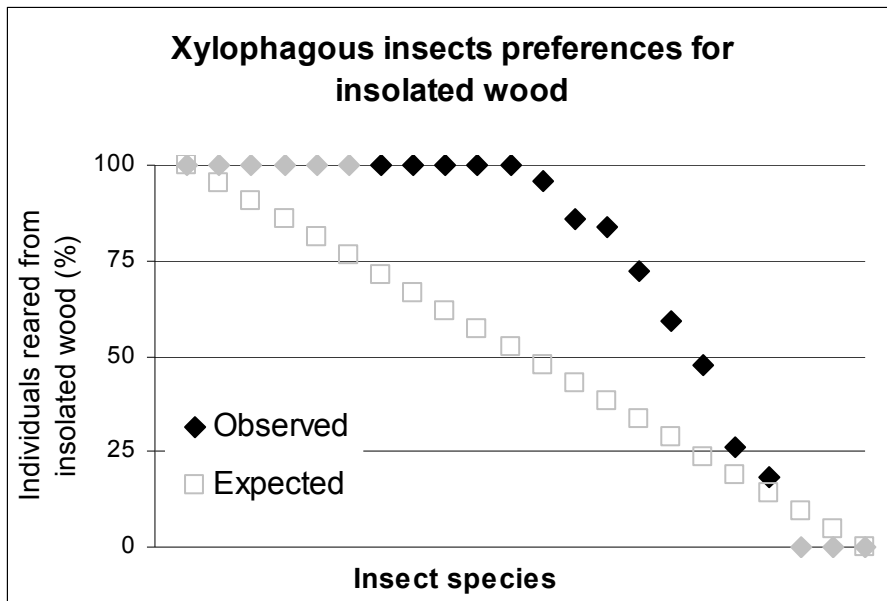


Figure 2a

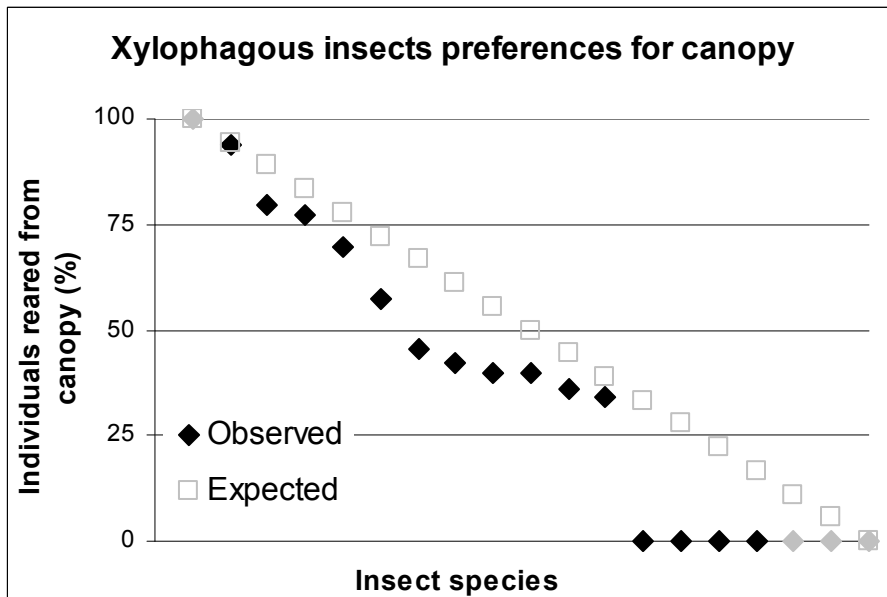


Figure 2b

Figure 2

Percentage of individuals reared from baits exposed to the sun (a) and in the canopy (b) per each species of xylophagous insects reared from of oak wood.

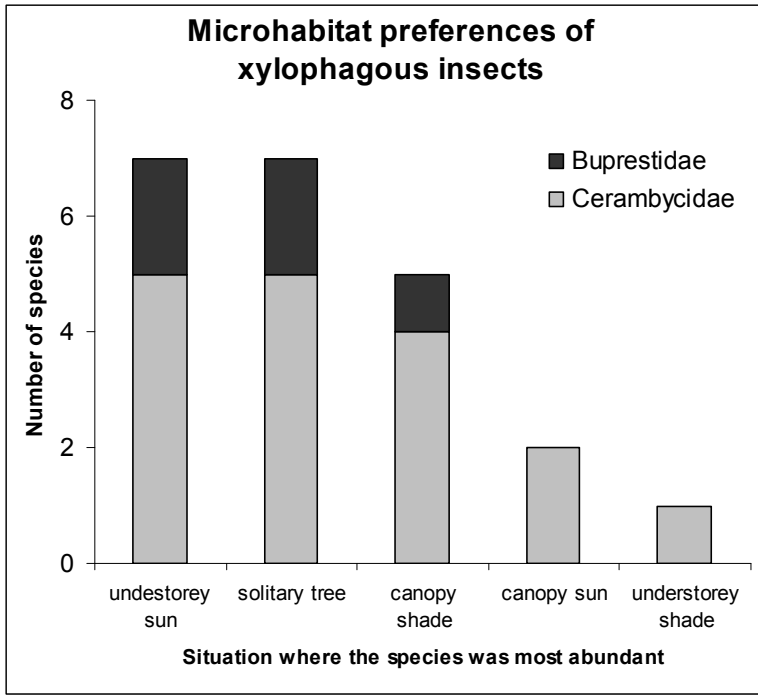


Figure 3

Number of species with highest abundance in samples from one of five situation.

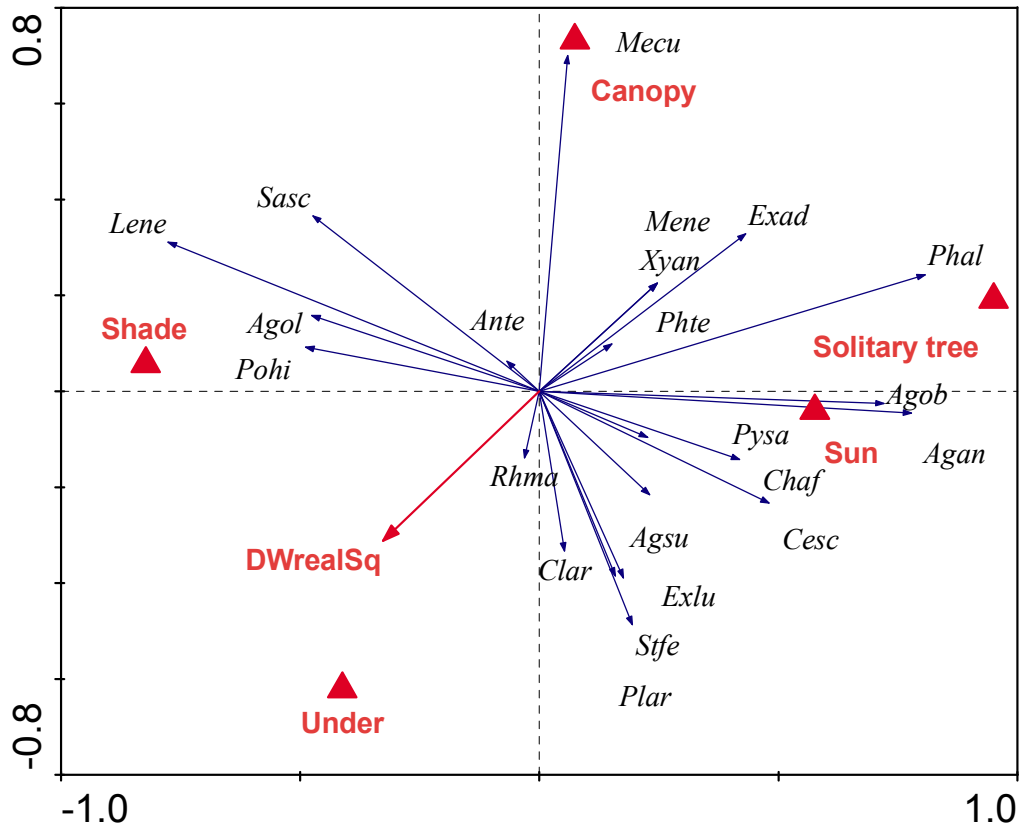


Figure 4

RDA ordination plot relating distribution of xylophagous insects reared from oak to insolation and forest strata and dead wood volume (DWrealSq). For explanation of insect species abbreviations consult **Table 1**.

II. část

1. Úvod

Mrtvé a rozpadající se dřevo hostí tisíce druhů různých organizmů, především hmyzu a hub. Tyto organizmy tak představují jednu z nejvýznamnějších složek biodiverzity. Mohlo by se zdát, že neustálé zvyšování rozlohy lesů v ČR a celé Střední Evropě (Anonymus, 2003) bude takovýmto tvorům prospívat. Bohužel tomu tak není. Stovky organizmů vázaných na mrtvé dřevo, tzv. saproxylické organizmy, patří mezi kriticky ohrožené, desítky až stovky druhů z ČR v nedávné době vymizely (Farkač et al., 2005). Jejich požadavky na životní prostředí jsou totiž úzce vyhraněné, takže v hospodářských lesích, a dosti často ani v lesních rezervacích, nedokážou přežít (Warren *et* Key, 1991; Grove, 2002; Warren, 1991, Frankham, R., 1995; Freese *et al.*, 2005). Příčinou je struktura dnešní krajiny středoevropských nížin, která je vzdálena od historického předneolitického, ale i středověkého stavu (Vera, 2000; Rackham, 1998). Lesy, jež se s odezníváním chladného období poslední doby ledové znovu šířily směrem k severu, byly téměř neustále ovlivňovány různými faktory (herbivoři, silný vítr, lesní požáry, hmyzí a houbové kalamity atd.), které bránily rozvoji klimaxové vegetaci (Peterken, 2001; Rackham, 1998). Sukcesní vývoj porostu tak byl udržován na úrovni řídkého a velmi prosvětleného lesa či pastevní savany (Vera, 2000, Rackham, 1998).

Cílem této práce bylo zjistit, zda distribuce xylofágního hmyzu v nížinných porostech odpovídá teoriím o řídkém lese, jako „přirozeném“ stavu nížinných porostů. Studie se proto zabývá mikrohabitatovými preferencemi xylofágního hmyzu v nížinných lesích Střední Evropy, konkrétně vertikální distribucí a vlivem oslunění daného habitatu. Zároveň si klade za cíl osvětlit možný dopad současného vývoje krajiny na xylofágní hmyz a snaží se mimo jiné pomoci objasnit příčinu rozsáhlého úbytku lesní entomofauny. V neposlední řadě by tato práce měla poukázat na nedostatky v ochraně lesního hmyzu a pokusit se navrhnout vhodný management.

2. Literární přehled

2.1. Biodiverzita lesního hmyzu

Biodiverzita lesa se v posledních letech, alespoň verbálně, dostává do popředí zájmů lesního hospodářství. To by se mělo snažit o co nejlepší soulad mezi hospodářskou funkcí lesa a zachováním biologické rozmanitosti lesních organismů, tedy brát ohled na hmyz, který tvoří její převážnou část (Grove, 2002). Lesní organismy mají velmi často specifické nároky na své životní prostředí a jsou tedy různě citlivé k vlivům lesního hospodaření (Berg *et al.*, 1995). Z toho vyplývá, že s jedním nebo několika málo modelovými druhy obvykle nevystačíme (Jonsson *et Jonsell*, 1999).

Převážnou část hmyzu tvoří hmyz herbivorní. Základním údajem popisujícím bionomii herbivora je jeho vazba na rostliny. Poznatky o hostitelské specializaci, způsobu získávání a trávení potravy lze dále aplikovat v jiných studiích, jako jsou odhady počtů druhů na Zemi (Erwin, 1982; Ødegaard, 2000; Novotný *et al.*, 2002), studium vztahů mezi rostlinou a herbivorem (Beccera, 1997; Lewinsohn *et al.*, 2005; Hanks, 1999), případně i herbivorem a parazitoidem (Eggleton *et Belshaw*, 1992; Wharton, 1993). Ucelené výsledky lze často s úspěchem použít v oborech moderní aplikované entomologie, jako jsou biologický boj proti škůdcům (Hajek, 2004; Wainhouse, 2005) či ochrana biodiverzity (Samways, 2005).

Biotopové nároky konkrétních druhů jsou dobře známy jen u několika málo skupin, např. motýlů (Beneš *et al.*, 2002). Ačkoliv zájem o ostatní skupiny hmyzu značně pokulhává (Shaw *et Hochberg*, 2001), v posledních letech se mezery ve znalostech jejich autekologie postupně zaplňují (např. Ranius *et Nilsson*, 1997; Ranius *et Wilander*, 2000; Baur *et al.*, 2002, Siitonen *et Saaristo*, 2000; Whitehead, 2002).

2.1.1. Saproxylický hmyz

Hmyz, jež je alespoň část svého životního cyklu závislý na mrtvém nebo odumírajícím dřevě, případně na dřevních houbách nebo jiném saproxylickém organismu, se nazývá hmyzem saproxylickým (Schlaghamerský, 2000). Saproxylické organizmy pak můžeme dělit na xylobiontní organizmy, které dřevo pouze obývají a organizmy xylofágní, které se dřevem živí.

Přibližně pětina všech druhů brouků je vázána na mrtvé dřevo (Grove 2002; Kappes *et* Topp, 2004). Mezi největší a nejnápadnější skupiny patří tesařici (*Cerambycidae*), krasci (*Buprestidae*), kůrovci (*Scolytidae*), červotoči (*Anobiidae*), vrtavci (*Ptinidae*) či brouci listoroží (*Lamellicornia*). Mezi největší skupinu saproxylického hmyzu využívající tyto xylofágy zejména jako vlastní potravu či potravu pro své larvy lze zmínit parazitické blanokřídlé, tedy zejména lumky (*Ichneumonidae*) a lumčíky (*Braconidae*), z brouků např. pestrokrovečníky (*Cleridae*) či kovařiky (*Elateridae*). Mnoho dalšího hmyzu využívá odumřelé dřevo jako ochranu před predátory a parazity, nebo jako vhodné místo pro hibernaci či estivaci. Časté je i budování hnízd zejména blanokřídlým hmyzem (např. mravenci *Camponotus sp.*, sršeň *Vespa crabro*, včela *Apis mellifera*). Do dřeva klade vajíčka nejrůznější hmyz, kvůli ochraně před vyschnutím či predátory (Škorpík, 2001).

Odumřelé dřevo poskytuje mnoho různých nik. Většina druhů preferuje jen část nabízeného spektra mrtvého dřeva v závislosti na jeho průměru (Schiegg, 2000b; Ranius, 2002b), poloze (Jonsell *et* Weslien, 2003), stupni rozkladu (Hammond *et al.*, 2001), napadení dřevokaznými houbami (Ranius *et* Nilsson, 1997; Warren *et* Key, 1991), či jiných charakteristikách (Jonsson *et al.*, 2005).

Vybrané druhy xylofágních brouků (např. *Osmoderma eremita*) bývají používány jako indikátory biodiverzity (Ranius, 2002a) či deštníkové (Simberloff, 1998; Caro *et* O'Doherty, 1999) a indikační druhy (Ranius, 2002a; Ranius *et* Nilsson, 1997). Zájem ekologů se na xylofágní hmyz upřel až v posledním desetiletí, proto jsou i znalosti o příčinách jeho úbytku zatím kusé. Hlavní příčiny, které vedly ke snižování velikosti populací xylofágních brouků či dokonce jejich k vymření na dané lokalitě (Ranius *et* Kindvall, 2006), lze hledat v historickém vývoji krajiny, zejména ve změnách lesního hospodaření v posledních cca 100 až 150 letech.

2.2. Historický vývoj středoevropských nížinných lesů

2.2.1. Vývoj krajiny

Vývoj středoevropského lesa byl výrazně ovlivněn střídáním glaciálů a interglaciálů. Šíření stromů do středoevropské krajiny v postglaciálním vývoji bylo silně ovlivňováno různými disturbancemi, které bránily zapojení krajiny hustým lesem (Attiwill, 1994, Moretti *et* Barbalat, 2004). Namísto klimaxového lesa značnou část středoevropských nížin (ale nejen jich) zabírala tzv. pastevní savana, tedy lesostep či jiné formy řídkého lesa. Hustý les se

zřejmě vyskytoval pouze lokálně a ne příliš hojně (Vera, 2000; Rackham, 1998; Bradhaw, 2001).

Jedním z hlavních faktorů bránících zapojení lesa mohla být pastva početných stád býložravců, tedy praturů, tarpanů, zubrů, divokých prasat aj. (Vera, 2000; Lister, 2001). Zápoj lesa narušovaly i lesní požáry, silný vítr, houbová onemocnění (grafióza dubů či jilmů) či vysoké populační hustoty herbivorního a xylofágního hmyzu (např. Lindbladh *et al.*, 2003, Bouget *et Duelli*, 2004, Emborg *et al.*, 2000; Sinclair *et al.*, 1987, Reindl, 1997). O tom, který ze zmíněných faktorů měl hlavní roli, a jak dalekosáhlé byly jeho účinky, se vedou spory (Mitchell, 2005; Bokdam *et Gleichman*, 2000; Birks, 2005; Weisberg *et Bugmann*, 2003). Jisté však je, že údajný temný hvozd byl minimálně v nížinných polohách ve skutečnosti velmi otevřeným porostem, což dokazují také pylové analýzy (Jahns, 2007) či ulity fosilních měkkýšů z půdních profilů na mnoha lokalitách na území někdejšího Československa (Ložek, 2000).

Lužní lesy

Původní předneolitická krajina kolem dolního toku velkých řek byla pokryta porosty velmi řídkých lesů, tvořených zejména dubem, lískou a jilmem, v nejbližším okolí říčního koryta pak vrbou, olší či topoly (Opravil, 2004, Sádlo *et al.*, 2005). Podklad byl tvořen písčitou štěrkopísčitou půdou, která nebyla příhodná pro rozvoj lužního lesa. Malé kousky měkkého luhu se sice mohly udržet na zanesených místech slepých ramen, ale bylo prakticky nemožné, aby se udržely dále od řeky (Sádlo *et al.*, 2005).

Zcela zásadní změna ovšem nastala před cca 1200 lety, kdy došlo k zornění půdy i ve vyšších polohách. V důsledku narušování svrchní vrstvy půdy docházelo při větších deštích a tání sněhu k postupnému splavování ornice do řek. V nížinách, kde se při povodních voda rozlévala do kraje, začala se postupně usazovat vrstva živinami bohaté půdy, která dobře zadržuje vodu (Havlíček, 2004; Kolečka, 2004, Pelíšek, 1976; Rozkošný *et Vaňhara*, 1995-1996). Vzniklé usazeniny začaly utvářet typický podmáčený charakter krajiny, na kterém dobře prosperuje měkký luh (Sádlo *et al.*, 2005). Takto vznikl jeden z prvních lesů antropogenního původu, tedy les lužní.

Poslední zbytky původnímu stavu podobných porostů se mohou vyskytovat na jižní Moravě na tzv. hrúdech, tedy nezaplavovaných vrcholech bývalých dun, které jsou botanicky, ale např. i herpetologicky mnohem cennější než okolní lužní les (Šebela, 2004, Šumberová *et al.*, 2000).

2.2.2. Vývoj hospodaření

Po příchodu člověka začalo výrazně ubývat divokých býložravců, nicméně díky pastvě domestikovaných zvířat se ráz krajiny zřejmě výrazně nezměnil. Také výmladkové a osečné hospodaření narušovalo stromový zápoj (Buckley, 1992; Joys *et al.*, 2004; Farrel, 2000), což zajišťovalo dostatek slunce pro teplomilné živočichy (Ložek, 2000; Warren *et Key*, 1991, Freese *et al.*, 2005). Zatímco tradiční hospodaření s výstavky, pařezinami a odlýkovanými stromy poskytovalo dostatek odumřelého, osluněného i zastíněného dřeva v nejrůznějším stádiu rozpadu, moderní lesnictví přineslo snížení objemu mrtvé dřevní hmoty, homogenizaci struktury a druhového složení lesních porostů (Hæggström, 1998; Ranius *et Jansson*, 2000, Barbalat, 1998).

V neobhospodařovaném listnatém lese dosahuje průměrná zásoba odumřelé dřevní hmoty v průměru 130 m³/ha (Vrška *et al.*, 2006; Christensen *et al.*, 2005). Bohužel z obav před výskytem lesních škůdců (zejména zástupců čeledí *Scolytidae* a *Buprestidae*) docházelo ke snižování objemu mrtvého a odumírajícího dřeva v lesích (Kappes *et Topp*, 2004; Grove, 2002). Lesní škůdci se sice mohou v hospodářských lesích vyskytovat ve zvýšené míře, nicméně mrtvé dřevo hostí také predátory xylofágního hmyzu, takže ve zdravém lese je jejich bilance vyrovnaná (Kappes *et Topp*, 2004).

Heterogenita porostu výrazně ovlivňuje diverzitu lesní entomofauny, která je v intenzivních hospodářských lesích nižší než v lesích bez výrazného managementu (Väisänen *et al.*, 1993; Kouki *et al.*, 2001; Similä *et al.*, 2003; Martikainen, 2000). Nicméně ani v lesích bez intenzivního hospodaření není zajištěna efektivní ochrana xylofágního hmyzu. Důvodem je nedostatečné prosvětlení porostu a tedy i nedostatek osluněného mrtvého dřeva, na které je např. ve Švédsku vázáno 59% všech kriticky ohrožených xylofágů (Jonsell *et al.*, 1998; Lindhe *et al.*, 2005). Druhým nedostatkem bezzásahového režimu v lesích je vytlačování světlomilných dřevin (hlavně dubu) dřevinami stínomilnými (habr, lípa či buk) (Vera, 2000).

Nejbohatší společenstva lesních živočichů a rostlin hostí nikoli les, ale jeho okraje, tedy tzv. ekoton (Wermelinger *et al.*, 2007; Duelli *et al.*, 2002). Takovéto ekotony dnes představují poslední útočiště pro druhy původních řídkých lesů.

3. Cíle výzkumu

Mnoho studií bylo zaměřeno na vliv managementu (Väisänen *et al.*, 1993; Martikainen *et al.*, 2000; Similä *et al.*, 2002; Similä *et al.*, 2003), disturbancí (Moretti *et al.*, 2004; Moretti *et al.*, 2004) či rozdílné kvality, kvantity a konektivity mrtvého dřeva (Martikainen *et al.*, 2000, Schiegg, 2000a, c) na lesní hmyz. Nicméně většina těchto prací řeší distribuci hmyzu pouze v podrostu interiéru lesa. Jen minimum studií zahrnuje též koruny stromů (Wermelinger *et al.*, 2007, Jukes *et al.*, 2002; Duelli *et al.*, 2002) a lesní okraj (Jokimäki *et al.*, 1998; Magura *et al.*, 2001; Mathé, 2006).

Cílem této práce bylo doplnit nedostatky ve znalostech vertikální stratifikace xylofágního hmyzu a zjistit jeho preference k osluněnosti obývaného habitatu. Xylofágního hmyzu v posledních desetiletích výrazně ubylo, na druhou stranu přibylo různých aktivit na jeho ochranu. Tato práce by tedy měla nejen naznačit příčiny jeho úbytku, ale pokusit se zhodnotit i výsledky jeho dosavadní ochrany.

4. Metodika

4.1. Charakteristika území

Výzkum probíhal v polesí Horní les při dolním toku řeky Dyje (16°45'-16°55'E, 48°45'-48°50'N). Lužní lesy dyjské nivy patří z 90% do asociace *Querci-Fraxineta* a *Ulmifraxineta carpini*. Místy byly porosty tvrdého luhu nahrazeny lignikulturami topolu kanadského (*Populus x canadensis*) a jiných monokultur, nicméně rozsáhlé porosty lužních lesů si zachovaly původní skladbu dřevin (Rozkošný *et* Vaňhara, 1995-1996).

Díky průměrné roční teplotě 9°C s více než 300 dní v roce bez teplot pod bodem mrazu a okolo 30 dnů s teplotou nad 30°C je Jižní Morava nejteplejším územím ČR. Úhrn ročních srážek je okolo 520 mm (Klimánek, 2002). V historii tvořily převážnou část lužních lesů pařeziny, střední či pastevní lesy, v nichž nejčastější dřevinou byl dub a jilm. Postupně bylo od tradičního hospodaření upouštěno a les se nechal přerůst do plné výšky a zakmenění (Vybíral, 2003; Kordiovský, 2004).

4.2. Návnady na xylofágní brouky

Xylofágní brouci byli vychováváni z návnad zhotovených z čerstvě poražených, živých a zdravých stromů. Každá návnada obsahovala letorosty, slabé i silné větve a kmínky o průměru do 15 cm (viz. příloha, Obr. 1). Délka návnad byla 1 m, hmotnost od 15 – 22 kg, podle druhu dřeviny. Návnady byly ze dřeva 8 druhů stromů (seznam viz. níže) a každá obsahovala materiál vždy jen z jednoho druhu stromu. Z každého druhu stromu bylo zhotoveno 12 návnad.

Příprava návnad probíhala od 14. do 19. 4. 2004, kdy bylo z čerstvě pokácených stromů zhotoveno 96 návnad. Připravené návnady byly na vybraných stanovištích (viz níže) nabídnuty kladoucím samicím xylofágního hmyzu. Před expozicí byly návnady zabaleny v netkané textilií, aby se předešlo kontaminaci návnad mimo vybraná stanoviště. Rozmísťování návnad probíhalo od 20. do 30. 4. 2004. Koncem srpna byly návnady sundány a převezeny do Českých Budějovic, kde byly před začátkem vegetační sezóny 2005 umístěny do klecí z mušího pletiva (velikost ok 1,6 x 1,6 mm) zavěšených nad zemí (Obr. 2). Návnady exponované na stinných stanovištích byly zavěšeny ve stínu, návnady ze slunných stanovišť na slunci. Velikost ok umožňovala menším druhům hmyzu (např. kůrovci či parazitoidní

blanokřídli) prolézt ven. Proto byly do analýzy zahrnuty pouze ty skupiny hmyzu, pro jejichž nejmenší zástupce bylo pletivo neprostupné, tedy brouci z čeledí tesaříkovitých (*Cerambycidae*) a krascovitých (*Buprestidae*). Názvosloví bylo převzato ze *Seznamu československých brouků* (Jelínek, 1993).

Metodika umožňuje studovat druhy, jež se vyvíjejí v čerstvě pokáceném či odumřelém dřevě, čímž omezuje počet studovaných druhů. Na druhou stranu u každého vychovaného jedince je vazba na druh dřeviny, typ dřeva a mikrohabitat potvrzena jednak rozhodnutím samice naklást svá vajíčka do návnady, ale také schopností daného jedince dokončit v ní svůj vývoj. To zvyšuje výpovědní hodnotu získaných údajů oproti jiným metodám, např. letovým pastem, kde máme pouze jistotu, že jedinci daného druhu stanovištěm prolétají.

4.3. Stanoviště

Návnady každého stromu byly rozvěšeny do 4 stanovišť – i.) osluněný podrost okraje lesa a ii.) koruna téhož lesního okraje, iii.) podrost uvnitř stinného lesa a iv.) koruna uvnitř téhož lesa. Toto schéma bylo zopakováno ve třech nedalekých lesních porostech, čili ve třech sériích. Návnady umístěné v podrostu byly zavěšeny 1 m nad zemí, návnady v korunách od 17 do 22 m nad zemí. Místa expozice návnad byla vybrána jako čtyři nejkontrastnější stanoviště lesního porostu. Zároveň představují odlišné struktury porostu připomínajících různý lesní management. Stanoviště na kraji lesa jsou světelnými podmínkami nejvíce podobné historickým pařezinám a středním lesům, stanoviště v interiéru lesa představují podmínky v moderních porostech hospodářského lesa či lesní rezervace s bezzásahovým managementem.

4.4. Studované druhy dřevin

Druhy dřevin byly vybrány na základě své fylogenetické příbuznosti (Stevens, 2001; Obr. 3). Pro porovnání společenstev xylofágního hmyzu mezi druhy stromů stejného rodu byly vybrány dva druhy topolů – t. bílý (*Populus alba*) a hybridní t. kanadský (*P. x canadensis*). Pro srovnání společenstev na různých rodech stromů v rámci jedné čeledi byl použit topol a vrba bílá (*Salix alba*) (Salicaceae), olše lepkavá (*Alnus glutinosa*) a habr obecný (*Carpinus betulus*) (Betulaceae). Dále byla studována společenstva xylofágů na jednom zástupci čeledi Fagaceae (dub letní – *Quercus robur*), Ulmaceae (jilm vaz – *Ulmus laevis*) a Tiliaceae (lípa srdčitá – *Tilia cordata*).

Dřeviny byly rozděleny do třech kategorií podle požadavků na světlo (Horváth *et al.*, 1995). Habr, lípa a jilm byly hodnoceny jako stínomilné dřeviny, olše, vrba a topol bílý jako dřeviny se tolerující zástín a dub s topolem kanadským jako dřeviny světlomilné.

Hodnoty tvrdosti dřeva byly přežaty z internetové databáze (Wood density database).

4.5. Analýza dat

Pro porovnání počtu druhů a jedinců vylíhlých z návnad umístěných na slunci a ve stínu, resp. v podrostu a korunách stromů, byl použit t-test programového balíku Statistika 6 (StatSoft, 2001).

Mnohorozměrné ordinační analýzy byly provedeny v programu Canoco for Windows 4.5 (ter Braak *et Šmilauer*, 2002). Data byla logaritmičtě transformována. Všechny kanonické osy byly testovány pomocí Monte Carlo permutačního testu (9999 permutací). Aby bylo vyloučeno ovlivňování výsledků druhů s příliš malým zastoupením jedinců, bylo použito podvažování vzácných druhů. Výsledky jsou vynášeny v Hillově škálování.

Odhady diverzity (Chao 1, Chao, 1984) a podobnosti společenstev (Morisita–Horn index, Magurran, 2004) byly počítány v programu EstimateS (Colwell, 2006).

Za specialistu na daný rod stromu, resp. čeleď je považován druh, zastoupený alespoň 8 jedinci, z nichž minimálně 90% se vylíhlo z dřeviny daného rodu, resp. čeledi. Preference pro oslunění a stratum byly počítány pomocí Chi-square testu. Parametry testu neumožňují zjistit preference druhu s méně než 8 vylíhlými jedinci. Preference k jednomu ze 4 stanovišť (slunný podrost, stinný podrost, slunná koruna, stinná koruna) byla stanovena na tří stupňové škále: silná preference (70% jedinců vylíhlých z návnad na daném stanovišti), slabá preference (50% jedinců vylíhlých z návnad na daném stanovišti) a druhy nevykazující preferenci (zbylé druhy). Tyto preference byly opět stanoveny jen pro druhy s alespoň 8 jedinci.

Korelace matic podobností společenstev s maticemi taxonomické a fylogenetické příbuznosti dřevin a maticí rozdílů tvrdosti dřeva jednotlivých dřevin byly počítány za použití Mantelova testu (Hood, 2006).

5. Výsledky

5.1. Výsledky pro všechny druhy stromů

V průběhu let 2005 a 2006 bylo vychováno 26 druhů (5641 jedinců) tesaříků (*Cerambycidae*) a 8 druhů (933 jedinců) krasců (*Buprestidae*), celkem tedy 34 druhů a 6574 jedinců (Tab. 1).

Druhově nejbohatší společenstva brouků hostil dub letní (19 druhů) a habr obecný (17 druhů) (Graf 1, 11). Nejvíce jedinců pak hostila lípa srdčitá s 2704 jedinci a dub letní s 1998 jedinci (Graf 2).

Počty jedinců ani druhů vylíhlých z návnad všech testovaných druhů stromů se statisticky významně nelišily ani ve srovnání slunce – stín ($t = 1,56$; $df = 94$; $p = 0,122$ pro druhy; $t = 0,074$; $df = 94$; $p = 0,942$ pro jedince), ani ve srovnání koruna – podrost ($t = 1,164$; $df = 94$; $p = 0,248$ pro druhy; $t = -0,22$; $df = 94$, $p = 0,826$ pro jedince) (Graf 3).

Silnou preferenci pro dané stanoviště vykazuje 12 druhů. Nejvíce je preferován osluněný podrost (6 druhů), nejméně preferovaná je stinná koruna (1 druh). Osluněná koruna je preferována třemi druhy, stinný podrost dvěma druhy. Slabší preferenci vykazuje dalších 8 druhů, opět nejvíce pro osluněná stanoviště (Graf 4).

Ze 17 druhů, jejichž distribuci významně ovlivňuje míra oslunění daného habitatu, dává 13 druhů přednost slunným podmínkám, pouze 4 druhy upřednostňují podmínky stinné (Tab. 2, Graf 5). Preferenci k některému z pater lesa (koruna, podrost) vykazuje 21 druhů, z nichž 10 druhů upřednostňuje koruny stromů a 11 druhů podrost. Bylo vychováno 6 druhů striktně vázaných na slunné podmínky a jen jediný na stinné. U vertikální stratifikace byla zjištěna striktní preference pro koruny stromů u třech druhů a pro podrost u druhu jediného (Tab. 2).

Akumulační křivky ukazují největší nárůst druhů z návnad exponovaných v korunách stromů a v osluněných habitatech (Graf 12). Celkový počet druhů vychovaných xylofágů se v obou habitatech neliší. Počet druhů vychovaných z návnad umístěných ve stínu je výrazně nižší.

Mnohorozměrná CCA analýza (environmentální proměnné: druh dřeviny, oslunění, stratum a série) ukázala, že všechny testované proměnné dohromady vysvětlují 41,1% variability v datech ($F = 5,855$; $p = 0,001$), z nichž největší podíl (tj. 88,4% z vysvětlené variability) vysvětluje druh dřeviny (Tab. 4).

Samotné oslunění a stratum jako environmentální proměnné CCA analýzy (kovariáty: série a druh stromu) pro všechny dřeviny dohromady vysvětlují 8% variability v datech, tj. 17,2% z vysvětlené variability (Graf 8). Stratum jako env. proměnná CCA analýzy (kovariáty – oslunění, dřevina, stratum) vysvětluje 3,4% variability, oslunění jako env. proměnná CCA analýzy (kovariáty – stratum, dřevina, série) vysvětluje 5% variability v datech. (Tab 4).

CCA analýza, v níž byly jako environmentální proměnné použity jednotlivé druhy stromů a jako kovariáty oslunění, stratum, a série, rozdělila jednotlivé druhy dřevin podle jejich taxonomické příbuznosti (Graf 7). Což ukazuje, že složení společenstev xylofágních brouků závisí na vzájemné příbuznosti jednotlivých stromů. První osa oddělila lípu ($F = 14,822$; $p = 0,0001$), sesterský taxon všech ostatních studovaných druhů stromů. Druhá osa oddělila čeled' Salicaceae a třetí osa jilm.

Také Mantelův test prokázal vztah ($p = 0,007$) mezi indexy podobnosti (Morisita-Horn) společenstev brouků a taxonomickou příbuzností živných rostlin (Graf 6). Marginálně neprůkazný ($p = 0,07$) byl vztah mezi maticí počtu uzlů na kladogramu mezi jednotlivými druhy stromů a maticí podobností společenstev xylofágů, které hostí. Žádný vztah nebyl nalezen mezi rozdíly v tvrdosti dřeva a podobností společenstev xylofágů.

5.2. Výsledky pro jednotlivé druhy stromů

Počty druhů vychovaných z návnad jednotlivých stromů ukazuje Tab. 1.

Pro jednotlivé stromy byly spočteny mnohorozměrné gradientové RDA analýzy, případně CCA analýza u topolu bílého, vrby a jilmu, kde délka gradientu přesáhla kritickou hranici. Jako environmentální proměnné v těchto analýzách byly použity oslunění a stratum, jako kovariáty série jednotlivých návnad (Tab 5, Graf 9, 10). Tyto analýzy ukázaly průkazný vliv oslunění na složení společenstev xylofágů u habru, dubu a vrby, a průkazný vliv strata na složení společenstev xylofágů u topolu bílého a jilmu.

Spočtené odhady diverzity predikovaly nejvyšší diverzitu společenstev xylofágů v různých expozičních situacích, v závislosti na druhu dřeviny. (Graf 13). Rovněž návnady z jednotlivých expozičních situací měly u jednotlivých druhů dřevin odlišný rozdíl odhadovaného počtu druhů mezi návnadou s nejvyšším a návnadou s nejnižším odhadem diverzity. Např. zatímco u topolu kanadského je rozdíl odhadu diverzity mezi nejbohatší a nejchudší skupinou daných návnad pouze 0,5 druhu, u habru tento rozdíl činí 21 druhů.

5.3. Hostitelská specificita

Specializaci na rod dřevin bylo možno stanovit pouze u čeledí zastoupených alespoň dvěma druhy stromů (tzn. Salicaceae a Betulaceae). Jelikož nelze vyloučit vývoj i v jiných dřevinách, byly u čeledí zastoupených pouze jedním druhem stromu hodnoceny specializace xylofágů jako specializace na celou čeleď. Celkem bylo vyhodnoceno 15 druhů, a to 4 druhy specializované na čeleď Fagaceae (*Agrilus sulcicollis*, *Exocentrus adspersus*, *Phymatodes testaceus*, *Plagionotus arcuatus*), 3 druhy na čeleď Ulmaceae (*Anthaxia manca*, *Exocentrus punctipennis*, *Saperda punctata*), 3 druhy na čeleď Tiliaceae (*Exocentrus lusitanus*, *Oplosia fennica*, *Stenostola ferrea*) a 3 druhy na čeleď Salicaceae (*Xylotrechus rusticus*, *Obrium cantharinum*, *Agrilus pratensis*). Jako rodový specialisté byli vyhodnoceny 2 druhy brouků – *Saperda perforata* na topol a *Agrilus angustulus* na habr (Tab.1, Tab 3).

6. Diskuse

6.1. Vertikální distribuce hmyzu

Rozdíly ve vertikální distribuci hmyzu byly studovány pouze na obou pólech gradientu od podrostu ke koruně. To jsou místa, kde se běžně vyskytuje odumřelé dřevo studované kvality. Dosavadní výsledky studia vertikální stratifikace hmyzu v temperátních lesích ukazují na nízké rozdíly v preferencích vyšších taxonů k vertikální stratifikaci (Hirao, *et al.*, 2006; Basset, 2001). Obě studovaná lesní patra upřednostňoval téměř shodný počet druhů, bereme-li v úvahu všechny druhy hmyzu vychované z návnad všech studovaných druhů dřevin.

Odhady diverzity společenstev z jednotlivých druhů stromů však naznačují, že vertikální stratifikace společenstev xylofágů se může lišit, v závislosti na druhu dřeviny. Společenstva xylofágních brouků na vrbě, olši a topolu bílém jsou, na základě odhadů diverzity, nejbohatší v korunách stromů. Tyto dřeviny velmi často rostou podél vodních toků, a tedy život v korunách těchto stromů může být adaptací na zaplavování podrostu. Tento jev byl již dříve prokázán u jiných zvířat, např. husy velké (*Anser anser*), běžně hnízdící na zemi, se v lužních lesích naučily hnízdit na hlavatých vrbách (Macháček, 2004). U stromů, jež nejsou vázány na blízkost vody, ukazují odhady diverzity velmi rozdílné výsledky – bohatší koruna je u habru, podrost u lípy a dubu. U jilmu je odhad diverzity pro korunu i podrost shodný.

Rozdíly v diverzitě mezi straty jsou výraznější v interiéru, než na okrajích lesa. Vyšší diverzita hmyzu uvnitř lesa je v korunách než v podrostu, jak naznačují i jiné práce (Duelli *et al.*, 2002; Wermelinger *et al.*, 2007), což patrně souvisí vyšší mírou oslunění daného habitatu (viz dále).

6.2. Vliv oslunění

Narušování lesního zápoje zvyšuje diverzitu xylofágního hmyzu (Bouget, 2005; Ulyshen *et al.*, 2004, Bouget *et Duelli*, 2004). Odumřelé dřevo, které je díky nízkému zakmenění osluněné, je xylofágy široce preferováno (Lindhe *et al.*, 2005, Lindhe *et Lindelöv*, 2004). To se vztahuje i na druhy mé modelové skupiny. Nejvíce se to projevilo na dřevině rostoucí v historii převážně soliterně, tedy na dubu. Výrazně světlomilný dub obývají především druhy, které vykazují značné preference pro osluněné habitaty, což platí i pro

všechny 4 druhy vychovaných dubových specialistů (blíže viz také první část diplomové práce).

Všichni 3 vylíhlí specialisté na jilm preferují osluněné dřevo (Tab. 3). Dva z těchto druhů (*Anthaxia manca*, *Saperda punctata*) preferují striktně osluněné podmínky a jsou na seznamu ohrožených zvířat ČR (Farkač *et al.*, 2005). I další druhy specializovaných jilmových xylofágů vykazují silné preference pro osluněné dřevo (Bílý 2002). Lze tedy předpokládat, že i jilmy, ačkoli snáší dobře růst v zástínu, rostly často na prosvětlených biotopech.

Lípa a habr, jako zástupci stínomilných dřevin, hostí pouze specialisty preferující vývoj ve stinných podmínkách. Jde o dřeviny, jež dokáží zmlazovat i v hustém lese a v krajině mohly růst v lesních okrscích (Vera, 2000). Nicméně ne všichni lipoví monofágové jsou schopni vývinu v zastíněných podmínkách. Například krasec lipový (*Scintillatrix rutilans*) osidluje dnes jen osluněné solitérní stromy či staré lipové aleje (Bílý, 2002).

Studované typy stanovišť hostí rozdílná společenstva xylofágních brouků. Výrazně nejpreferovanějším stanovištěm byl slunný podrost. Podobné prostředí bylo v hypotetických řídkých lesích velmi běžné. Osluněné koruny, druhé nejčastěji preferované stanoviště, jsou velmi podobné výstavním středního lesa a solitérním stromům. Naopak zapojený les preferovalo jen minimum druhů. Ukazuje to, že prosluněné habitaty lesního podrostu jsou pro zachování diverzity xylofágního hmyzu klíčové, jelikož na takovéto habitaty je specializovaná většina xylofágního hmyzu, ale i síťokřídlých, motýlů a dalších skupin (Wermelinger *et al.*, 2007, Duelli *et al.*, 2002, Beneš *et al.*, 2002).

6.3. Hostitelská specificita a složení společenstev

Hostitelskou specificitu herbivorního hmyzu do jisté míry ovlivňuje diverzita hostitelských dřevin (Novotný *et al.*, 2002). Xylofágní hmyz by byl schopen vývoje v různých druzích daného rostlinného rodu či čeledi, nicméně v temperátním lese, kde je diverzita stromů výrazně nižší než např. v tropickém lese, k tomu často nemá příležitost (Kelley *et Farrel*, 1998).

Specialisté byli vychováni především z dubu, lípy a jilmu, což může mít několik příčin. Velké množství specialistů vychovaných z dubu a jilmu souvisí s celkově vysokou diverzitou xylofágů na těchto rodech (Sláma 1998; Bílý, 2002). Ta vyplývá z vysokého historického zastoupení těchto dřevin v krajině středoevropských nížin (Vera, 2000, Ralska-Jasiewiczowa, 2003, Jahns, 2007) a zároveň rozsáhlým areálem, na kterém se tyto stromy

vyskytují (Strong *et al.*, 1984). Vysoká diverzita xylofágů na habru a olši je zjevně způsobena blízkou příbuzností čeledí Fagaceae a Betulaceae. Habr a olše sdílejí mnoho druhů s dubem, hostí ale minimum specialistů jak podle mých výsledků, tak i podle údajů v literatuře (Sláma, 1998; Bílý, 2002, Švácha *et Danilevsky*, 1986).

Taxonomická vzdálenost lípy od ostatních studovaných dřevin je pravděpodobným vysvětlením pro vysoké zastoupení specialistů v jinak spíše druhově chudém společenstvu xylofágů, které lípa hostí. Totéž vysvětlení, tedy taxonomická vzdálenost, se nabízí také pro společenstva vychovaná z čeledí Salicaceae a Ulmaceae, které hostí vysoký podíl specialistů a s ostatními dřevinami sdílejí málo druhů.

7. Závěr

Výzkum ukázal, že život uvnitř lesa upřednostňuje jen malá část xylofágního hmyzu a jen minimum druhů je na stinná stanoviště striktně vázáno. Osluněná stanoviště jsou xylofágním hmyzem naopak široce preferována a hostí nebohatší spektrum druhů. Mnohé tyto druhy jsou na osluněná stanoviště striktně vázané a nežijí uvnitř porostů se zapojeným stromovým patrem.

Nejvýraznější preference pro osluněné habitaty vykazují xylofágové vázání na dub, tedy nejdůležitější dřevinu středoevropských nížin, o níž se předpokládá, že netvořila zapojené porosty (Vera, 2000). Mezi xylofágy vázanými na stínomilné dřeviny (habr, lípa) nejsou preference pro osluněné habitaty tak výrazné a často preferují i stinné prostředí. Z toho plyne, že xylofágní hmyz k preferenci osluněných stanovišť „nenutí“ fyziologické nebo jiné důvody. Mikrohabitatové preference xylofágního hmyzu tedy pravděpodobně reflektují historicky nejobvyklejší podmínky růstu živných dřevin. Tuto teorii podporuje i fakt, že hmyz vázaný na dřeviny rostoucí v blízkosti vod (topol, vrba) často preferuje koruny stromů, tedy místa chráněná před záplavami.

Fakt, že jen minimum xylofágů preferuje stinné habitaty, a naopak většina druhů preferuje stanoviště osluněná, ukazuje, že osluněné habitaty musely být v lesích historicky mnohem běžnější než dnes, tedy že lesy byly výrazně řídkší.

Lesní rezervace, v nichž nedochází k narušování zápoje nepředstavují pro světlomilné druhy vhodné útočiště, protože neodpovídají podmínkám, na které je hmyz adaptován. V bezzásahových rezervacích, stejně jako v hospodářských porostech, nenacházejí světlomilné druhy, tvořící většinu naší fauny, vhodné podmínky. Tyto druhy, které dříve plošně obývaly řídké lesy, byly vytlačeny na lesní okraje. Jejich ubývání má tedy přímou spojitost se zmenšující se plochou, kterou obývají (tzv. species area relationship) (Rosenzweig, 1995).

Z toho vylývá, že alespoň v chráněných lesních rezervacích je žádoucí zavést management, který zvětší rozlohu osluněných stanovišť. Vhodným managementem by tedy bylo obnovení zaniklých pařezin, středních lesů či zavedení lesní pastvy. To by umožnilo nárůst početnosti populací mnoha druhů v současné době zatlačených do lesních lemů, a tak snížilo riziko jejich vymírání.

8. Reference

- Anonymus, 2003. Životní prostředí v Evropě: třetí kolo hodnocení. Evropská agentura pro životní prostředí. Úřad pro úřední publikace Evropských společenství. Lucemburk.
- Attiwill, P.M., 1994. The disturbance of forest ecosystems - The Ecological basis for conservative management. *For. Ecol. Manage.* 63 (2-3), 247-300.
- Barbalat, S., 1998. Importance of forest structures on four beetle families (Col.: Buprestidae, Cerambycidae, Lucanidae and phytophagous Scarabaeidae) in the Areuse Gorges (Neuchatel, Switzerland). *Rev. Suisse Zool.* 105 (3), 569-580.
- Basset, Y., 2001. Invertebrates in the canopy of tropical rain forests. *Plant Ecol.* 153, 87-107.
- Baur, B., Zschokke, S., Coray, A., Schläpfer, M., Erhardt, A., 2002. Habitat characteristics of endangered flightless beetle *Dorcadion fuliginator* (Coleoptera: Cerambycidae): implications for conservation. *Biol. Conserv.* 105, 133-142.
- Beccera, J.X., 1997. Insects on plants: Macroevolutionary chemical trends in host use. *Science* 276 (5310), 253-256.
- Beneš, J., Konvička, M., Dvořák, J., Fric, Z., Havelda, Z., Pavlíčko, A., Vrabec, V., Wiedenhoffer, Z., 2002. Motýli České republiky: Rozšíření a ochrana I, II [Butterflies of the Czech Republic: Distribution and conservation I, II]. SOM, Praha.
- Berg, Å., Ehnström, B., Gustafsson, L., Hallingbäck, T., Jonsell, M., Weslien, J., 1995. Threat level and threats to red-listed species in Swedish forest. *Conserv. Biol.* 9, 1629-1633.
- Bílý, S., 2002. Summary of the bionomy of the Buprestid beetles of Central Europe (Coleoptera: Buprestidae). *Acta Entomol. Mus. Nat. Pragae. Suppl.* 10.
- Birks, H.J.B., 2005. Mind the gap: how open were European primeval forests? *Trends Ecol. Evol.* 20, 154-156.
- Bokdam, J., Gleichman, J.M., 2000. Effects of grazing by free-ranging cattle on vegetation dynamics in a continental north-west European heathland. *J. Appl. Ecol.* 37, 415-431.
- Bouget, Ch., 2005. Short-term effect of windstorm disturbance on saproxylic beetles in broadleaved temperate forests. Part II: Effects of gap size and gap isolation. *For. Ecol. Manage.* 216, 15-27.
- Bouget, Ch., Duelli, P., 2004. The effects of windthrow on forest insect communities: a literature review. *Biol. Conserv.* 118, 281-299.

- Bradshaw, R., 2001. Vegetation of the past – Structure and composition. Report from the conference: The role of large herbivores in north – west European vegetation. Copenhagen.
- Buckley, G.B., 1992. The Ecology and Management of Coppice Woodlands. Chapman & Hall, London.
- Caro, T.M., O'Doherty, G., 1999. On the use of surrogate species in conservation biology. *Conserv. Biol.* 13, 805-814.
- Colwell, R.K., 2006. EstimateS: Statistical estimation of species richness and shared species from samples. Version 8. <http://viceroy.eeb.uconn.edu/estimates>.
- Duelli, P., Obrist, M.K., Flückiger, P.F., 2002. Forest edge are biodiversity hotspot – also for Neuroptera. *Acta Zool. Acad. Sci. H.* 48 (Suppl. 2), 75-87.
- Eggleton, P., Belshaw, R., 1992. Insect parasitoids: an evolutionary overview. *Phil. Trans. R. Soc. Lond.* 337, 1-20.
- Emborg, J., Christensen, M., Heilmann-Clausen, J., 2000. The structural dynamics of Suserup Skov, a near-natural temperate deciduous forest in Denmark. *For. Ecol. Manag.* 126, 173-189.
- Erwin, T.L., 1982. Tropical forests: their richness in Coleoptera and other arthropod species. *Coleopt. Bull.* 36, 74-75.
- Farrell, E.P., Führer, E., Ryan, D., Andersson, F., Hüttl, R., Piussi, P., 2000. European forest ecosystems: building the future on the legacy of the past. *For. Ecol. Manage.* 132, 5-20.
- Farkač, J., Král, D., Škorpík, M., 2005 (eds.). Červený seznam ohrožených druhů České republiky. Bezobratlí. List of threatened species in the Czech Republic. Invertebrates. Agentura ochrany přírody a krajiny ČR. Praha.
- Frankham, R., 1995. Conservation genetics. *Ann. Rev. Genet.* 29, 305-327.
- Freese, A., Beneš, J., Bolz, R., Čížek, O., Dolek, M., Geyer, A., Gros, P., Konvička, M., Liegl, A., Stettmer, C., 2005. Habitat use of the endangered butterfly *Euphydryas maturna* and forestry in Central Europe. *Anim. Conserv.* 9 (4), 388-397.
- Grove, S.J., 2002: Saproxylic insect ecology and the sustainable management of forests. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 33, 1-23.
- Hajek, A.E., 2004. *Natural Enemies: An Introduction to Biological Control*. Oxford University press.
- Hammond, H.E., Langor D.W., Spence, J.R., 2001. Early colonization of *Populus* wood by saproxylic beetles (Coleoptera). *Can. J. Forest Res.* 31, 1175-1183.

- Hanks, L.M., 1999. Influence of the larval host plant on reproductive strategies of cerambycid beetles. *Ann. Rev. Entomol.* 44, 483-505.
- Havlíček, P., 2004. Geologie soutokové oblasti Dyje s Moravou. In: Hrib, M., Kordiovský, E., (eds.): *Lužní les v Dyjsko – moravské nivě*. pp. 11-19. Moraviapress a. s., Břeclav.
- Hæggeström, C.A., 1998. Pollard Meadows: Multiple Use of Human – made Nature. In: Kirby, K.J., Watkins, C., 1998 (eds.). *The Ecological History of European Forests*. pp. 33-41. Oxford University Press.
- Hirao, T., Murakami, M., Kogi, H., Kishizaki, A., Hiray, Y., Tanebe, S.I., Inari N., Yorozuya, H., Toda, M.J., 2006. International Biodiversity Observation Year in Western-Pacific and Asian regions (DIWPA-IBOY): a case report on species rarity and spatio-temporal variability of species composition in Lepidoptera and Coleoptera communities from a temperate forest of northern Japan. *Ecol. Res.* 21 (6), 811-818.
- Hood, G.M., 2006. PopTools version 2. 7. 5. URL <http://www.cse.csiro.au.poptools>.
- Horváth, F., Dobolyi, K., Karas, L., Lőkös, L., Morschhauser, T., Szerdahelyi, T., 1995. FLÓRA Adatbázis 1.2, Taxon-lista és attribútum-állomány. FLÓRA MTA ÖBKI - MTTM Növénytára.
- Chao, A., 1984. Non – parametric estimation of the number of classes in a population. *Scand. J. Stat.* 11, 265-270.
- Christensen, M., Hahn, K., Mountford, E.P., Ódor, P., Standovár, T., Rozenbergar, D., Diaci, J., Wijdeven, S., Meyer, P., Winter, S., Vrška, T., 2005. Dead wood in European beech (*Fagus sylvatica*) forest reserves. *For. Ecol. Manage.* 210. 267-282.
- Jahns, S., 2007. Palynological investigations into the Late Pleistocene and Holocene history of vegetation and settlement at the Löddigsee, Mecklenburg, Germany. *Veget. Hist. Archaeobot.* 16,157-169.
- Jelínek, J., 1993. Check – list of Czechoslovak Insects IV (*Coleoptera*). *Seznam československých brouků. Folia Heyrovskyana, Suppl.* 1.
- Jonsell, M., Weslien, J., 2003. Felled or standing retained wood – it makes a difference for saproxylic beetles. *For. Ecol. Manage.* 175, 425-435.
- Jonsell, M., Weslien, J., Ehnström, B., 1998. Substrate requirement of red-listed saproxylic invertebrates in Sweden. *Biodiv. Conserv.* 7, 749-764.
- Jonsson, B.G., Jonsell, M., 1999. Exploring potential biodiversity indicators in boreal forests. *Biodiv. Conserv.* 8, 1417-1433.
- Jonsson, B.G., Kruys, N., Ranius, T., 2005. Ecology of species living on dead wood - Lessons for dead wood management. *Silva Fenn.* 39 (2). 209-309.

- Jokimäki, J., Huhta, E., Itämies, J., Rahko, P., 1998. Distribution of arthropods in relation to forest patch size, edge, and stand characteristics. *Can. J. Forest Res.* 28, 1068-1072.
- Joys, A.C., Fuller, R.J., Dolman, P.M., 2004. Influences of deer browsing, coppice history, and standard trees on the growth and development of vegetation structure in coppiced woods in lowland England. *For. Ecol. Manage.* 202, 23-37.
- Jukes, M.R., Ferris, R., Peace, A.J., 2002. The influence of stand structure and composition on diversity of canopy Coleoptera in coniferous plantations in Britain. *For. Ecol. Manage.* 163, 27-41.
- Kappes, H., Topp, W., 2004. Emergence of Coleoptera from deadwood in a managed broadleaved forest in central Europe. *Biodivers. Conserv.* 13, 1905-1924.
- Kelley, S.T., Farrel, B.D., 1998. Is specialization a dead end? The phylogeny of host use in *Dendroctonus* bark beetles (Scolytidae). *Evolution* 52 (6), 1731-1743.
- Klimánek, M., 2002. Klimatický vliv Novomlýnských nádrží na lužní les. In: Rožnovský, J., Litschmann, T., (eds.): XIV. Česko-slovenská bioklimatologická konference. pp. 161-179. Lednice na Moravě.
- Kolejka, J., 2004. Geomorfologický vývoj jihomoravských údolních niv. In: Hrib, M., Kordiovský, E., (eds.). Lužní les v Dyjsko – moravské nivě. pp. 21-28. Moraviapress a. s., Břeclav.
- Kordiovský, E. 2004. Společenskohistorický a hospodářský vývoj krajiny v okolí Pálavy. In: Danihelka, J. (eds.). Pálava na prahu třetího tisíciletí. pp. 13-26. Správa chráněných krajinných oblastí České republiky, Správa chráněné krajinné oblasti Pálava, Mikulov.
- Kouki, J., Löfman, S., Martikainen, P., Rouvinen, S., Uotila, A., 2001. Forest fragmentation in Fennoscandia: linking habitat requirements of wood – associated threatened species to landscape and habitat changes. *Scand. J. Forest Res. Suppl.* 3, 27-37.
- Lewinsohn, T.M., Novotný, V., Basset, Y., 2005. Insect on plants: Diversity of herbivore assemblages revisited. *Annu. Rev. Ecol. Evol.* S. 36, 597-620.
- Lindbladh, M., Niklasson, M., Nilsson, S.G., 2003. Long – time record of fire and open canopy in a high biodiversity forest in southeast Sweden. *Biol. Conserv.* 114, 231-243.
- Lindhe, A., Lindelöw, Å., 2004. Cut high stumps of spruce, birch, aspen and oak as breeding substrates for saproxylic beetles. *For. Ecol. Manage.* 203, 1-20.
- Lindhe, A., Lindelöw, Å., Åsebald, N., 2005. Saproxylic beetles in standing dead wood density in relation to substrate sun - exposure and diameter. *Biodivers. Conserv.* 14, 3033-3053.

- Lister, A., 2001. The history of large herbivores in north – west Europe: Models for today? Report from the conference: The role of large herbivores in north – west European vegetation. Copenhagen.
- Ložek, V., 2000. Chráněná území ve světle své krajinné historie: Pálava včera a dnes. *Ochrana přírody* 55, 50-56.
- Macháček, P., 2004. Hnízdění hus velkých na hlavatých vrbách v lužních lesích pod Pálavou. In: Hrib, M., Kordiovský, E., (eds.). *Lužní les v Dyjsko – moravské nivě*. pp. 413-416. Moraviapress a. s., Břeclav.
- Magura, T., Tothmeresz, B., Molnar, T., 2001. Forest edge and diversity: carabids along forest – grassland transects. *Biodivers. Conserv.* 10, 287-300.
- Magurran, A. E., 2004: *Measuring biological diversity*. Blackwell.
- Martikainen, P., Siitonen, J., Puntilla, P., Kaila, L., Rauh, J., 2000. Species richness of Coleoptera in mature managed and old-growth boreal forest in southern Finland. *Biol. Conserv.* 94, 199-209.
- Mathé, I., 2006. Forest edge and carabid diversity in a Carpathian beech forest. *Commun. Ecol.* 7 (1), 91-97.
- Mitchell, F.J.G., 2005. How open were European primeval forests? Hypothesis testing using palaeoecological data. *J. Ecol.* 93, 168-177.
- Moretti, M., Barbalat, S., 2004. The effects of wildfires on wood – eating beetles in deciduous forests on the southern slope of the Swiss Alps. *For. Ecol. Manage.* 187, 85-103.
- Moretti, M., Obrist, M.K., Duelli, P., 2004. Arthropod biodiversity after forest fires: winners and losers in the winter fire regime of the southern Alps, *Ecography* 27, 173-186.
- Novotný, V., Basset, Y., Miller, S.E., Weiblen, G.D., Bremer, B., Čížek, L., Drozd, P., 2002. Low host specificity of herbivorous insects in a tropical forest. *Nature* 416, 841-844.
- Opravil, E., 2004. Paleobotanická charakteristika údolní nivy v době hradištní. In: Hrib, M., Kordiovský, E., (eds.). *Lužní les v Dyjsko – moravské nivě*. pp. 105-112. Moraviapress a. s., Břeclav.
- Ødegaard, F., 2000. How many species of arthropods? Erwin`s estimate revised. *Biol. J. Linn. Soc.* 71, 583-597.
- Pelíšek, J., 1976. Dynamika živin v půdách lužních lesů jižní Moravy. *Lesnictví* 22, 57-74.
- Peterken, G., 2001. *Forest Grazing Interaction: Practical Lesson For Nature Reserves In Britain*. Report from the conference: The role of large herbivores in north – west European vegetation. Copenhagen.

- Rackham, O., 1998. Savanna in Europe. In: Kirby, K. J., Watkins, C. (eds.). The Ecological History of European Forests. pp. 1-24. Oxford University Press.
- Ralska-Jasiewiczowa, M., Nalepka, D., Goslar, T., 2003. Some problems of forest transformation at the transition to the oligocratic *Homo sapiens* phase of the Holocene interglacial in northern lowlands of central Europe. *Veget. Hist. Archaeobot.* 12, 233-247.
- Ranius, T., 2002a. *Osmoderma eremita* as indicator of species richness of beetles in tree hollows. *Biodivers. Conserv.* 11, 931-941.
- Ranius, T., 2002b. Influence of stand size and quality of tree hollows on saproxylic beetles in Sweden. *Biol. Conserv.* 103, 85-91.
- Ranius, T., Jansson, N., 2000. The influence of forest regrowth, original canopy cover and tree size on saproxylic beetles associated with old oaks. *Biol. Conserv.* 95, 85-94.
- Ranius, T., Kindvall, O., 2006. Extinction risk of wood-living model species in forest landscapes as related to forest history and conservation strategy. *Landscape Ecol.* 21, 687-698.
- Ranius, T., Nilsson, S.G., 1997. Habitat of *Osmoderma eremita* Scop. (Coleoptera: Scarabaeidae), a beetle living in hollow trees. *J. Insect Conserv.* 1, 193-204.
- Ranius, T., Wilander, P., 2000. Occurrence of *Larca lata* H.J. Hansen (Pseudoscorpionida: Garypidae) and *Allochernes wideri* C.L. Koch (Pseudoscorpionida: Chernetidae) in tree hollows in relation to habitat quality and density. *J. Insect Conserv.* 4, 23-31.
- Reindl, J., 1997. Gypsy moth (*Lymantria dispar*) outbreak in Bavaria in 1992-1994. *Biologia* 52, 335-336.
- Rosenzweig, M. L., 1995. Species diversity in space and time. Cambridge University press.
- Rozkošný, R., Vaňhara, J., 1995-1996 (eds.): Terrestrial invertebrates of the Pálava Biosphere reserve of UNESCO. Vols. 1-3, Folia Fac. Sci. Univ. Masaryk. Brun., Biol. 92-94, 1-208, 209-408, 409-631.
- Sádlo, J., Pokorný, P., Hájek, P., Dreslerová, D., Cílek, V., 2005. Krajina a revoluce. Významné přelomy ve vývoji kulturní krajiny Českých zemí. Malá Skála. Praha.
- Samways, M.J., 2005. Insect Diversity Conservation. Cambridge University Press.
- Siitonen, J., Saaristo, L., 2000: Habitat requirements and conservation of *Pytho kolwensis*, a beetle species of old – growth boreal forest. *Biol. Conserv.* 94, 211-220.
- Simberloff, D., 1998. Flagships, umbrellas, and keystones: is single-species management passé in the landscape era. *Biol. Conserv.* 83, 247-257.
- Similä, M., Kouki, J., Martikainen, P., 2003. Saproxylic beetles in managed and seminatural Scot pine forest: quality of dead wood matters. *For. Ecol. Manage.* 174, 365-381.

- Similä, M., Kouki, J., Martikainen, P., Uotila, A., 2002. Conservation of beetle in boreal pine forests: the effects of forest age and naturalness on species assemblages. *Biol. Conserv.* 106, 19-27.
- Sinclair, W.A., Lyon, H.H., Johnson, W.T., 1987. *Diseases of trees and shrubs*. Ithaca. London.
- Sláma, M.E.F., 1998: *Tesaříkovití – Cerambycidae České Republiky a Slovenské Republiky*. Praha.
- Shaw, M.R., Hochberg, M.E., 2001. The neglect of parasitic Hymenoptera in insect conservation strategies: The British fauna as a prime example. *J. Insect Conserv.* 5, 253-263.
- Schlaghamerský, J., 2000. The Saproxylic beetles (Coleoptera) and Ants (*Formicidae*) of Central European Hardwood Floodplain Forests. *Folia Fac. Sci. Nat. Univ. Masaryk. Brun. Biol.*, 103, 1-168.
- Schiegg, K., 2000a. Effects of dead wood volume and connectivity on saproxylic insect species diversity. *Ecoscience* 7, 290-298.
- Schiegg, K., 2000b. Saproxylic insect diversity of beech: limbs are richer than trunks. *For. Ecol. Manage.* 149, 295-304.
- Schiegg, K., 2000c. Are there saproxylic beetle species characteristic of high dead wood connectivity? *Ecography* 23, 579-587.
- StatSoft, Inc. (2001). *STATISTICA* (data analysis software system), version 6. www.statsoft.com.
- Stevens, P.F., 2001. Angiosperm Phylogeny Website. Version 7: <http://www.mobot.org/MOBOT/Research/APweb/welcome.html>
- Strong, D.R., Lawton, J.H., Southwood, T.R.E., 1984. *Insects on Plants. Community patterns and mechanisms*. Blackwell Scientific Publications. Oxford.
- Šebela, M., 2004. Obojživelníci a plazi lužního lesa. In: Hrib, M., Kordiovský, E., (eds.). *Lužní les v Dyjsko – moravské nivě*. pp. 373-393. Moraviapress a. s., Břeclav.
- Škorpík, M., 2001: Odumřelé dřevo jako mikrobiotop významných druhů hmyzu. In: Vrška, T., (eds.): *Význam a funkce odumřelého dřeva v lesních porostech*. pp. 107-117. Správa Národního parku Podyjí, Znojmo.
- Šumberová, K., Grulich, V., Danihelka, J., 2000. Flóra cévnatých rostlin. In: Vicherek, J., *et al.*, (eds.). *Flóra a vegetace na soutoku Moravy a Dyje*. pp. 107-180. Masarykova univerzita v Brně, Brno.

- Švácha, P., Danilevsky, M., 1986. Cerambycoid larvae of Europe and Soviet Union (Coleoptera, Cerambycoidea). Part I. Acta Univ. Carol., Biol. 30, 1-176.
- ter Braak, C.J.F., Šmilauer, P., 2002. CANOCO, version 4.5. – Centre for Biometry, Wageningen.
- Ulyshen, M.D., Hanula J.L., Horn, S., Kilgo, J.C., Moorman, C.E., 2004. Spatial and temporal patterns of beetles associated with coarse woody debris in managed bottomland hardwood forests. For. Ecol. Manage. 199, 259-272.
- Väisänen, R., Biström, O., Heliövaara, K., 1993. Subcortical Coleoptera in dead pines and spruces – is primeval species composition maintained in managed forests. Biodivers. Conserv. 2, 95-113.
- Vera, F.W.M., 2000. Grazing Ecology a Forest History. CABI Publishing, Wallingford.
- Vrška, T., Adam, D., Hort, L., Odehnalová, P., Horal, D., Král, K., 2006. Dynamika vývoje pralesovitých rezervací v České republice II. Lužní lesy – Cahnov-Soutok, Ranšpurk, Jiřina. Academia. Praha.
- Vybíral, J., 2003. Lesy a myslivost v chráněné krajinné oblasti Pálava. In: Danihelka , J.(eds.). Pálava na prahu třetího tisíciletí. pp. 105-112. Správa chráněných krajinných oblastí České republiky, Správa chráněné krajinné oblasti Pálava, Mikulov.
- Wainhouse, D., 2005. Ecological Methods in Forest Insect Mangement. Oxford University press.
- Warren, M.S., 1991. The succesful conservatio of endangered species, the Heath fritillary butterfly *Mellica athalia* in Britain. Biol. Conserv. 55, 37-56.
- Warren, M.S., Key R.S., 1991, Woodland: Past, Present and Potential for Insect. In: Collins, M. N., Thomas, J. A. (eds.). The conservation of insects and their habitats. pp. 155-210. Academic press, London.
- Weisberg, P.J., Bugmann, H., 2003. Forest dynamics and ungulate herbivory: from leaf to landscape. For. Ecol. Manage. 181, 1-12.
- Wermelinger, B., Flückiger, P.F., Obrist, M.K., Duelli, P., 2007. Horizontal and vertical distribution of saproxylic beetles (Col., Buprestidae, Cerambycidae, Scolytinae) across section of forest edges. J. Appl. Entomol. 131 (2), 104-114.
- Wharton, R.A., 1993. Bionomics of the Braconidae. Annu. Rev. Entomol. 38, 121-143.
- Whitehead, P.F., 2002. Current knowledge of the violet click beetle *Limoniscus violaceus* (P.W.J. Müller, 1821) (Col., Elateridae) in Britain. Proceedings of the second pan – European conference on Saproxylic Beetles. London.

Wood density database:

<http://www.worldagroforestrycentre.org/sea/Products/AFDbases/WD/>

9. Příloha

	Zkratka	Alnus glutinosa	Carpinus betulus	Populus alba	Populus x canadensis	Quercus robur	Salix alba	Tilia cordata	Ulmus laevis	Celkový součet
<i>Agrilus angustulus</i>	<i>Agan</i>	2	109			149				260
<i>Agrilus laticornis</i>	<i>Agla</i>		1							1
<i>Agrilus obscuricollis</i>	<i>Agob</i>		55			18				73
<i>Agrilus olivicolor</i>	<i>Agol</i>		271 ²⁾			2				273
<i>Agrilus pratensis</i>	<i>Agpr</i>			3 ¹⁾	8 ¹⁾		3 ¹⁾			14
<i>Agrilus sulcicollis</i>	<i>Agsu</i>		2			31 ¹⁾				33
<i>Anaethetis testacea</i>	<i>Ante</i>					1				1
<i>Anaglypticus mysticus</i>	<i>Anmy</i>		1							1
<i>Anthaxia manca</i>	<i>Anma</i>							271 ¹⁾		271
<i>Axinopalpis gracilis</i>	<i>Axgr</i>		1							1
<i>Cerambyx scopolii</i>	<i>Cesc</i>					3				3
<i>Chrysobothris affinis</i>	<i>Chaf</i>		2			4				8
<i>Clytus arietis</i>	<i>Clar</i>		41	3	7	11	13		2	87
<i>Exocentrus adpersus</i>	<i>Exad</i>		12			144 ¹⁾				158
<i>Exocentrus lusitanus</i>	<i>Exlu</i>		1			2		640 ¹⁾		643
<i>Exocentrus punctipennis</i>	<i>Expu</i>						10		194 ¹⁾	204
<i>Grammoptera ustulata</i>	<i>Grus</i>							1		1
<i>Leiopus nebulosus</i>	<i>Lene</i>		231	5	9	692	43	7	6	1091
<i>Mesosa curculionoides</i>	<i>Mecu</i>		11	2	2	152	24	4	30	225
<i>Obrium cantharinum</i>	<i>Obca</i>			26 ¹⁾	7 ¹⁾		2 ¹⁾			35
<i>Oplosia fennica</i>	<i>Opfe</i>							9 ¹⁾		9
<i>Phymatodes alni</i>	<i>Phal</i>		183			703	3	3	5	901
<i>Phymatodes rufipes</i>	<i>Phru</i>		1							1
<i>Phymatodes testaceus</i>	<i>Phte</i>		5			62 ¹⁾				67
<i>Plagionotus arcuatus</i>	<i>Plar</i>					8 ¹⁾				8
<i>Pogonocherus hispidulus</i>	<i>Pohi</i>		25		1	3		1		36
<i>Rhopalopus macropus</i>	<i>Rhma</i>		28			1	3			32
<i>Saperda perforata</i>	<i>Sape</i>			6 ²⁾	6 ²⁾					12
<i>Saperda punctata</i>	<i>Sapu</i>								16 ¹⁾	16
<i>Saperda scalaris</i>	<i>Sasc</i>		1			11				34
<i>Stenostola dubia</i>	<i>Stdu</i>							1		1
<i>Stenostola ferrea</i>	<i>Sife</i>					1		2038 ¹⁾	1	2040
<i>Tetrops starki</i>	<i>Test</i>						2		8	10
<i>Xylotrechus rusticus</i>	<i>Xyru</i>			13 ¹⁾	9 ¹⁾		2 ¹⁾			24
Celkový součet		158	969	58	49	1998	105	2704	533	6574

Tab. 1. Počty jedinců daných druhů brouků vycíňovaných z jednotlivých druhů dřevin.

¹⁾ Specialista na čeled' stromu.

²⁾ Specialista na rod stromu.

	Oslunění		χ ² distribuce	Stratum		χ ² distribuce
	Slunce	Stín		Koruna	Podrost	
<i>Agrilus angustulus</i>	242	18	p < 0.05	97	163	p < 0.05
<i>Agrilus laticornis</i>		1		1		
<i>Agrilus obscuricollis</i>	57	16	p < 0.05	59	14	p < 0.05
<i>Agrilus olivicolor</i>	35	238	p < 0.05	91	182	p < 0.05
<i>Agrilus pratensis</i>	14		p < 0.05	13	1	p < 0.05
<i>Agrilus sulcicollis</i>	29	4	p < 0.05	12	21	
<i>Anaesthetis testacea</i>		1		1		
<i>Anaglypticus mysticus</i>	1				1	
<i>Anthaxia manca</i>	271		p < 0.05	7	264	p < 0.05
<i>Axinopalpis gracilis</i>	1			1		
<i>Cerambyx scopoli</i>	3				3	
<i>Chrysobothris affinis</i>	8		p < 0.05	1	7	
<i>Clytus arietis</i>	78	9	p < 0.05	9	78	p < 0.05
<i>Exocentrus adspersus</i>	87	71		105	53	p < 0.05
<i>Exocentrus lusitanus</i>	353	290		210	433	p < 0.05
<i>Exocentrus punctipennis</i>	178	26	p < 0.05	203	1	p < 0.05
<i>Grammoptera ustulata</i>		1			1	
<i>Leiopus nebulosus</i>	296	795	p < 0.05	468	623	p < 0.05
<i>Mesosa curculionoides</i>	144	81	p < 0.05	163	62	p < 0.05
<i>Obrium cantharinum</i>	15	20		35		p < 0.05
<i>Oplosia fennica</i>	8	1		1	8	
<i>Phymatodes alni</i>	800	101	p < 0.05	617	284	p < 0.05
<i>Phymatodes rufipes</i>	1			1		
<i>Phymatodes testaceus</i>	33	34		61	6	p < 0.05
<i>Plagionotus arcuatus</i>	8		p < 0.05		8	p < 0.05
<i>Pogonocherus hispidulus</i>		36	p < 0.05	3	33	p < 0.05
<i>Rhopalopus macropus</i>	32		p < 0.05	3	29	p < 0.05
<i>Saperda perforata</i>	7	5		9	3	
<i>Saperda punctata</i>	16		p < 0.05	16		p < 0.05
<i>Saperda scalaris</i>	12	22		11	23	
<i>Stenostola dubia</i>	1			1		
<i>Stenostola ferrea</i>	583	1457	p < 0.05	837	1203	p < 0.05
<i>Tetrops starki</i>	1	9		10		p < 0.05
<i>Xylotrechus rusticus</i>	6	18		4	20	p < 0.05

Tab. 2. Preference jednotlivých druhů brouků k oslunění a stratu počítané pomocí Chi – square distribuce (1 stupeň volnosti)

Quercus robur	<i>Agrilus sulcicollis</i>	<i>Exocentrus adspersus</i>	<i>Phymatodes testaceus</i>	<i>Plagionotus arcuatus</i>
Populus x canadensis	<i>Saperda perforata</i>			
Alnus glutinosa				
Populus alba	<i>Saperda perforata</i>			
Salix alba				
Carpinus betulus	<i>Agrilus olivicolor</i>			
Tillia cordata	<i>Exocentrus lusitanus</i>	<i>Oplosia fennica</i>	<i>Stenostola ferrea</i>	
Ulmus laevis	<i>Anthaxia manca</i>	<i>Exocentrus punctipennis</i>	<i>Saperda punctata</i>	

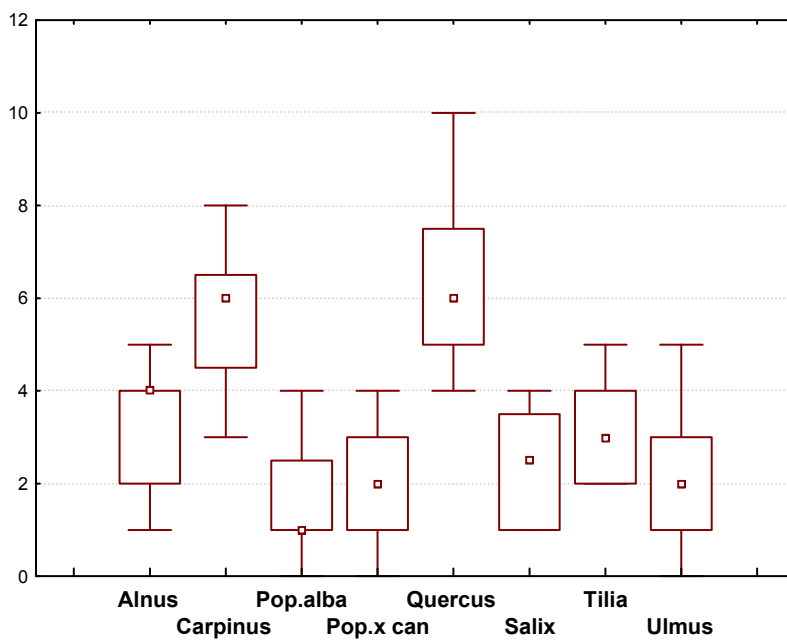
Tab. 3. Preference xylofágních specialistů vylíhlých z jediného rodu dřeviny.
 Žlutá - světlomilné dřeviny, resp. xylofágové preferující osluněné dřevo.
 Zelená – dřeviny tolerující zástín
 Filaová – dřeviny stínomilné, resp. xylofágové preferující zastíněné dřevo

Environmentální proměnné	Kovariáty	První osa			Všechny osy			% vysvětlené variability	% z vysvětlené variability
		E	F	p	T	F	p		
Dřevina, stratum, oslunění, série		0.874	13.574	0.0001	2.83	5.855	0.0001	46.5	100
Dřevina	Stratu, oslunění, série	0.857	14.822	0.0001	2.277	8.078	0.0001	41.1	88.4
Série	Dřevina, stratum, oslunění	0.117	2.851	0.0423	0.179	1.478	0.0653	5.2	11.2
Stratum, oslunění	Dřevina, série	0.174	4.174	0.0001	0.283	3.513	0.0001	8	17.2
Stratum	Oslunění, dřevina, série				0.115	2.863	0.0011	3.4	7.3
Oslunění	Stratum, dřevina, série				0.17	4.22	0.0001	5	10.8

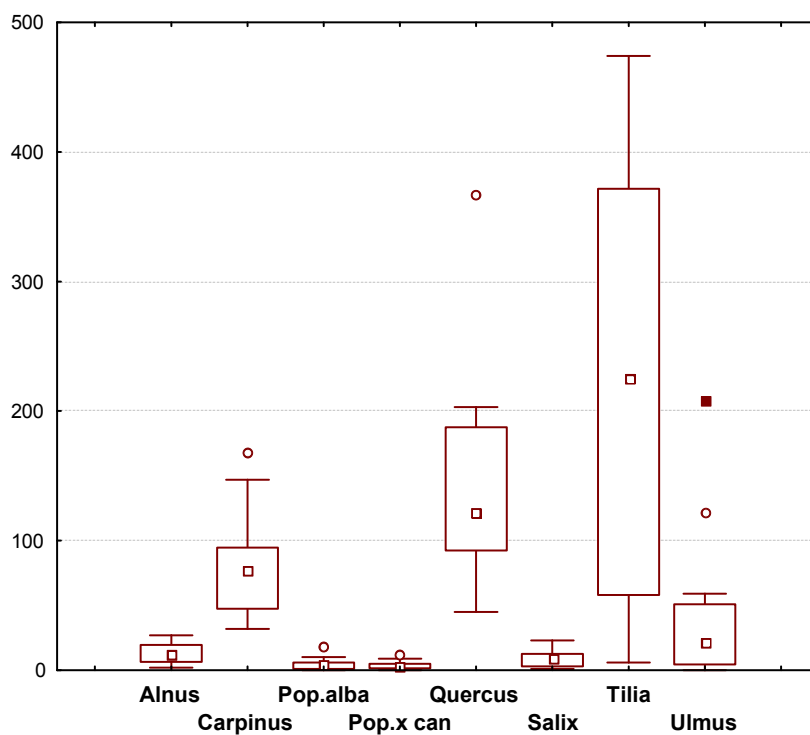
Tab. 4. Výsledky CCA analýzy pro všechny druhy stromů. Žlutě jsou vyznačeny průkazné výsledky.(E – eigenvalue, T - trace)

	Environmentální proměnné	Kovariáty	První osa			Všechny osy			% vysvětlené variability	% z vysvětlené variability
			E	F	p	T	F	p		
Alnus glutinosa	Stratum, Oslunění	Série	0,149	1,349	0,4358	0,262	1,382	0,1689	28,4	100
	Stratum	Oslunění, Série				0,114	1,209	0,3225	14,7	51.8
	Oslunění	Stratum, Série				0,148	1,56	0,1722	18,3	64.4
Carpinus betulus	Stratum, Oslunění	Série	0,328	2,856	0,0091	0,489	2,665	0,003	43,2	100
	Stratum	Oslunění, Série				0,169	1,838	0,0813	20,8	48.1
	Oslunění	Stratum, Série				0,322	3,511	0,0036	33,7	78
Populus alba	Stratum, Oslunění	Série	0,878	2,892	0,0196	1,199	2,501	0,0139	50,0	100
	Stratum	Oslunění, Série				0,874	3,648	0,0098	42,2	84.4
	Oslunění	Stratum, Série				0,33	1,378	0,2719	21,6	43.2
Populus x canadensis	Stratum, Oslunění	Série	0,341	1,548	0,2949	0,538	1,433	0,1631	32,4	100
	Stratum	Oslunění, Série				0,212	1,129	0,3662	15,9	49.1
	Oslunění	Stratum, Série				0,331	1,766	0,1276	22,7	70.1
Quercus robur	Stratum, Oslunění	Série	0,253	2,470	0,0303	0,378	2,457	0,0065	38,1	100
	Stratum	Oslunění, Série				0,125	1,633	0,1044	16,9	44.4
	Oslunění	Stratum, Série				0,248	3,232	0,0113	28,7	75.3
Salix alba	Stratum, Oslunění	Série	0,485	2,297	0,0429	0,717	2,016	0,016	36,5	100
	Stratum	Oslunění, Série				0,34	1,912	0,073	21,5	58.9
	Oslunění	Stratum, Série				0,405	2,279	0,0234	24,5	67.1
Tilia cordata	Stratum, Oslunění	Série	0,051	1,056	0,6882	0,068	0,749	0,7489	17,5	100
	Stratum	Oslunění, Série				0,05	1,101	0,3671	13,5	77.1
	Oslunění	Stratum, Série				0,021	0,458	0,8651	6,2	35.4
Ulmus laevis	Stratum, Oslunění	Série	0,537	2,234	0,0453	0,854	2,275	0,0062	43,1	100
	Stratum	Oslunění, Série				0,526	2,801	0,0173	31,8	73.8
	Oslunění	Stratum, Série				0,319	1,701	0,1102	22,1	51.2

Tab. 5. Tabulka výsledků ordinačních analýz (CCA či RDA viz text) pro jednotlivé stromy. Žlutě jsou vyznačeny průkazné výsledky. (E – eigenvalue, T - trace)

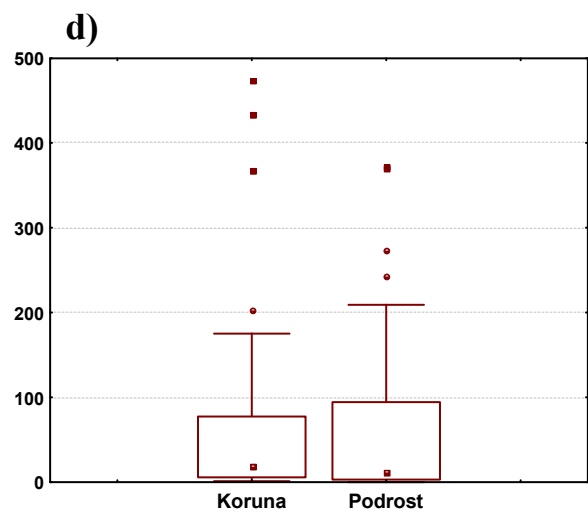
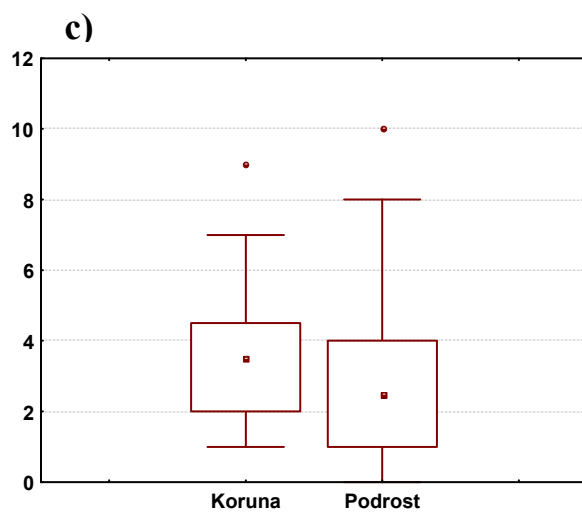
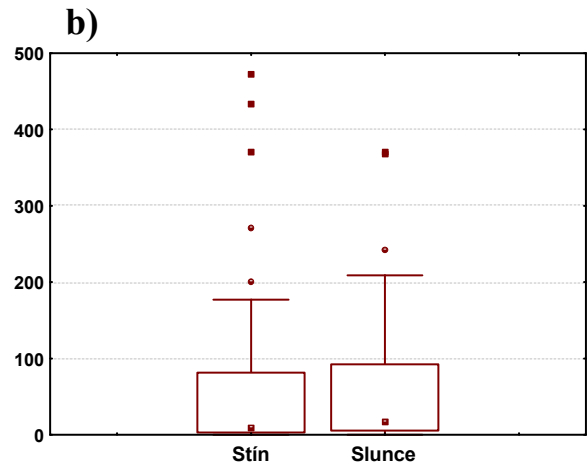
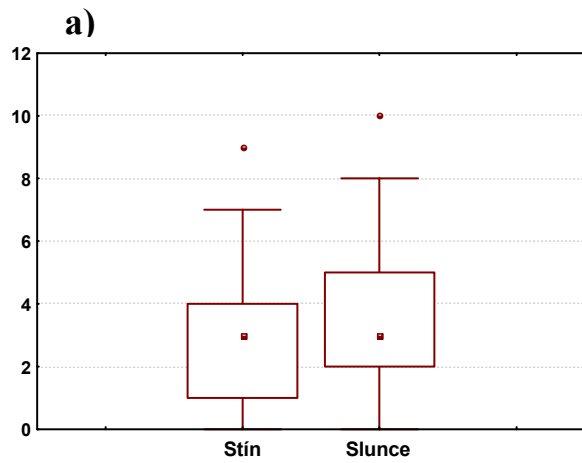


Graf 1. Počet druhů brouků vychovaných z návnad jednotlivých druhů stromů.



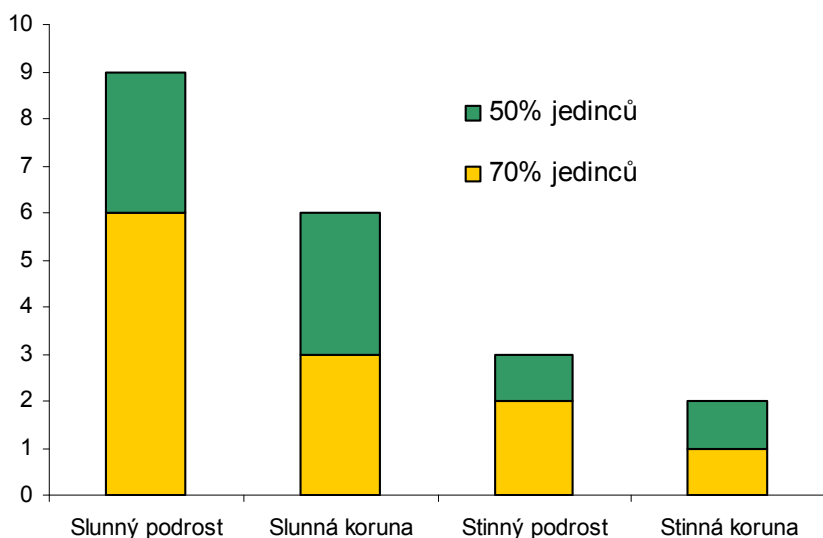
Graf 2. Počet jedinců vychovaných z návnad jednotlivých stromů.

- Median
- ▭ 25%-75%
- ┌ Non-Outlier Range
- Outliers
- Extremes

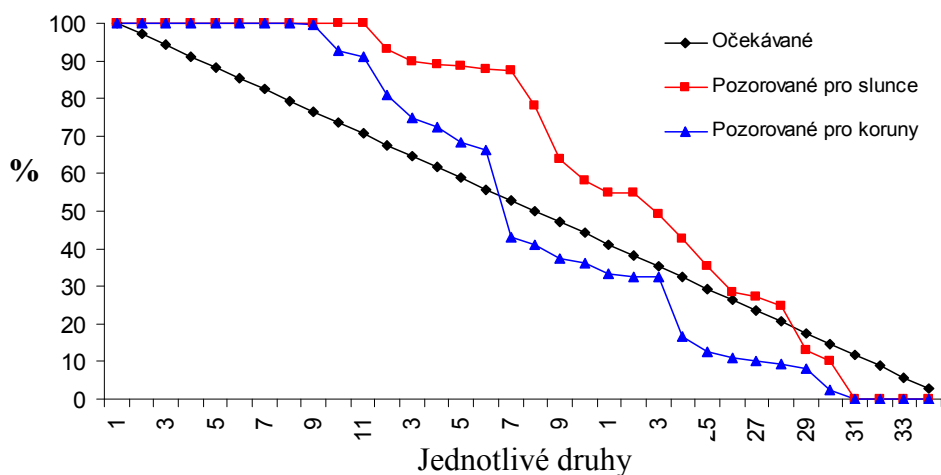


Graf 3. Počet druhů (a, c) a jedinců (b, d) vylíhlých ze všech druhů stromů v závislosti na oslunění (a, b) a stratu (c, d).

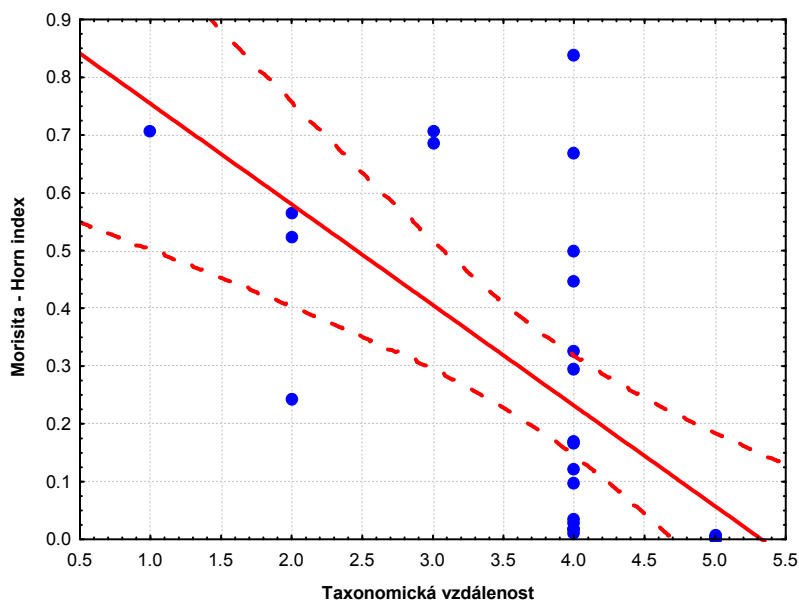
- Median
- ▭ 25%-75%
- ┆ Non-Outlier Range
- Outliers
- Extremes



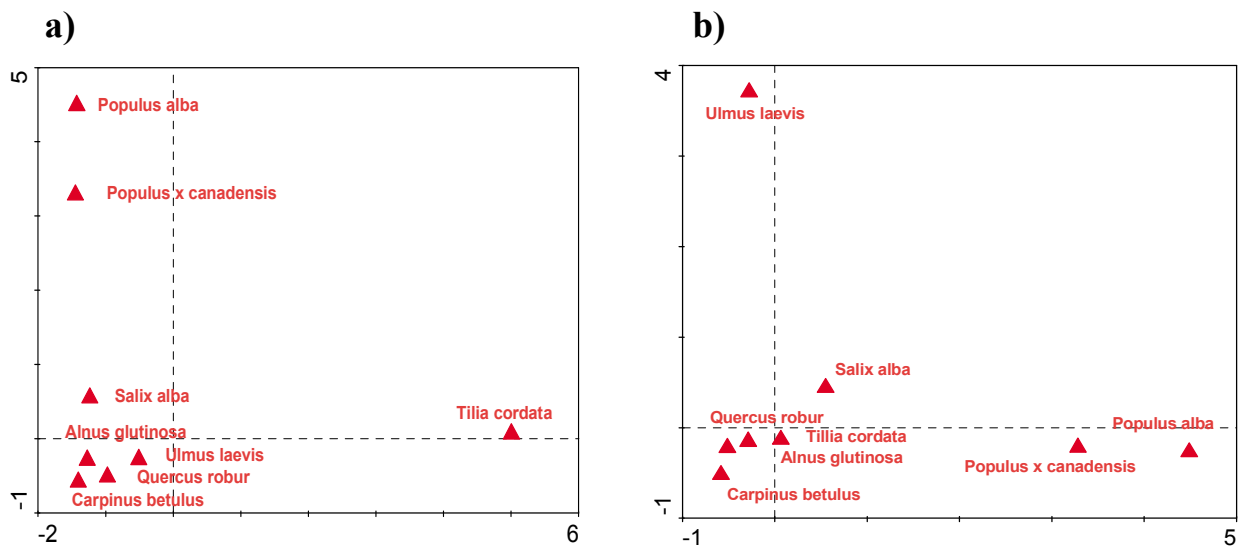
Graf 4. Počty druhů vykazující silnou (žlutě) a slabou (zeleně) preferenci k danému stanovišti.



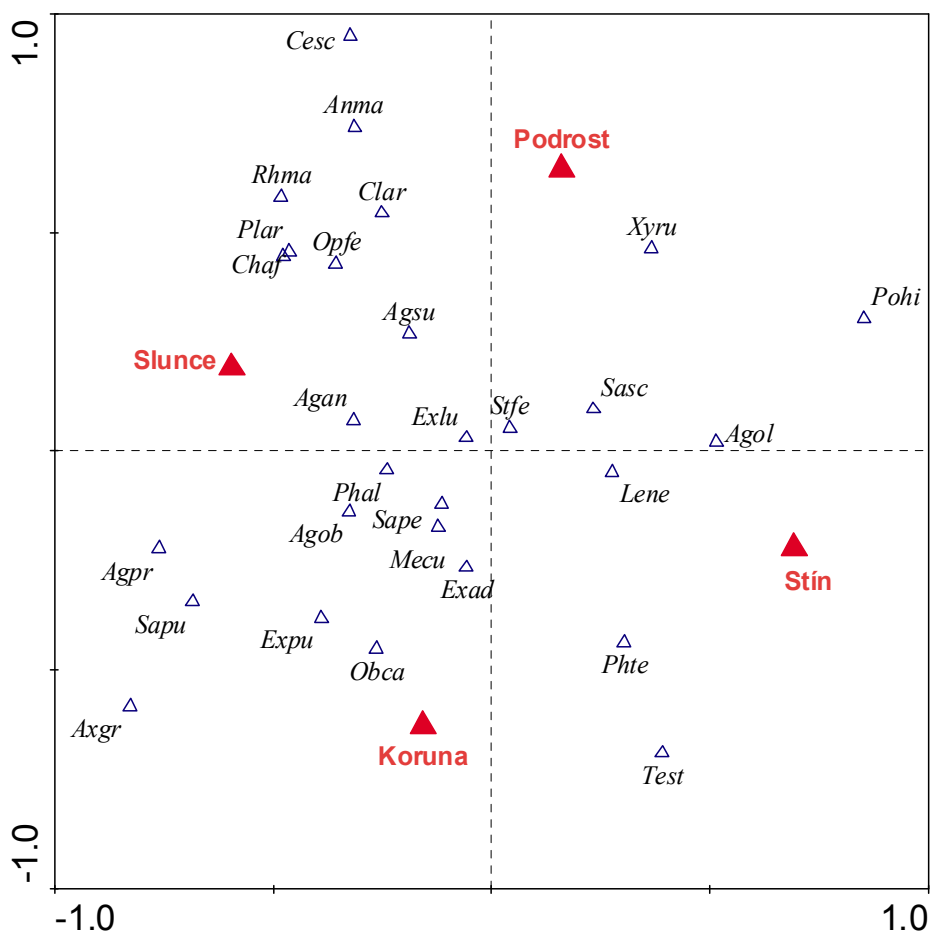
Graf 5. Procento jedinců jednotlivých druhů xylofágů vylíhnutých z návnad v korunách stromů (modře) a na osluněných stanovištích (červeně). Černá přímka znázorňuje hypotetický průběh při kontinuálním rozložení xylofágů.



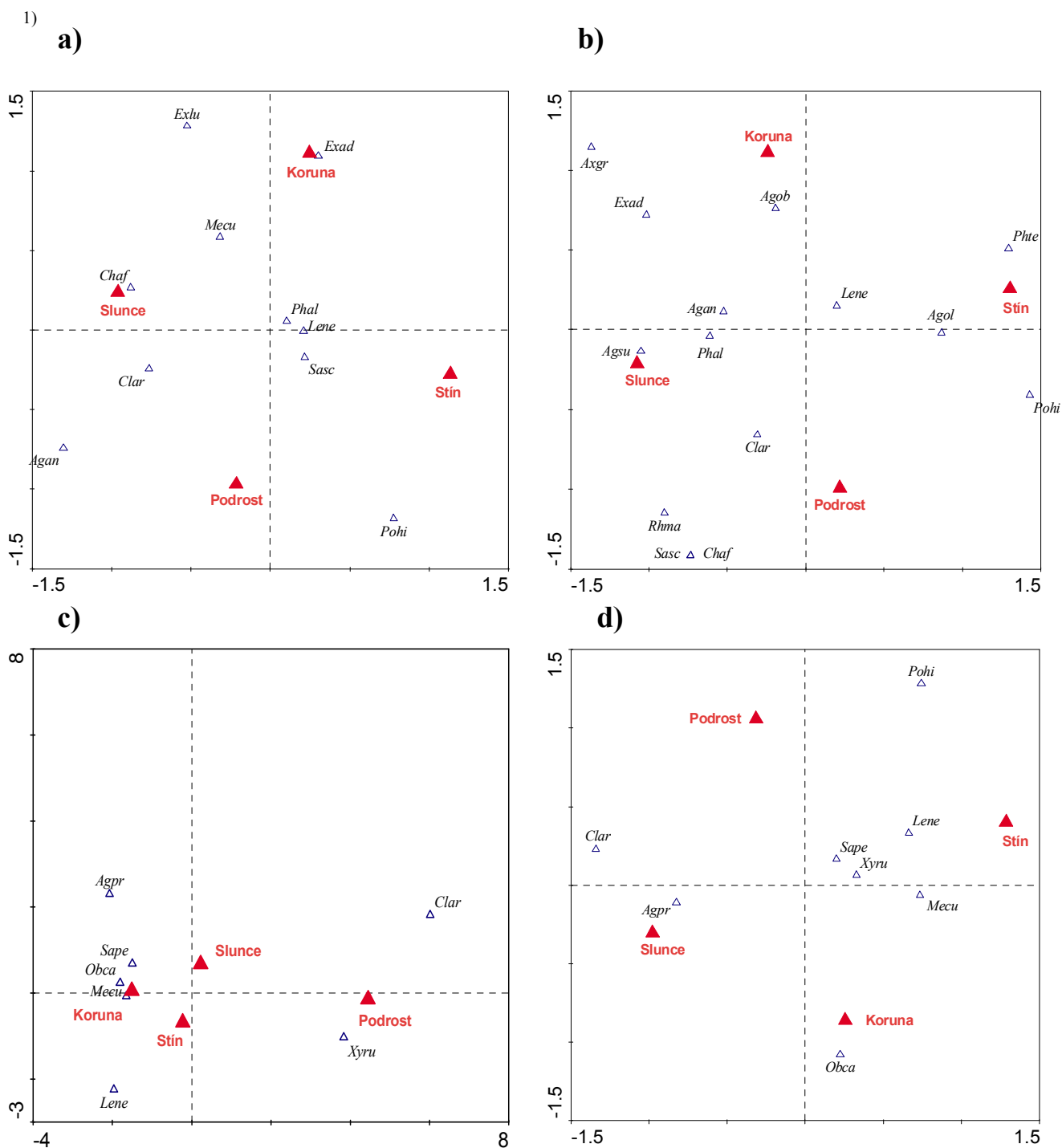
Graf 6. Ilustrativní obrázek korelace matic podobnosti společenstev xylofágů a taxonomické příbuznosti stromů. Přerušovaná čára vyznačuje 95% konfidenční interval.



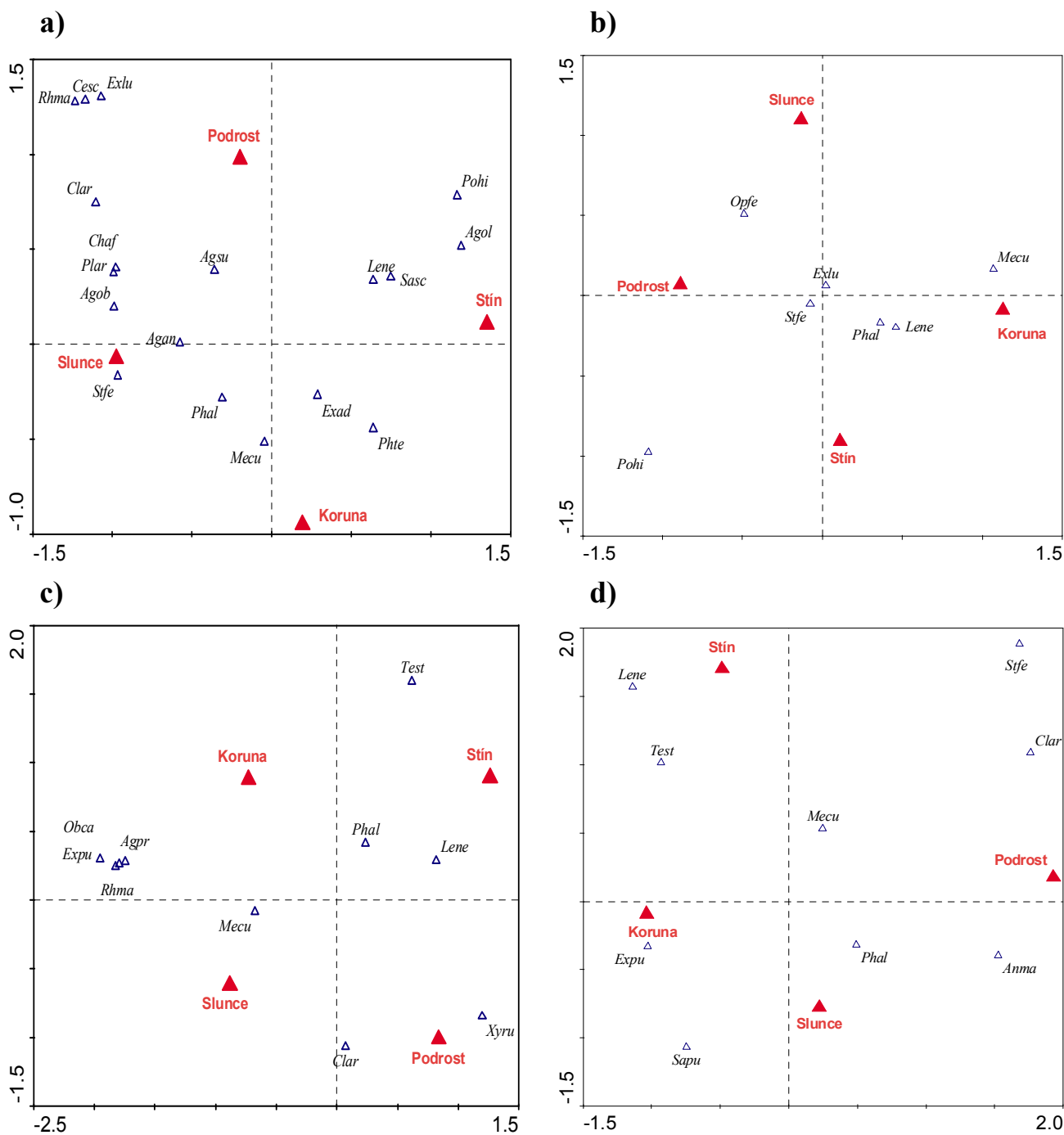
Graf 7. Graf CCA analýzy ukazující env. proměnné na 1. 2. ose (a) a 2. a 3. ose (b). Kovariátami jsou oslunění, stratum, série.



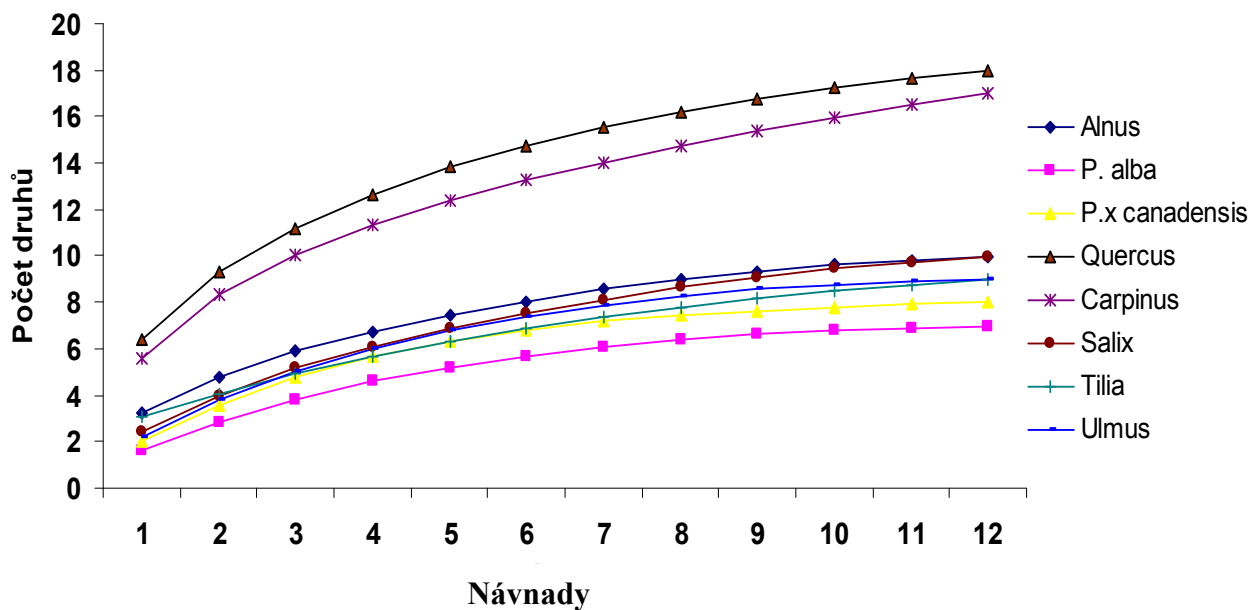
Graf 8. CCA analýza pro všechny stromy. Červeně jsou znázorněny env. proměnné, jako kovariáty byly použity druh stromu a série. Nejsou vyznačeny druhy zastoupené pouze jedním jedincem. Zkratky viz. Tab. 1.



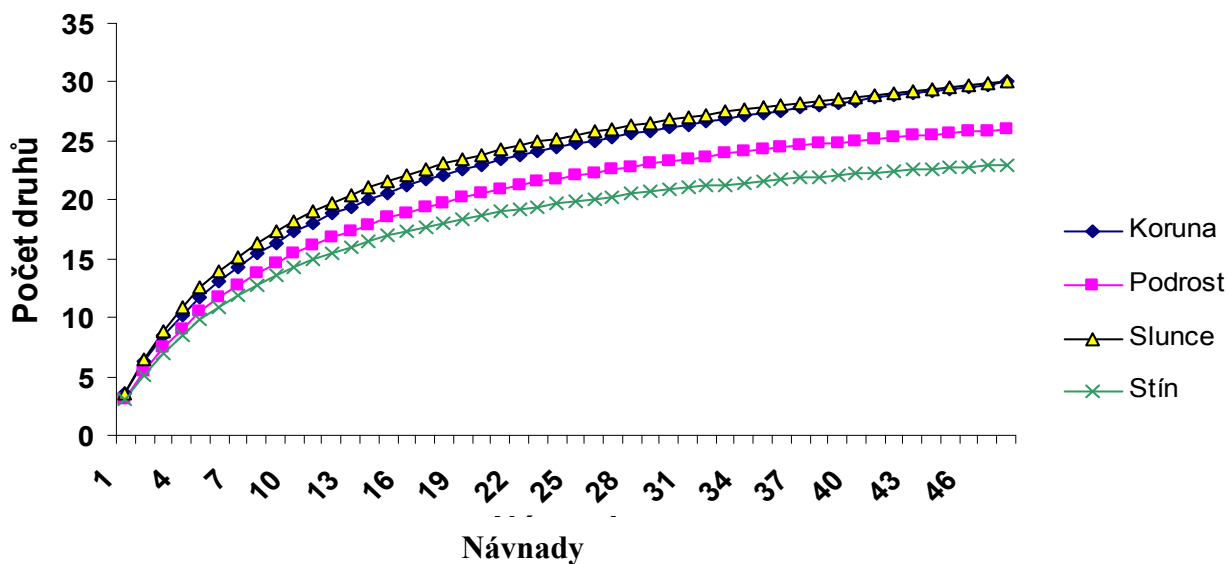
Graf. 9. RDA analýza pro společenstva xylofágů vylíhlých z olše (a), habru (b) a topolu kanadského (c) a CCA analýza pro společenstva z topolu bílého (d). Červeně jsou znázorněny env. proměnné, jako kovariáty byly použity série. Zkratky viz. Tab. 1.



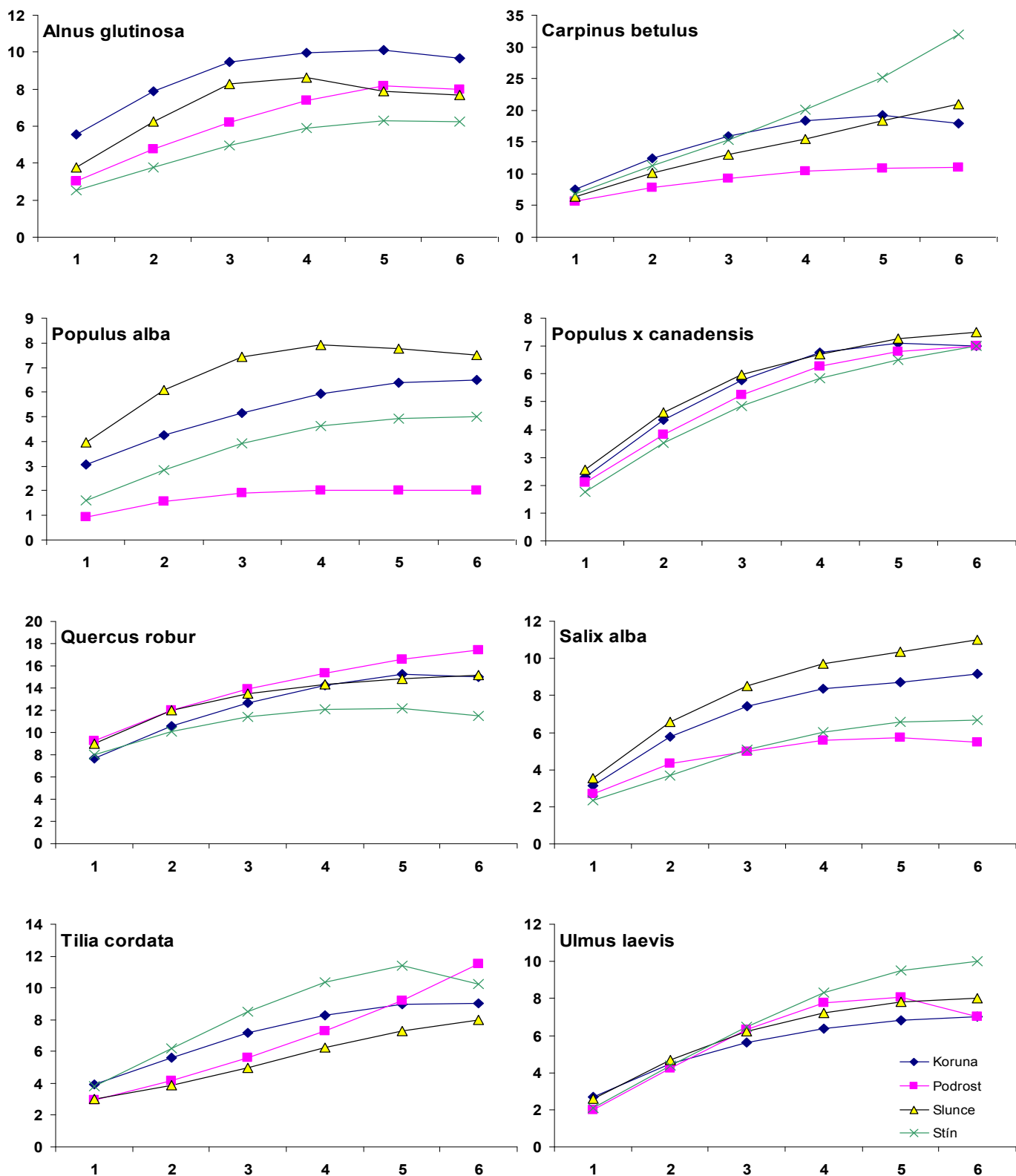
Graf. 10. RDA analýza pro společenstva xylofágů vylihých z dubu (a), resp. lípy (b) a CCA analýza pro společenstva z vrby (c), resp. jilmu (d). Červeně jsou znázorněny env. proměnné, jako kovariáty byly použity série. Zkratky viz. Tab. 1.



Graf 11. Akumulační křivka brouků vylíhlých z návnad jednotlivých druhů dřevin.



Graf 12. Akumulační křivky brouků vylíhlých z návnad v jednotlivých expozicích pro všechny druhy dřevin dohromady.



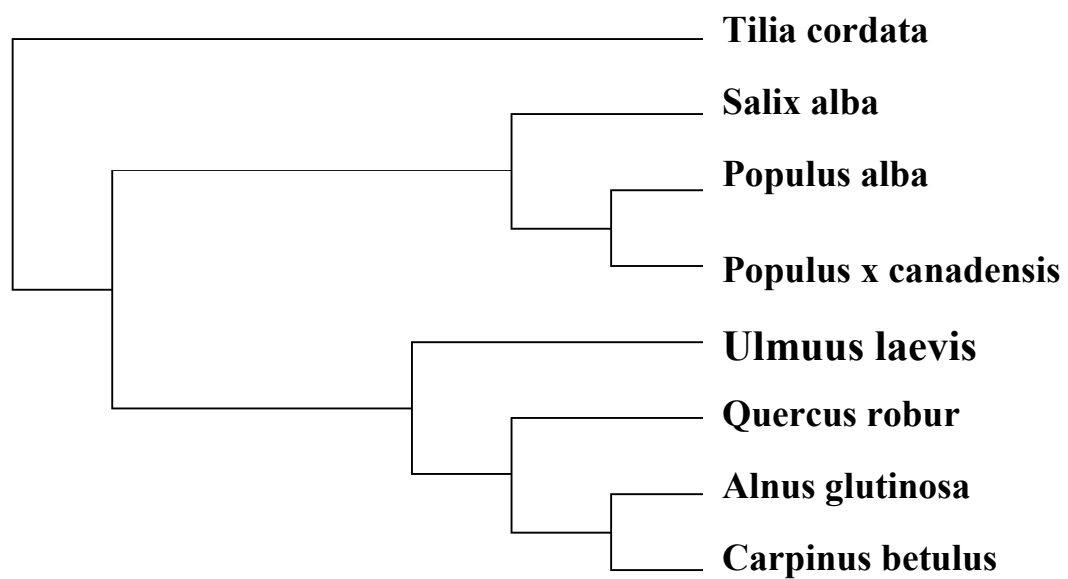
Graf. 13. Odhady diverzity (Chao 1) návnad umístěných v jednotlivých expozicích pro jednotlivé druhy stromů. Osa x znázorňuje počet návnad, osa y odhad počtu druhů.



Obr. 1. Expozice návnad v terénu.



Obr. 2. Umístění návnad v drátěných klecích.



Obr. 3. Taxonomická příbuznost studovaných dřevin.