Česká zemědělská univerzita v Praze

Fakulta lesnická a dřevařská

Katedra ochrany lesa a entomologie

Kovaříkovití brouci a jejich vztah k vlastnostem lesních ekosystémů

(Click-beetles in relation to forest ecosystems attributes)

Disertační práce

Autor: Mgr. Tereza Brestovanská (roz. Loskotová)

Školitel: doc. Ing. Jakub Horák, Ph.D.

2019

Prohlášení

„Prohlašuji, že jsem disertační práci na téma „Kovaříkovití brouci a jejich vztah k vlastnostem lesních ekosystémů“ vypracovala samostatně s použitím uvedené literatury a na základě konzultací a doporučení školitele.

Souhlasím se zveřejněním disertační práce dle zákona č. 111/1998 Sb. o vysokých školách v platném znění, a to bez ohledu na výsledek obhajoby.“

V Praze dne 26. 4. 2019

Podpis autora

Poděkování

Z celého svého srdce děkuji svému školiteli doc. Ing. Jakubu Horákovi, Ph.D. za jeho cenný čas, energii, nápady, důvěru a bezmeznou trpělivost, které mi věnoval a shovívavost, kterou projevil. Jsem velmi vděčná za všechny příležitosti, kterých jsem mohla v průběhu svého studia využít a velmi cenné zkušenosti, které bych bez těchto příležitostí nikdy nezískala. Věřím, že mě tyto zkušenosti činí lepším člověkem. Jako vedlejší bonus, o to cennější, je skupina nových přátel, se kterými mohu sdílet svůj obdiv k přírodě a mezi kterými jsem našla svou druhou rodinu. Dále bych chtěla poděkovat všem spoluautorům za odbornou práci, kterou odvedli, stejně jako Heleně Kaňkové, † Jiřímu Brestovanskému st., Jiřímu Brestovanskému ml. a RNDr. Dušanu Romportlovi, Ph.D., kteří pomohli při práci v terénu a Janu Pavlíčkovi za determinaci druhů cílové skupiny. Nesmím opomenout vlastníky porostů a lesní hospodáře, kteří nám umožnili sběr dat právě v jejich lesích, jmenovitě Kamil Beznoska (Lesy ČR), Bohumír Machata (Městské lesy Vysoké Mýto), Ing. Jaroslav Marek (Městské lesy Choceň) a Pavel Rolc (Hospodářská a lesní správa Bubna). Své rodině děkuji za to, že ve mně vždy věřila a svému muži Jiřímu za to, že je.

Abstrakt

Přestože jsou kovaříci (Coleoptera: Elateridae) výraznou složkou lesních společenstev brouků a plní v něm řadu užitečných funkcí, dokumentace jejich vztahu k lesnímu prostředí je neucelená. V minulosti byla většina pozornosti odborníků věnována zemědělsky významným škůdcům polních plodin, a protože kovaříci v lesích nezpůsobují výrazné škody, byl jejich význam opomíjen. Zájem o poznání fungování lesních ekosystémů jako celku však vede ke snaze analyzovat všechny jeho složky, i ty zdánlivě ne/užitečné. Disertační práce si klade za cíl zlepšit poznání o vztahu mezi druhově i ekologicky rozmanitou čeledí brouků a lesním prostředím na příkladu českých hospodářských lesů nížin. Za tímto účelem bylo vybráno modelové území v lesní oblasti Východní Polabí. Rozsáhlý komplex hospodářských lesů mezi Chocní a Hradcem Králové má relativně homogenní abiotické prostředí a umožňuje zaměření pozornosti na charakteristiky samotných lesů. V mozaice lesních porostů byly zvoleny dva typy porostů, jeden s místně přirozenou skladbou (*Querceus petraea*) a jeden s nepůvodní dřevinnou skladbou (*Picea abies*). Ve 30 vybraných porostech byly dále zjišťovány další charakteristiky s odhadovaným nebo obecně známým vlivem na broučí společenstva. K odchytu kovaříků v lesích (sezóna 2011) byly použity pasívní nárazové pasti, jejichž schopnost zachytit široké spektrum druhů je dnes velmi dobře známá. K popisu vztahu mezi kovaříky a lesním prostředím byly použity standardní statistické metody (analýza hlavních komponent, redundanční analýza, generalizované lineární modely). Kovaříci byli hodnoceni na třech úrovních: celého taxonu, vybrané ekologické skupiny a druhové. Výsledky jsou obsaženy ve třech článcích publikovaných v mezinárodních časopisech s IF. Druhové bohatosti kovaříků nebyly mezi dubovými a smrkovými porosty sice průkazně rozdílné, ale lesy přirozené dřevinné skladby měly vyšší diverzitu. Půdní kovaříci rodu Athous, byli jasně rozděleni na společenstva listnatých a jehličnatých porostů. K prostředí nepůvodních porostů byly více vázány eudominantní druhy jehličnatých lesů a druhy vyšších poloh. Nejvlivnějšími faktory na druhové úrovni byly dřevinná skladba porostu a otevřenost korunového patra. Pro některé druhy kovaříků byly zjištěny odlišné preference od původně očekáváných. Celkově byly porosty chudé na vzácné druhy, stejně jako byly chudé na mikrostanoviště ve srovnání s porosty s nižší intenzitou hospodaření.

Klíčová slova: Elateridae, hospodářské lesy, *Querceus petraea*, *Picea abies,*

Abstract

Despite click-beetles (Coleoptera: Elateridae) are a considerable component of forest communities and play a set of beneficial functions, a documentation of their relation to the forest environment is still insufficient. In the past, most of the scientific attention was given to click-beetle pest species in agriculture. Their importance in forest ecosystems had been overlooked, because they do not cause serious damages. Finally, the interest in ecosystems as whole systems leads to the effort to analyze all their components, also those seemingly non/beneficial. This dissertation proposes improving the knowledge by examining relationship between the species rich and ecologically diverse family and the Czech lowland plantation forests. The Eastern Polabí forest area was chosen for this purpose. A spacious complex of highly dissected plantation forests between Choceň town and Hradec Králové city has a relatively homogenous abiotic environment. It allows to target the forest characteristics. Two forest types, of locally native (*Querceus petraea*) and non-native (*Picea abies*) tree species composition, were chosen from a forest mosaic. Characteristics known or assessed to influence beetle assemblages were investigated in 30 forest patches. Passive flight-interception traps, efficient to sample wide species spectra, were used to sample click-beetles in 2011. Standard statistical methods were used (Principal Component Analysis, Redundancy Analysis, Generalized Linear Models) and three levels evaluated: taxon, ecological group, species. Three articles published in international journals contain results. Click-beetles species richness between oak and spruce forests was not statistically significant, while stands of indigenous tree species composition had higher click-beetles diversity. Soil-dwelling click-beetles of genus *Athous* were clearly divided into two groups of deciduous and conifer forests. Eudominant click-beetles typical for coniferous stands and click-beetles species used to inhabit higher elevations were connected with lowland spruce stands. A percentage of dominant tree species and canopy openness were the most important factors on click-beetle species level. For some click-beetle species, dissimilar preferences than expected were found out. Investigated stands were poor in rare species as well as in microhabitats, in comparison to stands of lower management intensity.

Key words: Elateridae, plantation forests, *Querceus petraea, Picea abies*

Seznam grafů

Graf 1	Záznamy o rodech kovaříků vyskytujících se v ČR v databázi Web of Science …….	17
Graf 2	Časový vývoj publikací věnujících se kovaříkům v lesním prostředí ……	18
Graf 3	Přehled počtu studií dle geografických oblastí severní polokoule ……..	19
Graf 4	Studie dle intenzity hospodaření v porostech ……...	20
Graf 5	Počet studií dle studovaných charakteristik porostů a cílových skupin kovaříků ……	21

Seznam obrázků

Obrázek 1	Potenciální a současný stav listnatých a jehličnatých lesů v České republice …….	27
Obrázek 2	Rozmístění pastí v porostech ……	30
Obrázek 3	Ukázka nárazové pasti v dubovém porostu ……..	32
Obrázek 4	Ukázka nárazové pasti ve smrkovém porostu ……..	32

OBSAH

1	**Úvod**	**8**
2	**Cíle**	**11**
3	**Rozbor problematiky**	**12**
3.1	Kovaříkovití - charakteristika a význam skupiny	12
3.2	Kovaříci ve vědě	15
3.3	Kovaříci a lesy - stav poznání	17
3.3.1	Shruntí	25
3.4	Lesy České republiky	26
4	**Metodika**	**29**
4.1	Modelové území	29
4.2	Sběr dat	30
4.2.1	Odchyt kovaříků	30
4.2.2	Kovaříkovití - závislé proměnné	33
4.2.3	Faktory lesního prostředí - nezávislé proměnné	34
4.3	Statistická analýza	36
5	**Výsledky**	**38**
5.1	Článek 1	39
5.2	Článek 2	55
5.3	Článek 3	70
6	**Diskuse**	**80**
6.1	Výběr porostů	80
6.2	Volba metody odchytu	80
6.3	Volba metody hodnocení	81
6.4	Kovaříci hospodářských lesů Východního Polabí	81
6.5	Rod *Athous*	85
6.6	Preference druhů s vývojem v půdě	86
6.7	Preference saproxylických druhů	87
7	**Závěr**	90
8	**Seznam zdrojů**	93

1 ÚVOD

Lesy jsou biologicky různorodé ekosystémy. Přestože reprezentují jedny z druhově nejbohatších oblastí Země (Lindenmayer et al. 2003; Wesolowski 2005), neustále dochází k ohrožování samotných porostů i jejich bioty. Odlesňování, fragmentace, změny klimatu či zavlékání nepůvodních druhů patří mezi nezávažnější procesy s dopadem na lesy (Carnus et al. 2006). Fragmentace je proces, kdy jsou velké stejnorodé plochy rozděleny na více menších celků s různou mírou izolace a je vždy spojena s úbytkem ploch (Forman, Godron 1981). V případě lesních ekosystémů je fragmentace často doprovodným jevem odlesňování, zejména v rozvojových zemích tropického a subtropického pásu, kde dochází ke kácení původních pralesů a převodu ploch na plantáže různých plodin. Ve vyspělých státech temperátní a boreální zóny je sice celková plocha a prostorová kompozice lesních porostů v rámci krajin relativně ustálená (např. FSC Sweden 2013; Polley et al. 2015, Kolektiv autorů 2018), ale původní porosty byly postiženy převodem na intenzívní hospodářské lesy, často doprovázeným změnou dřevinné skladby. V současné době je 7 % celkové plochy porostů na Zemi využíváno jako produkční plantážové lesy a tento trend je stále na vzestupu (Carnus et al. 2006; Bockerhoff et al. 2013; Hansen et al. 2013).

V Evropě prošla většina lesů zásadní přeměnou již v minulosti. V lesích, které nebyly převedeny na zemědělskou půdu, došlo ke změnám ve způsobu hospodaření, často i ke změně dřevinné skladby (Horák et al. 2012) a hlavní funkcí lesů se stala produkce dřeva. I když změny nutně vedly ke změnám kvality prostředí a složení společenstev organismů využívajících lesy jako svůj biotop (Brockerhoff et al. 2008), ve srovnání s intenzívně využívanou zemědělskou krajinou patří i takové lesní porosty k ekologicky hodnotným ekosystémům (Bauhus et al. 2010). Protože plochy přirozených a přírodě blízkých lesů, které bývají spojovány s vyšší mírou diverzity, je poskrovnu (Wesolowski 2005), je třeba hledat opatření, jak zlepšovat zdravotní stav dnes převažujících hospodářských porostů, zejména podporou biologické rozmanitosti, která napomáhá udržovat rovnováhu ekosystému a zároveň snižovat vynaložené ekonomické náklady na jejich obnovu a boj proti škůdcům (Pastur et al. 2018). Ve srovnání s přírodními a přírodě blízkými porosty se intenzívně využívané lesy vyznačují chudší vertikální stratifikací, druhovou skladbou dřevin (často monokulturní plochy) a nižším množstvím pro lesní biotu hodnotných mikrostanovišť (např. dutinové stromy, mrtvá dřevní hmota apod.). Předpoklad, že takové lesy nejsou schopné

podporovat vzácné a ohrožené druhy (např. Acosta 2011) však nepotvrzují recentní studie v plné míře (Carnus et al. 2006; Brockerhoff et al. 2008; Graves 2015).

České lesy prošly hlavními změnami rozlohy, polohy a využití zhruba před 150 až 200 lety. Od té doby dochází jen k nepatrnému nárůstu lesních ploch vlivem zalesňování na orné půdě (např. tvorba remízků). V české krajině dnes převažují lesy hospodářské (Kolektiv autorů 2018). Poznání jejich schopnosti udržet biologickou rozmanitost v krajině, která navíc napomáhá k udržování dobrého zdravotního stavu porostů, je klíčové a ve shodě s uplatňovanými principy integrované ochrany lesa (Zahradník 2005). Současnou podobu hospodářských lesů do značné míry ovlivňuje česká legislativa, která dbá, aby nebyla lesní půda využívána jiný způsobem, pokud to není nezbytně nutné a majitelům lesních pozemků ukládá povinnost opětovného zalesnění holé půdy do dvou let (Zákon č. 289/1992 Sb.). Maximální povolená plocha holé seče je stanovena na 1 ha, minimální věk porostu na 80 let a zakmenění nesmí klesnout pod sedm desetin plného zakmenění (Zákon č. 289/1992 Sb.). Rozhodnutí o dřevinné skladbě je v rukou lesních hospodářů. Vlivem stanovených pravidel nedochází k výrazným změnám v prostorové konfiguraci lesů v krajině, ale ke změnám vnitřní struktury porostů ano. Výsledkem lesního hospodaření na většině území je, vyjma lesů s jiným režimem, mozaika věkově i dřevinnou skladbou rozličných vysokokmenných produkčních porostů s plným zápojem. Na rozsáhlých plochách jsou pěstovány lesy místně nepůvodní dřevinné skladby a poměr mezi listnatými a jehličnatými porosty je dnes převrácený oproti stavu, ve kterém by měly být (Kolektiv autorů 2018; Neuhasslová, Moravec 1998). Porosty původní dřevinné skladby jsou často malé plochy (i menší než 1 ha) obklopené jiným typem porostu, a přestože se jedná o hospodářské lesy, ve srovnání s lesy nepůvodních dřevin se více podobají přirozeným lesům (Müller et 2008).

Přestože jsou kovaříci (Coleoptera: Elateridae) výraznou složkou lesních společenstev brouků, dokumentace jejich vztahu k lesnímu prostředí, zejména hospodářských lesů, je neucelená. Přitom většina druhů České republiky obývá právě lesy nebo lesostepi (Laibner 2000). V minulosti byla velká část pozornosti odborníků na kovaříkovité brouky věnována převážně zemědělsky významným škůdcům polních plodin, a protože kovaříci v lesích nezpůsobují výrazné škody (Laibner 2000), byl jejich význam opomíjen. Zájem o poznání fungování lesních ekosystémů jako celku však vede ke snaze analyzovat všechny jeho složky, i ty zdánlivě ne/užitečné. Pouze zdánlivě, neboť jako predátoři, dekompozitoři, opylovači nebo potrava plní kovaříkovití v lesním

prostředí řadu užitečných funkcí (např. Walters 1989; Kristin 2002). Disertační práce si klade za cíl zlepšit poznání vztahu mezi druhově i ekologicky rozmanitou skupinou kovaříků a prostředím českých hospodářských lesů.

2 CÍLE

Hlavním cílem disertační práce je utřídění znalostí o vztahu mezi kovaříky a lesními porosty a jejich rozšíření o poznatky z hospodářských lesů Východního Polabí, a to porovnáním prostředí sekundárních porostů se skladbou místně původních a nepůvodních dřevin. Stanoveny byly tyto dílčí cíle:

(i) Sumarizovat znalosti o vztahu lesního prostředí a kovaříkovitých.

(ii) Zjistit, zda a jak vybrané charakteristiky sekundárních porostů místně původní a nepůvodní dřevinné skladby ovlivňují společenstva kovaříkovitých na úrovni celého taxonu.

(iii) Analyzovat vztah lesního prostředí porostů místně původní a nepůvodní dřevinné skladby a vybrané skupiny kovaříků.

(iv) Zjistit preference kovaříků k lesnímu prostředí na druhové úrovni.

3 ROZBOR PROBLEMATIKY

Rešeršní kapitola obsahuje čtyři podkapitoly. Charakteristika cílové skupiny si klade za cíl poukázat na vnitřní rozmanitost čeledi a na její význam v lesním prostředí, a to jak z hlediska lesnického, tak ochranářského. Druhá podkapitola popisuje vědeckých zájem o kovaříkovité a hlavní směry studia. Třetí, stěžejní podkapitola rešerše, shrnuje vědomosti o vztahu mezi kovaříky a lesním prostředím, a představuje naplnění prvního cíle práce. Čtvrtá a zároveň poslední podkapitola obsahuje charakteristiku lesů České republiky, která je potřebná pro celkový nadhled.

3.1 Kovaříkovití – charakteristika a význam skupiny

Kovaříkovití (Coleoptera: Elateridae) je čeleď řádu brouků, řazená do nadčeledi Elateroidea. Z pohledu taxonomie se jedná o parafyletickou skupinu (Douglas 2011). Podle dosavadních nálezů fosilních jedinců sahá původ skupiny pravděpodobně do období mezi svrchní a střední Jurou (Douglas 2011), přičemž k ustálení současných rodů došlo během Paleogénu (Grimaldi, Engel 2005). Rozšíření čeledi je kosmopolitní. Nejsou známi pouze zástupci obývající oblasti věčného sněhu. Kovaříci obsazují téměř všechny terestrické biotopy od nížin po hory (Laibner 2000) včetně jeskynních systémů (Viviani, Aramal 2016). Ve srovnání s ostatními čeleděmi brouků patří kovaříkovití mezi ty početnější. Na celém světě se nachází přibližně 10 tis. druhů v 750 rodech (Laibner 2000; Johnson 2002) a v Palearktické oblasti, ke které náleží Evropa, pak 1200 druhů ve 160 rodech (Laibner 2000). Nejedná se pouze o početnou, ale i rozmanitou skupinu co do velikosti, barevnosti, potravní specializace a funkčnosti. Naopak tvarem těla je čeleď v porovnání s ostatními druhově bohatými skupinami spíše jednolitá.

Kovaříci se vyznačují klenutým protáhlým tělem oválného tvaru. Evropské druhy dosahují délek od 1,5 po 35 mm, zatímco tropičtí zástupci až 8,5 cm (Jagemann 1955; Laibner 2000). Hlava většiny druhů je prognátní, vtažená do předohrudi. Tykadla mají nitkovitý, pilovitý nebo hřebenitý tvar a jsou složena z 11, výjimečně 12 článků. Pohlavní dimorfismus je vyvinutý, ale není tak výrazný jako u jiných skupin brouků. Samice mají obecně delší, širší a klenutější tělo, kratší tykadla (Jagemann 1955; Laibner 2000). Charakteristickou vlastností dospělců je schopnost vymrštit se do vzduchu bez použití nohou (Evans 1972, 1973). Tento mechanismus slouží k otočení brouka, pokud

se ocitne na zádech (mají příliš krátké nohy) nebo k útěku před predátory. Nápadný prosternální výběžek zapadá do mesosternální jamky a umožňuje brouku vymrštění do vzduchu a otočení. Pravděpodobnost, že při skoku brouk dopadne na nohy je však pouze náhodná (Ribak, Weihs 2011). Tento fenomén sdílí kovaříci pouze s dalšími dvěma čeleděmi brouků Throscidae a Eucnemidae (Grimaldi, Engels 2005). Vývoj většiny kovaříkovitých trvá mezi 2 až 4 roky (Laibner 2000), ale v závislosti na přírodních podmínkách může trvat i delší dobu (Blackshaw, Hicks 2012). Příkladem je kovařík rezavý (*Elater ferrugineus* Linnaeus, 1758), jehož larvální stádium může trvat až šest let (Tolasch a kol. 2007). Larvy kovaříků, zvané drátovci (ang. *wireworms*), jsou oligopodní. Tělo se skládá ze 13 článků a je žlutě až hnědě zbarveno. Hlava je prognátní a silně sklerotizovaná s tříčlánkovými tykadly. Larvy se vyvíjí ve dřevě nebo půdě, kde přezimují buď jako larvy (kuklí se na jaře) nebo ve formě kukly, kterou utvořili koncem léta nebo začátkem podzimu. Od doby kuklení se odvíjí sezónní aktivita dospělců, která připadá na období května a června nebo konec června a červenec (Laibner 2000). Mezi kovaříky jsou druhy s denní i noční aktivitou.

Aktivního pohybu jsou schopné larvy a dospělci. Pohyb larev v půdě probíhá jak ve vertikálním, tak horizontálním směru a závisí především na vlhkostních a teplotních podmínkách, kompetici a následováním potravy (Arakaki et al. 2010; Barsics et al. 2014). Většina zástupců kovaříkovitých má ve stádiu dospělce plně vyvinutá křídla a řadí se mezi aktivní letce, ale existují i výjimky. Nelétavé jsou druhy rodu *Dima* Charpentier, 1825 (Mertlík a kol. 2017) a neotenní bezkřídlé samice v podčeledích Elaterinae (v tribu Cebrionini) a Agrypninae (v tribu Drilini; Kundrata, Bocák 2011). Z Nového Zélandu jsou známé nelétavé druhy endemického rodu *Amychus* Pascoe 1876 (Marris, Johnson 2010). Z našeho území jsou známé pouze dva nelétavé druhy rodu *Drilus* Olivier, 1790 (Elateridae: Agripninae: Drilini) *D. concolor* Ahrens, 1812 a *D. flavescens* Olivier, 1790 (Zahradník 2017).

Jak napovídá zařazení čeledi do podřádu Polyphaga, zahrnuje druhy s různorodou potravní specializací, tj. fytofágní druhy živící se výhradně rostlinnou potravou, saprofágní druhy živící se odumřelými zbytky organismů, predátory i polyfágy. Pravděpodobná je také, zvláště u saproxylických (def. níže) druhů potravní vazba na houby (Douglas 2011). Potravní závislost se u některých druhů mezi larvami a dospělci liší. Imaga vylíhlá z larev predátorů se často živí pylem a některá imaga potravu nepřijímají vůbec. Některé druhy potřebují pro dokončení vývoje změnu potravy, např. fytofágní druhy živočišné bílkoviny v posledním stádiu vývoje

před kuklením (Zacharuk 1963). Potravní návyky řady druhů však stále nejsou známé, popřípadě jen domnělé či parciální (Laibner 2000; Mertlík 2017).

Kovaříci v lesních ekosystémech nezpůsobují výrazné škody (Laibner 2000), pouze někteří zástupci mohou způsobovat prakticky nevýznamné škody v lesních školkách okusem kořenových vlásečnic larvami a čerstvých pupenů dospělci (Švestka et al. 1996; Zahradník 2005). Naopak, kovaříci plní řadu prospěšných funkcí. Některé druhy jsou v larválním stádiu vývoje predátory a pomáhají regulovat populace půdního a podkorního hmyzu. Saprofágní druhy svou aktivitou pomáhají s rozkladem odumřelé biomasy. Larvy kovaříků bývají často hojnějšími zástupci chudých lesních půd, ve kterých svou aktivitou pomáhají s rozmělňováním opadanky a zlepšují tím nutriční podmínky pro další rozkladače (Wolters 1989), jako například kovařík *Athous subfuscus* (O.F. Müller, 1764) ovlivňuje mělněním opadu cyklus uhlíku v půdách temperátních bučin skrze uvolňování většího množství živin pro primární producenty. Mnohé druhy v dospělém stádiu vývoje navštěvují kvetoucí rostliny a pomáhají s jejich opylováním (Johnson 2002; Nol et al. 2006). V neposlední řadě slouží kovaříci jako potrava pro další predátory, zejména pro některé ptáky tvoří významnou součást jídelníčku (Kristin 2002).

Na území České republiky je evidováno 154 druhů kovaříků v 58 rodech (Zahradník 2017). Valná většina rodů je u nás prezentována pouze jedním nebo dvěma druhy, několik rodů třemi až čtyřmi druhy. Druhově nejpočetnějšími rody jsou *Ampedus* Dejean, 1833 s 31 druhy, *Agriotes* Eschscholtz, 1829 s 10 druhy, *Adrastus* Eschscholtz, 1829 a *Cardiophorus* Eschscholtz, 1829 s 8 druhy a rody *Athous* Eschscholtz, 1829, *Melanotus* Eschscholtz, 1829 a *Zorochros* C.G. Thomson, 1859 se 6 druhy. Přibližně 21 % druhů českých kovaříků upřednostňuje otevřená stanoviště jako jsou říční břehy, louky nebo pole. Zbylých 79 % druhů je možné nalézt v lesním prostředí. Lesní kovaříky je možné jednoduše dělit na dvě skupiny podle substrátu, ve kterém se vyvíjí larvy a kde zároveň tráví převážnou část života, na půdní (druhy 27 rodů) a saproxylické (druhy 22 rodů). Saproxyličtí kovaříci jsou vývojově vázáni na odumřelé nebo odumírající dřevo, nebo na jakýkoli jiný saproxylický organismus v kterémkoli stádiu vývoje (Speight 1989).

Vyhláška Ministerstva životního prostředí České republiky č. 395/1992 Sb. upravuje ochranu jednoho silně ohroženého saproxylického druhu kovaříka rezavého *Elater ferrugineus* Linnaeus, 1758 a ohrožených druhů celého saproxylického rodu *Lacon spp*. Laporte de Castelnau, 1836 (MŽP 1992). V původním Červeném seznamu

České republiky bylo zařazeno 107 druhů (dle kategorií IUCN: CR 33, EN 30, VU 25, NT 15), včetně čtyř považovaných na našem území za vyhynulé (RE 4; Vávra 2005). Dvě třetiny u nás žijících kovaříků byly na základě znalostí o výskytu, biologii a ekologii považovány za ohrožené nebo vzácné. I když lze připustit, že některé druhy byly do seznamu zařazeny naopak na základě nedostatku informací. Po dvanácti letech byl červený seznam bezobratlých aktualizován (Hejda et al. 2017). V současně platném seznamu figuruje 91 druhů kovaříků, tedy 61 % z nich (dle kategorií: RE 3, CR 27, EN 25, VU 22, NT 14; Zbuzek 2017). Naproti tomu asi jen 15 druhů bylo v minulosti označeno za škůdce nebo potenciální škůdce (Jagemann 1955; Laibner 2000), z nichž pět bylo identifikováno jako druhy s významem pro lesnictví, zejména lesní školky (Švestka et al. 1996; Zahradník 2005). Například imaga druhů rodu *Athous* Eschscholtz, 1829 okusují mladé pupeny a rašící listy. Kalamity u nich však zaznamenány nebyly (Pfeffer 1954; Laibner 2000).

Mezi nejvýznamnější publikace zaměřené na biologii, ekologii a výskyt druhů kovaříků na území České republiky patří dvě monografie: *Kovaříkovití – Elateridae. Fauna ČSR* od Emila Jagemanna (1955) a *Kovaříkovití České a Slovenské republiky* Stanislava Laibnera (2000). Přehled starší literatury je obsažen v knize E. Jagemanna. Poslední výčet druhů obsahuje nový *Seznam brouků České a Slovenské republiky* od Petra Zahradníka (Zahradník 2017). Významnou platformou pro sdílení údajů o nálezech, taxonomii a ekologii kovaříkovitých je webový portál www.elateridae.com občanského sdružení Elater o.s. sdružující přední české odborníky na cílovou skupinu. K činnostem sdružení patří také vydávání internetového časopisu Elateridarium.

3.2 Kovaříci ve vědě

Průzkumem citačních databází (Web of Science, SCOPUS, google.scholar) lze vysledovat hlavní směry studia ve spojitosti se sledovanou skupinou za posledních 40 let. Pro výrazy označující studovanou skupinu 'Elater*[1]', 'click beetle*' (ang. ekviv. pro kovaříka), 'wireworm*' (angl. ekviv. pro drátovce), a 'Agriotes' s vynecháním výsledků obsahujících výrazy 'luciferase', 'luminisc*' a 'bioluminisc*' existuje

[1] * značí zkrácený výraz, např. Elater* může znamenat Elater, Elaterid/s, Elateridae

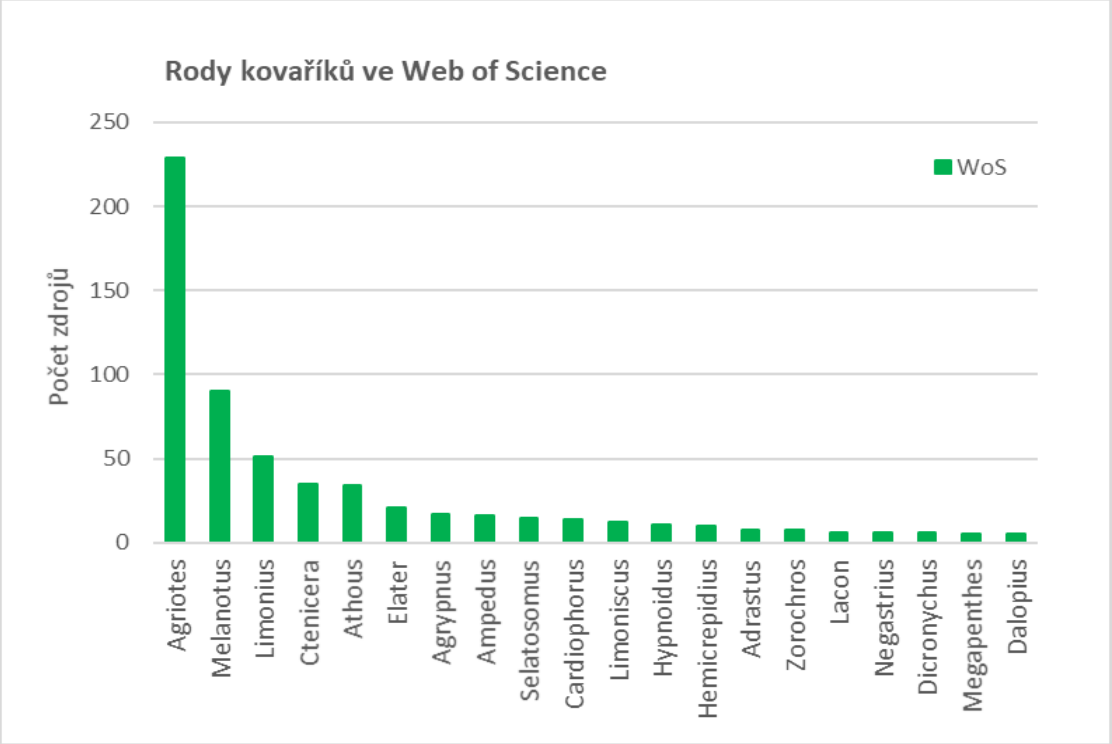
v databázích ke konci roku 2018 1519 výsledků a 1050 po vyřazení těch nerelevantních[2].

K jednoznačně nejkomplexněji řešeným tématům patří problematika škůdců v zemědělství – od determinace larev, přes jejich biologii, ekologii, rozmístění v půdě, vztahy s živnými rostlinami, přes aplikaci postřiků, studium agregačních látek až po výzkum použití jejich přirozených nepřátel k biologickému boji. Nejvýraznější osobností na tomto poli je v současnosti kanadský vědec Robert S. Vernon (34 tematických publikací) a nejstudovanějšími agrárními škůdci zástupci rodů *Agriotes* Eschscholtz, 1829 a *Melanotus* Eschscholtz, 1829 (viz Graf 1). Druhým dominujícím tématem není studium kovaříkovitých jako takových, ale využití luciferázy obsažené v jejich těle, v buněčné biologii a v medicíně.

Z druhů ochranářského významu je hlavní pozornost věnována evropsky významnému druhu kovaříku rezavému *Elater ferrugineus* Linnaeus, 1758 (např. Ranius 2002; Tolasch et al. 2007; Tolasch 2008; Andersson et al. 2014; Zauli et al. 2014; Harvey et al. 2017; Rukavina et al. 2018). Za zmínku ještě stojí několik prací věnujících se kovaříku fialovému *Limoniscus violaceus* (Ph.Müller, 1843) (např. Zach 2003; Gouix et al. 2012; Gouix et al. 2015). Zbylé příspěvky se věnují zejména taxonomii (např. Kobieluszov 2012; Mertlík et al. 2017), faunistice (např. Mertlík 2007), fylogenezi (např. Douglas 2011; Kundrata, Bocák 2011), morfologii tykadel (např. Merivee et al. 1999), skákacímu aparátu kovaříků (např. Evans 1972, 1973; Ribak, Weihs 2011), feromonům (např. Tolasch et al. 2007; Tolasch 2008; Tolasch et al. 2010; Tóth 2013; Musa et al. 2013) nebo disperzi (např. Brown, Keaster 1986; Boiteau et al. 2000; Arakaki et al. 2008, 2010; Schallhart et al. 2011; Burgio et al. 2012). Studiu lesního prostředí v souvislosti s kovaříky bylo věnováno necelých 5 % zdrojů. Pro dokreslení celkové představy byl sestaven graf citací v databázi WoS pro jednotlivé rody se zástupci na území České republiky (Graf 1). Pro 47 rodů byl nalezen alespoň jeden záznam.

[2] Za nerelevantní byl považován výsledek vyhledávání, ve kterém byl taxon zmíněn, ale studie se jej netýkala.

Graf 1. Záznamy o rodech kovaříků vyskytujících se v ČR v databázi Web of Science. Pro rody uvedené v grafu existuje 5 a více záznamů v databázi. Pro rody *Denticollis* Piller & Mitterpacher, 1783, *Stenagostus* Thompson, 1859, *Crepidophorus* Mulsant & Guillebeau, 1853, *Orithales* Keisenwetter, 1858, *Pseudoanostirus* Dolin, 1964, *Paraphostitus* Kishii, 1966, *Ectamenogonus* Buysson, 1893, *Ischnodes* Germar, 1844, *Podeonius* Keisenwetter, 1858, *Potrhmidius* Germar, 1847 a *Oedostethus* LeConte, 1853 nebylo nalezeno nic. WoS = Web of Science.

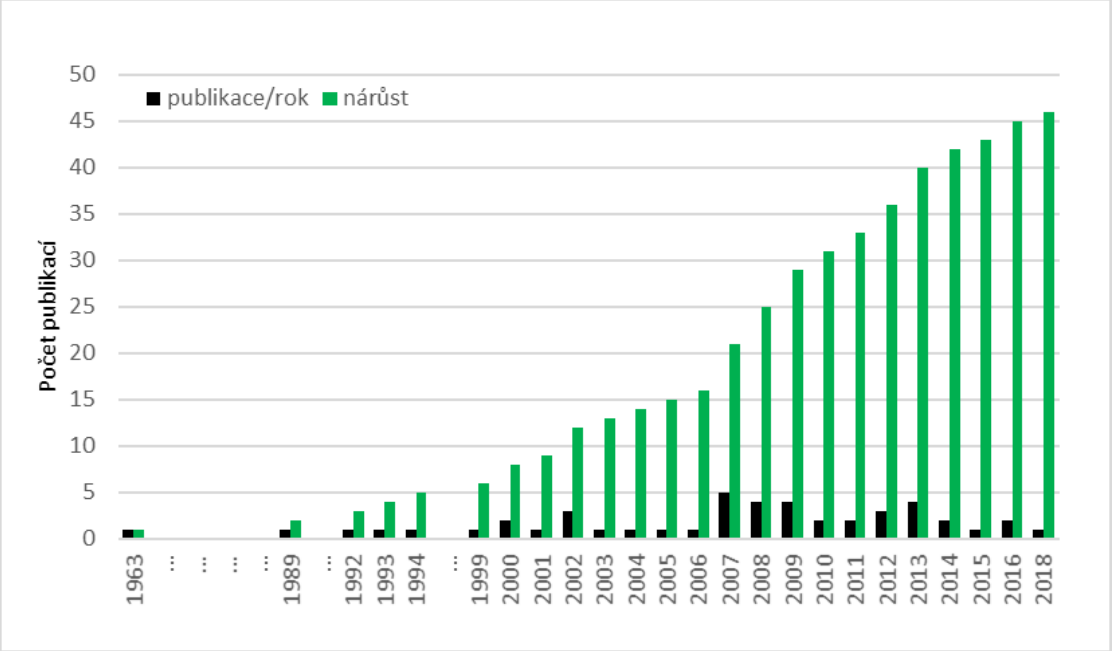


3.3 Kovaříci a lesy – stav poznání

Vzhledem k opomíjení významu mnohých skupin bezobratlých v minulosti, včetně kovaříkovitých (viz 3.1), v literatuře stále chybí ucelený pohled na jejich vztah k charakteristikám lesních porostů, zejména hospodářských. Pouhých pět procent studií publikovaných v recenzovaných časopisech věnovalo svou pozornost kovaříkům v lesním prostředí. Kombinací výrazů pro taxon (konkrétně Elater*, click-beetle*, wireworm*) a pro lesy (wood*, forest*, woodland*, plantation*) bylo ve vědeckých databázích zjištěno ke konci r. 2018 46 publikací popisujících vztah skupiny/druhu k lesnímu prostředí. Časový vývoj publikační aktivity ukazuje Graf 2 a přehled geografických oblastí Graf 3. Ve většině případů byly studie situovány do lesů s nízkou nebo žádnou intenzitou hospodaření (Graf 4) a cílovou skupinou byly zejména saproxyličtí brouci, včetně kovaříků (např. Ranius 2002; Campbell et al. 2008; Müller et al. 2008; Ranius et al. 2011; Hardersen et al. 2012; Vodka, Čížek 2013; Andersson

et al. 2014; Milberg et al. 2014; Gouix et al. 2015; Parisi et al. 2016). Hospodářským lesům s intenzívním režimem se věnovala sice čtvrtina publikací, avšak pouze ze 3 oblastí: Severní Ameriky, Střední Evropy a Japonských ostrovů.

Graf 2. Časový vývoj publikací věnujících se kovaříkům v lesním prostředí.

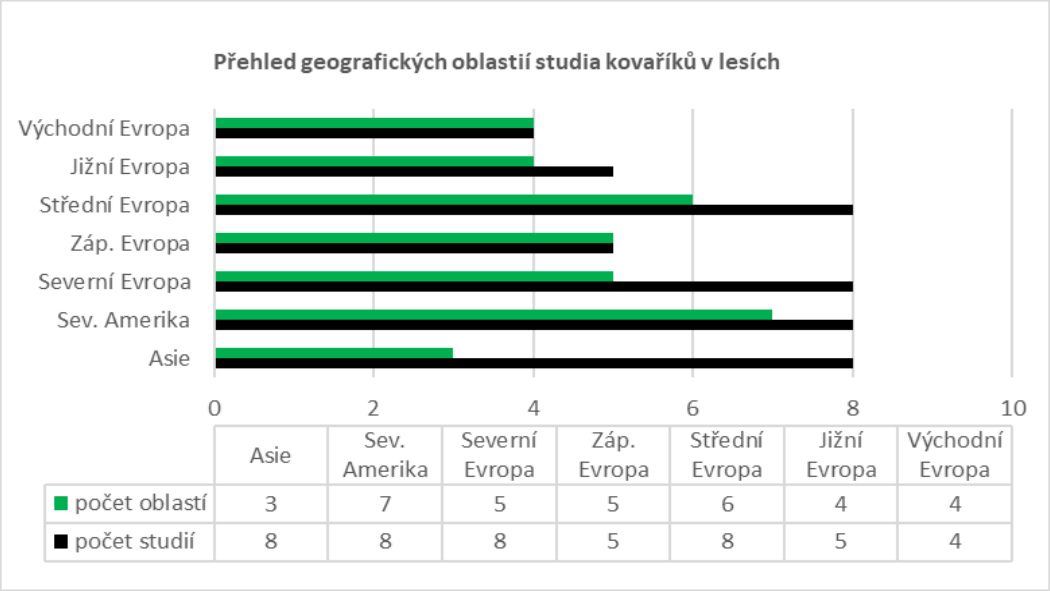


Výhradně skupinou Elateridae v lesním prostředí se systematicky zabývalo několik autorů. Na Severoamerickém kontinentu Shelly L. Thomas zaměřila svou pozornost na společenstva kovaříků v hospodářských porostech státu Maine (Maine´s Acadian Forest). Ve své práci studovala vliv způsobu hospodaření, jeho intenzity a charakteru mrtvého dřeva na druhovou bohatost, abundance a složení společenstev. Výsledky shrnula v disertační práci (Thomas 2007) a spoluautorském článku (Thomas et al. 2009).

Další ucelenější studie z prostředí hospodářských lesů, z větší části zaměřené na kovaříky, byly provedeny na Japonských ostrovech, kde je hospodářsky využívanou dřevinou modřín. Masashi Ohsawa srovnával společenstva kovaříků plantážových lesů, sekundárních lesů s přirozenou skladbou dřevin a přirozených lesů, dále studoval společenstva různých taxonomických skupin, včetně kovaříků, v plantážích modřínů s různou dobou obmýtí a charakteristik, které se tím mění (Ohsawa 2004; Ohsawa 2007; Ohsawa 2010; Ohsawa, Shimokawa 2011).

V Rusku byla prozatím většina dostupných studií věnována distribuci kovaříků v lesních půdách tajgy a říčních teras ve vztahu k vlastnostem půd (např. Penev 1992; Kolesnikova et al. 2012; Samoilova, Striganova 2013) a jejich antropogennímu znečištění (např. Seredyuk 2008). Některé vazby či vlastnosti kovaříků byly zjišťovány mimo prostředí porostů v laboratorních podmínkách (např. Zacharuk 1963; Walters 1989; Seredyuk 2008; Samoylova et al. 2016).

Graf 3. Přehled počtu studií dle geografických oblastí severní polokoule.



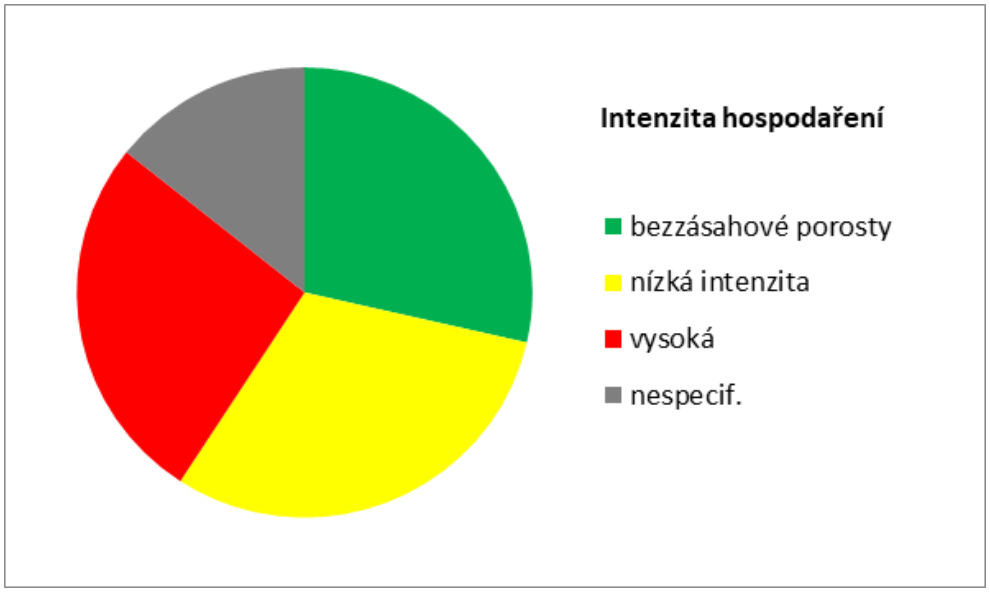
	Asie	Sev. Amerika	Severní Evropa	Záp. Evropa	Střední Evropa	Jižní Evropa	Východní Evropa
počet oblastí	3	7	5	5	6	4	4
počet studií	8	8	8	5	8	5	4

V rámci České republiky byla vztahu mezi kovaříky a prostředím starých pastevních lesů věnována studie z areálu Lánské obory (Horák, Rébl 2013). Další studie, obsahující některé informace o kovaříkách, byly zaměřeny na saproxylické brouky, zejména v porostech ochranářského významu či méně intenzívního způsobu hospodaření (např. Vodka, Čížek 2013; Račanský 2016; Procházka 2018). Půdním kovaříkům v lesích SV Čech, v minulosti vystavených silnému antropogenním znečištěním, se systematicky věnovali Kula a Švarc (Kula 2009; Kula, Švarc 2010; Kula, Švarc 2012).

Studie z lesního prostředí s alespoň částečným zaměřením na kovaříky lze dělit dle zaměření. Souhrn charakteristik porostů, které byly v rámci výše uvedených studií zkoumány ve vztahu k různým skupinám kovaříků, zobrazuje graf 5. Nejvíce studií do jisté možné míry popisuje vztah kovaříků k dřevinné skladbě porostů, mikroklimatickým podmínkám (převážně světelným), množství nebo charakteru

mrtvého dřeva. Dvě třetiny studií byli situovány do přirozených lesů nebo lesů s nižší intenzitou hospodaření, jedna třetina pak do hospodářských lesů (Graf 4). V několika případech nebyla přirozenost porostu specifikována.

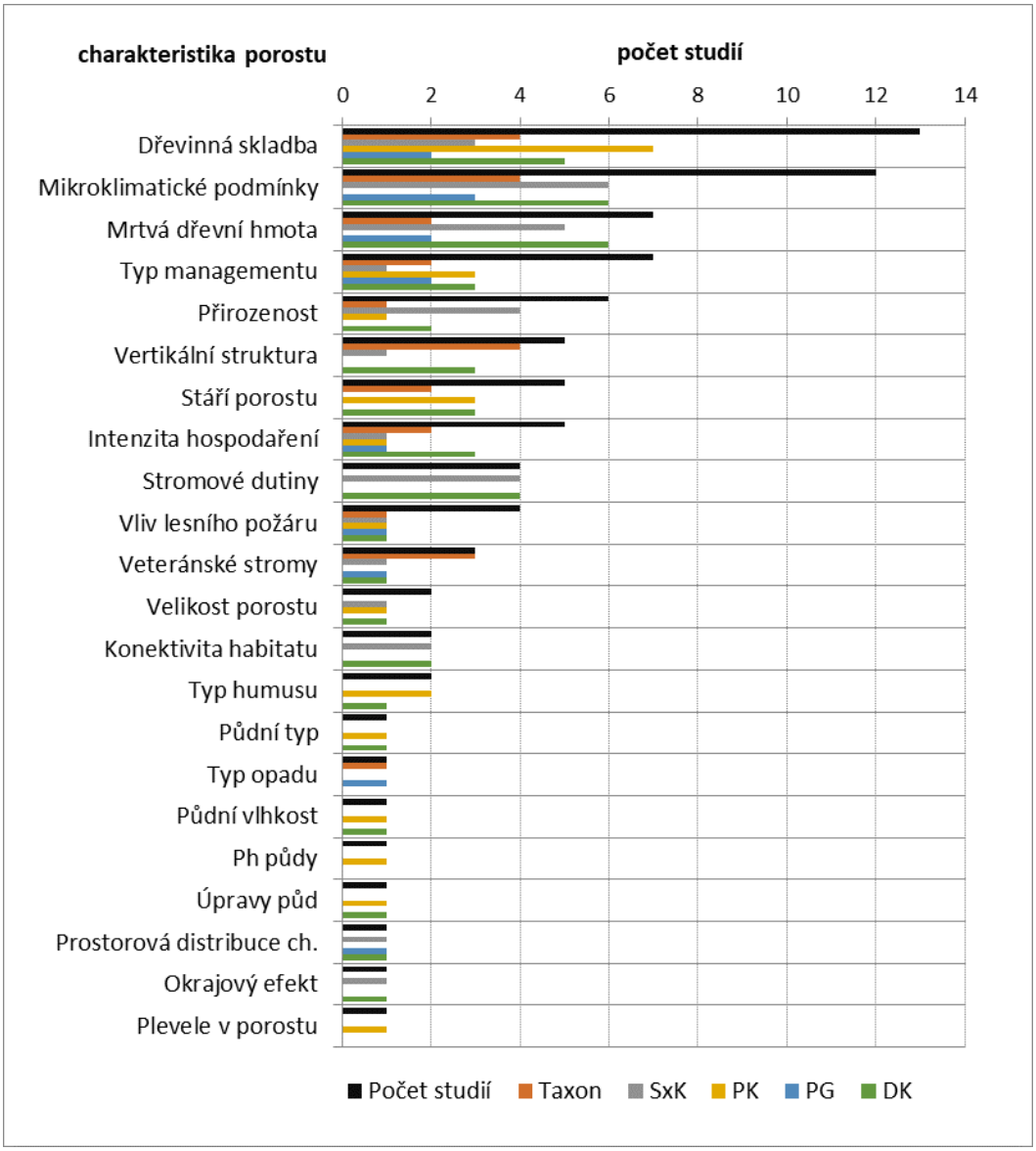
Graf 4. Studie dle intenzity hospodaření v porostech



Charakteristiky porostů jsou nejčastěji vztahovány k druhové bohatosti (celkový počet druhů), abundancím (celkový počet jedinců) a ke složení společenstev (rozdílnost/podobnost). Z některých studií je možné vyčíst informace o některých evropských druzích (např. Penev 1992; Ranius, Jansson 2000; Ranius 2002; Sverdrup-Thygeson, Birkemoe 2009; Kula, Švarc 2010; Ranius et al. 2011; Hardersen et al. 2012; Kolesnikova et al. 2012; Samoilova, Striganova 2013; Vodka, Čížek 2013; Hardersen et al. 2014; Parisi et a. 2016).

V přirozených porostech je obecně očekávána vyšší míra biodiverzity, vyšší procento specialistů, nižší procento generalistů a užší vazby k mikrostanovištním podmínkám ve srovnání s pozměněnými porosty stejné oblasti. V Japonsku byly porovnány přirozené porosty s dominancí dubu, sekundární porosty původní dřevinné skladby a modřínové monokultury. Mezi třemi typy porostů nebyly prokazatelné rozdíly v druhové bohatosti ani v početnostech kovaříků, ale jejich společenstva byla napříč porosty rozdílná (Ohsawa 2004).

Graf 5. Počet studií dle studovaných charakteristik porostů a cílových skupin kovaříků. Charakteristiky porostu jsou seřazeny podle počtu studií na ně zaměřených; do kategorie *mikroklimatické podmínky* byly zařazeny studie sledující vliv otevřenosti korunového patra, oslunění vs. zastínění, prosvětlování porostu; *prostorová distribuce ch.* = prostorové rozložení různých charakteristik v porostu; *Počet studií* = počet studií zaměřených na charakteristiku porostu; *Taxon* = kategorie pro studie bez rozlišení následujících kategorií: *SxK* = saproxyličtí kovaříci; *PK* = půdní kovaříci; *PG* = potravní guildy; *DK* = studie obsahující informace na druhové úrovni.



Naopak endemičtí kovaříci oceánských ostrovů Japonska ukázali jasné preference pro přirozené porosty, jak v počtech druhů, tak v abundancích, ve srovnání s porosty nepůvodní invazivní dřeviny (Sigiura et al. 2008; Sigiura et al. 2013). Při porovnání společenstev saproxylických kovaříků v bezzásahových lesích, lesích s nízkou a vysokou intenzitou hospodaření v Německu byly druhově bohatší první dva typy

porostů (Müller et al. 2008). Studie porovnávající smíšené původní a smíšené hospodářské lesy s různým typem managementu v regionu Velkých jezer, původně zaměřená na střevlíky (Carabidae), ukázala vyšší hojnost jednoho druhu rodu *Agriotes* Eschscholtz, 1829 v porostech s hospodařením ve srovnání s přirozenými porosty (Werner, Raffa 2000).

Způsob hospodaření v lesích a jeho intenzita ovlivňují strukturní charakteristiky porostů, mikroklimatické podmínky a množství a charakter mikrostanovišť. Na severozápadě USA při pobřeží Pacifiku byly porovnávány různé intenzity probírek v porostech *Pseudotsuga menziesii* na společenstva létajícího hmyzu. Druhy rodu *Ampedus* Eschscholtz, 1829 byly sice korelovány s brzkou jarní sezónou, ale žádný vliv intenzity probírek zjištěn nebyl (Yi 2007). Podobně, ve studii ze SV USA (Thomas et al. 2009), která srovnávala dvě intenzity probírek (10% nebo 20% za 10 let) se nelišili abundance patnácti nejhojnějších druhů saproxylických kovaříků a společenstva se z 60 % překrývala. Naopak čtyři běžné druhy měli vyšší početnosti v částech porostů bez probírky. Jediný druh rodu *Agriotes* Eschscholtz, 1829 byl označen za indikátor 20% intenzity probírek.

Stáří porostu je určující zejména pro mikroklima a vývoj mikrostanovišť. Stáří porostu sice nemělo vliv na alfa diverzitu drátovců přirozených lesů rozsáhlé oblasti ruské tajgy (Penev 1992), ale do věkové kategorie mladých lesů byly zahrnuty i staleté porosty, které jsou z pohledu lesního hospodáře považovány za mýtné. Zbylé kategorie tvořily lesy relativně staré ve věku 100-200 let a velmi staré 200–300 let. Prodloužením doby obmýtí v modřínových plantážích ze 40 na 80 let dochází ke změně řady ekologických podmínek v porostech a tím i společenstev kovaříků. Jejich abundance byly prokazatelně vyšší v lesích s delší dobou obmýtí, tedy starších, a jeden druh kovaříka, který je spojovaný s původními lesy, byl početnější právě v lesích s prodlouženým obmýtím (Ohsawa, Shimokawa 2011). Studie z hospodářských lesů v Belgii také ukázala odlišné výsledky. Biomasa různých skupin a potravních guild byla porovnávána mezi porosty třech sukcesních stádií s různým typem hospodaření, různých velikostí a dřevinné skladby. Zde byly larvy kovaříků nejhojnější v porostech prvního sukcesního stádia (3-10 let) a prokazatelně vyšší v dubových porostech mýtného věku ve srovnání s bučinami, smrčinami a smíšenými porosty (Pontégnie et al. 2005). V půdách bukových porostů Arden (Belgie) byla společenstva saprofágních kovaříků bohatší v chudších humusových horizontech (David et al. 1993). Ani jeden

z uvedených článků však neuvádí výsledky na druhové úrovni a v rámci vyhodnocení potravních guild, byly kovaříci smíšeni s ostatními skupinami bezobratlých.

Dřevinná skladba byla do jisté míry zohledněna ve všech lesních studiích. Ponechávání původních dřevin v hospodářských porostech nepůvodních dřevin pomáhá udržovat biodiverzitu kovaříků v modřínových plantážích Japonska (Ohsawa 2007). Dřeviny svým opadem ovlivňují kyselost půdy a tím společenstva půdních kovaříků. Při srovnávání půdních živočichů hospodářských smrčin a smíšených smrko-březových porostů ve Švédsku byly všechny zkoumané půdní skupiny, včetně kovaříků, bohatší ve smíšených porostech, přičemž právě kovaříkovití patřili ke skupinám s výrazným rozdílem (Saetre et al. 1999). Naopak ve studii z Německa, ve které byly porovnávány různověké čisté a smíšené porosty smrku a buku, vykazovali kovaříci značně vyšších abundancí v čistých smrčinách a vůbec nejnižší v porostech s čistým bukovým opadem, přičemž věk porostu nebyl důležitý a smrkové a smíšené porosty si byly ve vztahu k abundancím kovaříků blíže (Scheu et al. 2003).

Rozdílná vertikální struktura společenstev, známá pro jiné skupiny brouků (např. Weiss et al. 2016; Sheehan et al. 2019), u kovaříků v porostech zatím doložena nebyla. Dvě studie se zabývaly výškovými úrovněmi porostů, ale rozdíly v druhové bohatosti ani početnostech kovaříků mezi korunovým patrem a přízemní výškou nebyly zjištěny (Ulyshen, Hanula 2007; Hardersen et al. 2014). Podobností společenstev se však tyto studie nezabývaly.

Otevřenost korunového patra ovlivňuje mikroklimatické podmínky propouštěním slunečních paprsků dovnitř porostu. Pozitivní vliv byl prokázán například pro společenstva saproxylických kovaříků v oborách a pastevních lesích, zejména osluněním mrtvého dřeva (např. Horák, Rébl 2013), pro druhovou bohatost i abundance kovaříků v lesích Japonských ostrovů (Ohsawa 2004; Sigiura et al. 2009), i když ne vždy (Ohsawa, Shimokawa 2011). Naopak prosvětlení porostů dvěma různými intenzitami probírek neprokázalo výraznou odezvu v abundancích patnácti nejpočetnějších druhů kovaříků a druhová společenstva porostů obou intenzit se překrývala ze 60 % (Thomas et al. 2009).

Jak bylo uvedeno výše, saproxylické druhy utváří významný podíl druhové diverzity skupiny. V lesích obývají stromové dutiny, vyvíjí se v pařezech, stojících torzech nebo padlých kmenech. Velký podíl saproxylických kovaříků zároveň figuruje v červených seznamech řady Evropských zemí (Nieto, Alexander 2010). Právě celkové množství mrtvého dřeva bylo hlavním faktorem s pozitivním vlivem na počty druhů

v bezzásahových porostech a porostech s nízkou intenzitou ve srovnání s hospodářskými lesy v Německu (Müller et al. 2008). Rozměry kmene, stupeň rozkladu i typ (měkké vs. tvrdé) dřeva měly vliv na společenstva kovaříků v lesích na SZ USA (Thomas 2007; Thomas et al. 2009). Přestože je vliv mrtvého dřeva vztahován výhradně k saproxylickým druhům, prostorová distribuce druhu *Athous haemorrhoidalis* (Fabricius, 1801), který je vývojově vázán na půdy (Laibner 2000), překvapivě korespondovala s prostorovým rozložením stojících torz a padlých kmenů v reliktním jedlovém porostu centrálních Apenin. Podobně i pro druh *Nothodes parvulus* (Panzer, 1799) byly důležité mrtvé stojící stromy. Korelace přítomnosti stojících torz a padlých kmenů s otevřeností korun, která mívá vliv na bylinné patro a mikroklima, přitom zjištěna nebyla (Parisi et al. 2016). Saproxyličtí kovaříci byli nejčastěji studováni ve vztahu ke stromovým dutinám, konkrétně jejich charakteristikám a přítomnosti dutinových stromů v okolí. Ve švédské studii dva druhy, *Ampedus cardinalis* (Schiödte, 1856) a *Elater ferrugineus* Linnaeus, 1758, preferovali dutiny vyvinuté ve vyšších partiích kmene (Ranius 2002). Druhý jmenovaný druh navíc chyběl na stanovištích s méně jak deseti dutinovými stromy. Pro kovaříka *Limoniscus violaceus* (Ph.Müller, 1843) je důležitým faktorem vyšší vlhkost trouchu v dutinách (Zach 2003).

Mnohé larvy lesních kovaříků s vývojem v půdách jsou pravděpodobně náchylné vůči vysokému zamokření. Při srovnání lesních společenstev na gradientu od záplavové zóny až po horní partie říčních teras Irtyše a Sysoly, stoupá druhová bohatost i abundance (Kolesnikova et al. 2012; Samoilova, Striganova 2013). Pouze jeden druh, *Selatosomus impressus* (Farricius, 1792) byl přítomen i v nejvlhčích půdách záplavové zóny (Kolesnikova et al. 2012). K podobnému výsledku dospělo modelování distribuce drátovců v zemědělských půdách v Iowě (Lefko et al. 1998). Rozsáhlá studie stepí a lesostepí s dominancí dubu letního (*Quercus robur*) střední a jižní tajgy v Rusku vylišila podél gradientu zeměpisné šířky pět společenstev půdních kovaříků. K vlhkosti půdy byl citlivý *Athous haemorrhoidalis* (Fabricius, 1801), s prokazatelně vyššími abundancemi v teplejších a sušších půdách opadavých lesů nižších poloh, naopak *A. vittatus* (Fabricius, 1792) byl v sušších půdách méně hojný (Penev 1992). *Athous subfuscus* (O.F. Müller, 1764) a *Dalopius marginatus* (Linnaeus, 1758) byly pozitivně ovlivněni zeměpisnou šířkou a negativně hloubkou humusu. Naznačený negativní vliv teploty nebyl statisticky významný a společenstva na podzolech a písčitých půdách

si byla velmi podobná. Vlhkost půdy nad 17 % je považována za kritickou pro přežití drátovců v půdě (Lefko et al. 1998).

Studie půdních kovaříků ze SZ Čech, oblasti s lesy postiženými antropogenním znečištěním, porovnávající abundance drátovců v půdě 36 lesních porostů různé skladby (*Fagus sp., Betula sp., Quercus sp., Pinus sp., Larix sp., Abies sp., Picea sp.*) a věku (od velmi mladých porostů po mýtné), prokázala vyšší početnosti drátovců v borových porostech s plevely a v modřínových porostech a prokazatelně nižší v olšinách a porostech smrku pichlavého (*Picea pungens*; Kula, Švarc 2012). Dále byly pozorovány nižší početnosti drátovců v půdách březových porostů s vyšším pH (Kula 2009). Nízká diverzita kovaříků a vysoké početnosti byly pozorována v půdách bukových a smrkových porostů PR Kienhaida (Krušné hory), obklopených intenzívně využívanými porosty různých dřevin s buldozerovou úpravou půdy. Vytvořené půdní valy se vyznačovaly vyšší druhovou diverzitou, ale nízkými abundancemi. V prostoru mezi valy byla průměrná diverzita a nízké abundance. Rozhrnutím valů se nijak nezměnily abundance kovaříků, protože se zvýšily početnosti druhu *Athous subfuscus* (O.F. Müller, 1764). Rozhodující proměnnou byl stupeň zabuřenění porostu (Kula, Švarc 2010).

3.3.1 Shrnutí

Z výsledků publikovaných studií z různých oblastí, zaměřených na různé taxonomické či ekologické úrovně skupiny a sledujících různé charakteristiky porostů, není snadné odvodit obecně platné vztahy mezi lesním prostředím a kovaříky. Hodnocení druhové bohatosti a početností na úrovni celého taxonu znesnadňuje vnitřní rozmanitost skupiny (Parisi et al. 2016). Interpretace výsledků se zdá uchopitelnější na nižších, taxonomických či ekologických, úrovních. Mezi vlivné faktory patří otevřenost korunového patra, dřevinná skladba porostu, množství, charakter a rozmanitost mrtvého dřeva, počty dutin, vlhkostní podmínky a kyselosti půd. Všechny tyto faktory jsou ovlivněny mírou antropogenního vlivu a přírodních disturbancí. Vliv vertikální struktury porostu zatím doložen nebyl.

Pro společenstva lesních kovaříků je klíčová druhová skladba dřevin, která ovlivňuje jak druhy s vývojem v půdě, tak druhy s vývojem ve dřevě. Dřeviny svou podstatou určují charakter mrtvého dřeva a svým opadem ovlivňují svrchní vrstvy půdy, ve kterých se drátovci zpravidla zdržují (Wolters 1989). V půdách s nízkým pH

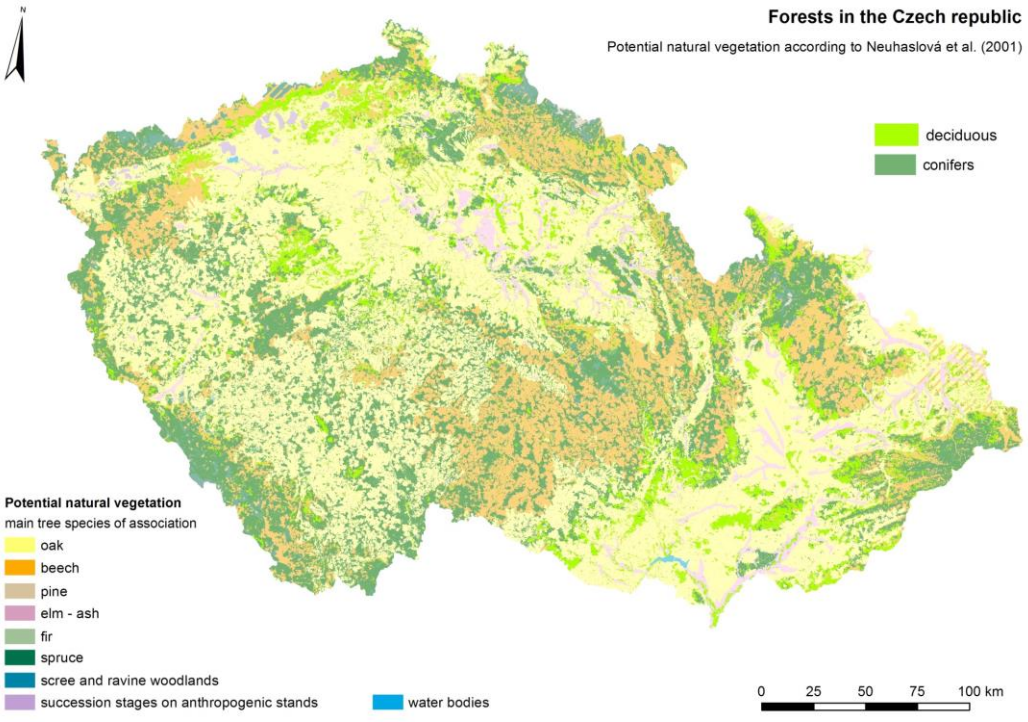
a chudším horizontem humusu bývají druhově chudá společenstva kovaříků vyšších početností (např. Penev 1992; David et al. 1993; Scheu et al. 2003; Kula 2009; Kula, Švarc 2010), ale nemusí to být pravidlem (viz Saetre et al. 1999; Pontégnie et al. 2005; Kula, Švarc 2012). Pro saproxylické kovaříky je klíčové množství i různorodost mikrostanovišť, tj. mrtvého dřeva a dutin, v porostech (Müller et al. 2008; Thomas 2007). Zejména mrtvé dřevo větších rozměrů (Thomas et al. 2009) a jeho oslunění mají na počty druhů i početnosti kovaříků pozitivní vliv (Horák, Rébl 2013). Veteránské stromy jako součást lesních porostů mají také své opodstatnění, neboť umožňují vývoj rozměrných dutin a po odumření po nich zůstává velký objem mrtvé dřevní hmoty. Rozmanitost stanovišť je důležitá z pohledu druhové úrovně, kdy různé druhy vykazují odlišné preference. Omezenou nabídkou stanovišť je tak redukována celková bohatost druhů. Místa s vyšší koncentrací mikrostanovišť korespondují s vyšší druhovou diverzitou skupiny (Parisi et al. 2016). Pro půdní druhy je dále klíčová vlhkost půdy, která by neměla klesnout pod 17 % (Lefko et al. 1998). Lesní kovaříci se však až na některé výjimky také vyhýbají zamokřeným půdám (Kolesnikova et al. 2012; Samoilova, Striganova 2013).

3.4 Lesy České republiky

Lesy pokrývají téměř 34 % (2,61 mil. ha) celkového území státu a tvoří tak významný prvek české krajiny (Obrázek 1). Nadpoloviční ploch lesů (56 %) vlastní stát, 19 % fyzické osoby, 17 % obce a města, zhruba 3 % právnické osoby, téměř 3,5 % církevní a náboženské spolky a přes 1 % vlastní lesní družstva a společnosti. Podle způsobu využití jsou ze 74,3 % (1,94 mil. ha) zastoupeny produkční lesy, 23,7 % (617 tis. ha) lesy jiného využití a 2,1 % (53 tis. ha) lesy ochranářského významu. Přirozené a přírodě blízké lesy pokrývají jen 1,1 % lesních ploch (29,1 tis. ha). Přibližně před 150-200 lety došlo k hlavnímu převodu porostů na vysokokmenné zapojené porosty s produkční funkcí (Horák, Chobot, Horáková 2012) a podobně jako jinde v Evropě se i v nižších polohách začaly pěstovat monokultury rychleji rostoucích jehličnanů s kratší dobou obmýtí (Carnus et al. 2006). Podle potenciální přirozené vegetace (Neuhasslová, Moravec 1998) by na území, zejména v nižších a středních polohách měly dominovat listnaté lesy (podílem 65,3 %) a jehličnaté lesy by měly pokrývat hlavně vyšší polohy (podílem 34,7 %), s výjimkou azonálních borů na propustných písčitých půdách.

V současné době však dominují lesy jehličnaté s 71,8 % lesních ploch. Nejčastěji pěstovanými jehličnany jsou stále smrk ztepilý (*Picea abies*) s 50,3 % a borovice lesní (*Pinus sylvestris*) s 16,3 % všech lesních ploch. Ostatní jehličnany, včetně jedle bělokoré, zabírají zbylých 5,2 % ploch. Nejčastěji pěstovanými listnáči jsou buk lesní (*Fagus sylvatica*) s 8,4 % a duby (*Quercus* spp.) s 7,2 % lesních ploch. Ostatní listnaté dřeviny využívané v českém lesnictví pokrývají 11,4 % lesních ploch. Každoroční plocha holin se pohybuje okolo 1,1 až 1,2 % výměry lesní půdy (Kolektiv autorů 2018).

Věkové třídy I. (1-20 let) až V. (81-100 let) se dle výměry porostní půdy pohybují shodně kolem 15 % a lesy nad 100 let (VI. a VII. v.t.) pokrývají 20,4 % porostní půdy. Zakmenění se pohybuje od 86 % v nejstarších porostech po 98 % v nejmladších porostech. Průměrný věk obmýtí v hospodářských lesích je dnes 111 let, v lesích zvláštního určení 126 let a v lesích ochranných pak 148 let (Kolektiv autorů 2018).



Obrázek 1. Potenciální a současný stav listnatých a jehličnatých lesů v České republice.
Světle zelená barva značí současné listnaté lesy, tmavě zelená barva současné jehličnaté lesy. Podkladová mapa (Neuhasslová, Moravec 2001) ukazuje zóny potenciální přirozené vegetace: duby - žlutá barva, buky – oranžová b., borovice - světle hnědá b., jilmy, olše – růžová, jedle – šedozelená, smrky – temně zelená, sukcesní stádia na antropogenních půdách – světle fialová b. a vodní tělesa – modrá barva. K vytvoření obrázku byl použit SW ArcGIS 10.5.

Díky české legislativě nedochází k úbytku lesní půdy. Majitelé lesních pozemků mají povinnost opětovného zalesnění do dvou let od těžby a lesní půda nesmí být využívána jiným způsobem, pokud to není nezbytně nutné. Maximální povolená plocha holé seče je stanovena na 1 ha, minimální věk porostu na 80 let a zakmenění nesmí klesnout pod sedm desetin plného zakmenění (Zákon č. 289/1995 Sb.). Legislativa tak do jisté míry ovlivňuje zapojení korunového patra a s ním spojené světlostní podmínky v podrostu, prostorovou konfiguraci lesů v krajině, která se příliš nemění, i jejich vnitřní členění. O druhové skladbě rozhoduje lesní hospodář. V jednom lesním komplexu je možné nalézt listnaté, smíšené i jehličnaté lesy v různém poměru, prostorové konfiguraci, věku, původní i nepůvodní dřevinné skladby, často s ostrým rozhraním a s přítomností pasek po holoseči. Současný stav lesních porostů ČR je tak výsledkem jejich přeměny v minulosti, současné legislativy, ekonomiky a zájmů vlastníků.

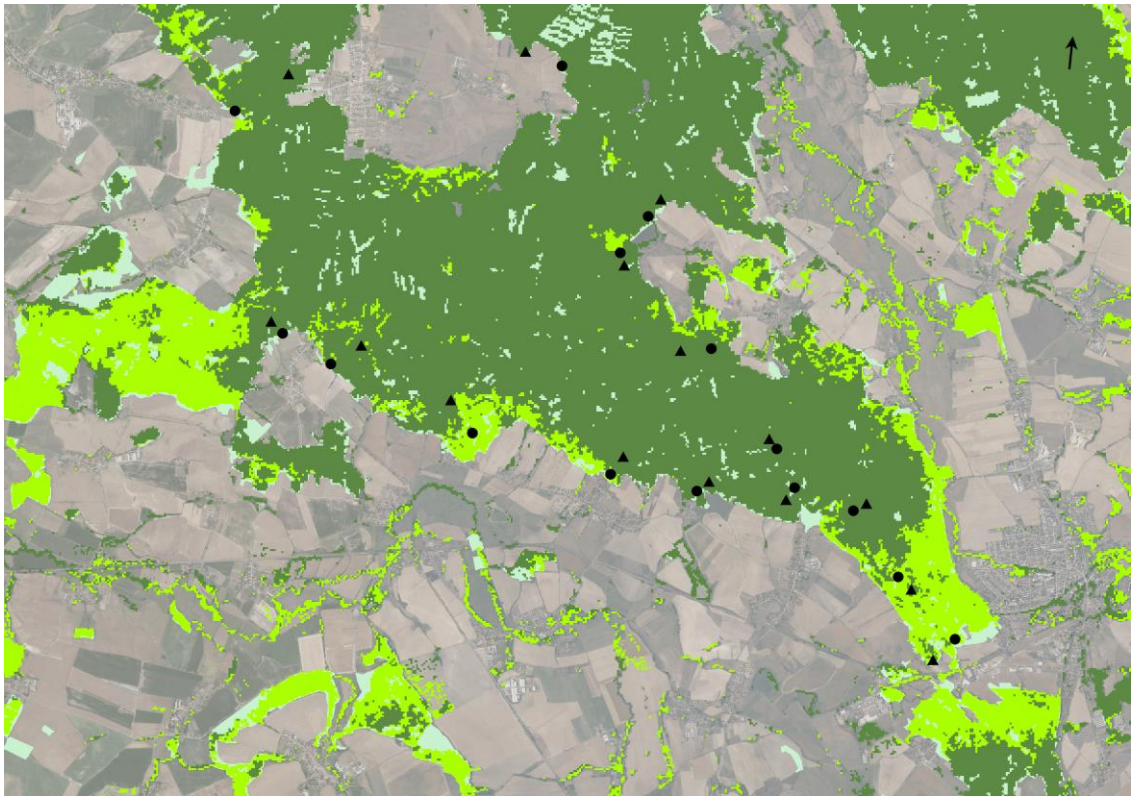
4 METODIKA

4.1 Modelové území

Pro účely studie byly vybrány hospodářské lesy oblasti Východního Polabí rozprostírající se na ploše 6500 ha. Oblast se vyznačuje relativně homogenními abiotickými podmínkami a umožňuje tak zaměření pozornosti na samotné charakteristiky porostů. Ty představují reprezentativní vzorek nízko položených lesů, které v minulosti prošly přeměnou dřevinné skladby a pro které platí značná vnitřní členitost vyplývající ze způsobu hospodaření. Vesměs jednoetážové lesy mají převážně produkční funkci. Podle mapy potenciální přirozené vegetace by v oblasti měly převažovat listnaté dubohabrové lesy s příměsí buku (Neuhasslová, Moravec 1998). Matrici porostů však tvoří bory (*Pinus sylvestris*), doplněné dubovými (*Querceus petraea*) a smrkovými (*Picea abies*) porosty. Bučiny (*Fagus sylvatica*) se nachází pouze na malé ploše příkrého severovýchodně orientovaného svahu v jižním cípu lesního komplexu. Příměsi doubrav jsou tvořeny habrem obecným (*Carpinus betulus*) a lípou srdčitou (*Tilia cordata*), příměsi smrčin borovicí lesní (*Pinus sylvestris*), modřínem opadavým (*Larix decidua*) nebo jedlí bělokorou (*Abies alba*). Porosty pokrývají Hornojelenskou plošinu (část České tabule; Balatka, Kalvoda 2006), jejíž nadmořské výška pozvolna narůstá od severozápadu směrem k jihovýchodu (výškové rozpětí 265-353 m n.m.). Území náleží k teplé klimatické oblasti se 400 mm srážek ve vegetačním období (Atlas podnebí Česka 2007). Půdní pokryv je tvořen převážně kambizemí (arenickou a dystrickou) a pararendzinou (ogelejenou a kambickou), místy doprovázené pseudogleji (districký) a podzoly (arenický a oglejený; Půdní mapa 1: 50 000, ČGS).

Z celého území byly vybrány dva typy porostů mýtního věku, doubravy a smrčiny. Doubravy reprezentují v území svou skladbou přirozené porosty (Chytrý, Kučera, Kočí 2001). Smrčiny jsou naproti tomu místně nepůvodní. Oba typy porostů tvoří oddělené ostrovy v matrici různověkých borových porostů. Borovice je sice plošně nejvýraznější dřevinou, ale zároveň místně původní, i když v minulosti tvořila pravděpodobně ostrůvkovité plochy (Neuhasslová, Moravec 1998). Porovnání třech typů porostů, tj. včetně borových, nebylo možné, neboť v oblasti nebyl nalezen dostatečný počet borů mýtného věku. Plošné zastoupení dubových a smrkových porostů

bylo v oblasti srovnatelné. Celkem bylo v území nalezeno 15 párů dubových a smrkových porostů mýtního věku.



Obrázek 2. Rozmístění pastí v porostech. Listnaté porosty jsou vyznačeny světle zelenou barvou, jehličnaté porosty tmavě zelenou. Světlá šedozelená barva ukazuje historicky doložené plochy lesních porostů (Loskotová 2010). Odchytová místa pro kovaříky jsou označena černými puntíky - doubravy, a černými trojúhelníky – smrčiny. Obrázek byl vytvořen v sw ArcGIS 10.5 (ESRI).

4.2 Sběr dat

4.2.1 Odchyt kovaříků

Metod pro standardizovaný odchyt kovaříků je několik. Pro studium vztahu kovaříků k lesním půdám bývají odebírány půdní vzorky, které jsou následně prosévány nebo odvezeny do laboratoře k dalšímu zpracování. Pro studium dutinových druhů jsou používány padací pasti, nebo prosevy dutinového trouchu. Pro studium užších vazeb druhů k charakteru zkoumaných mikrostanovišť bývají používány tzv. emergence traps. Za cílem studia kovaříků ve vztahu k porostu bývá nejčastěji zvolen odchyt do nárazových pastí (okenní typ nebo Malaiseho). Ty jsou vhodné pro zjišťování

druhového spektra, abundancí, letové aktivity nebo rozdílů ve vertikální struktuře společenstev. Jejich vypovídající schopnost je ovšem závislá na umístění (Sverdrup-Thygeson, Birkemoe 2009). Zatím co pasti zavěšené na kmeny zachycují spíše společenstva samotné dřeviny a v odchyceném materiálu bývá větší poměr specialistů vázaných na danou dřevinu (Sverdrup-Thygeson, Birkemoe 2009), samostatně stojící pasti zachycují druhové spektrum druhů více odrážející charakteristiky porostu.

V zájmové oblasti byly kovaříci odchyceni do samostatně stojících pasivních nárazových pastí křížového typu (viz Bouget et al. 2008; Horák 2011; Obrázky 3 a 4), umístěných vždy do středu porostu s cílem vyvarovat se okrajovému efektu (Ohsawa 2004). Pasivní nárazové pasti jsou neselektivní a pro cílovou skupinu brouků velmi efektivní odchytové zařízení. Křížový typ pasti pak umožňuje odchyt aktivně létajícího hmyzu ze všech směrů (rádius 360°). Každá past byla složena ze tří průhledných plexisklových dílů (jeden 40 x 50 cm a dva 20 x 50 cm), trychtýře, vedoucího brouky po nárazu do plexiskla do sběrné nádobky naplněné fixační tekutinou (nasycený solný roztok s malým množstvím detergentu pro narušení povrchového napětí kapaliny). Stříšky kruhového tvaru (průměr 45 cm) chránily pasti před deštěm. Každá past byla před deštěm chráněna stříškou kruhového tvaru (průměr 45 cm). Pasti byly připevněny na kovových tyčích a výška středu pasti odpovídala přibližně výčetní výšce a výšce keřového patra. Odchyt kovaříků proběhl ve vegetační sezóně 2011. Pasti byly aktivovány koncem března a deaktivovány koncem října. Odchyt probíhal po dobu 179 dní. Pasti byly vybírány ve 2-3 týdenním intervalu v závislosti na počasí. Odchycení kovaříci byly v laboratoři ze vzorků vybráni, spočteni a postoupeni k determinaci do druhové úrovně Janu Pavlíčkovi.

Obrázek 3. Ukázka nárazové pasti v dubovém porostu

Obrázek 4. Ukázka nárazové pasti ve smrkovém porostu

4.2.2 Kovaříkovití - závislé proměnné

Pro zjištění vztahu mezi skupinou a prostředím hospodářských lesů bylo dle jednotlivých cílů použito 8 charakteristik popisujících skupinu. Ta byla hodnocena na třech úrovních – celého taxonu, vybrané skupiny a druhové. Pro hodnocení taxonu bylo použito 6 proměnných charakterizujících skupinu, z nichž první tři (níže odrážky 1.-3.) jsou běžně užívány při studiu biodiverzity. Pro jejich omezenou interpretační schopnost (Gibb et al. 2013) byly doplněny o jednu funkční (níže odrážka 4.) a dvě ochranářské (níže odrážky 5., 6.) charakteristiky skupiny. Pro hodnocení nižší úrovně byl vybrán rod půdních kovaříků *Athous*. Zástupci tohoto rodu často tvoří výraznou složku lesních společenstev, ale jejich vztah k porostům nízkých poloh nebyl doposud popsán. Tato skupina byla hodnocena porovnáním společenstev (níže odrážka 7.) obývajících oba typy porostů. Posledním z cílů bylo zjištění preferencí jednotlivých druhů vůči vybraným charakteristikám porostů (viz podkapitola 4.2.3) pomocí jejich početností (níže odrážka 8.).

1. *Druhová bohatost* (species richnes) označuje absolutní počet druhů na past.
2. *Početnosti* (abundance) znamenají absolutní počet jedinců na past.
3. *Druhová diverzita* byla popsána Shanonnovým indexem diverzity H',

$$H' = - \sum pi \ln (pi).$$

4. *Délka těla* (body lenght) byla vyjádřená součtem všech průměrných délek těl druhů, které byly vyčteny z literatury (Laibner 2000). Délka těla je zástupnou proměnnou vyjadřující velikost těla (Dupont, Nielsen 2006; Fountain-Jones et al. 2015). Tato funkční proměnná se může lišit v závislosti na podmínkách prostředí a může sloužit jako proxy proměnná biomasy.
5. *Vzácnost* (rarity) byla vyjádřena součtem mapovacích čtverců ČR, ve kterých se druhy nevyskytují (Dušánek, Mertlík 2015).
6. *Status v červeném seznamu* (Red list) byl vyjádřen hodnotami kategorií dle IUCN. Kategorie byly druhům přiřazeny na základě červeného seznamu bezobratlých (Farkač et al. 2005). S vyšší hodnotou by měl růst význam porostu pro ochranu vzácných druhů a naopak.
7. *Druhová skladba* (species composition) byla použita k porovnání společenstev vybrané skupiny kovaříků, konkrétně půdních kovaříků rodu *Athous* ve dvou typech porostů.

8. *Počty jedinců* jednotlivých druhů na past byly použity ke zhodnocení druhových preferencí vůči lesnímu prostředí.

4.2.3 Faktory lesního prostředí – nezávislé proměnné

Faktory lesního prostředí (celkem 9) byly vybrány ve vztahu ke studovanému taxonu a cílům práce. Data o prostředí, ve kterém se brouci vyskytovali, byla získána dvěma způsoby. Distančně byly získány prostorové metriky porostů (rozloha). Prezenčně, přímo v porostech, byly zjišťovány charakteristiky lokálního měřítka (tj. otevřenost korunového patra, dřevinná skladba, pokryvnost půdy bylinami, mechy, pokryvnost keři, průměr kmene, nelesní plochy, počet pařezů) a to na třech plochách kruhového tvaru s perimetry 10, 20 a 40 m okolo každé pasti (tj. 314 m^2, 1 256 m^2, 5 024 m^2; vyjma první jmenované). Tři různé perimetry byly zvoleny za účelem zjištění úrovně, na které podmínky porostu nejlépe charakterizují zjištěná společenstva vybrané ekologické skupiny kovaříků.

Otevřenost korunového patra

Řada studií prokázala vliv mikroklimatických podmínek na brouky (např. Vodka et al. 2009; Horák, Rébl 2013). Otevřenost korunového patra určuje, kolik světla pronikne do porostu, čímž ovlivňuje mikroklimatické podmínky. V porostech byla zjišťována pomocí hemisférických fotografií pořízených Nikonem Coolpix 995 s objektivem typu rybí oko (Nikon FC-E8) s úhlem snímání 180°. Každá fotografie byla sejmuta z vršku pasti. Všechny fotografie byly pořízeny při plném olistění korun a při zatažené obloze, tak aby se předešlo velkým světelným kontrastům (např. osluněné části kmene, průnik přímých paprsků do čočky apod.), které by vedly k chybám ve vyhodnocení. To bylo provedeno v programu Gap Light Analyzer 2.0 (Frazer et al. 1997). Ten pomocí prahové hodnoty přiřadí pixely buď vegetaci nebo nebi a spočítá procentuální zastoupení obou kategorií.

Plocha porostu

Podle teorie ostrovní biogeografie (McArthur, Wilson 1967) roste s plochou ostrova počet druhů a jedinců. Teorie byla mnohokrát ve vztahu ke hmyzu aplikována na fragmentované lesní prostředí pevnin (např. Bender, Contreras, Fahrig 1998; Laurance et al. 2002; Lovei et al. 2006; Vasconcelos et al. 2006; Irmler et al. 2010). Ukazuje se, že na pevnině má teorie své limity (Webb et al. 2008) a při jejím

uplatňování je třeba přihlížet k vlastnostem druhů (Collinge 2009) i podmínkám v porostech. Velikost porostu (ha) byla zjištěna distančně pomocí hospodářských plánů a satelitních snímků v sw ArcGIS společnosti ESRI. Protože jsou satelitní snímky pořizovány v různých letech, byly hranice porostů ověřeny v terénu. Minimální plocha při výběru porostů byla stanovena na 1 ha, maximální zjištěná plocha 3,81 ha a průměr 2,06 ha.

Dřevinná skladba

V obou typech porostů bylo zaznamenáno procentuální zastoupení všech dřevin na plochách třech velikostí. Duby představují v oblasti původní dřevinu a reflektují kontinuitu původních dřevin. Smrky jsou v oblasti nepůvodní a reflektují historickou disturbanci, tj. narušení kontinuity původních dřevin v porostech (Neuhasslová, Moravec 2001).

Charakteristiky v podrostu

V podrostu byly na stejných plochách zaznamenány pokryvnosti mechu, cévnatých rostlin, keřů a procento plochy obnažené půdy. Množství cévnatých rostlin může mít vliv na abundance některých druhů studované skupiny, keře mohou ovlivnit letovou aktivitu tvorbou bariér a tím úspěšnost odchytu. Procento obnažené půdy mělo například pozitivní vliv na početnosti *Nothodes parvulus* (Parisi et al. 2006).

Počet pařezů

V každém porostu byly spočítány všechny pařezy mladší pěti let (pařezy s borkou). Protože se jedná o monokulturní porosty, velikost pařezů byla srovnatelná. Tato proměnná reflektuje nedávné lokální disturbance a intenzitu managementu v každém porostu (např. nahodilá těžba). Počty pařezů by navíc mohly vysvětlovat přítomnost některých saproxylických druhů kovaříků (Mertlík 2017).

Nelesní plochy

Procentuální zastoupení nelesních ploch v perimetru 40 m kolem pasti bylo sledováno kvůli možnému vlivu okrajového efektu mezi lesním prostředím a plochami jiného využití krajiny (Forman, Godron 1981).

4.3 Statistické zpracování dat

Všechny statistické analýzy byly provedeny v programech EstimateS 8.2, R 3.0.2 a CANOCO 4.5 (ter Braak, Smilauer 2002). Analýzy ve vztahu k charakteristikám dvou typů porostů byly provedeny na třech úrovních (taxonomické, ekologické a druhové) pro komplexnější poznání čeledi.

Čeleď kovaříkovití

Do statistických analýz za celý taxon vstupovaly tři běžně užívané závislé proměnné k hodnocení biodiverzity: druhová bohatost, početnosti, druhová diverzita (Shannonův index diverzity) a protože mají tyto charakteristiky omezenou interpretační schopnost, byly doplněny o jednu funkční závislou proměnnou: délka těla, a dvě ochranářské: vzácnost a status v červeném seznamu. Data poslední jmenované proměnné byly transformovány přirozeným logaritmem pro dosažení normality všech dat. Jako nezávislé proměnné vstupovaly do analýz tři charakteristiky porostu popisující disturbance: procentuální zastoupení dominantní dřeviny, velikost porostu a otevřenost korun. Pro zjištění závislostí mezi proměnnými skupiny a porostu byly použity lineární modely se smíšenými efekty (Linear mixed-effects models; R package nlme). Počet párů porostů byl zvolen jako náhodný faktor. Redundanční analýza (RDA) byla použita pro odhalení druhového skladby dle typu porostu.

Rod Athous

Do analýz vztahu mezi porosty a taxonomickou a zároveň ekologickou skupinou vstupovala jako závislá proměnná druhová skladba a jako vysvětlující proměnné všechny faktory vnitřního prostředí porostů na třech definovaných plochách a otevřenost korunového patra. Vysoce korelované proměnné byly na základě VIF > 10 (Variance Inflation Factor) z analýz vynechány. Za účelem eliminovat možný vliv prostorové autokorelace byly do analýz přidány geografické souřadnice (x, y, xy, x^2, y^2; např. Horák 2013). Pro analýzu společenstev druhů rodu *Athous* byl nejprve proveden odhad dostatečného množství vzorků pomocí EstimateS 8.2 (MaoTau s 95% intervalem spolehlivosti a Chao s randomizací stanovenou na 1000). Redundanční analýza (RDA) byla použita pro vysvětlení vtahu mezi společenstvy a proměnnými vnitřního prostředí porostu pro všechny tři plochy. Rozdělování prostoru (space partitioning) pomáhá odhadnout rozsah prostoru, pro který by měly být provedeny další analýzy,

tj. preference jednotlivých druhů. Zvolen byl prostorový rámec podle největší vysvětlené variability RDA analýzy. Dále bylo analyzováno druhového složení ve vztahu k typu porostu pomocí analýzy hlavních komponent (PCA). Generalizovaný lineární model (GLM) byl použit k výpočtu vztahu mezi druhovým spektrem (Gaussovo rozdělení) a jednotlivými proměnnými prostředí a stejně tak pro jednotlivé druhy rodu *Athous* (Poissonovo rozdělení). Konečný model byl vybrán podle Akaikeho informačního kritéria (AIC).

Analýza druhových preferencí

Do analýzy druhových preferencí vůči proměnným vyjadřujícím disturbanci (plocha porostu, procentuální zastoupení dominantní dřeviny a otevřenost korunového patra, nelesní plochy a počty pařezů) bylo zahrnuto 16 druhů kovaříků, jejichž absolutní počet dosáhl alespoň 10 jedinců. K hodnocení byly vybrána redundanční analýza (RDA; Detrended correspondence analysis lenght of gradient = 2,697) a generalizované lineární modely se smíšenými efekty (GLMM).

5 VÝSLEDKY

Kapitola výsledky předkládané disertační práce je členěna na tři podkapitoly dle jednotlivých publikací v časopisech s IF: PeerJ (publikováno 2016), Bulletin of Entomological Research (publikováno 2018), Forest Ecology and Management (publikováno 2019). Výsledky k prvnímu vytyčenému cíli jsou obsaženy v kapitole 5.1, ke druhému cíli v kapitole 5.2 a ke třetímu cíli v kapitolách 5.1, 5.2 a 5.3.

5.1 Vliv disturbancí hospodářských porostů na kovaříkovité (Elateridae)

The effects of within stand disturbance in plantation forests indicate complex and contrasting responses among and within beetle families

Strahinja Mladenović, Tereza Loskotová, Jaroslav Boháč, Jan Pavlíček, Jiří Brestovanský a Jakub Horák

2018

Bulletin of Entomological Research 108(6): 750-764

Publikováno

Bulletin of Entomological Research, Page 1 of 15
doi:10.1017/S0007485317001304
© Cambridge University Press 2018

The effects of within stand disturbance in plantation forests indicate complex and contrasting responses among and within beetle families

S. Mladenović[1], T. Loskotová[1,2], J. Boháč[3], J. Pavlíček[1], J. Brestovanský[1] and J. Horák[1]*

[1]Department of Forest Protection and Entomology, Faculty of Forestry and Wood Sciences, Czech University of Life Sciences Prague, Kamýcká 1176, CZ-165 21 Prague, Czech Republic: [2]Silva Tarouca Research Institute for Landscape and Ornamental Gardening, Květnové náměstí 391, CZ-252 43 Průhonice, Czech Republic: [3]Department of Plant Production and Agroecology, Faculty of Agriculture, University Of South Bohemia, Studentská 13, CZ-37005 České Budějovice, Czech Republic

Abstract

Plantation forests with timber production as the major function are highly fragmented and disturbed regarding the tree species composition and stand area. Their closed canopies also have different microclimatic conditions compared with better studied conservation areas. We studied three beetle families (click, longhorn, and rove beetles) with different ecological demands in lowland plantation forests dominated by Sessile oak and Norway spruce in the Czech Republic. Our main interest was how their species richness, abundance, diversity, body length, rarity, red-list status, species composition and individual species were driven by the main tree species, stand area and canopy openness. We analyzed 3466 individuals from 198 beetle species and the results revealed complex and contrasting responses of the studied beetle families – click beetles mostly preferred sun-exposure and spruce as the dominant tree species, longhorn beetles mainly preferred large stands, whereas rove beetles were mostly influenced by oak as the dominant tree species and increasing area. We also observed that some species had different preferences in plantation forests than is known from the literature. The main conclusions of our results are that the dominance of non-natural spruce plantations and a large stand area (both originating from artificially replanted large clear-cuts) did not affect the majority of the studied taxa as we expected. On the other hand, our results might have been influenced by other factor, such as the current small total area of the former vegetation, which in the past might have led to extinction debt; or a large area of other conifers in the surroundings that might have promoted conifer-associated fauna.

Keywords: biodiversity, canopy openness, forest ecology, Norway spruce, Sessile oak, stand area

(Accepted 5 December 2017)

*Author for correspondence:
Phone: +420 777 83 82 84
E-mail: jakub.sruby@gmail.com

Downloaded from https://www.cambridge.org/core. IP address: 83.167.225.161, on 09 Jan 2018 at 18:01:36, subject to the Cambridge Core terms of use, available at https://www.cambridge.org/core/terms. https://doi.org/10.1017/S0007485317001304

Introduction

European forest plantations, which are intended for timber production, are often composed of tree species that are non-native to a particular site (Bauhus *et al.*, 2010). In Europe, the tree composition generally consists of natural beech and oak stands and large areas are given over to commercial coniferous monocultures, whereas more than three-quarters of the central European forests are managed (Hannah *et al.*, 1995). The usual method of recent forest management is still clear-cutting, when the biomass of a mature forest is completely removed from the stand, followed by replanting of the same stand (Magura *et al.*, 2003). Nevertheless, forest management is mostly restricted by law – e.g. in the Czech Republic, the maximum permitted area that can be clear-cut is 1 ha and the minimum age is 80 years.

Some of the most sensitive taxa to modifications by the management of plantation forests (e.g., changes in canopy openness, tree species alterations, or clear-cutting) are arthropods, of which insects are among the most studied taxonomical groups (Horak, 2013). Beetles belong to one of the four most abundant and species-rich taxa of insects and are an important part of the forest ecosystem food chain. The intensive management of plantation forests can affect the composition of species for some beetle families.

Some authors have discussed the response of particular beetle families in forest ecology and management (Niemelä *et al.*, 1993; Sebek *et al.*, 2012; Horák & Rébl, 2013) and others have also dealt with the foraging and functional ecology of particular families (e.g., ground, rove, or bark beetles) and have demonstrated that particular species of beetle families exist in several different habitats (Lövei & Sunderland, 1996; Bussler *et al.*, 2011; Přikryl *et al.*, 2012). Some studies have investigated different aspects of ecology (e.g., habitats) of particular families or species and have concluded that variations in habitat loss and heterogeneity play a huge role in their sensitivity in terms of distribution and life cycles (Niemelä *et al.*, 1993; Driscoll & Weir, 2005). Furthermore, changes in habitat complexity can shift species richness at certain local sites (Tews *et al.*, 2004). Nevertheless, several management activities that influence beetle diversity are well known – e.g., habitat diversification and an increase in the habitat area, together with improvements in habitat connectivity via the creation of stepping stones and corridors (Kuuluvainen *et al.*, 2002; Horak, 2014).

Functional or conservation traits are still not often used for evaluation of the effect of forest management. Experiments on ecological traits have been performed regarding the invertebrates (e.g., Nota *et al.*, 2013 for springtails, Kunieda *et al.*, 2006 for Hymenopterans and Dipterans). Dupont & Nielsen (2006) suggest that body length is a proxy for body size, which is an important functional trait. Saproxylic beetles are an example of complexity in the food chain and are commonly affected by habitat fragmentation (Horak, 2014), and therefore, are at a high risk of extinction. Conservation traits could be evaluated using more approaches. Red lists serve as a useful mechanism to establish a system for the potential extinction probability of species in different geographical locations (Rodrigues *et al.*, 2006). Seibold *et al.* (2015) tested the red-list status for a phylogenetic signal and for some beetle families (e.g., Elateridae, Tenebrionidae, Melandryidae, and Buprestidae) and almost half of all species were considered to be threatened, whereas, e.g., Nitidulidae, Pselaphidae, and Staphylinidae contained a very low number of threatened species.

The stand and patch structure of plantation forests might be changed from year to year and furthermore, in more extensive and different ways than changes that are caused by natural disturbances (Horak, 2015). We were interested to understand how selected beetle families are driven by stand-level disturbance using two characteristics that reflect forest fragmentation – dominant tree species (i.e., oak vs. spruce) and stand area, and also by one patch-level characteristic that reflects microclimate – canopy light conditions. In this study, we focused on the response of three beetle families: click beetles (Elateridae), as representatives of a highly diversified group in terms of habitat requirements; longhorn beetles (Cerambycidae), as representatives of a group associated with dead wood; and rove beetles (Staphylinidae), as a highly species-rich and abundant group with a low number of specialists.

Methods

Study area

The study area consisted of more than 6000 ha of forest and was situated in the southern half of a spatially continuous area of the eastern Bohemian woodlands (Pardubice Region, Czech Republic). The area was in the past mainly covered by deciduous forests dominated by Sessile oak (*Quercus petraea*) (Neuhauselova & Moravec, 2001). For more than two centuries, most of the area has been planted by conifers (Scots pine, *Pinus sylvestris*) and Norway spruce (*Picea abies*), of which the latter is non-native in the studied area.

Study families and trapping method

We used non-attractive crossed-panel window traps. The height of the center of the trap was 1.3 m. Traps were fixed using two iron sticks and were located in the center of the stand (Loskotová & Horák, 2016). All of the traps were activated at the beginning of March and were deactivated at the end of September 2011. Traps were regularly emptied and cleaned in 2–3 week intervals.

We studied the response of three selected families; firstly, we selected a family of click beetles (Elateridae), which is intermediate in terms of species richness (Bouchard *et al.*, 2009) and its species are highly diversified with respect to their foraging behavior (predators, herbivores, saprophages, etc.), habitat requirements (soil-dwelling, hollow trees, phytophages, etc.), and a majority of species are associated with woodlands (Laibner, 2000). The second family consisted of longhorn beetles (Cerambycidae), which is a family with a medium to high species richness (Bouchard *et al.*, 2009) and the majority of species in temperate zones are associated with bast and wood of woody plants (Sláma, 1998). The third family consisted of rove beetles (Staphylinidae), which is a highly species-rich family (Bouchard *et al.*, 2009) and the majority of its species are generalist predators or feeders of decaying material (Boháč & Matějíček, 2003).

Study environment

We studied the influence of three important forest characteristics on mature stands (i.e., older than 80 years) in plantation forests.

The first variable was a stand-based characteristic that reflects anthropogenic disturbance and fragmentation – namely, the effect of dominant (i.e., main) tree species. This focused on the origin of the tree species, which is a potentially important factor for beetles (e.g., Bertheau *et al.*, 2009). Norway spruce (*P.*

Downloaded from https://www.cambridge.org/core. IP address: 83.167.225.161, on 09 Jan 2018 at 18:01:36, subject to the Cambridge Core terms of use, available at https://www.cambridge.org/core/terms. https://doi.org/10.1017/S0007485317001304

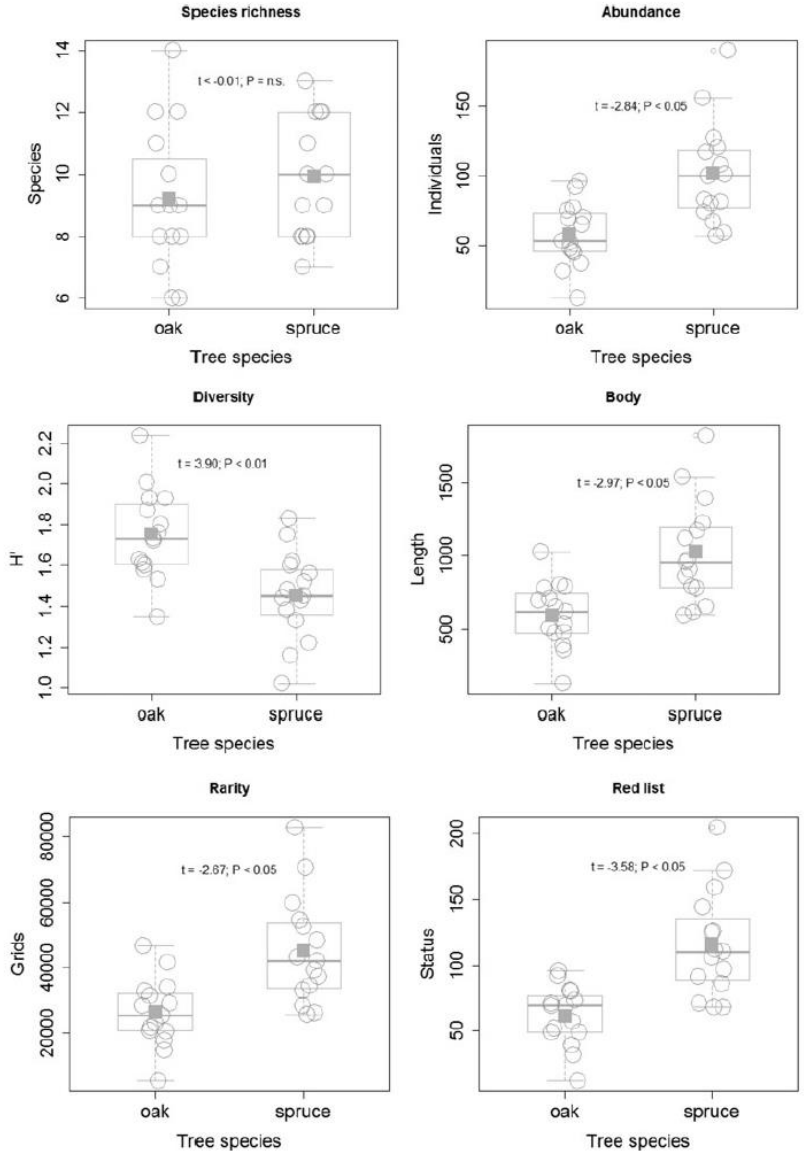


Fig. 1. Results for the comparison of species richness, abundance, Shannon diversity, body length, rarity, and red-list status of click beetles (Elateridae) between stands dominated by Sessile oak (*Quercus petraea*) and Norway spruce (*Picea abies*) in lowland plantation forests – the *t* and *P* values are derived from a linear mixed-effects model (table 1); open circles show the actual values, filled squares represent the means, and thick lines show the median values.

abies), as the non-native tree to our study area (especially its intensive plantations), covered approximately the same area as native sessile oak (*Q. petraea*), which was one reason to choose spruce (instead of the widespread Scots pine) to compare the effect of dominant tree species. An additional reason was that Scots pine was potentially distributed in the study area in the past – even if only as a relict species (Neuhauselova & Moravec, 2001) and thus, it is native to the area. The final reason was that relatively few pine stands were mature in age and most were spatially clumped.

The second variable was again stand-based. Namely, the total area of the stand in hectares (mean = 2.06 ± SE = 0.15;

Downloaded from https://www.cambridge.org/core. IP address: 83.167.225.161, on 09 Jan 2018 at 18:01:36, subject to the Cambridge Core terms of use, available at https://www.cambridge.org/core/terms. https://doi.org/10.1017/S0007485317001304

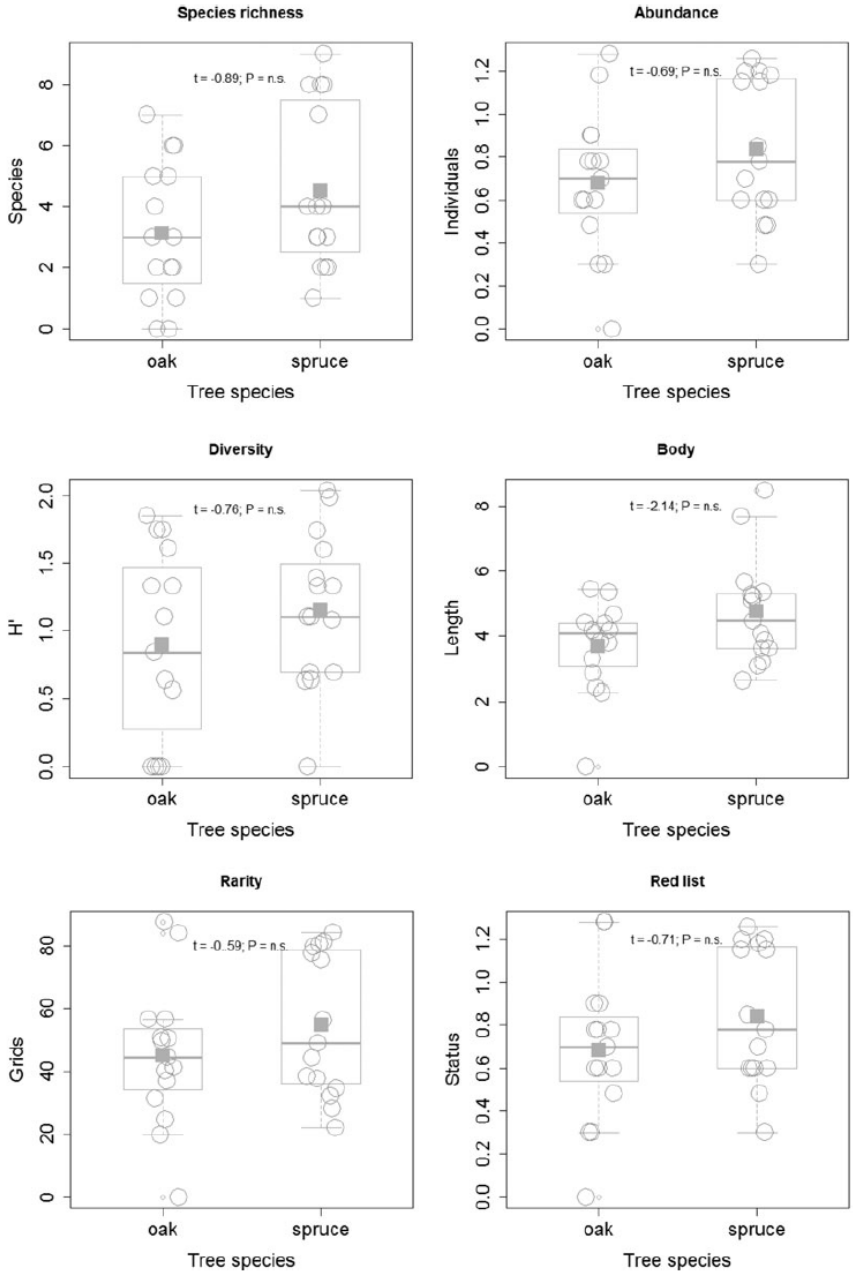


Fig. 2. Results of the comparison of species richness, abundance, Shannon diversity, body length, rarity, and red-list status of longhorn beetles (Cerambycidae) between stands dominated by Sessile oak (*Quercus petraea*) and Norway spruce (*Picea abies*) in lowland plantation forests – t and P values are derived from a linear mixed-effects model (table 2); open circles show the actual values, filled squares show the means, and thick lines show the medians. Note that the length and grids are root-square-transformed, and individuals and status are log-transformed.

Downloaded from https://www.cambridge.org/core. IP address: 83.167.225.161, on 09 Jan 2018 at 18:01:36, subject to the Cambridge Core terms of use, available at https://www.cambridge.org/core/terms. https://doi.org/10.1017/S0007485317001304

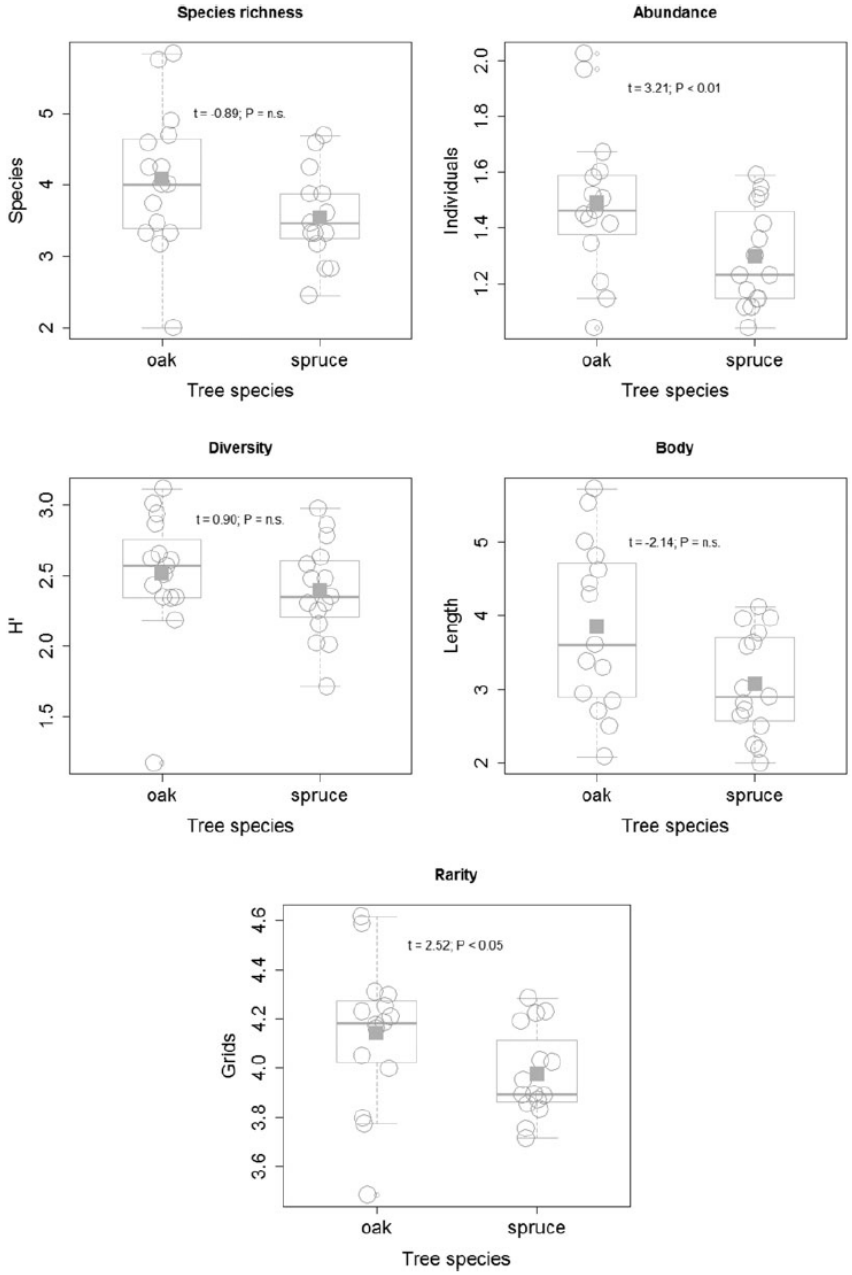


Fig. 3. Results of comparison of species richness, abundance, Shannon diversity, body length, and rarity of rove beetles (Staphylinidae) between stands dominated by Sessile oak (*Quercus petraea*) and Norway spruce (*Picea abies*) in lowland plantation forests – *t* and *P* values are derived from a linear mixed-effects model (table 3); open circles show actual values, filled squares show means, and thick lines show medians. Note that species and length are root-square-transformed, and individuals and grids are log-transformed.

Downloaded from https://www.cambridge.org/core. IP address: 83.167.225.161, on 09 Jan 2018 at 18:01:36, subject to the Cambridge Core terms of use, available at https://www.cambridge.org/core/terms. https://doi.org/10.1017/S0007485317001304

Table 1. Results of linear mixed-effect models on the species richness, abundance, Shannon diversity, body length, rarity, and red-list status of click beetles (Elateridae) in lowland plantation forests; significant variables appear in bold.

Name	Variable	AIC	*t*	*P*
Species richness	Tree (spruce)	133.77	<0.01	n.s.
	Canopy openness		2.31	0.0395
	Area		0.96	n.s.
Abundance	**Tree (spruce)**	271.69	2.84	0.0149
	Canopy openness		2.36	0.0359
	Area		−1.58	n.s.
Diversity	**Tree (spruce)**	18.06	−3.89	0.0021
	Canopy openness		1.08	n.s.
	Area		1.48	n.s.
Body	**Tree (spruce)**	390.95	2.97	0.0116
	Canopy openness		2.03	n.s.
	Area		−1.50	n.s.
Rarity	**Tree (spruce)**	589.22	2.67	0.0203
	Canopy openness		2.45	0.0308
	Area		−1.67	n.s.
Red list	**Tree (spruce)**	276.24	3.58	0.0038
	Canopy openness		1.92	n.s.
	Area		−1.75	n.s.

Table 2. Results of linear mixed-effect models on the species richness, abundance, Shannon diversity, body length, rarity, and red-list status of longhorn beetles (Cerambycidae) in lowland plantation forests; significant variables appear in bold.

Name	Variable	AIC	*t*	*P*
Species richness	Tree (spruce)	145.51	0.89	n.s.
	Canopy openness		1.37	n.s.
	Area		0.69	n.s.
Abundance	Tree (spruce)	35.68	0.69	n.s.
	Canopy openness		1.71	n.s.
	Area		2.22	0.0462
Diversity	Tree (spruce)	76.09	0.76	n.s.
	Canopy openness		0.67	n.s.
	Area		0.31	n.s.
Body	Tree (spruce)	115.53	2.14	n.s.
	Canopy openness		0.46	n.s.
	Area		2.34	0.0373
Rarity	Tree (spruce)	255.27	0.59	n.s.
	Canopy openness		1.69	n.s.
	Area		2.27	0.0421
Red list	Tree (spruce)	35.58	0.71	n.s.
	Canopy openness		1.70	n.s.
	Area		2.35	0.0369

min = 1.00; max = 3.81 ha). This variable was measured based on actual forest management plans and was confirmed by our observations in the field and by actual aerial photographs. The relationship of area to disparate biological variables is often studied (Horák, 2016), but its use in forest insect ecology is, to the best of our knowledge, relatively limited (Webb *et al.*, 2008).

The final variable was patch-based and reflected the disturbance of canopy and microclimate. Namely, the canopy light conditions of the environment, which is very important for insects (Vodka *et al.*, 2009). Canopy openness was measured as a percentage (9.44 ± 0.36; 6.74–14.46%) during the same weather conditions in the peak of vegetation season (i.e., under the full canopy). We used a Nikon COOLPIX 995 with a Nikon FC-E8 Fish Eye converter. Each photograph of 180° was taken at the top of the trap, 1.55 m above the ground. All photographs were then evaluated using Gap Light Analyzer 2.0.

In these conditions, we found and studied 15 pairs of spruce and oak tree-dominated stands.

Statistical analyses

We used three dependent variables that are traditionally analyzed regarding biodiversity: species richness (the number of species trapped), abundance (the number of individuals trapped), and diversity (the Shannon diversity index). We also used one dependent variable that is used in functional ecology: body length (the mean of maximum and minimum value published in the entomological literature), and two dependent variables that reflected conservation traits, i.e., rarity (the total number of unoccupied grids in the Czech Republic based on Sláma, 1998; Dušánek & Mertlik, 2015 and the personal database of J. Boháč) and the red-list status (the species rank values based on the red-list index using IUCN criteria LC = 1, NT = 2, VU = 3; EN = 4 from Farkač *et al.*, 2005). Some dependent variables were transformed to reach normality (abundance of longhorn and rove beetles, click beetles' red-list value and rove beetles' rarity were log-transformed; rarity and body length of longhorn beetles, species richness of rove beetles, and their body length were square-root transformed).

To compute the relationship between the dependent variables and the variables that reflected the study environment, we used linear mixed-effect models in R (package nlme). Three independent variables we treated as fixed factors. Numbers of pairs of stands (spruce vs. oak, from 1 to 15) were used as a random factor. The species composition and the responses of individual species were analyzed in CANOCO. We used redundancy analyses (RDA) for click beetles (Detrended correspondence analysis length of gradient = 2.697) and canonical correspondence analyses for longhorn (8.460) and rove beetles (4.475). We used 9999 randomizations with pairs of stands as a split-plot design.

Results

In total, 2388 individuals from 31 species of click beetles, 194 individuals of longhorn beetles from 36 species, and 884 individuals from 131 species of rove beetles were trapped during the research in the lowland plantation forests.

The results showed that there was no significant difference in species richness between oak- and spruce-dominated stands (figs 1, 2 and 3), although the number of click beetle species significantly benefited from increasing canopy openness (table 1). The number of individuals of click and rove beetles (figs 1 and 3) was significantly positively influenced by spruce and oak, respectively. The abundance of click beetles, furthermore, was positively influenced by canopy openness (table 1), where longhorn beetles were positively influenced only by the increasing area of the stand (table 2). The diversity of click beetles was significantly higher in oak than in spruce stands (fig. 1) and the diversity of rove beetles was significantly positively influenced by the increasing stand area (table 3). Spruce stands hosted click beetles with a higher body length than oak stands (fig. 1). The body length of longhorn and rove beetles was positively significantly influenced by an increasing stand area (tables 2 and 3). Rare click beetles were significantly more abundant in spruce than in oak stands (fig. 1) and

Downloaded from https://www.cambridge.org/core. IP address: 83.167.225.161, on 09 Jan 2018 at 18:01:36, subject to the Cambridge Core terms of use, available at https://www.cambridge.org/core/terms. https://doi.org/10.1017/S0007485317001304

Table 3. Results of linear mixed-effect models on the species richness, abundance, Shannon diversity, body length, and rarity of rove beetles (Staphylinidae) in lowland plantation forests; significant variables appear in bold.

Name	Variable	AIC	*t*	*P*
Species richness	Tree (spruce)	145.51	0.89	n.s.
	Canopy openness		1.37	n.s.
	Area		0.69	n.s.
Abundance	**Tree (spruce)**	18.85	−3.21	0.0075
	Canopy openness		1.37	n.s.
	Area		−0.13	n.s.
Diversity	Tree (spruce)	46.04	−0.90	n.s.
	Canopy openness		0.15	n.s.
	Area		2.33	0.0380
Body	Tree (spruce)	115.53	2.14	n.s.
	Canopy openness		0.46	n.s.
	Area		2.34	0.0373
Rarity	**Tree (spruce)**	23.09	−2.52	0.0271
	Canopy openness		1.36	n.s.
	Area		0.77	n.s.

were also positively influenced by increasing canopy openness (table 1). Rare rove beetles were more frequent in oak than in spruce stands (fig. 3) and the rarity of longhorn beetles significantly increased with an increase in area (table 2). Spruce stands hosted significantly more red-listed click beetles than oak stands (fig. 1), whereas the red-list index of longhorn beetles was positively influenced by increasing area (table 2). We did not trap red-listed rove beetles.

The analyses of the species composition of click beetles showed that there was significant discrimination between species preferences for oak- and spruce-dominated stands (fig. 4), similar to for longhorn beetles (fig. 5). Analyses of the species composition of rove beetles showed that there was no significant discrimination between species preferences for oak- and spruce-dominated stands ($R^2 = 3.17\%$; $F = 0.92$; P = n.s.). Species composition analyses of click beetles also showed that the species that were associated with spruce stands were more influenced by canopy openness and area than those associated with oak-dominated stands, which is demonstrated by a higher clustering of spruce associates to the second axis in RDA visualization (fig. 4). Species of longhorn beetles showed a higher preference for spruce or oak stands, which is illustrated by more color-pure pies (fig. 5).

Two species (*Agriotes acuminatus* and *Athous haemorrhoidalis*) and four species (*Athous subfuscus*, *A. zebei*, *Ectinus aterrimus*, and *Sericus brunneus*) of click beetles were significantly associated with oak- and spruce-dominated stands, respectively (table 4). Two longhorn beetles (*Prionus coriarius* and *Pyrrhidium sanguineum*) preferred oak stands, whereas one (*Stenocorus meridianus*) preferred spruce stands (table 5). Three rove beetles (*Gabrius breviventer*, *Liogluta granigera*, and *Oxytelus rugosus*) preferred oak stands (table 6). Two click beetles (*A. acuminatus* and *Athous vittatus*) were negatively affected by, and four species (*Ampedus balteatus*, *Ampedus nigrinus*, *A. subfuscus*, and *S. brunneus*) thrived on canopy openness (table 4). Five longhorn beetles significantly responded to canopy openness (table 5). Four longhorn species preferred open stands (*Molorchus minor*, *Paracorymbia maculicornis*, *Rhagium mordax*, and *Stenurella melanura*), whereas *Oplosia cinerea* was more abundant in shaded stands. Three rove beetles (*Atheta fungi*, *L. granigera*, and *O. rugosus*) preferred conditions of low canopy openness (table 6). Three species of click beetles responded to the area of the stand (table 4) – *A. vittatus* and *Melanotus castanipes* preferred an increasing area of mature stands, whereas *Dalopius marginatus* showed the opposite relationship. Only one longhorn beetle responded to the area of the stand (table 5) – *S. melanura* was more abundant in large stands. Four rove beetles (*Amarochara umbrosa*, *Atheta celata*, *Atheta elongatula*, and *Omalium rivulare*) were negatively affected by an increasing stand area (table 6).

Discussion

Our results revealed several different and contrasting responses among three studied beetle families: click beetles responded mainly to the dominant tree species and insolation of stands, whereas longhorn beetles were influenced by the stand extent and rove beetles were most influenced by the dominant tree species and stand area.

We also observed that the responses of individual species within the studied beetle families in plantation forest stands dominated by oak and spruce were in many cases complex and highly diverse and that some species indicated contrasting patterns compared to the literature (e.g., the preference of *S. meridianus* for conifer-dominated stands).

The response of click beetles as a highly diverse family

Click beetles revealed relatively interesting and partly contrasting responses regarding the dominant tree species. Even when their species richness did not show a significant response, the number of individuals, their length, rarity value, and red-list status was higher in spruce plantations than in oak stands. This appears to be a surprising result that might be explained by the positive influence of increasing openness in canopies (Vodka *et al*., 2009; Horák & Rébl, 2013) in the case of abundance, but not for the other studied variables. From this point of view, it appears that click beetles represent a group that is more adaptable than is mentioned in the literature (Laibner, 2000). On the other hand, one of the factors that potentially influenced our results might be the long-term presence of Scots pine in our study area – even if this fact is questionable (Neuhauselova & Moravec, 2001). The higher adaptability of click beetles to conifer vs broadleaved tree stands rather than to particular tree species might also be relevant. Further explanations might reside in the species composition, i.e., species that were associated with oak stands were more significantly bound to it than species that preferentially occurred in spruce plantations. Another potential explanation might be that the current presence and extent of mature oak stands is below the threshold area and fragmentation caused by isolation that is acceptable for the successful development of populations of oak-associated click beetles (Alexander, 2002). This appears to be well reflected in the fact that only two relatively common species (Loskotová & Horák, 2016) significantly preferred oak stands, whereas four species were associated with spruce plantations. The opposite relationship was observed for diversity and, thus, we concluded that tree species that is not native in the studied area can negatively influence the diversity of the family; however, why the other traits responded differently remains unclear (Loehle, 2003).

The response of *Limonius poneli* that preferred closed oak stands is different to the literature – this species prefers steppes and forest steppes where adults occur on vegetation (Mertlik, 2008). This contrasts with species such as *M. castanipes*, which prefer spruce-dominated stands (Laibner, 2000). This

Downloaded from https://www.cambridge.org/core. IP address: 83.167.225.161, on 09 Jan 2018 at 18:01:36, subject to the Cambridge Core terms of use, available at https://www.cambridge.org/core/terms. https://doi.org/10.1017/S0007485317001304

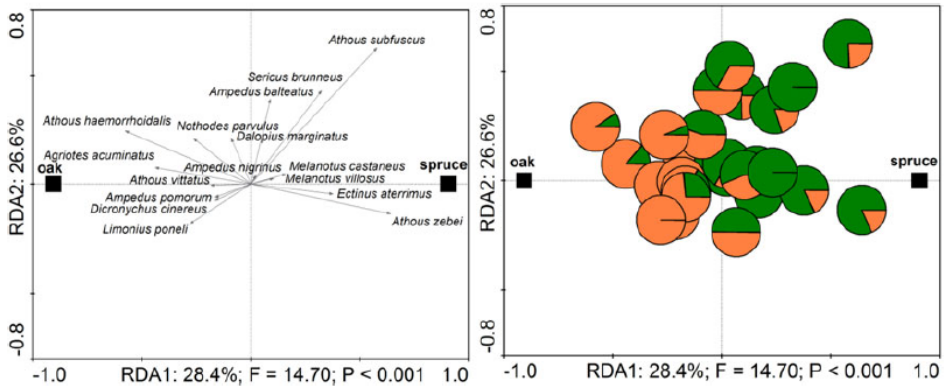


Fig. 4. Visualization of individual click beetle (Elateridae) species preferences for stands dominated by Sessile oak (*Quercus petraea*) and Norway spruce (*Picea abies*) in lowland plantation forests using redundancy analysis. The explained variance, *F* and *P* values are derived from redundancy analysis; species with fewer than ten individuals were suppressed in the left species-environmental biplot; light-brown represents individuals on oak trees and green represents individuals captured in spruce-dominated stands in the right pie plot.

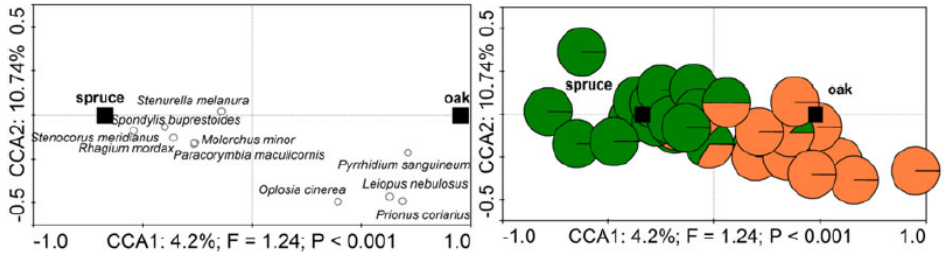


Fig. 5. Visualization of individual longhorn beetle (Cerambycidae) species preferences in stands dominated by Sessile oak (*Quercus petraea*) and Norway spruce (*Picea abies*) in lowland plantation forests by canonical correspondence analysis. The explained variance, *F* and *P* values are derived from canonical correspondence analysis; species with fewer than five individuals were suppressed in the left species-environmental biplot; light-brown represents individuals on oak trees and green represents individuals captured in spruce-dominated stands in the right pie plot.

preference was also observed for *S. brunneus*, which mostly prefers pine stands (Laibner, 2000). Thus, this relationship might indicate that species that are associated with disparate conifer stands might use stands containing different conifer tree species as a supplementary habitat. The species *E. aterrimus* might represent an example of contrasting preferences to those known in the literature. This click beetle prefers broad-leaved forests (Laibner, 2000), but in this study, was significantly associated with spruce stands. As mentioned above, most of the studied click beetle traits were favored by the insolation of stands. However, we observed some species that were associated with a closed canopy (e.g., *A. acuminatus*). An open canopy was preferred by two *Ampedus* species (*A. balteatus* and *A. nigrinus*) that are known to be associated with conifer stands, whereas *A. nigrinus* is also associated with mountainous areas (Laibner, 2000). The stand area was not one of the most important variables in determining the distribution of click beetles, although some species showed a significant relationship with stand area – e.g., *D. marginatus* showed a negative relationship and *M. castanipes* a positive relationship to increasing area of stand. A positive response is unsurprising, but the negative response of *D. marginatus* appears to be difficult to interpret, because this species is a typical forest-dwelling species.

Longhorn beetles as representatives of a saproxylic family

Except for the species composition and the individual species, the group of longhorn beetles did not change according to the dominant tree species. This is on one hand surprising, because many species are specialized either on the wood of conifer or deciduous trees and Japanese research has shown that longhorn beetles were negatively affected by the conversion of deciduous forest stands to conifer plantations (Makino *et al.*, 2007). On the other hand, our results might have been influenced by the fact that the stands were not absolutely pure in terms of tree species and this might also be influenced by the surrounding stands. The species composition and particularly, the abundance of three species were influenced by the dominant tree in the tree species composition. The explained variance in the tree species composition was relatively low, but the majority of species were present only in one type

Downloaded from https://www.cambridge.org/core. IP address: 83.167.225.161, on 09 Jan 2018 at 18:01:36, subject to the Cambridge Core terms of use, available at https://www.cambridge.org/core/terms. https://doi.org/10.1017/S0007485317001304

Table 4. Individual click beetle (Elateridae) species preferences for stands dominated by Sessile oak (*Quercus petraea*) and Norway spruce (*Picea abies*), canopy openness and area in lowland plantation forests; *t* and *P* values (*$P < 0.05$; **$P < 0.01$; ***$P < 0.001$) are derived from species response curves; species with fewer than ten individuals were not analyzed.

Species	Individuals	Oak	Spruce	Canopy openness	Area
Adrastus rachifer	1				
Agriotes acuminatus	44	0.18*		−0.07*	
Agriotes obscurus	1				
Agriotes pilosellus	1				
Agrypnus murinus	9				
Ampedus balteatus	167			10.67**	
Ampedus erythrogonus	1				
Ampedus nigrinus	17			5.15***	
Ampedus pomorum	49				
Ampedus sanguineus	5				
Ampedus sanguinolentus	6				
Anostirus castaneus	2				
Anostirus purpureus	2				
Athous haemorrhoidalis	212	0.86*			
Athous subfuscus	1068		2.32*	10.89*	
Athous vittatus	21			−4.19*	4.25*
Athous zebei	257		0.89*		
Cardiophorus nigerrimus	6				
Cardiophorus ruficollis	4				
Dalopius marginatus	134				−0.05*
Denticollis linearis	6				
Dicronychus cinereus	15				
Ectinus aterrimus	137		0.41*		
Limonius poneli	40				
Melanotus castanipes	19				3.10*
Melanotus villosus	101				
Nothodes parvulus	16				
Paraphotistus nigricornis	1				
Pheletes aeneoniger	6				
Selatosomus aeneus	1				
Sericus brunneus	39		0.13*	5.82*	

of stand. With respect to the individual species, the preference of *P. coriarius* and *P. sanguineum* for oak trees is not surprising, whereas the preference of *S. meridianus* for spruce plantations is difficult to explain. This species is known to be associated with broadleaved trees in lowland forests (Sláma, 1998). Furthermore, this species was present in nine stands and thus, this result cannot be influenced by a clumped distribution in one or a few spruce stands, due to the circumstantial presence of a piece of oak dead wood.

Longhorn beetles appear to be more connected to the forest environment, because of their dependence on dead wood biomass for larval development (Sláma, 1998). However, recent research has shown that adults are more abundant in forest edges and open forests or larvae can even develop on solitary trees (Wermelinger *et al.*, 2007; Vodka *et al.*, 2009). Thus, their dependency on dead wood does not necessarily mean that this taxon is associated with forests and it is relatively surprising that longhorn beetles did not respond to canopy openness. Nevertheless, four out of five species that significantly responded to canopy openness were more associated with an increasing canopy openness. Only *O. cinerea* was associated with very shaded stands (for thresholds, see, e.g., Müller *et al.*, 2010), which contrasts with the known preference for avenues and solitary trees from the literature (Sláma, 1998). This suggests that plantation forests are still an understudied habitat type and might lead to different results than traditionally studied forest habitats such as old-growth forests or ancient woodlands (Vodka *et al.*, 2009; Horák & Rébl, 2013).

Stenurella melanura also showed a high preference for large open stands. This species is widespread throughout most of central Europe, which might be consistent with the occurrence of this species on blossoms (Sláma, 1998). Nevertheless, its distribution might be different in southern Europe, where *S. melanura* was found to be more abundant in oak forests, which generally have closed canopy (Peris-Felipo *et al.*, 2011). This difference is probably because insects can find a suitable ambient temperature in warmer climates, even under the closer canopy.

The effect of isolation caused by fragmentation in forests is understudied in comparison to non-forest habitats (Krauss *et al.*, 2004; Webb *et al.*, 2008; Horák, 2015) – and when studied, isolated forest fragments are usually only compared with different land uses (Pavuk & Wadsworth, 2013). In this study, the abundance, body size, rarity, and red-list status of longhorn beetles all increased with an increase in the area of the stand. Our results indicate that larger mature stands are highly significant not only for the total number of individuals, but also for indices that are important from the point of view of conservation biology (i.e., rare and threatened beetles) and functional ecology – larger and thus, more conspicuous longhorn beetles are associated with large stands (note that the mean value of our stand area was approximately 2 ha). The habitat area of saproxylic organisms is often characterized by the amount of dead wood or the diameter of the studied tree (Horak *et al.*, 2014; Buse *et al.*, 2016). However, the amount of dead wood in plantation forests is generally low (Kirby *et al.*, 1998); thus,

Downloaded from https://www.cambridge.org/core. IP address: 83.167.225.161, on 09 Jan 2018 at 18:01:36, subject to the Cambridge Core terms of use, available at https://www.cambridge.org/core/terms. https://doi.org/10.1017/S0007485317001304

Table 5. Individual longhorn beetle (Cerambycidae) species preferences for stands dominated by Sessile oak (*Quercus petraea*) and Norway spruce (*Picea abies*), canopy openness and area in lowland plantation forests; *t* and *P* values (*$P < 0.05$; **$P < 0.01$; ***$P < 0.001$) are derived from species response curves; species with fewer than five individuals were not analyzed.

Species	Individuals	Oak	Spruce	Canopy openness	Area
Acanthocinus griseus	1				
Alosterna tabacicolor	1				
Anaglyptus mysticus	1				
Callidium aeneum	2				
Clytus arietis	4				
Clytus lama	1				
Cortodera femorata	1				
Cortodera humeralis	1				
Gaurotes virginea	4				
Leiopus nebulosus	6				
Leptura quadrifasciata	2				
Menesia bipunctata	1				
Molorchus minor	13			2.66**	
Obrium brunneum	1				
Oplosia cinerea	5			−1.72*	
Oxymirus cursor	1				
Paracorymbia maculicornis	5			2.65*	
Pedostrangalia revestita	1				
Phymatodes testaceus	2				
Pogonocherus fasciculatus	3				
Pogonocherus hispidus	1				
Prionus coriarius	14	0.60*			
Pyrrhidium sanguineum	8	0.62*			
Rhagium bifasciatum	4				
Rhagium inquisitor	3				
Rhagium mordax	6			2.39*	
Saphanus piceus	1				
Spondylis buprestoides	10				
Stenocorus meridianus	12		0.47*		
Stenostola dubia	3				
Stenurella bifasciata	1				
Stenurella melanura	70			1.13***	0.03*
Tetropium castaneum	2				
Tetropium fuscum	1				
Tetropium gabrieli	1				
Xylotrechus antilope	1				

we conclude that the stand area could easily contribute to the amount of dead wood available for saproxylic organisms in studies on plantation forests.

What was the response of a rove beetle family?

Rove beetles are one of the families with the highest species richness and also one of the most complicated groups for identification to the species level (Brunke *et al.*, 2012). Previous studies have identified them as potential indicators (Boháč, 1999); although recent findings have indicated that they are probably generalists at the habitat level, at least in semi-natural forests (Parmain *et al.*, 2015).

The generalist habitat state of rove beetles appeared to be confirmed by the absence of threatened species in this study. However, we observed significantly more rare species in oak stands. We predicted that oak stands promote most of the studied dependent variables, but this was only true for the diversity of click beetles. Therefore, the greater number of rare species and total abundance of rove beetles was relatively unexpected, especially because the hypothesis concerning higher biodiversity values in stands with prevailing native vegetation was confirmed by the taxon that is currently considered to be that with the greater number of generalists or opportunists. Setting aside the problems outlined above concerning generalist taxa, rove beetles occasionally responded positively to oak stands mainly because they avoid conifer plantations (Buse & Good, 1993). Another reason might be because even if they do not appear to show habitat preferences in general (Parmain *et al.*, 2015), it is known that individual species occupy a relatively large number of microhabitats (Caballero *et al.*, 2007) – and disparate microhabitats are mostly more common in stands with native vegetation (Winter & Möller, 2008).

Rove beetles did not respond to the canopy openness gradient; however, their diversity and body length increased with increasing stand area, which was a similar response to that of longhorn beetles. Nevertheless, considering individual species responses, we found that three species were promoted by the native vegetation, three species were negatively influenced by canopy openness and four species were affected by an increasing stand area. On the other hand, the species that showed a response (e.g., *A. fungi*, *G. breviventer* or *O. rugosus*) are mostly associated with non-specific habitats, in leaf litter or decaying plant, fungal or animal residues (Boháč & Matějíček, 2003).

Potential implications for management

Oaks that were dominant in the study territory in the past (Neuhauselova & Moravec, 2001) are mostly no longer present

Downloaded from https://www.cambridge.org/core. IP address: 83.167.225.161, on 09 Jan 2018 at 18:01:36, subject to the Cambridge Core terms of use, available at https://www.cambridge.org/core/terms. https://doi.org/10.1017/S0007485317001304

Table 6. Individual rove beetle (Staphylinidae) species preferences for stands dominated by Sessile oak (*Quercus petraea*) and Norway spruce (*Picea abies*), canopy openness and area in lowland plantation forests; *t* and *P* values (**P* < 0.05; ***P* < 0.01) are derived from species response curves; species with fewer than ten individuals were not analyzed.

Species	Individuals	Oak	Spruce	Canopy openness	Area
Acidota crenata	1				
Acidota cruentata	1				
Aleochara bipustulata	1				
Aleochara sparsa	4				
Aloconota sulcifrons	3				
Amarochara umbrosa	24				−0.07*
Amischa analis	67				
Anotylus nitidulus	5				
Anotylus rugosus	5				
Anotylus tetracarinatus	15				
Atheta aeneicollis	1				
Atheta amicula	3				
Atheta celata	11				−2.60*
Atheta crassicornis	3				
Atheta elongatula	11				−0.05*
Atheta fungi	91			−5.05*	
Atheta livida	2				
Atheta malleus	2				
Atheta melanocera	6				
Atheta nigripes	2				
Atheta pittionii	1				
Atheta ravilla	3				
Atheta subtilis	1				
Atheta triangulum	3				
Atrecus affinis	3				
Autalia rivularis	2				
Bibloporus minutus	3				
Bisnius fimetarius	3				
Bythinus burrelli	5				
Bythinus macropalpus	3				
Carpelimus bilineatus	2				
Carpelimus elongatulus	7				
Carpelimus obesus	2				
Carpelimus rivularis	5				
Elonium striatulum	1				
Euplectus decipiens	2				
Euplectus karsteni	1				
Euplectus punctatus	21				
Gabrius breviventer	12	2.32**			
Gabrius nitritulus	8				
Gabrius osseticus	1				
Gabrius splendidulus	1				
Gyrophaena boleti	1				
Haploglossa puncticollis	4				
Heterothops dissimilis	2				
Kenothus laevicollis	5				
Lathrobium laevipenne	1				
Lathrobium terminatum	1				
Leptusa pulchella	7				
Lesteva longoelytrata	48				
Liogluta granigera	15	0.47**		−3.20*	
Lordithon lunulatus	4				
Lordithon trimaculatus	1				
Meotica exilis	8				
Mycetoporus corpulentus	4				
Mycetoporus erichsonanus	1				
Mycetoporus lepidus	19				
Mycetoporus splendidulus	1				
Ocalea badia	1				
Ocalea picata	1				
Omalium caesum	10				
Omalium rivulare	17				−2.82*
Oxypoda abdominalis	1				
Oxypoda acuminata	1				

Continued

Downloaded from https://www.cambridge.org/core. IP address: 83.167.225.161, on 09 Jan 2018 at 18:01:36, subject to the Cambridge Core terms of use, available at https://www.cambridge.org/core/terms. https://doi.org/10.1017/S0007485317001304

Table 6. (*Cont.*)

Species	Individuals	Oak	Spruce	Canopy openness	Area
Oxypoda brevicornis	2				
Oxypoda opaca	4				
Oxypoda vicina	2				
Oxypoda vittata	1				
Oxyporus rufus	1				
Oxytelus insecatus	4				
Oxytelus migrator	2				
Oxytelus rugosus	20	2.78**		−2.50*	
Philhygra elongatula	2				
Philonthus atratus	7				
Philonthus carbonarius	34				
Philonthus cognatus	23				
Philonthus decorus	6				
Philonthus fumarius	1				
Philonthus laevicollis	6				
Philonthus laminatus	11				
Philonthus quisquiliarius	3				
Philonthus rectangulus	1				
Philonthus rotundicollis	2				
Philonthus tenuicornis	2				
Philonthus umbratilis	1				
Philonthus varians	12				
Phleopora testacea	2				
Phloeonomus planus	1				
Phloeonomus pusillus	1				
Phloeopora testacea	43				
Plataraea interurbana	1				
Platydracus fulvipes	1				
Platystethus nitens	7				
Plectophloeus fischeri	32				
Plectophloeus nitidus	3				
Quedius boopoides	1				
Quedius boops	2				
Quedius fuliginosus	3				
Quedius nitipennis	1				
Quedius xanthopus	1				
Rugilus mixtus	4				
Rugilus rufipes	2				
Rugilus scutellatus	2				
Scaphisoma agaricinum	11				
Scaphisoma assimile	3				
Scaphisoma boleti	9				
Scopaeus cognatus	1				
Scopaeus laevigatus	7				
Scopaeus minutus	1				
Sepedophilus pedicularius	1				
Staphylinus erythropterus	1				
Stenus clavicornis	1				
Stenus comma	1				
Stenus fossulatus	1				
Stenus humilis	2				
Syntomium aeneus	1				
Tachinnus subterraneus	1				
Tachinus corticinus	1				
Tachinus signatus	2				
Tachyporus chrysomelinus	7				
Tachyporus hypnorum	34				
Tachyporus nitidulus	3				
Tachyporus obtusus	3				
Tachyporus solutus	5				
Trimium brevicorne	2				
Trimium carpathicum	1				
Tyrus mucronatus	2				
Xantholinus linearis	6				
Xantholinus longiventris	16				
Zyras cognatus	2				
Zyras limbatus	4				

Downloaded from https://www.cambridge.org/core. IP address: 83.167.225.161, on 09 Jan 2018 at 18:01:36, subject to the Cambridge Core terms of use, available at https://www.cambridge.org/core/terms. https://doi.org/10.1017/S0007485317001304

as a dominant species (Loskotová & Horák, 2016). One potential reason why oak stands did not lead to the expected promotion of the majority of the studied taxa was that total area of broadleaved stands was relatively low and isolation was high compared with in conifer plantations (Loskotová, 2013). Therefore, one recommendation for forest management is to at least preserve indigenous broadleaved tree species, which would help to regenerate, create, and connect new islands of deciduous trees (Webb *et al.*, 2008). Although the natural regeneration of oak trees is occasionally considered complicated (Annighöfer *et al.*, 2015), it is preferred for the maintenance of beetle diversity.

Another important point for management is that legal forestry restrictions appear to be strict in most countries in central Europe. For example, clear-cuts in the Czech Republic can be performed in most cases only up to 1 ha, whereas some beetle families and their studied traits responded to an increasing area of the forest stand in our research area and the largest stand exceeded 3 ha. In Scandinavia, clear-cuts of a larger area are allowed, although with particular conservation-oriented amendments (e.g., the retention of green trees and dead wood), which might protect biodiversity (Vanha-Majamaa & Jalonen, 2001). This also appears to be important in the context of the first-mentioned management implication – i.e., an increase in the total area of broadleaved islands. To conserve the initial insect fauna, it is necessary to increase size of the broadleaved stands (Webb *et al.*, 2008), including the fragmented patches of native oaks, which are generally found in the lowland forests of the central Europe (Neuhauselova & Moravec, 2001). On the other hand, conifer plantations also supported several beetle species of conservation interest and therefore, specific forest management applications (such as support of diversified tree species composition) should be applied to avoid the loss of biodiversity and also to conserve rare and threatened species (Roder *et al.*, 2010). This is also highly connected to the fact that the majority of large forest plantations were subjected to the forest management of closed canopy stands, which is predicted to be more resistant to wind breaks (Vicena *et al.*, 1979). Therefore, larger scales of present and future harvesting with veteran tree retention (Alexander *et al.*, 1996) might also introduce a level of mosaic structure to the stands. Moreover, if natural regeneration is applied to the new clear-cut area, beetle diversity indices and traits can benefit from the newly created ecosystem heterogeneity, as has been observed for other insects (Véle *et al.*, 2016).

One of the well-known patterns in biogeography is that a large surface area of suitable habitats (i.e., stands, in this case) also means a higher species richness. Even if in this case it is rather a patch-matrix model than application of theory of island biogeography, the implication for management remains the same. The above-mentioned legal acts are oriented toward sustainable management (e.g., Gossner *et al.*, 2013); however, they might limit the further biodiversity-oriented management implications in the plantation forest stands. When we consider the maximal nature regeneration, one of the important issues regarding the future of clear-cut stands is the fact that the heterogeneity of tree species composition would be potentially higher in larger areas compared with in small cuts (Yasuhiro *et al.*, 2004).

The positive effect of spruce monocultures on certain families and species of click beetles was relatively surprising. This was probably because abundance of two native conifers of Scots pine and Silver fir together with Norway spruce in our research area could promote abundance of click beetles. The study area in total had a very low level of canopy openness (a mean light penetration of only 9%), which possibly negatively affected the final number of captured beetle species. Another explanation for the positive response to Norway spruce is that conifer plantations were more disturbed by abiotic factors in the past (spruce mainly by wind), which increased the insolation of stands compared with undisturbed oak-dominated stands. Regarding the improvement of conditions in native vegetation, any type of forest management of oak stands (e.g., the thinning of young trees or the intermediate felling of older and shelterwood cuttings in mature stands) can lead to a more open site canopy, to which many beetle species react positively (Vodka *et al.*, 2009), since the temperature of the stand is increased by the amount of sunlit space (e.g., Iverson *et al.*, 2008).

Acknowledgements

The authors would like to thank to all landowners and their managers. Jan Matějíček contributed to the data on the distribution of rove beetles. The study was supported by the project of the Ministry of Agriculture NAZV KUS QJ1520197 and CULS Prague CIGA 20174307.

References

Alexander, K.N.A. (2002) The invertebrates of living and decaying timber in Britain and Ireland – a provisional annotated checklist. *English Nature Research Reports*, **467**, 142 pp.

Alexander, K.N.A., Green, E.E. & Key, R.S. (1996). The management of over mature tree populations for nature conservation – the basic guidelines. pp. 122–135 in Read, H.J. (*Ed.*) *Pollard and Veteran Tree Management*, vol. **2**. London, Corporation of London.

Annighöfer, P., Beckschäfer, P., Vor, T. & Ammer, C. (2015) Regeneration patterns of European oak species (*Quercus petraea* (Matt.) Liebl., *Quercus robur* L.) in dependence of environment and neighborhood. *PLoS ONE* **10**(8), e0134935.

Bauhus, J., Van der Meer, P. & Kanninen, M. (2010) *Ecosystem Goods and Services from Plantation Forests*. Earthscan, Oxon, pp. 1–240.

Bertheau, C., Salle, A., Rossi, J.P., Bankhead-Dronnet, S., Pineau, X., Roux-Morabito, G. & Lieutier, F. (2009) Colonisation of native and exotic conifers by indigenous bark beetles (Coleoptera: Scolytinae) in France. *Forest Ecology and Management* **258**, 1619–1628.

Boháč, J. (1999) Staphylinid beetles as bioindicators. *Agriculture, Ecosystems & Environment* **74**, 357–372.

Boháč, J. & Matějíček, J. (2003) *Katalog brouků Prahy, svazek IV, Drabčíkovití – Staphylinidae*. Flóra, Praha, 256 pp.

Bouchard, P., Grebennikov, V.V., Smith, A.B. & Douglas, H. (2009) Biodiversity of Coleoptera. *Insect Biodiversity: Science and Society*. Willey Interscience.

Brunke, A., Klimaszewski, J. & Anderson, R.S. (2012) Present taxonomic work on Staphylinidae (Coleoptera) in Canada: progress against all odds. *ZooKeys* **186**, 1–5.

Buse, A. & Good, J.E.G. (1993) The effects of conifer forest design and management on abundance and diversity of rove beetles (Coleoptera: Staphylinidae): implications for conservation. *Biological Conservation* **64**, 67–76.

Buse, J., Entling, M.H., Ranius, T. & Assmann, T. (2016) Response of saproxylic beetles to small-scale habitat connectivity depends on trophic levels. *Landscape Ecology* **31**(5), 939–949.

Downloaded from https://www.cambridge.org/core. IP address: 83.167.225.161, on 09 Jan 2018 at 18:01:36, subject to the Cambridge Core terms of use, available at https://www.cambridge.org/core/terms. https://doi.org/10.1017/S0007485317001304

Bussler, H., Bouget, C., Brustel, H., Brändle, M., Riedinger, V., Brandl, R. & Müller, J. (2011) Abundance and pest classification of scolytid species (Coleoptera: Curculionidae, Scolytinae) follow different patterns. *Forest Ecology and Management* **262**, 1887–1894.

Caballero, U., Leon-Cortés, J.L. & Moron-Ríos, A. (2007) Response of rove beetles (Staphylinidae) to various habitat types and change in Southern Mexico. *Journal of Insect Conservation* **13**, 67–75.

Driscoll, D.A. & Weir, T. (2005) Beetle responses to habitat fragmentation depend on ecological traits, habitat condition, and remnant size. *Conservation Biology* **19**, 182–194.

Dupont, Y.L. & Nielsen, B.O. (2006) Species composition, feeding specificity and larval trophic level of flower-visiting insects in fragmented versus continuous heathlands in Denmark. *Biological Conservation* **131**, 475–485.

Dušánek, V. & Mertlik, J. (2015) Elateridae. Click beetles of the Palearctic region. http://www.elateridae.com

Farkač, J., Král, D. & Škorpík, M. (2005) *Red List of Threatened Species in the Czech Republic. Invertebrates*. AOPK ČR, Prague.

Gossner, M.M., Lachat, T., Brunet, J., Isacsson, G., Bouget, C., Brandl, R., Weisser, W.W. & Müller, J. (2013) Current near-to-nature forest management effects on functional trait composition of saproxylic beetles in beech forests. *Conservation Biology* **27**(3), 605–614.

Hannah, L., Carr, J.L. & Landerani, A. (1995) Human disturbance and natural habitat: a biome level analysis of a global data set. *Biodiversity Conservation* **4**, 128–155.

Horak, J. (2013) Effect of site level environmental variables, spatial autocorrelation and sampling intensity on arthropod communities in an ancient temperate lowland woodland area. *PLoS ONE* **8**, e81541.

Horak, J. (2014) Fragmented habitats of traditional fruit orchards are important for dead wood-dependent beetles associated with open canopy deciduous woodlands. *Naturwissenschaften* **101**(6), 499–504.

Horak, J. (2015) What is happening after an abiotic disturbance? Response of saproxylic beetles in the Primorsky Region woodlands (Far Eastern Russia). *Journal of Insect Conservation* **19**, 97–103.

Horák, J. (2016) Suitability of biodiversity-area and biodiversity-perimeter relationships in ecology: a case study of urban ecosystems. *Urban Ecosystems* **19**(1), 131–142.

Horák, J. & Rébl, K. (2013) The species richness of click beetles in ancient pasture woodland benefits from a high level of sun exposure. *Journal of Insect Conservation* **17**, 307–318.

Horak, J., Vodka, S., Kout, J., Halda, J.P., Bogusch, P. & Pech, P. (2014) Biodiversity of most dead wood-dependent organisms in thermophilic temperate oak woodlands thrives on diversity of open landscape structures. *Forest Ecology and Management* **315**, 80–85.

Iverson, L.R., Hutchinson, T.F., Prasad, A.M. & Peters, M.P. (2008). Thinning, fire, and oak regeneration across a heterogeneous landscape in the eastern US: 7-year results. *Forest Ecology and Management* **255**, 3035–3050.

Kirby, K.J., Reid, C.M., Thomas, R.C. & Goldsmith, F.B. (1998) Preliminary estimates of fallen dead wood and standing dead trees in managed and unmanaged forests in Britain. *Journal of Applied Ecology* **35**(1), 148–155.

Krauss, J., Klein, A.M., Steffan-Dewenter, I. & Tschamtke, T. (2004) Effects of habitat area, isolation, and landscape diversity on plant species richness of calcareous grasslands. *Biodiversity Conservation* **13**(8), 1427–1439.

Kunieda, T., Fujiyuki, T., Kucharski, R., Foret, S., Ament, S.A. & Toth, A.L. (2006) Carbohydrate metabolism genes and pathways in insects: insights from the honey bee genome. *Insect Molecular Biology* **15**, 563–576.

Kuuluvainen, T., Aapala, K., Ahlroth, P., Kuusinen, M., Lindholm, T., Sallantaus, T., Siitonen, J. & Tukia, H. (2002) Principles of ecological restoration of boreal forested ecosystems: Finland as an example. *Silva Fennica* **36**(1), 409–422.

Laibner, S. (2000) *Elateridae of the Czech and Slovak Republics*. Kabourek Nakladatelstvi, Praha. ISBN-13: 978-8090146624.

Loehle, C. (2003) Competitive displacement of trees in response to environmental change or introduction of exotics. *Environmental Management* **32**(1), 106–115.

Loskotová, T. (2013) *The importance of the forest continuity and fragmentation as a variable determining the diversity of beetles*. MSc. thesis. Charles University, Prague.

Loskotová, T. & Horák, J. (2016) The influence of mature oak stands and spruce plantations on soil-dwelling click beetles in lowland plantation forests. *PeerJ* **4**, e1568.

Lövei, G.L. & Sunderland, K.D. (1996) Ecology and behavior of ground beetles (Coleoptera: Carabidae). *Annual Review of Entomology* **41**, 231–256.

Magura, T., Tóthmérész, B. & Elek, Z. (2003) Diversity and composition of carabids during a forestry cycle. *Biodiversity Conservation* **12**, 73–85.

Makino, S., Goto, H., Hasegawa, M., Okabe, K., Tanaka, H. & Takenari, I. (2007) Degradation of longicorn beetle (Coleoptera, Cerambycidae, Disteniidae) fauna caused by conversion from broad-leaved to man-made conifer stands of *Cryptomeria japonica* (Taxodiaceae) in central Japan. *Ecological Research* **22**, 372–381.

Mertlik, J. (2008) Species of genus *Limonius* Eschscholtz, 1829 from the Czech and Slovak Republics (Coleoptera: Elateridae). *Elateridarium* **2**, 156–171.

Müller, J., Noss, R.F., Bussler, H. & Brandl, R. (2010) Learning from a 'benign neglect strategy' in a national park: response of saproxylic beetles to dead wood accumulation. *Biological Conservation* **143**, 2559–2569.

Neuhauselova, Z. & Moravec, J. (2001) *Map of Potential Natural Vegetation of the Czech Republic*. Academia, Praha.

Niemelä, J., Langor, D. & Spence, J.R. (1993) Effects of clear-cut harvesting on boreal ground-beetle assemblages (Coleoptera: Carabidae) in western Canada. *Conservation Biology* **7**, 551–561.

Nota, B., de Korte, M., Ylstra, B., van Straalen, N.M. & Roelofs, D. (2013) Genetic variation in parthenogenetic collembolans is associated with differences in fitness and cadmium-induced transcriptome responses. *Environmental Science & Technology* **47**, 1155–1162.

Parmain, G., Bouget, C., Müller, J., Horak, J., Gossner, M.M., Lachat, T. & Isacsson, G. (2015) Can rove beetles (Staphylinidae) be excluded in studies focusing on saproxylic beetles in central European beech forests? *Bulletin of Entomological Research* **105**, 101–109.

Pavuk, D.M. & Wadsworth, A.M. (2013) Longhorned beetle (Coleoptera: Cerambycidae) diversity in a fragmented temperate forest landscape. *F1000Research* **1**, 25.

Peris-Felipo, J.F., Falcó-Garí, J.V. & Jiménez-Peydró, R. (2011) The diversity of Cerambycidae in the protected Mediterranean landscape of the Natural Park of Carrascal de La Font Roja, Spain. *Bulletin of Insectology* **64**, 87–92.

Přikryl, Z.B., Turčani, M. & Horák, J. (2012) Sharing the same space: foraging behaviour of saproxylic beetles in relation to

Downloaded from https://www.cambridge.org/core. IP address: 83.167.225.161, on 09 Jan 2018 at 18:01:36, subject to the Cambridge Core terms of use, available at https://www.cambridge.org/core/terms. https://doi.org/10.1017/S0007485317001304

dietary components of morphologically similar larvae. *Ecological Entomology* **37**, 117–123.

Röder, J., Bässler, C., Brandl, R., Dvořak, L., Floren, A., Goßner, MM., Gruppe, A., Jarzabek-Müller, A., Vojtech, O., Wagner, C. and Müller, J. (2010) Arthropod species richness in the Norway Spruce canopy along an elevation gradient. *Forest Ecology and Management* **259**, 1513–1521.

Rodrigues, A.S.L., Pilgrim, J.D., Lamoreux, J.F., Hoffmann, M. & Brooks, T.M. (2006) The value of the IUCN Red List for conservation. *Trends in Ecology & Evolution* **21**, 71–76.

Sebek, P., Barnouin, T., Brin, A., Brustel, H., Dufrêne, M., Gosselin, F., Meriguet, B., Micas, L., Noblecourt, T., Rose, O., Velle, L. & Bouget, C. (2012) A test for assessment of saproxylic beetle biodiversity using subsets of 'monitoring species'. *Ecological Indicators* **20**, 304–315.

Seibold, S., Brandl, R., Buse, J., Hothorn, T., Schmidl, J., Thorn, S. & Müller, J. (2015) Association of extinction risk of saproxylic beetles with ecological degradation of forests in Europe. *Conservation Biology* **29**(2), 382–390.

Sláma, E.F. (1998) *Cerambycidae of the Czech and Slovak Republics (Beetles-Coleoptera)*. Milan Sláma, Krhanice.

Tews, J., Brose, U., Grimm, V., Tielbörger, K., Wichmann, M. C., Schwager, M. & Jeltsch, F. (2004) Animal species diversity driven by habitat heterogeneity/diversity: the importance of keystone structures. *Journal of Biogeography* **31**, 79–92.

Vanha-Majamaa, I. & Jalonen, J. (2001) Green tree retention in Fennoscandian forestry. *Scandinavian Journal of Forest Research* **16**, 79–90.

Véle, A., Holuša, J. & Horák, J. (2016) Ant abundance increases with clearing size. *Journal of Forest Research* **21**, 110–114.

Vicena, I., Pařez, J. & Konopka, J. (1979) *Ochrana Lesa Proti Polomům*. SZN, Praha.

Vodka, S., Konvicka, M. & Cizek, L. (2009) Habitat preferences of oak-feeding xylophagous beetles in a temperate woodland: implications for forest history and management. *Journal of Insect Conservation* **13**(5), 553–562.

Webb, A., Buddle, C.M., Drapeau, P. & Saint-Germain, M. (2008) Use of remnant boreal forest habitats by saproxylic beetle assemblages in even-aged managed landscapes. *Biological Conservation* **141**(3), 815–826.

Wermelinger, B., Flückiger, P.F., Obrist, M.K. & Duelli, P. (2007) Horizontal and vertical distribution of saproxylic beetles (Col., Buprestidae, Cerambycidae, Scolytinae) across sections of forest edges. *Journal of Applied Entomology* **131**, 104–114.

Winter, S. & Möller, G.C. (2008) Microhabitats in lowland beech forests as monitoring tool for nature conservation. *Forest Ecology and Management* **255**(3), 1251–1261.

Yasuhiro, K., Hirofumi, M. & Kihachiro, K. (2004) Effects of topographic heterogeneity on tree species richness and stand dynamics in a subtropical forest in Okinawa Island, southern Japan. *Journal of Ecology* **92**, 230–240.

Downloaded from https://www.cambridge.org/core. IP address: 83.167.225.161, on 09 Jan 2018 at 18:01:36, subject to the Cambridge Core terms of use, available at https://www.cambridge.org/core/terms. https://doi.org/10.1017/S0007485317001304

5.2 Půdní kovaříci lesních porostů místně původní a nepůvodní dřevinné skladby

The influence of mature oak stands and spruce plantations on soil-dwelling click beetles in lowland plantation forests

Tereza Loskotová, Jakub Horák

2016

PeerJ, 4: e1568

Publikováno

PeerJ

The influence of mature oak stands and spruce plantations on soil-dwelling click beetles in lowland plantation forests

Tereza Loskotová and Jakub Horák

Department of Forest Protection and Entomology, Czech University of Life Sciences Prague, Prague, Czech Republic

ABSTRACT

Most European forests have been converted into forest plantations that are managed for timber production. The main goal of this paper was to determine the difference between mature native sessile oak (*Quercus petraea*) stands and non-indigenous Norway spruce (*Picea abies*) plantations, with respect to communities of *Athous* click beetles in approximately 6,500 ha of lowland plantation forest area in the Czech Republic. *Athous subfuscus* was the most abundant and widespread species, followed by *A. zebei* and *A. haemorrhoidalis*, while *A. vittatus* was considered rare. Spatial analysis of environmental variables inside studied patches showed that the species composition of *Athous* beetles best responded to a 20 m radius surrounding traps. The species' responses to the environment showed that *A. vittatus* and *A. haemorrhoidalis* preferred oak stands, while *A. zebei* and *A. subfuscus* were associated with spruce plantations. In addition, oak stands showed higher diversity of beetle communities. The studied species are important for their ecosystem services (e.g. predation on pests or bioturbation) and seem to tolerate certain degrees of human disturbances, which is especially beneficial for forest plantations managed for timber production.

Subjects Biodiversity, Ecology, Entomology, Soil science
Keywords *Athous*, Bioturbation, Sessile oak (*Quercus petraea*), Spatial partitioning, Patch level, Elateridae, Norway spruce (*Picea abies*)

Submitted 29 September 2015
Accepted 15 December 2015
Published 12 January 2016

Corresponding author
Jakub Horák,
jakub.sruby@gmail.com

Academic editor
Dezene Huber

Additional Information and Declarations can be found on page 12

DOI 10.7717/peerj.1568

Copyright
2016 Loskotová & Horák

Distributed under
Creative Commons CC-BY 4.0

OPEN ACCESS

INTRODUCTION

Forests are biologically diverse ecosystems, representing some of the richest biological areas on Earth (*Lindenmayer et al., 2002*; *Wesolowski, 2005*). While many species thrive, some forest organisms are threatened as a result of deforestation, fragmentation, change in tree species composition, climate change and other stressors like fire suppression (*Carnus et al., 2006*).

Semi-natural forests are rare in Europe (*Wesolowski, 2005*). Most forests have been cleared and converted into agricultural land or into regularly cut forest plantations (*Horák, Chobot & Horakova, 2012*). Many of the broadleaved forests of lowland Europe were replaced by coniferous stands (*Carnus et al., 2006*). Large-scale intensive forestry has led to a shift in the quality of forest habitats, which has influenced the diversity of forest organisms (*Brockerhoff et al., 2008*). However, managed forests can still have a high ecological value (*Bauhus, van der Meer & Kanninen, 2010*) particularly compared to intensively managed agriculture land.

How to cite this article Loskotová and Horák (2016), The influence of mature oak stands and spruce plantations on soil-dwelling click beetles in lowland plantation forests. **PeerJ 4:e1568; DOI 10.7717/peerj.1568**

The distribution of forest organisms in fragmented landscapes is influenced by structural characteristics of the forest, such as patch quality, configuration or history (*Collinge, 2009*; *Horák & Rebl, 2013*). While quality and the spatial aspects of forest fragmentation (i.e. isolation) have received much attention recently (e.g. *Mason & Zapponi, 2015*), the temporal dimension of habitat fragmentation (*Brunet, 1993*; *Horák, Chobot & Horakova, 2012*)–e.g. through the long-term dominance of native tree species (*Carnus et al., 2006*)–has been less often the focus of attention.

The occurrence of many forest organisms is assumed to be exclusively or largely restricted to forests with geographic habitat continuity–e.g. the presence of matured and over-matured native broadleaved tree stands in lowlands (*Peterken, 1974*; *Brunet, 1993*), while some other species have good dispersal abilities and are able to spread together within forests of suitable tree composition (e.g. Norway spruce associates) when they are planting or spreading (*Roder et al., 2010*).

The click beetles, Elateridae, are one of the most ecologically diverse families of beetles (*Leseigneur, 1972*; *Laibner, 2000*; *Johnson, 2002*). Adults are active in the afternoon and evening and some can be effectively collected using window traps (*Horák & Rebl, 2013*). Click beetles from the genus *Athous* Eschscholtz are known for their beneficial function of bioturbation and predation on the larvae of Hymenopteran and Lepidopteran pests (*Laibner, 2000*). The adults occasionally feed on buds, leaves and below-ground parts of crop (*Douglas, 2011*), although the damage is insignificant in central Europe (*Laibner, 2000*). Most observation records of adults are from herbs, shrubs or lower branches, and the development of larvae takes years (*Laibner, 2000*; *Johnson, 2002*).

Recently, five *Athous* species have been reported from the Czech Republic (*Dusanek & Mertlik, 2012*)–namely, *Athous haemorrhoidalis* (Fabricius, 1801), *A. subfuscus* (Müller, 1767), *A. vittatus* (Fabricius, 1792), *A. zebei* (Bach, 1854) and *A. bicolor* (Goeze, 1777). *Athous haemorrhoidalis* is widely distributed from lowlands to mountains, preferring open park landscapes, abandoned agricultural and urban areas, and grasslands (*Laibner, 2000*). *Athous subfuscus* is widely distributed in all types of forests, especially in clear-cuts and adjacent sites (*Laibner, 2000*). *Athous vittatus* and *A. bicolor* are indicated to prefer close to natural open canopy broadleaved woodlands with lower altitudes and *A. zebei* is indicated to prefer coniferous woodlands at higher altitudes (*Laibner, 2000*). *Athous haemorrhoidalis* and *A. vittatus* both have larvae that dwell in the sun-warmed soils and feed on dead invertebrates. *Athous subfuscus* and *A. zebei* larvae are predaceous (*Laibner, 2000*). They dwell in the soils and litter of shaded woodlands, especially under mosses. The fifth species distributed in the Czech Republic, *A. bicolor*, is indicated to be relatively widespread (*Laibner, 2000*), although to our knowledge, the trapping success of this species is very low, with the species only having been trapped in semi-natural woodlands (*Horák & Rebl, 2013*). Its ecological requirements are quite similar to those of *A. vittatus* (*Laibner, 2000*).

Aims

Our prediction was that stands with planted non-indigenous trees influence the *Athous* click beetles in lowland plantation forest areas due to their known habitat requirements. Thus, the general goal of this study was to explore the influence of mature native sessile

oak (*Quercus petraea*) stands and non-indigenous Norway spruce (*Picea abies*) plantations on studied click beetles. More specifically, we explored: (i) the response of the studied community to the forest environment at the most suitable patch level through spatial partitioning and (ii) the individual *Athous* species' responses to the environment.

MATERIAL AND METHODS

Study group

The genus *Athous* is poorly studied group of click beetles (*Roberts, 1919*; *Wolters, 1989*). In spite of this fact, they are mentioned as both potential pests (feeding on buds and leaves) and as beneficial organisms (predation and bioturbation) (*Laibner, 2000*). They, furthermore, could be the dominant part of the community of soil-dwelling organisms in forests. Their study could bring us important information on how forest organisms could be affected by alteration of tree species composition–mainly due to changes in vegetation structure caused by different litter decomposition effects of conifer vs. broadleaved and native vs. non-indigenous trees. Regarding their response to the forest environment, the species composition and individual species population densities of genus *Athous* were studied as dependent variables.

Study area

The study woodland area of nearly 6,500 ha was situated in a spatially continuous area of the east-Bohemian woodlands, between the towns of Choceň and Holice (Pardubice Region, Czech Republic; Fig. 1). According to *Neuhauselova (2001)*, a potential vegetation of forests in the area consists of oak-hornbeam forests mixed with European beech (*Fagus sylvatica*) forests with a scattered distribution of silver fir (*Abies alba*) and some oak forests with Scots pine (*Pinus sylvestris*). The historical distribution and abundance of Scots pine is unclear, although it has been recently found to dominate the area due to its commercial value (e.g. *Cienciala et al., 2006*). The former natural distribution of European beech in the area is uncertain and today, this tree is restricted to the slopes close to the Tichá Orlice River in the east. The European hornbeam (*Carpinus betulus*) is presently the only admixed tree species. Of the broadleaved trees, only sessile oak (*Quercus petraea*) now covers relatively large areas. A large number of forest stands have been planted over more than two centuries using non-indigenous Norway spruce (*Picea abies*).

Site selection

Mature stands (i.e. more than 80 years old) dominated by sessile oak or Norway spruce that had more than 1 ha in total area were studied over the whole study area. Sessile oak and Norway spruce dominated stands were chosen as they best reflect the recent environmental condition of the forest with respect to its tree species composition in the past. In our study, oak stands represented former continuous vegetation and spruce plantations indicated spatial and temporal discontinuity. Due to possible significant influence of spatial autocorrelation and the effect of tourist beetles from non-forest and highly disturbed areas, their choice was limited to the two another parameters: (i) the minimal distance between sampling points in oak and spruce dominated stands, which

Figure 1 **Location map of study area (black) near Choceň town in the Czech Republic.**

was set to 50 m, (ii) as well as the distance to the woodland edge and/or to clear cut, which was also set to 50 m. This selection enabled us to sample in the 30 sites–i.e. 15 pairs of oak and spruce stands.

Trap description

Crossed-panel window traps were used for this study. We installed one trap per site. Each trap consisted of three transparent plastic panes (one pane 0.4 × 0.5 m and two panes 0.2 × 0.5 m), a protective top cover (diameter 0.45 m), and a funnel leading down into a container holding a solution of water and salt with a small amount of detergent to reduce the surface tension of the liquid. This solution preserved the insects but did not attract them (*Horák, 2011*). The height of the center of the trap was approximately 1.3 meters. Traps were fixed using two iron sticks on two opposite sides and they were positioned at the centers of the stands (Fig. 2). All of the traps were activated at the beginning of March and deactivated at the end of September, 2011, resulting in eight sampling efforts (25.3., 25.4., 20.5., 10.6., 5.7., 30.7., 25.8. and 20.9.). Thus, each trap was working for a period of 179 days (i.e., 5,370 days for our trapping design). We assumed that every individual had an equal probability of being captured.

Environmental variables

The main focus was on environmental variables (as independent variables) at the circular patch scales surrounding each trap, which potentially best described requirements of the

Figure 2 A window trap used to capture *Athous* click beetles (Elateridae) in lowland plantation forest area.

studied group within the studied plantation forests (Table 1). All of the studied variables, except for canopy openness (measured in the viewing angle of 180°), were measured as a percentage of coverage of a circle with a radius of 10 meters (314 m^2) and then in those with twice the radius of the previous samples–i.e. 20 (1,256 m^2) and 40 (5,024 m^2) meters (Table 1).

Canopy openness, as an expression of the light conditions of the study site, was measured using a Nikon COOLPIX 995 camera with a Nikon FC-E8 Fisheye converter. Each photograph was taken at the top of the trap, approximately 1.55 m above ground. All photographs were then evaluated using Gap Light Analyzer 2.0.

Total representation (i.e., % of tree species in the patch) of mature sessile oak in the tree species composition of the overstory was measured as a reflection of the maintenance of the former vegetation. The representation of mature Norway spruce was measured as a reflection of the historical anthropogenic disturbance of the stand. The representation of other deciduous and coniferous trees was also measured. The conditions in the understory were measured, with focus placed on the total coverage of shrubby vegetation, vascular plants, bare soil and mosses (Table 1).

Statistical analyses

Due to limited number of traps used (based on criteria mentioned in the Site selection section), sufficiency of number of traps used for statistical power to detect an effect (i.e. trapping success) was assessed using EstimateS 8.2. Sample-based

Table 1 Range of habitat variable variation between sites at the lowland plantation forest area. Descriptive statistics of percentage values of the studied variables are shown. Canopy openness represents openness of tree canopy cover above every trap. Oak and spruce represent their percentage of tree species composition. Plants, mosses and shrubs represent percentage of cover at the understory level. Except for canopy openness, all other variables were measured at patches of 10, 20 and 40 m radius surrounding the traps. Other coniferous and deciduous trees and bare soil were excluded because of multi-collinearity.

Predictor	Radius (m)	Mean ± S.E. (%)	Min-Max (%)
Canopy openness		9.44 ± 0.36	6.74–14.46
Oak	10	44.60 ± 8.22	0–100
Spruce		42.17 ± 7.99	0–100
Plants		44.60 ± 7.23	0–100
Mosses		8.67 ± 3.22	0–60
Shrubs		4.10 ± 1.99	0–45
Oak	20	43.23 ± 7.56	0–95
Spruce		38.87 ± 7.07	0–100
Plants		47.07 ± 6.39	0–100
Mosses		8.10 ± 2.95	0–60
Shrubs		5.13 ± 1.89	0–40
Oak	40	38.77 ± 6.58	0–95
Spruce		38.83 ± 5.98	0–90
Plants		48.30 ± 5.61	10–100
Mosses		9.47 ± 3.37	0–75
Shrubs		5.73 ± 1.90	0–40

rarefaction (Mao Tau function with 95% confidence intervals) and the Chao estimation functions were computed, with the number of randomizations set at 1,000.

Principal components analysis (PCA) of species composition of the study group of *Athous* click beetles regarding the site character was computed in CANOCO 4.5 (*ter Braak & Smilauer, 2002*) for the analysis of discrimination between the samples, and then was visualized in CanoDraw 4.14 (*ter Braak & Smilauer, 2002*).

Redundancy analysis (RDA) of species composition, as a dependent variable, was computed with 9,999 unrestricted permutations under the full model in CANOCO. All environmental variables with a variance inflation factor (VIF) higher than ten were first excluded from the final analyses due to multi-collinearity (Table 1). Control for possible influence of spatial autocorrelation was included as the co-variable–i.e. coordinates and their crossed and square products (x, y, xy, x^2, y^2; e.g. *Horák, 2013*). Spatial partitioning of the studied patches helped with the selection of the best spatial extent (i.e. radii of 10, 20 or 40 m) of the analyses of response of the species composition of *Athous* click beetles to the studied environmental variables (*Horák et al., 2013*). The final choice of patch space for analyses was based on the highest variance explained by canonical axes, as derived from RDA.

Individual species' response to the environmental variables at the previously selected most suitable patch area was computed in the same way, as previously described with regards to RDA, and was visualized in CanoDraw using species-environmental and

Table 2 Presence and abundance of *Athous* species at study sites. Descriptive statistics of the studied species trapping success, their abundance and species richness in lowland plantation forest area.

Name	Sites	Individuals	Mean ± S.E.	Min-Max
A. haemorrhoidalis	22	194	7.07 ± 1.73	0–42
A. subfuscus	30	942	35.60 ± 4.62	2–110
A. vittatus	5	21	0.70 ± 0.43	0–12
A. zebei	25	248	8.57 ± 1.60	0–29
Individuals/site			51.93 ± 4.90	6–126
Species/site			2.70 ± 0.11	2–4

Shannon diversity-based data attribute-environmental biplots. The variance explained by the studied environmental variables and its significance was computed in CANOCO with 9,999 unrestricted permutations under the full model.

Generalized linear models (GLM) were computed in CanoDraw, with model selection based on Akaike information criterion (AIC) statistics and with Gaussian distribution for response of total species composition to individual environmental variables, while Poisson distribution was used for individual species data in the same way.

RESULTS

Four of the five *Athous* species reported from the Czech Republic (*Dusanek & Mertlik, 2012*) were trapped. *Athous subfuscus* was the most abundant and widespread species, followed by *A. zebei* and *A. haemorrhoidalis*, while *A. vittatus* was collected rarely, at only five sites (Table 2).

The use of thirty traps in our study was enough, and the use of twenty traps was found to be sufficient in similar studies–namely, observed species richness reached the asymptote at 19 traps (±1 C.I. 95%). Chao 1 and Chao 2 estimators indicated sufficiency at 17 traps.

There was a difference between the beetle communities of oak- and spruce-dominated stands. It explained nearly 82% of variance of the data in PCA, with only three sites overlapping on the first axis (Fig. 3).

The response of species composition to the environmental variables was the best at a 20 meters radius (1,256 m^2 area) of the surrounding forest patch (Fig. 4). All axes for the 20 m radius together explained nearly 65% of the data variance. The worst response was at the longest radius of 40 meters, which did not exceed 60% of the explained variance. This also indicated that a selected distance of 50 meters (see the Material and Methods section) for possible overlapping among traps was sufficient.

Species responses to the environmental variables at a 20-meter radius (Fig. 5A) showed that there were two species groups that were clearly discriminated on the first axis of RDA. *Athous vittatus* and *A. haemorrhoidalis* were on the left side of the diagram, preferring oak stands, while *A. zebei* and *A. subfuscus* were distributed on the right side of the biplot, with association to the spruce plantations. Samples in oak-dominated stands showed higher diversity (Fig. 5B). This is also illustrated by the negative t value of the first axis ($t = -0.41$), derived from significant GLM ($F = 7.06$; $P < 0.01$).

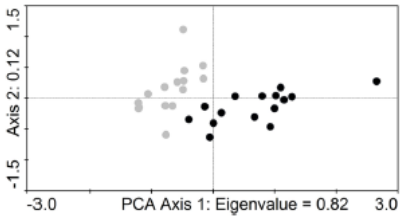


Figure 3 Sample based scatter-plot of species composition of soil-dwelling click beetles. Results as derived from principal components analysis (PCA) illustrating the discrimination between the samples in stands dominated by sessile oak (grey dots) and Norway spruce plantations (black dots) in the lowland plantation forest area.

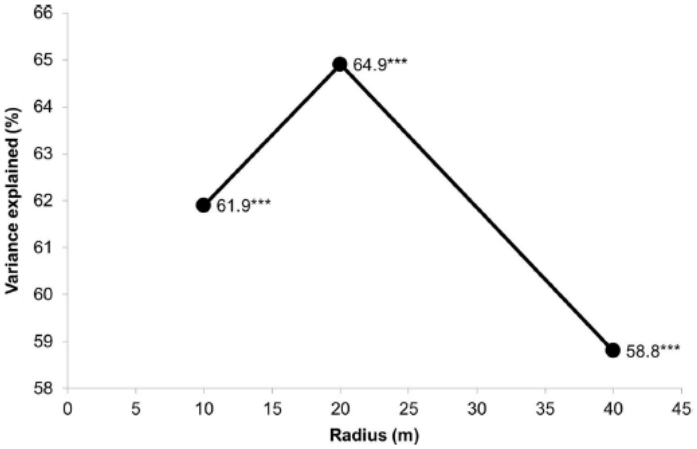


Figure 4 Results of spatial partitioning using variance explained by all canonical axes as derived from redundancy analyses (RDA). Species composition of *Athous* click beetles was dependent variable, and environmental independent variables were analyzed in a particular radius of surrounding patch in the lowland plantation forest area. Spatial terms (x, y, xy, x^2 and y^2) were included as co-predictors (*** is for $P < 0.001$).

In relation to the studied beetle species composition, the percentage of spruce and oak in tree species composition at a radius of 20 meters surrounding the traps was significant and revealed the highest shared variance. From the variables at the understory level, coverage of mosses, together with shrubs, influenced the composition of studied beetles much more than did the coverage of plants, which showed an effect that was the lowest regarding the shared explained variance (Table 3). The shared variance explained by canopy openness with respect to the species composition of *Athous* click beetles was significant and was close to 25% (Table 3).

Individual species' responses (Table 4) showed that *A. haemorrhoidalis* and *A. vittatus* were positively related to the higher percentage of oak in the tree species composition and were negatively related to spruce, while the response of *A. subfuscus* and *A. zebei* was the

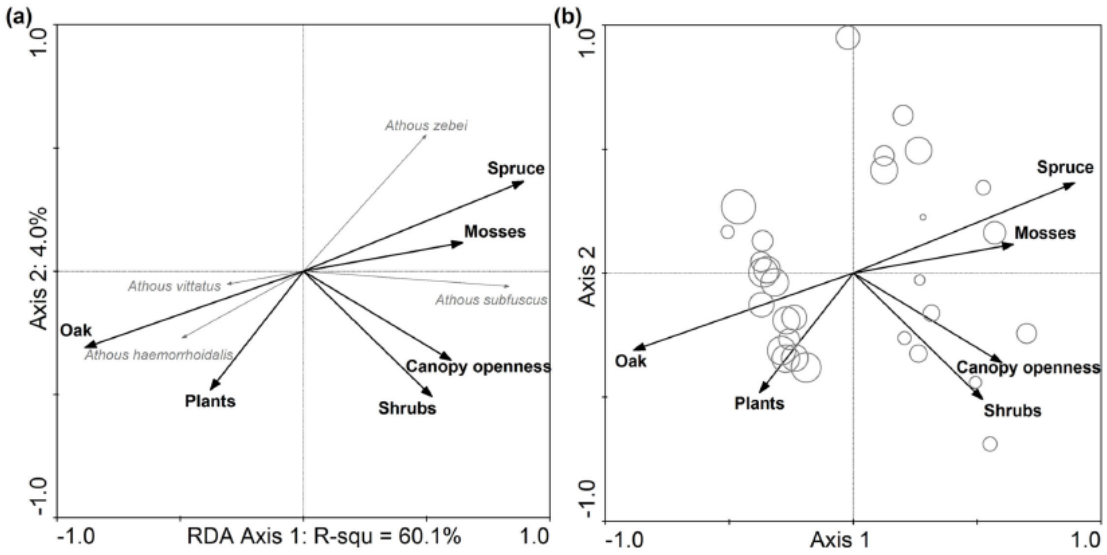


Figure 5 (A) Species-environmental biplot at 20 meters radius as derived from redundancy analyses (RDA) on species composition of soil-dwelling click beetles showing the response of species to environmental variables of the forest patch in the lowland plantation forest area. (B) Shannon diversity based data attribute-environmental biplot showing the diversity of samples. Note that in (A), the response of the species corresponded to the right angle projection of the end of the species arrow to the arrow of the particular studied predictor. The variance explained by each environmental variable and its *P* values is in Table 3. The size of the bubbles in (B) corresponds to the diversity of particular sample.

Table 3 Results of the studied species composition response to the forest patch predictors at a 20-meter radius in the redundancy analysis (RDA), explained in the lowland plantation forest area, sorted by percentage of explained variance. Note that significant *P* values are in bold. Canopy openness represents openness of tree canopy cover above every trap. Oak and spruce represent their percentage of tree species composition. Plants, mosses and shrubs represent percentage of cover at the understory level.

Predictor	Shared variance explained (%)	*F*	*P*
Spruce	50.0	29.04	**<0.001**
Oak	49.0	27.82	**<0.001**
Mosses	27.4	10.13	**<0.001**
Shrubs	24.9	8.84	**<0.01**
Canopy openness	24.1	8.45	**<0.05**
Plants	12.8	3.84	**<0.05**

opposite. Both *A. subfuscus* and *A. vittatus* showed the peak in preference for the tree species composition, with approximately 70% of spruce and oak, respectively. With respect to canopy openness, *A. subfuscus* preferred sun-exposed sites, while *A. vittatus* showed an increase in abundance with the shading of habitats. *Athous subfuscus* responded significantly to the coverage of mosses with the peak occurrence of around 40%, while also

Table 4 Individual *Athous* species responses to the studied environmental predictors at a 20-meter radius in the lowland plantation forest area using GLM with Poisson distribution and selection based on AIC. Note that significant *P* values are in bold. Canopy openness represents openness of the tree canopy cover above every trap. Oak and spruce represent their percentage of tree species composition. Plants, mosses and shrubs represent percentage of cover at the understory level.

Species	Predictor	GLM	Linear response	*F*	*P*	AIC
A. haemorrhoidalis	Oak	linear	+	30.37	**<0.001**	175.0
	Spruce	linear	−	21.82	**<0.001**	201.0
	Canopy openness	quadratic	−	2.21	0.13	330.7
	Mosses	linear	−	3.85	0.06	314.6
	Plants	null	no	–	–	–
	Shrubs	linear	−	4.13	0.05	311.7
A. subfuscus	Oak	quadratic	−	21.59	**<0.001**	267.4
	Spruce	quadratic	+	19.51	**<0.001**	278.9
	Canopy openness	linear	+	7.17	**<0.05**	487.4
	Mosses	quadratic	+	7.12	**<0.01**	433.9
	Plants	linear	−	4.85	**<0.05**	522.1
	Shrubs	linear	+	4.55	**<0.05**	526.8
A. vittatus	Oak	quadratic	+	14.08	**<0.001**	54.6
	Spruce	linear	−	10.24	**<0.01**	74.0
	Canopy openness	linear	−	7.62	**<0.05**	80.1
	Mosses	linear	−	3.08	0.09	98.0
	Plants	linear	+	8.29	**<0.01**	78.3
	Shrubs	quadratic	+	1.66	0.21	105.4
A. zebei	Oak	linear	−	17.79	**<0.001**	179.4
	Spruce	linear	+	24.38	**<0.001**	155.9
	Canopy openness	null	no	–	–	–
	Mosses	linear	+	3.07	0.09	268.6
	Plants	linear	−	15.65	**<0.001**	198.4
	Shrubs	null	no	–	–	–

responding to the increasing coverage of shrubs. *Athous subfuscus* and *A. zebei* were negatively affected by the increasing coverage of the herb layer and the response of *A. vittatus* was slightly positive.

DISCUSSION

Our results can be summarized that the studied click beetles best responded to the environment at the middle selected patch area–i.e. with a 20 meters radius, and that dominant tree species in the patch were the most important with regards to the discrimination of studied beetle communities.

Studied click beetles best responded to the environment at the middle selected distance of a 20-meter radius surrounding the sampling site. This indicates the scales at which beetles with similar requirements are searching for suitable habitats. Even though the adults of most *Athous* species are known to be good dispersers compared to other beetles

(*Laibner, 2000*; *Johnson, 2002*), the studies on beetle dispersal abilities have indicated that most beetle flight events are over shorter distances than previously predicted (*Drag et al., 2011*), even in pest species (*Mercader et al., 2009*)–i.e., on average, to one hundred meters. Nevertheless, populations of several insect taxa are known to release macropterous or highly dispersive individuals during times of high population densities (*Kocarek et al., 2013*). Thus, this surprisingly (and most probably) illustrates a relatively sedentary response to the environment in *Athous* beetles regarding the response to the patch of 20 m radius.

The study species were relatively clearly discriminated with respect to their relationships with the dominant tree species. Two necrophagous species (*Athous haemorrhoidalis* and *A. vittatus*) preferred oak stands and avoided spruce plantations, while two predators (*A. subfuscus* and *A. zebei*) showed the opposite response. The presence of two predaceous species in Norway spruce plantations is thus important and beneficial from the management point of view because of the higher vulnerability to environmental disturbances and potentially higher pest densities in soil of plantation forests of non-indigenous trees. The results also indicate that Norway spruce, as an autochthonous tree for the mountainous areas of the Central Europe, is also able to promote its habitat associates in areas of lower altitudes, which has been recently indicated (*Roder et al., 2010*).

The results showed that most of the studied species are able to reach high levels of abundance in mature stands within the plantation forests. Only *A. vittatus* was rather rare and was most abundant in relatively artificially undisturbed and mostly over-matured oak-dominated stands (based on our observation). This species preferred stands where oak accounted for between 60–80% of the tree species composition and with higher coverage of the herb layer in the understory. *Athous vittatus* is also known to be associated with sun-exposed woodlands (*Laibner, 2000*), although the results showed a relatively surprising association with closed canopy stands.

A relatively high abundance of *A. zebei* may be considered surprising because this species is indicated as being to be associated with mountainous and partly sub-mountainous woodland areas of central Europe (*Laibner, 2000*). Its non-response to canopy openness is also surprising because *A. zebei* is known for its preference for shaded coniferous woodlands. On the other hand, it showed a negative relationship with plant cover at the understory, which could be the result of more opened canopy cover.

Athous subfuscus seemed to prefer sun-exposed sites in spruce dominated stands with mosses and shrubs at the understory level. Its high level of abundance and preference for spruce dominated stands correspond with recent data (*Laibner, 2000*; *Kula, 2010*).

Athous haemorrhoidalis was not associated with any patch parameter other than the main tree species in species composition. This may be considered surprising, however, since it can also be frequently found in agricultural landscapes (*Laibner, 2000*).

CONCLUSIONS

To the best of our knowledge, this is the first statistical evidence of the soil click beetle requirements within plantation forests, which provides some new or contrasting results with respect to the published evidence of distribution of these soil-dwelling taxa.

Some species from the genus *Athous* may reach relatively high levels of abundance in mature commercial stands and also those with a high proportion of non-indigenous Norway spruce plantations. Even though they are good dispersers, their response to the environment was over a relatively short patch radius and rapidly decreased with increasing study patch area.

Most of the studied species are rather beneficial organisms. Some of their larvae are predaceous on pests, which may contribute to the higher stability of Norway spruce plantations. Necrophagous larvae may contribute to the process of bioturbation, which is beneficial for nutrition availability or seed regeneration of the mature stands studied (e.g. *Scheu, 1987*). Thus, their levels of high abundance, and probable higher resistance to anthropogenic forest alterations, seem to be beneficial for commercially harvested woodland landscapes.

ACKNOWLEDGEMENTS

We would like to thank J. Pavlíček for help with determinations, J. and J. Brestovanský jr. for their help with sample collection and trap deactivation, H. Kaňková for help with trap activation, an anonymous tractor driver from Prochody who helped greatly with our small car accident during trap activation, and D. Romportl for the help with canopy samplings. Special thanks are given for the support of all of the forest landowners and managers, in alphabetical order, K. Beznoska (Lesy ČR), B. Machata (Městské lesy Vysoké Mýto), J. Marek (Městské lesy Choceň) and P. Rolc (Hospodářská a lesní správa Bubna), as well as their staff. L. Bourdon and A. Shardell corrected English.

ADDITIONAL INFORMATION AND DECLARATIONS

Funding

This study was supported by CIGA ČZU 20144302 (Managed forests in lowlands and their potential from their perspective of two distinct taxa–beetles and birds), and grant NAZV KUS QJ1520197 (ENvironmental REsistance of stable FOrest stands fulfilling the non-wood-producing roles). The funders had no role in study design, data collection and analysis, decision to publish, or preparation of the manuscript.

Grant Disclosures

The following grant information was disclosed by the authors:
CIGA ČZU: 20144302.
NAZV KUS: QJ1520197.

Competing Interests

The authors declare that they have no competing interests.

Author Contributions

- Tereza Loskotová performed the experiments, contributed reagents/materials/analysis tools, wrote the paper, prepared figures and/or tables, reviewed drafts of the paper.

- Jakub Horák conceived and designed the experiments, analyzed the data, contributed reagents/materials/analysis tools, wrote the paper, prepared figures and/or tables, reviewed drafts of the paper.

Data Deposition

The following information was supplied regarding data availability:

The raw data is supplied in the Supplemental Information.

Supplemental Information

Supplemental information for this article can be found online at http://dx.doi.org/10.7717/peerj.1568#supplemental-information.

REFERENCES

Bauhus J, van der Meer P, Kanninen M. 2010. *Ecosystem goods and services from plantation forests.* London: Earthscan.

Brockerhoff EG, Jactel H, Parrotta JA, Quine CP, Sayer J. 2008. Plantation forests and biodiversity: Oxymoron or opportunity? *Biodiversity Conservation* **17**(5):925–951 DOI 10.1007/s10531-008-9380-x.

Brunet J. 1993. Environmental and historical factors limiting the distribution of rare forest grasses in South Sweden. *Forest Ecology and Management* **61**(3-4):263–275 DOI 10.1016/0378-1127(93)90206-3.

Carnus JM, Parrotta J, Brockerhoff E, Arbez M, Jactel H, Kremer A, Walters B. 2006. Planted forests and biodiversity. *Journal of Forestry* **104**:65–77.

Cienciala E, Cerny M, Tatarinov F, Apltauer J, Exnerova Z. 2006. Biomass functions applicable to Scots pine. *Trees* **20**(4):483–495 DOI 10.1007/s00468-006-0064-4.

Collinge SK. 2009. *Ecology of fragmented landscapes.* Baltimore: The Johns Hopkins University Press.

Douglas H. 2011. New records of European wireworm pests and other click beetles (Coleoptera: Elateridae) in Canada and USA. *Journal of the Entomological Society of Ontario* **142**:11–17.

Drag L, Hauck D, Pokluda P, Zimmermann K, Cizek L. 2011. Demography and dispersal ability of a threatened saproxylic beetle: A mark-recapture study of the Rosalia Longicorn (*Rosalia alpina*). *PLoS ONE* **6**(6):e21345 DOI 10.1371/journal.pone.0021345.

Dusanek V, Mertlik J. 2012. Elateridae. Click beetles of the Palearctic region. *Available at http://www.elateridae.com* (accessed 13 December 2012).

Horák J. 2011. Response of saproxylic beetles to tree species composition in a secondary urban forest area. *Urban Forestry & Urban Greening* **10**(3):213–222 DOI 10.1016/j.ufug.2011.04.002.

Horák J. 2013. Effect of site level environmental variables, spatial autocorrelation and sampling intensity on arthropod communities in an ancient temperate lowland woodland area. *PLoS ONE* **8**(12):e81541 DOI 10.1371/journal.pone.0081541.

Horák J, Chobot K, Horakova J. 2012. Hanging on by the tips of the tarsi: Review of the plight of critically endangered saproxylic beetle in European forests. *Journal for Nature Conservation* **20**(2):101–108 DOI 10.1016/j.jnc.2011.09.002.

Horák J, Peltanova A, Podavkova A, Safarova L, Bogusch P, Romportl D, Zasadil P. 2013. Biodiversity responses to land use in traditional fruit orchards of a rural agricultural landscape. *Agriculture, Ecosystems & Environment* **178**:71–77 DOI 10.1016/j.agee.2013.06.020.

Horák J, Rebl K. 2013. The species richness of click beetles in ancient pasture woodland benefits from a high level of sun exposure. *Journal of Insect Conservation* **17(2)**:307–318 DOI 10.1007/s10841-012-9511-2.

Johnson PJ. 2002. Family Elateridae Leach 1815. In: Arnett RH, Thomas MC, Skelley PE, Frank JH, eds. *American beetles. Polyphaga: Scarabeoidea through Curculionoidea.* Boca Raton: CRC Press, 160–173.

Kocarek P, Holusa J, Vlk R, Marhoul P. 2013. *Rovnokřídlí České republiky (Insecta: Orthoptera).* Praha: Academia.

Kula E. 2010. Revitalization liming and the response of soil fauna. *Acta Universitatis Agriculturae et Silviculturae Mendelianae Brunensis* **15(4)**:149–158 DOI 10.11118/actaun201058040149.

Laibner S. 2000. *Elateridae of the Czech and Slovak Republics.* Zlín: Kabourek.

Leseigneur L. 1972. Coleopteres Elateridae de la fauna de France continentale el de Corse. *Bulletin mensuel de la Société linnéenne de Lyon* **41**:5–379.

Lindenmayer DB, Cunningham RB, Donelly CF, Lesslie R. 2002. On the use of landscape surrogates as ecological indicators in fragmented forests. *Forest Ecology and Management* **159(3)**:203–216 DOI 10.1016/S0378-1127(01)00433-9.

Mason F, Zapponi L. 2015. The forest biodiversity artery: Towards forest management for saproxylic conservation. *iForest* **ifor1657-008**:e1–e12 DOI 10.3832/ifor1657-008.

Mercader RJ, Siegert NW, Liebhold AM, McCullough DG. 2009. Dispersal of the emerald ash borer, *Agrilus planipennis*, in newly colonized sites. *Agricultural and Forest Entomology* **11(4)**:421–424 DOI 10.1111/j.1461-9563.2009.00451.x.

Neuhauselova Z. 2001. *Map of potential natural vegetation of the Czech Republic.* Praha: Academia.

Peterken GF. 1974. A method for assessing woodland flora for conservation using indicator species. *Biological Conservation* **6(4)**:239–245 DOI 10.1016/0006-3207(74)90001-9.

Roberts AE. 1919. On the life history of "Wire Worms" of the genus *Agriotes*, Esch., with some notes on that of *Athous haemorrhoidalis*, F.: Part I. *Annals of Applied Biology* **6(2)**:116–135 DOI 10.1111/j.1744-7348.1919.tb06462.x.

Roder J, Bassler C, Brandl R, Dvorak L, Floren A, Gruppe A, Goßner M, Jarzabek-Muller A, Vojtech O, Wagner C, Muller J. 2010. Arthropod species richness in the Norway Spruce canopy along an elevation gradient. *Forest Ecology and Management* **259(8)**: 1513–1521 DOI 10.1016/j.foreco.2010.01.027.

Scheu S. 1987. Microbial activity and nutrient dynamics in earthworm casts (Lumbricidae). *Biology and Fertility of Soils* **5(3)**:230–234 DOI 10.1007/BF00256906.

ter Braak CJF, Smilauer P. 2002. *CANOCO reference manual and CanoDraw for Windows user's guide: Software for Canonical Community Ordination.* version 4.5. Ithaca: Microcomputer Power.

Wesolowski T. 2005. Virtual conservation: How the European Union is turning a blind eye to its vanishing primeval forests. *Conservation Biology* **19(5)**:1349–1358 DOI 10.1111/j.1523-1739.2005.00265.x.

Wolters V. 1989. The influence of omnivorous elaterid larvae on the microbial carbon cycle in different forest soils. *Oecologia* **80(3)**:405–413 DOI 10.1007/BF00379044.

5.3 Preference kovaříků vůči lesnímu prostředí na druhové úrovni

Green deserts?: Biodiversity patterns in forest plantations

Jakub Horák, Tereza Brestovanská, Strahinja Mladenović, Jiří Kout, Petr Bogusch, Josef P. Halda, Petr Zasadil

2019

Forest Ecology and Management, 433, 343-348

Publikováno

Forest Ecology and Management 433 (2019) 343–348

Contents lists available at ScienceDirect

Forest Ecology and Management

journal homepage: www.elsevier.com/locate/foreco

Green desert?: Biodiversity patterns in forest plantations

Jakub Horák[a,*], Tereza Brestovanská[a], Strahinja Mladenović[a], Jiří Kout[b], Petr Bogusch[c], Josef P. Halda[c], Petr Zasadil[d]

[a] Czech University of Life Sciences Prague, Faculty of Forestry and Wood Sciences, Department of Forest Protection and Entomology, Kamycka 1176, CZ-165 00 Prague, Czech Republic
[b] University of West Bohemia, Faculty of Education, Department of Biology, Geosciences and Environmental Education, Klatovska 51, CZ-306 19 Plzen, Czech Republic
[c] University of Hradec Kralove, Faculty of Science, Department of Biology, Rokitanskeho 62, CZ-500 03 Hradec Kralove, Czech Republic
[d] Czech University of Life Sciences Prague, Faculty of Environmental Sciences, Department of Ecology, Kamycka 1176, CZ-165 00 Prague, Czech Republic

ARTICLE INFO

Keywords:
Biological desert
Forest management
Native vegetation
Multi-taxa approach
Nonnative tree
Threatened species

ABSTRACT

Forest plantations represent a globally important land use, and their growth is expected to triple by the end of the century. Therefore, they could represent an important habitat remnant to support the survival of species. We measured the impact of forest plantations on biodiversity with a focus on eight groups of biota including saproxylic and ground mycorrhizal fungi, lichens, herbs together with shrubs, tree seedlings, aculeate hymenopterans, beetles and birds, in patches with formerly continuous vegetation dominated by native oak and in patches in spruce plantations (reflecting spatiotemporal discontinuity) in the East-Bohemian woodlands of the Czech Republic.

We found that species richness and numbers of obligate species were higher in native than in nonnative forests, but there was no significant difference in red-listed species. Nevertheless, the species of three of the eight studied groups profited from increasing proportion of spruce in the tree composition; only beetles and birds were negatively affected.

The results revealed more highly contrasting and often complex responses among the groups than what might be expected theoretically. The first key issue in the management of plantation forests in terms of biodiversity is the partial retention and restoration of islands of native vegetation. The second issue is that the impact of a nonnative tree species is not always negative.

1. Introduction

The conservation and maintenance of biodiverse forest ecosystems is a crucial issue worldwide. Importantly, the current global tree plantation area (excluding palm oil plantations) is approximately 7% of the forested area of the world, and this value is expected to grow to more than 20% over the next century (Brockerhoff et al., 2013; Hansen et al., 2013). At least one-quarter of the global commercial plantations consist of nonnative and fast-growing tree species (FAO, 2010). Moreover, natural forests will likely become fragmented and smaller with an accompanying decrease in their native biodiversity (McGill et al., 2015). The maintenance of biodiversity is not only an issue for conservation hot spots; it also applies to the harvested forests of Europe, North America and East Asia (Hansen et al., 2013; Hannah et al., 1995). Many of the old-growth beech and oak forests in central Europe have been transformed into plantations of coniferous trees, but the forest cover area in Europe is constantly increasing. The problem is that the increase in forest cover is mainly attributable to the establishment of commercial plantation forests on former agricultural land (Forest Europe UN & FAO, 2011).

Plantation forests are often characterized by the public, journalists and, frequently, conservation biologists, as "biological deserts" or "green deserts" (Acosta, 2011; Qiu, 2014). Recently, it was estimated that biological deserts constitute 40% worldwide, and this value continues to increase (e.g., Polovina et al., 2008). The alteration of tree species in commercial plantation forests, especially through the introduction of nonnative trees, is predicted to hinder the survival of native organisms. Thus, the biodiversity of these forests is often considered to be very low, and it is claimed that they leave no place for rare or endangered species (Acosta, 2011; Graves, 2015). However, recent studies suggest that plantation forests are not necessarily green deserts (Carnus et al., 2006; Brockerhoff et al., 2008; Graves, 2015).

Indeed, biodiversity in forest plantations is not necessarily low relative to other systems. Changes to spatiotemporal heterogeneity (e.g.,

* Corresponding author.
E-mail address: jakub.sruby@gmail.com (J. Horák).

https://doi.org/10.1016/j.foreco.2018.11.019
Received 4 July 2018; Received in revised form 9 November 2018; Accepted 10 November 2018
0378-1127/ © 2018 Elsevier B.V. All rights reserved.

opening canopies or establishing an even-aged structure matrix) together with natural disturbances in forest plantations (e.g., leaving dead wood materials within the stands) at the landscape scale may help restore forest biodiversity (Lindenmayer et al., 2010; Horak et al., 2014). Leaving natural or seminatural patches within plantations to function as biodiversity islands may also be a useful strategy (As, 1993), and scattered veteran trees can be enormously important for retaining biodiversity (Horák, 2017).

Forest management may affect populations of species directly through logging and indirectly through changes in habitat heterogeneity and prey availability (Brunet et al., 2010). From the perspective of biodiversity, studying taxa with different life characteristics and strategies (Jackson and Fahrig, 2015) appears to be crucial, especially for plantation forests. Even when focusing on a particular taxa, different species require variety of habitat types (Horak et al., 2014), and plantation forests may represent an important habitat remnant to support the survival of such species. Plantation forests, therefore, should also be included in discussions of biodiversity-promoting natural disturbances (Lindenmayer et al., 2010).

We measured the impact of commercial forest plantations on biodiversity with a focus on multiple groups of biota. We used eight groups of organisms with disparate dispersal abilities, taxonomic affiliations and ecological requirements that we organized according to the disparate environmental characteristics that, to the best of our knowledge, reflect the conditions of plantation forests globally.

1.1. Objectives

We were interested in the effects of native vs. nonnative tree species on the biota in plantation forests. Our particular questions were:

(i) Are there differences between native oak stands and nonnative spruce plantations in terms of species richness and the number of obligate and threatened species?
(ii) What is the response of the species composition to the studied environmental variables?
(iii) What is the response of individual species to the studied environmental variables?

2. Materials and methods

2.1. Study area

The studied forests comprised nearly 6500 ha in a spatially continuous area of the East-Bohemian woodlands in the Czech Republic (GPS of centroid: 50.0260N, 16.1260E). In the past, this area was covered by temperate broadleaved forests dominated by sessile oak (*Quercus petraea*), but a large area has been planted for more than two centuries with the fast-growing, nonnative Norway spruce (*Picea abies*) that is only native to the highest mountains in central Europe. The oak stands served as isolated islands and represented the former dominant vegetation in the landscape, whereas the spruce plantations are nonnative trees and represented spatial and temporal discontinuity of former vegetation. In total, thirty mature stands distributed throughout the entire East-Bohemian woodlands were studied using a paired design with the minimal distance between sampling points and the distance from sampling points to the woodland edge set as 50 m.

2.2. Sampling

We used equal-stratified sampling (Hirzel and Guisan, 2002). Eight groups of organisms were selected for this study including two groups of fungi. Saproxylic fungi (i) are strictly associated with dead wood and may be sensitive to logging. Ground mycorrhizal fungi (ii) are relatively well known and mostly symbiotic with particular forest tree species, which mostly restricts them to forest habitat. We also sampled lichens (iii) as specialized and sedentary symbiotic organisms. All the groups of fungi and lichens were collected during early autumn in 2014. We also sampled two groups of vascular plants, the first of which consisted of herbs and shrubs (iv) which were pooled together because forests had relatively few larger shrubs and many of these shrubs were low shrubs, such as Bilberry (*Vaccinium myrtillus*), with requirements similar to those of perennial plants. Herbs and shrubs belong to taxa with medium dispersal abilities. The second group of plants consisted of tree seedlings (v) produced via natural regeneration; the seeds of most forest trees have relatively high dispersal. We primarily studied this group because we predicted that the distribution of tree seedlings in mature stands would only be slightly affected by human disturbances and because seedlings accurately reflect the influence of oak and spruce on the future species composition of the stands. The plants were collected during late summer and early autumn in 2014. Hymenoptera (vi) were studied as invertebrate taxa with relatively good dispersal abilities, and they are also known to exhibit good responses to habitat alterations. Beetles (vii), along with hymenopterans, constitute one of the most species-rich taxa in the world, but their dispersal abilities are predicted to be lower than those of the hymenopterans. Aculeata Hymenoptera (excl. Formicidae) and Coleoptera (excl. Nitidulidae, Anobiidae, Chrysomelidae, Hydrophilidae, Leiodidae, Scirtidae and Throscidae) were collected during the vegetation growing season in 2011 and then identified to the species level. Birds (viii) were sampled as taxa that generally have relatively good dispersal abilities during spring 2014.

All of the studied insects were sampled using standard crossed panel window traps fixed to two iron sticks, which enabled the traps to move in the wind (Loskotová and Horák, 2016). All of the fungi, lichens, plants and birds were sampled within a 40-m radius surrounding the center of the stand (marked by the window trap) via a time-limited survey with 15 min as the limit for sampling (e.g., Horák et al., 2018a). In the case of fungi, lichens and plants, we used direct species observations; birds were also surveyed aurally (Horák et al., 2018a, 2018b).

2.3. Variables

We studied the total number of species. Obligate species were those that were only found in oak or spruce stands. We used obligate species instead of rare or infrequent species, which are more commonly analyzed, because rare species have a high potential to only be tourists. We also analyzed species listed on actual Czech red lists. All of these dependent variables were first analyzed with respect to the dominant tree species (spruce vs. oak). The species composition and individual species responses were then analyzed as a presence/absence matrix, which enabled a better final comparison among the different taxa.

We carefully selected four predictors that described the environmental conditions of the plantation forests. Not all stands were of regular shape, the same area, or pure spruce plantations or oak stands, so we measured (i) the percentage of spruce and oak within a 40-m radius (i.e., a circular patch) of the overstory. Spruce coverage exhibited collinearity with that of the oak (VIF = 2.26), meaning that an increasing amount of spruce reflected a decreasing amount of oak. Thus, the oak coverage was not analyzed further. We then analyzed the influence of spruce in the tree species composition. Additionally, (ii) we counted in detail all stumps less than five years old (reflected by the presence of bark) within a 40-m radius. Because we studied mature plantations of nearly the same age, the stumps had the same relative dimensions, and this predictor reflected the actual management intensity, which simply cannot be found in the management plans (e.g., due to sanitary cuttings). (iii) The third predictor was canopy openness, which reflected the microclimatic and light conditions of the individual patch being studied. Canopy openness was measured under the full foliage using fish-eye photographs from the center of a particular patch. (iv) The last predictor was chosen with respect to the potential edge effect and the effect of deforested land and measured as a percentage of

nonforest area within a 40-m radius.

2.4. Statistical analyses

All of the statistical analyses were performed in R 3.0.2 and CANOCO 4.5. The distribution of the dependent variables was tested with Shapiro-Wilk and chi-square tests, and the influence of the spatial autocorrelation was tested using Geary's C test under randomization (package spdep). The potential bias caused by the multicollinearity of the predictors was detected using the variance inflation factor (package HH). The Wilcoxon paired test was used to analyze the difference in the number of obligate and red-listed species between oak and spruce stands, and a canonical correspondence analysis (CCA) was used to investigate the species composition. The coordinates and their crossed and quadratic products were treated as continuous covariables for taxa that were significantly influenced by spatial autocorrelation (lichens and hymenopterans). A global permutation test was set at 9999 permutations under the full model; the permutation type was restricted for a split-plot design, and the whole plot was freely exchangeable. Because of the presence of empty samples for some taxa, we added one species present in all samples (Horak et al., 2014), and to estimate the response of the species richness gradient, we used the t-value of the correlated axis. We used generalized linear mixed-effect models (GLMM) with binomial distributions to analyze the response of individual species with site incidences exceeding 10. The pairs of plots were used as a random factor (package MASS). Each fish-eye photograph was evaluated on canopy openness using Gap Light Analyzer 2.0.

3. Results

We identified 789 species among the eight studied groups including 523 species of beetles, 71 bees and wasps, 50 saproxylic fungi, 49 herbaceous plants and shrubs, 37 birds, 21 lichens, 20 mycorrhizal fungi and 18 trees.

3.1. Species richness

We found that the number of species was significantly higher in native oak stands (76.81% of the total species) than in nonnative spruce stands (68.57%), and the number of obligate species in a particular group was also higher for oak (31.43%) than spruce (23.19%) stands (Fig. 1). In total, 30 species were listed on country red-lists, but we found no significant difference in the incidences of red-listed species between oak and spruce stands ($z = 0.94$; $P = 0.35$).

3.2. Species composition

The species composition of five of the eight studied groups responded significantly to the set of the studied independent predictors (Table SI 1). Beetles, hymenopterans, and birds exhibited the highest P-value significance followed by mycorrhizal fungi and tree seedlings. Wood-inhabiting fungi, lichens and plants were the only groups that did not respond to the studied environment.

Beetles, as medium-dispersing taxa, and birds, which are good dispersers, were negatively affected by increasing proportions of spruce in the tree composition (Table 1). Beetles also exhibited a complex pattern in response to the environment. In addition to the tree species composition, they also responded negatively to increasing canopy openness and were positively influenced by the surrounding deforested areas. Surprisingly, three groups benefited from an increasing percentage of spruce cover (Table 1) in contrast to previous results (Fig. 1). Namely, the number of species of mycorrhizal fungi that preferred spruce-dominated stands was higher than the number of species that were promoted by native oak. Tree seedlings constituted the second group that was positively influenced by spruce dominance, and bees and wasps responded positively to increases in the proportion of spruce and canopy openness (Table 1).

3.3. Species responses

Three species (the lichen *Lepraria incana*, the beetle *Athous subfuscus*, and the bird *Fringilla coelebs*) should be regarded as generalists because they were represented in all study sites. Additionally, 1 species of fungi, 4 lichens, 2 trees, 5 bees and wasps, 17 beetles and 5 birds responded significantly to some of the studied environmental variables (Table SI 2). The fact that these 34 species responded to the environment suggests that research at the level of individual species could reveal some details about biodiversity that cannot be observed by analyzing groups.

Surprisingly, more species (17 in total) were positively influenced than were negatively affected (10 in total) when the proportion of spruce increased (Table SI 2). Moreover, many species were not affected by the nonnative trees in forests.

Regarding the other plantation forest parameters, most species (especially insects and their predators) responded positively to increasing sunlight in the stands. Indeed, increasing the area without forest cover negatively affected fewer species than the opposite, but the difference was not as large as that observed for canopy openness. More species preferred intermediate felling in the recent past in mature forests (Table SI 2).

4. Discussion

We found that there were differences between native oak stands and nonnative spruce plantations in terms of species richness and the number of obligate species, but this difference was not significant for threatened species. Six studied groups responded significantly to the studied independent variables regarding their species composition. We also found that 34 species responded to the studied environment.

4.1. Biodiversity and the impact of dominants

Based on the ability of oak stands to host higher numbers of unique and total species, the retention and future restoration of fragmented islands of native tree species appear to be highly important within plantation forest matrices (As, 1993; Rodríguez-San Pedro and Simonetti, 2015; Phillips et al., 2018).

4.2. Importance of tree species composition

The results for saproxylic fungi, lichens and plants were quite surprising because these groups are often studied with a number of bioindicators (Hermy et al., 1999; Padoa-Schippoa et al., 2006). Thus, it is difficult to describe plantation forests as green deserts for saproxylic fungi, lichens or plants, but the abilities of these groups to serve as indicators in this type of environment might be limited in comparison with forest reserves (e.g., Horák et al., 2018b).

From the perspective of a multitaxa approach, the impacts of plantation forests on biodiversity were more complex than what might have been expected at first glance. The finding that the representation of nonnative trees negatively impacted only two taxa was relatively surprising (Newbold et al., 2015), and in the case of the complex response of beetles, this effect may be explained by the interconnection of these species with plants and fungi and their dispersal abilities (Jackson and Fahrig, 2015; Müller et al., 2015). The effects on birds were especially surprising because this taxon consists, in general, of mobile animals (especially relative to the other studied taxa), but the dispersal abilities of some bird species might be very low or limited because of habitat specificity. For example, a conspicuous passerine, the Golden oriole (*Oriolus oriolus*), was only observed in oak stands. Trees and hymenopterans preferred large amounts of spruce, and a similar response was interesting in the case of fungi with mycorrhiza because

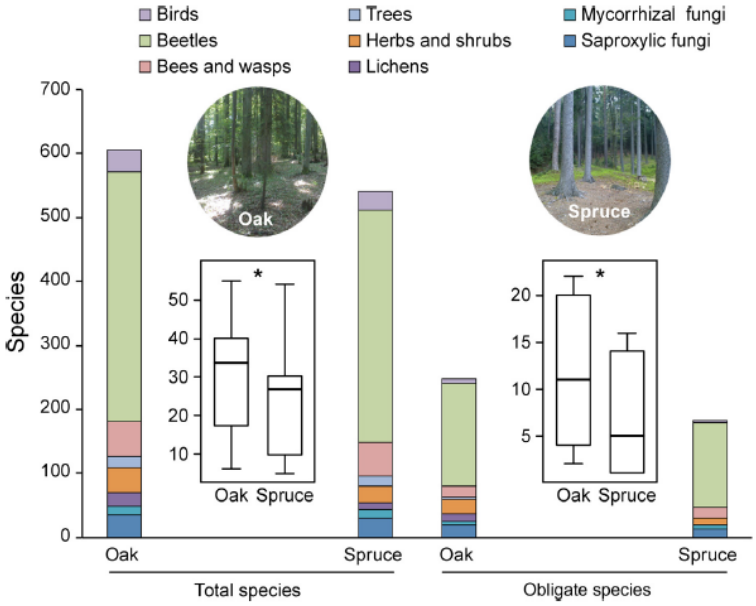


Fig. 1. Differences in the species richness of the studied groups. The differences between forest stands dominated by native (Sessile oak: yellow) and nonnative (Norway spruce: green) trees in temperate plantation forests are presented (*P < 0.05; outliers are not shown). (For interpretation of the references to colour in this figure legend, the reader is referred to the web version of this article.)

Table 1
Responses of five of the studied groups to the environmental variables. The response regarding the number of species was analyzed in temperate plantation forests using the t-value in CCA.

Group	Predictor	R^2 (%)	F	P	Response
Mycorrhizal fungi	Canopy openness	4.05	1.18	0.23	
	No forest	2.53	0.73	0.66	
	Spruce	6.94	2.08	< 0.001	+
	Stumps	4.14	1.21	0.28	
Trees	Canopy openness	4.46	1.28	0.18	
	No forest	3.81	0.96	0.54	
	Spruce	6.47	1.94	< 0.001	+
	Stumps	3.60	0.89	0.53	
Bees and wasps	Canopy openness	5.19	1.53	0.004	+
	No forest	4.39	1.31	0.13	
	Spruce	4.55	1.12	< 0.001	+
	Stumps	3.30	0.92	0.62	
Beetles	Canopy openness	4.42	1.19	0.016	–
	No forest	4.29	1.25	0.001	+
	Spruce	4.73	1.39	< 0.001	–
	Stumps	3.32	0.97	0.64	
Birds	Canopy openness	3.58	0.93	0.60	
	No forest	4.25	1.29	0.18	
	Spruce	7.47	2.27	< 0.001	–
	Stumps	3.94	1.00	0.44	

such fungi should be predicted to have poor dispersal relative to other taxa (Rasmussen and Rasmussen, 2009).

One important issue in nature conservation is natural habitat restoration, including in plantations and degraded forests (Lamb et al., 2005; McFadden and Dirzo, 2018). The higher number of seedlings in spruce stands in our research indicated that plantations of nonnative trees have a high potential for restoration through natural succession; that is, setting aside a few hectares of stands within the plantation matrix by forest managers would lead to the creation of seminatural patches and thus increase the landscape connectivity without incurring additional costs. These plantations have also been described as ecologically unstable (McCann, 2000; Brang et al., 2014; Veldman et al., 2015), but bees and wasps, which were observed to prefer nonnative trees in our study, include a significant number of keystone species including pollinators of commercial plants and predators and parasites that function in pest management (Thies and Tscharntke, 1999). Given that these species were positively influenced by spruce and have relatively high mobility, we can conclude that the future improvement of plantation stability is promising (Cruz-Neto et al., 2018), especially if plantations could be incorporated into a more scattered forest landscape (McCann, 2000).

4.3. Disentangling the contrast

The known beneficial effect of habitat matrices on biodiversity (Horák et al., 2014; Redon et al., 2014; Mortelliti et al., 2015) likely explains why our results appeared to be contrasting and why this factor represents an opportunity to ensure the future of plantation forests (Rodríguez-San Pedro and Simonetti, 2015; Cruz-Neto et al., 2018). We found that stands dominated by native tree species hosted a higher number of species, including those exclusive to native habitats, so we can conclude that the remnants of the former forest vegetation types, even when managed for timber products, promoted biodiversity in plantation forests. Therefore, the maintenance of the former vegetation, at least as habitat islands, is a key opportunity for plantation forests (Hanzelka and Reif, 2016).

Nevertheless, increasing the representation of nonnative conifer species appeared to benefit several groups and species. Thus, we can conclude that mixtures of different species in plantation forests could benefit biodiversity, and whether the mixed species stands are native matters little. Thus, each tree species contributes some spatial and species-specific diversity to the organismal distribution (Müller et al., 2015). Additionally, more heterogeneous plantation forests can be predicted to be more resistant to natural disturbances (Verheyen et al., 2016) and thus more sustainable (e.g., because of diverse forms of carbon sequestration; Jożefowska et al., 2017). For example, spruces are used by many generalists but can also attract specialists from mountainous forests (Röder et al., 2010).

There are two possible approaches for maintaining and improving

biodiversity in plantations:

(1) Increasing the heterogeneity of tree species within the stands (i.e., at a spatial scale of a few hectares), which is important for appropriate individual forest management, and
(2) Maintaining native vegetation inside the matrix of plantation forests (i.e., the landscape spatial scale), which is important for global forest management.

4.4. Implications for promoting biodiverse plantations

We highlighted the important role of native vegetation as habitat islands within plantations; these fragments could host higher numbers of unique and total species. We also focused on the effect of the representation of nonnative trees in plantations, and despite their poor reputation among nature conservationists, these species appeared to have few negative impacts. Furthermore, some groups even benefited from them. Thus, plantations of nonnative trees are not always green deserts and we can expect similar patterns of biodiversity elsewhere. These conclusions are strengthened by the fact that we studied eight groups with disparate dispersal abilities, taxonomic affiliations and ecological requirements and combined them with diverse environmental characteristics reflecting the conditions of forest plantations worldwide.

The first key issue in promoting the biodiversity of plantation forests during their expected future expansion is the retention and restoration of native vegetation. The second issue is the representation of nonnative trees in various mixtures.

We believe that this study contributes to the knowledge of biodiversity because plantation forests will be a dominant land use type in the future (FAO, 2010). Thus, plantations that are designed to better deliver socioeconomic benefits (e.g., recreation and relaxation activities) and nonproductive forest functions (e.g., dust reduction, and mushroom and fruit production) while providing ecological services (e.g., biodiversity maintenance) will be very important in the future.

Acknowledgments

We wish to thank V. Špidlenová, R. Zachová, V. Ludvíková and J. Brestovanský, who helped us with data collection. We are also grateful for the support of the forest landowners and managers, namely (in alphabetical order), K. Beznoska (Lesy ČR), B. Machata (Městské lesy Vysoké Mýto), J. Marek (Městské lesy Choceň), P. Rolc (Hospodářská a lesní správa Bubna) and P. Starý (Diecézní lesy Hradec Králové), as well as their staff.

Funding

This study was supported by grant no. NAZV KUS QJ1520197 (ENvironmental REsistance of stable FOrest stands fulfilling non-wood-producing roles) and partly by grants no. CIGA ČZU 20144302 (Managed forests in lowlands and their potential from the perspective of two distinct taxa—beetles and birds) and no. IGA FLD B_02_18 (Bark beetles and their antagonists in natural and commercial spruce stands).

Appendix A. Supplementary material

Supplementary data to this article can be found online at https://doi.org/10.1016/j.foreco.2018.11.019.

References

Acosta, L, 2011. Green Desert' Monoculture Forests Spreading in Africa and South America. The Guardian. http://www.theguardian.com/environment/2011/sep/26/monoculture-forests-africa-south-america.
As, S., 1993. Are habitat islands islands? Woodliving beetles (Coleoptera) in deciduous forest fragments in boreal forest. Ecography 16, 219–228. https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.1993.tb00212.x.
Brang, P., Spathelf, P., Larsen, J.B., Bauhus, J., Boncina, A., Chauvin, C., et al., 2014. Suitability of close-to-nature silviculture for adapting temperate European forests to climate change. Forestry 87, 492–503. https://doi.org/10.1093/forestry/cpu018.
Brockerhoff, E.G., Jactel, H., Parrotta, J.A., Ferraz, S.F.B., 2013. Role of eucalypt and other planted forests in biodiversity conservation and the provision of biodiversity-related ecosystem services. Forest Ecol. Manag. 301, 43–50. https://doi.org/10.1016/j.foreco.2012.09.018.
Brockerhoff, E.G., Jactel, H., Parrotta, J.A., Quine, C.P., Sayer, J., 2008. Plantation forests and biodiversity: oxymoron or opportunity? Biodivers. Conserv. 17, 925–951. https://doi.org/10.1007/s10531-008-9380-x.
Brunet, J., Fritz, O., Richnau, G., 2010. Biodiversity in European beech forests – a review with recommendations for sustainable forest management. Ecol. Bull. 53, 77–94.
Carnus, J.M., Parrotta, J., Brockerhoff, E., Arbez, M., Jactel, H., Kremer, A., et al., 2006. Planted forests and biodiversity. J. For. 104, 65–77.
Cruz-Neto, O., Silva, J.L. Se, Woolley, M.M., Tabarelli, M., Lopes, A.V., 2018. Pollination partial recovery across monospecific plantations of a native tree (Inga vera, Leguminosae) in the Atlantic forest: Lessons for restoration. Forest Ecol. Manag. 427, 383–391. https://doi.org/10.1016/j.foreco.2018.06.023.
FAO, 2010. Global forest resources assessment 2010 – main report. FAO Forestry. Rome, Paper 163.
Forest Europe, U.N., F.A.O., 2011. State of Europe's Forests 2011. Status and Trends in Sustainable Forest Management in Europe. Forest Europe Liaison Unit, Oslo.
Graves, G.R., 2015. Recent large-scale colonisation of southern pine plantations by Swainson's warbler Limnothlypis swainsonii. Bird Conserv. Int. 25, 280–293. https://doi.org/10.1017/S0959270914000306.
Hannah, L., Carr, J.L., Lankerani, A., 1995. Human disturbance and natural habitat: a biome level analysis of a global data set. Biodivers. Conserv. 4, 128–155. https://doi.org/10.1007/BF00137781.
Hansen, M.C., Potapov, P.V., Moore, R., Hancher, M., Turubanova, S.A., Tyukavina, A., et al., 2013. High-resolution global maps of 21st-century forest cover change. Science 342, 850–853. https://doi.org/10.1126/science.1244693.
Hanzelka, J., Reif, J., 2016. Effects of vegetation structure on the diversity of breeding bird communities in forest stands of non-native black pine (Pinus nigra A.) and black locust (Robinia pseudoacacia L.) in the Czech Republic. Forest Ecol. Manag. 379, 102–113. https://doi.org/10.1016/j.foreco.2016.08.017.
Hermy, M., Honnay, O., Firbank, L., Grashof-Bokdam, C., Lawesson, J.E., 1999. An ecological comparison between ancient and other forest plant species of Europe, and the implications for forest conservation. Biol. Conserv. 91, 9–22. https://doi.org/10.1016/S0006-3207(99)00045-2.
Hirzel, A., Guisan, A., 2002. Which is the optimal sampling strategy for habitat suitability modelling. Ecol. Model. 157, 331–341.
Horák, J., 2017. Insect ecology and veteran trees. J. Insect Conserv. 21, 1–5. https://doi.org/10.1007/s10841-017-9953-7.
Horák, J., Pavlíček, J., Kout, J., Halda, J.P., 2018a. Winners and losers in the wilderness: response of biodiversity to the abandonment of ancient forest pastures. Biodivers. Conserv. 27, 3019–3029. https://doi.org/10.1007/s10531-018-1585-z.
Horák, J., Rom, J., Rada, P., Šafářová, L., Koudelková, J., Zasadil, P., et al., 2018b. Renaissance of a rural artifact in a city with a million people: biodiversity responses to an agro-forestry restoration in a large urban traditional fruit orchard. Urban Ecosyst. 21, 263–270. https://doi.org/10.1007/s11252-017-0712-z.
Horak, J., Vodka, S., Kout, J., Halda, J.P., Bogusch, P., Pech, P., 2014. Biodiversity of most dead wood-dependent organisms in thermophilic temperate oak woodlands thrives on diversity of open landscape structures. Forest Ecol. Manage. 315, 80–85. https://doi.org/10.1016/j.foreco.2013.12.018.
Jackson, H.B., Fahrig, L., 2015. Are ecologists conducting research at the optimal scale? Glob. Ecol. Biogeogr. 24, 52–63. https://doi.org/10.1111/geb.12233.
Józefowska, A., Pietrzykowski, M., Woś, B., Cajthaml, T., Frouz, J., 2017. The effects of tree species and substrate on carbon sequestration and chemical and biological properties in reforested post-mining soils. Geoderma 292, 9–16. https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2017.01.008.
Lamb, D., Erskine, P.D., Parrotta, J.A., 2005. Restoration of degraded tropical forest landscapes. Science 310, 1628–1632. https://doi.org/10.1126/science.1111773.
Lindenmayer, D.B., Likens, G.E., Franklin, J.F., 2010. Rapid responses to facilitate ecological discoveries from major disturbances. Front. Ecol. Environ. 8, 527–532. https://doi.org/10.1890/090184.
Loskotová, T., Horák, J., 2016. The influence of mature oak stands and spruce plantations on soil-dwelling click beetles in lowland plantation forests. PeerJ 4, e1568. https://doi.org/10.7717/peerj.1568.
McCann, K.S., 2000. The diversity-stability debate. Nature 405, 228–233. https://doi.org/10.1038/35012234.
McFadden, T.N., Dirzo, R., 2018. Opening the silvicultural toolbox: a new framework for conserving biodiversity in Chilean timber plantations. Forest Ecol. Manag. 425, 75–84. https://doi.org/10.1016/j.foreco.2018.05.028.
McGill, B.J., Dornelas, M., Gotelli, N.J., Magurran, A.E., 2015. Fifteen forms of biodiversity trend in the Anthropocene. Trends Ecol. Evol. (Amst.) 30, 104–113. https://doi.org/10.1016/j.tree.2014.11.006.
Mortelliti, A., Michael, D.R., Lindenmayer, D.B., 2015. Contrasting effects of pine plantations on two skinks: results from a large-scale 'natural experiment. Anim. Conserv. 18, 433–441. https://doi.org/10.1111/acv.12190.
Müller, J., Wende, B., Strobl, C., Eugster, M., Gallenberger, I., Floren, A., et al., 2015. Forest management and regional tree composition drive the host preference of saproxylic beetle communities. J. Appl. Ecol. 52, 753–762. https://doi.org/10.1111/1365-2664.12421.
Newbold, T., Hudson, L.N., Hill, S.L., Contu, S., Lysenko, I., Senior, R.A., et al., 2015.

Global effects of land use on local terrestrial biodiversity. Nature 520, 45–50. https://doi.org/10.1038/nature14324.
Padoa-Schioppa, E., Baietto, M., Massa, R., Bottoni, L., 2006. Bird communities as bioindicators: the focal species concept in agricultural landscapes. Ecol. Indic. 6, 83–93. https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2005.08.006.
Phillips, H.R.P., Halley, J.M., Urbina-Cardona, J.N., Purvis, A., 2018. The effect of fragment area on site-level biodiversity. Ecography 41, 1220–1231. https://doi.org/10.1111/ecog.02956.
Polovina, J.J., Howell, E.A., Abecassis, M., 2008. Ocean's least productive waters are expanding. L03618–LL03618. Geophys. Res. Lett. 35. https://doi.org/10.1029/2007GL031745.
Qiu, L., 2014. Rare southern songbird thrives in 'Biological Deserts'. National Geographic. < http://news.nationalgeographic.com/2014/11/141113-warbler-pines-timber-animals-birds-environment > .
Rasmussen, H.N., Rasmussen, F.N., 2009. Orchid mycorrhiza: implications of a mycophagous life style. Oikos 118, 334–345. https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2008.17116.x.
Redon, M., Luque, S., Gosselin, F., Cordonnier, T., 2014. Is generalisation of uneven-aged management in mountain forests the key to improve biodiversity conservation within forest landscape mosaics? Ann. Forest Sci. 71, 751–760. https://doi.org/10.1007/s13595-014-0371-7.
Röder, J., Bässler, C., Brandl, R., Dvořak, L., Floren, A., Goßner, M.M., et al., 2010. Arthropod species richness in the Norway Spruce (Picea abies (L.) Karst.) canopy along an elevation gradient. Forest Ecol. Manag. 259, 1513–1521. https://doi.org/10.1016/j.foreco.2010.01.027.
Rodríguez-San Pedro, A., Simonetti, J.A., 2015. The relative influence of forest loss and fragmentation on insectivorous bats: does the type of matrix matter? Landscape Ecol. 30, 1561–1572. https://doi.org/10.1007/s10980-015-0213-5. Acosta.
Thies, C., Tscharntke, T., 1999. Landscape structure and biological control in agroecosystems. Science 285, 893–895. https://doi.org/10.1126/science.285.5429.893.
Veldman, J.W., Overbeck, G.E., Negreiros, D., Mahy, G., Le Stradic, S., Fernandes, G.W., et al., 2015. Where tree planting and forest expansion are bad for biodiversity and ecosystem services. BioScience. BioScience 65, 1011–1018. https://doi.org/10.1093/biosci/biv118.
Verheyen, K., Vanhellemont, M., Auge, H., Baeten, L., Baraloto, C., Barsoum, N., et al., 2016. Contributions of a global network of tree diversity experiments to sustainable forest plantations. Ambio 45, 29–41. https://doi.org/10.1007/s13280-015-0685-1.

Supplementary Information

Table SI 1

Responses of all groups to the environment. The responses were analyzed in temperate plantation forests using CCA.

Group	R^2 (%)	F	P
Mycorrhizal fungi	17.94	1.37	0.022
Saproxylic fungi	14.08	1.02	0.13
Lichens	15.35	1.13	0.16
Herbs and shrubs	13.10	0.94	0.37
Trees	16.83	1.27	0.034
Bees and wasps	16.41	1.23	< 0.001
Beetles	16.19	1.21	< 0.001
Birds	18.01	1.37	< 0.001

Table SI 2

Responses of species to the variables. The responses were analyzed for species with more than 10 incidences in temperate plantation forests using GLMMs. Only the significant responses and their t-value signs are presented.

Group	Species	Canopy openness	No forest	Spruce	Stumps
Mycorrhizal fungi	*Boletus badius*	-	+	+	+
Lichens	*Cladonia coniocraea*	+	-	+	+
	Coenogonium pineti	-	-	-	+
	Lecanora conizaeoides	-	+	+	+
	Micarea prasina	-	-	+	-
Trees	*Pinus sylvestris*	+	+	+	+
	Picea abies			+	
Bees and wasps	*Andrena lapponica*	+	+	-	+
	Andrena minutula		-		
	Bombus hortorum	+			
	Bombus pascuorum	-	-	+	-
	Vespula vulgaris	-	+	+	-
Beetles	*Amara plebeja*	-	+	-	+
	Ampedus balteatus	+	-	+	-
	Ampedus pomorum	+			

	Anaspis thoracica	+	-	-	-
	Athous haemorrhoidalis	+	-	-	-
	Athous zebei	+		+	+
	Atomaria turgida	-	+	+	+
	Byturus ochraceus	-			
	Corticarina similara			+	
	Dacne bipustulata	-	-	-	
	Dasytes plumbeus	+	+	+	-
	Ectinus aterrimus	+	-	+	+
	Enicmus rugosus	+	-	+	-
	Phloeopora testacea	+	+		
	Pityophthorus pityographus	+	-	+	-
	Sericus brunneus	+			
	Strophosoma melanogrammum	+	+	-	+
Birds	*Certhia brachydactyla*			-	
	Certhia familiaris	+	-	+	+
	Cyanistes caeruleus	+	+	-	-
	Erithacus rubecula	-	-	-	+
	Parus major	+			+

6 DISKUSE

Obsah publikovaných prací vyplývá z cílů projektů, kterými byly podpořeny, a převyšuje cíle disertační práce. V této kapitole je diskutována metodika a výsledky týkající se pouze kovaříků. Stěžejní částí je diskuse výsledků druhových preferencí, která byla zvláště ve třetí publikaci (kapitola 5.3) opomenuta.

6.1 Výběr porostů

Hospodářské lesy v českém prostředí se vyznačují značnou členitostí na úrovní oddělení a dílců, ale homogenitou na úrovni porostů. Vytváří na první pohled pestrou prostorovou mozaiku různověkých a rozlohou rozličných porostů, z velké části méně pestrých, co dřevinné skladby a vertikální struktury. Jejich současná podoba je výsledkem průniku faktorů abiotického prostředí, ekonomického zájmu vlastníků, historie a legislativních nařízení. Pro rozšíření znalostí o vztahu mezi kovaříky a lesním prostředím byl vybrán rozsáhlý lesní komplex ve Východním Polabí. Volba těchto porostů korespondovala s cíli práce. Porosty jsou relativně stejnorodé co do abiotických podmínek prostředí a umožnily tak zacílení studia na charakteristiky porostů, které odráží jejich strukturu a historii disturbancí. Volba dubových porostů jako reprezentanta kontinuity původní vegetace a smrkových porostů jako té nepůvodní (Neuhasslová, Moravec 1998) nemohla být doplněna o třetí skupinu borových porostů, které tvoří okolní matrici, z důvodu nedostatku porostů stejné věkové třídy.

6.2 Volba metody odchytu

Volba správné metody odchytu je klíčová a odvislá od vytyčených cílů studie (Sverdrup-Thygeson, Birkemoe 2009). Například ve studii zkoumající zástupce skupin vyhledávající květy v podrostu byly pro kovaříky nevhodně použity padací pasti. Výsledkem byly celkově velmi malé počty odchycených kovaříků i přes dvouletý odchyt a vysokou intenzitu vzorkování (Nol et al. 2006). Nejčastěji volenou metodou odchytu kovaříků v lesích, pokud není cílem studia vztah k vlastnostem substrátu, ve kterém se vyvíjí, jsou nárazové pasti (viz 3.4). Zde byla metoda zvolena tak, aby byla zachycena co největší část společenstva kovaříkovitých vnitřního prostředí porostů.

Vybrány byly samostatně stojící pasívní nárazové pasti. Metoda sice nemusí zachytit všechny druhy, je efektivní především pro aktivně létající druhy, ale pro porovnání společenstev různých typů porostů je vhodnější. Zjištěná společenstva více odpovídají podmínkám prostředí porostů (Hyvärinen et al. 2006) na rozdíl od dalších metod, které jsou více selektivní. Při inventarizaci referenčních ploch však bylo zjištěno nízké množství stojícího či ležícího mrtvého dřeva listnatého a jehličnatého původu nebo dutin (Loskotová 2013).

6.3 Volba metody hodnocení

Kovaříci jsou druhově bohatá a ekologicky diverzifikovaná čeleď, jejíž větší část obývá na území České republiky právě lesy (Laibner 2000). Vnitřní rozmanitost skupiny je častým důvodem, proč výsledky za celý taxon nekorespondují s výsledky pro nižší taxonomické úrovně (např. Ohsawa 2004; Thomas et al. 2009). Proto byl vztah lesního prostředí ke kovaříkům analyzován na třech úrovních: taxonomické, ekologické a druhové, taktéž na dvou prostorových úrovních: porostu a referenční plochy, za účelem co nejkomplexnějšího pohledu.

6.4 Kovaříci hospodářských lesů Východního Polabí

Během studie bylo v hospodářských lesích Východního Polabí odchyceno 31 druhů kovaříků, tedy necelých 20 % všech druhů obývajících území ČR (Zhradník 2017), 11 druhů saproxylických kovaříků (dle Schmidl, Bußler 2004) a 20 druhů půdních kovaříků. Druhy dříve považované za vzácné (dle Vávra 2005), byly zjištěny pouze v jednotlivcích, vyjma kovaříka *Athous vittatus* (Fabricius, 1792), jehož početnosti byly vyšší pouze v zachovalejších plně zapojených doubravách s vyšší pokryvností bylinného patra. Průkazný negativní vztah k zápoji korun tohoto druhu se liší od údajů v literatuře, podle kterých je považován za obyvatele zachovalých světlých luhů nízkých poloh (Laibner 2000). Jeho vyšší abundance budou pravděpodobně spojeny právě s množstvím bylin v podrostu. Dalším vlivným faktorem může být také vlhčí mikroklima uzavřených porostů (Penev 1992). Jediný zjištěný druh aktualizovaného červeného seznamu (Hejda et al. 2017), *Paraphostitus nigricornis* (Panzer, 1799) (VU), byl odchycen v jednom exempláři ve smrkovém porostu. Druh obývá luhy, doubravy

a smíšené lesy. Jeho přítomnost lze vysvětlit vyšší vlhkostí půdy, ve které probíhá vývoj larev, v porostu, kde byl odchycen (Laibner 2000).

Jedenáct druhů zjištěných saproxylických kovaříků představuje 18 % všech saproxylických kovaříků ČR. V dubových i smrkových porostech bylo zjištěno stejné množství saproxylických druhů a z doposud známé faunistiky dubových porostů Východních Čech představují zjištěné druhy pouze jednu čtvrtinu (Mertlík 2017). Všechny zjištěné saproxylické druhy jsou navíc schopny osídlovat hospodářské lesy, protože jejich vývoj může být omezen na ponechané pařezy v porostech. Nepřítomnost vzácných a úzce specializovaných druhů saproxylických kovaříků je pravděpodobně důsledkem kombinace stanovištních podmínek a volby metody odchytu, která je zaměřena na aktivně létající druhy. U skrytě žijících druhů kovaříků existuje předpoklad, že zřídka opouští svá stanoviště (Mertlík 2017). Pro toto tvrzená však nebyla nalezena výrazná podpora v literárních zdrojích a je založeno spíše na subjektivním posouzení. Většina druhů kovaříků má dobře vyvinutá křídla a aktivní let u nich lze předpokládat. Ovšem jak často a jaké procento populace opouští svá stanoviště, jaká je jejich schopnost šíření a úspěšnost vyhledávání nových stanovišť není pro tyto skrytě žijící druhy, vyjma kovaříka rezavého, dobře známo. V severských státech byla úspěšnost odchytu brouků kmenovými nárazovými pastmi ve srovnání s volně stojícími maximálně o 10 % vyšší (Hyvärinen et al. 2006; Sverdrup-Thygeson, Birkemoe 2009), ale je nutné vzít v úvahu nižší biologickou rozmanitost severských oblastí. Odchytem do kmenových nárazových pastí v roce 2014 ve stejných porostech byl zjištěn srovnatelný počet druhů kovaříků (nepubl. data). Čtyři druhy z roku 2011 nebyly odchyceny opakovaně a čtyři nové druhy byly zjištěny, z toho jeden druh červeného seznamu v kategorii téměř ohrožený NT *Melanotus crassicollis* (Erichson, 1841) a jeden saproxylický druh *Calambus bipustulatus* (Linnaeus, 1767). Druhová společenstva dvou sezón si byla ze 77 % podobná.

Velmi pravděpodobným důvodem nezjištěných vzácných druhů kovaříků ve sledovaných porostech je celkově nižší počet vhodných mikrostanovišť (zejména dutin a množství mrtvého dřeva) v hospodářských lesích ve srovnání s lesy s méně intenzívním hospodařením (Kirby et al. 1998; Müller et al. 2010). Ve sledovaných porostech, dubových i smrkových, bylo zjištěno 1,91 a 1,1 m^3 ponechaného mrtvého dřeva (převážně malých rozměrů) a 0,12 dutin na půl hektaru porostu (Loskotová 2013). Objem ponechaného mrtvého dřeva byl mnohokrát nižší než průměrná hodnota objemu 23 m^3 udávaná z hospodářských lesů ČR z Národní inventarizace lesů za období 2011-

2015 (Kučera et al. 2016). V roce 2014 bylo množství mrtvého dřeva na stejných plochách navíc ještě nižší (0,8 a 0,9 m^3; nepubl. data).

V celkových počtech druhů kovaříků mezi porosty přirozené (doubravy) a nepůvodní dřevinné skladby (smrčiny) nebyly nalezeny výrazné rozdíly. To koresponduje s výsledky dalších studií, kde druhová bohatost nevykazovala žádné nebo významné rozdíly ve srovnávaných porostech, ale další charakteristiky skupiny ano (Penev 1992; Ohsawa 2004; Thomas et al. 2007; Sigiura et al. 2009), zejména porovnání diverzity skupiny a složení společenstev. Při porovnání diverzity kovaříků, jejich početností, délek těl, vzácnosti a druhů červeného seznamu, byla rozdílnost mezi porosty původních a nepůvodních dřevin také prokázána (Mladenović et al. 2018). Přes původní očekávání však byly hodnoty posledních čtyř charakteristik skupiny prokazatelně vyšší ve smrkových porostech. V případě početností druhů je výsledek možné vysvětlit vyšší otevřeností korun ve smrčinách ve srovnání s doubravami (Vodka et al. 2009; Horák, Rébl 2013). Velikost těla mohla být ovlivněna značně vyššími počty eudominantního druhu *Athous subfuscus* ve smrkových porostech, než byly počty ostatních druhů kovaříků. Z celkového počtu 1068 jedinců tohoto druhu bylo 810 odchyceno ve smrkových porostech. Jediný druh se tak podílel více než polovinou na celkové biomase odchycených kovaříků. Obě proměnné vysvětlující význam porostů pro chráněné a vzácné druhy kovaříků překvapivě určily smrkové porosty jako hodnotnější. Vzácnost kovaříků byla pozitivně ovlivněna otevřeností korunového patra, která byla větší právě ve smrčinách, a procentuálním zastoupením smrku. Druhy červeného seznamu byly pozitivně korelovány pouze s množstvím smrku. Tento výsledek mohl být ovlivněn hojnou přítomností druhu *Athous zebei*, v té době druhu zařazeného v kategorii NT. Tento kovařík vykazuje preference ke smrkovým porostům a jako jediný druh červeného seznamu byl hojný.

Pouze diverzita skupiny byla v dubových porostech, reprezentujících původní lesní vegetaci, prokazatelně vyšší a klesala s vyšším zastoupením smrku v porostu. Dubové porosty jsou pravděpodobně schopny vytvářet rozmanitější stanovištní podmínky a podporovat populačně vyrovnanější společenstva kovaříků. Naopak se zdá, že smrkové porosty v matrici borů vytváří více méně unifikované prostředí podporující vyšší abundance eudominantních kovaříků a vytváří sekundární prostředí pro podhorské a horské druhy s vazbou na jehličnaté porosty a umožňují jejich šíření do nižších poloh (Strong et al. 2002; Roder et al. 2010).

Výsledky mohly být také ovlivněny okolními porosty tvořenými převážně mladšími bory. V porostech hojný kovařík *Ampedus balteatus* (Linnaeus, 1758) je uváděn jako druh jehličnatého pásu, zejména borových lesů (Laibner 2000), podobně jako kovařík *Sericus brunneus* (Linnaeus, 1758). Pozitivní vliv matrice na biodiverzitu kovaříků ve sledovaných porostech je ve shodě i s celkovými výsledky multitaxonové studie v porostech zaměřené na dřeviny, byliny a keře, lišejníky, mykorhízní houby, saproxylické houby, brouky, blanokřídlé a ptáky (Horák et al. 2019) i dalšími studiemi (např. Horák et al. 2014; Redon et al. 2014; Mortelliti et al. 2015).

Lesní kovaříci mají pravděpodobně širší ekologickou valenci a upřednostňují spíše typ porostu (listnatý nebo jehličnatý) než konkrétní druhy dřevin. To koresponduje i s faktem, že řada druhů saproxylických kovaříků bývá nalézána ve dřevě různých druhů listnatých nebo jehličnatých dřevin (Mertlík 2017). Dřeviny svým opadem ovlivňují kyselost svrchních vrstev půdy (např. Špulák, Kacálek 2017), ve kterých se drátovci zdržují, a tak do jisté míry ovlivňují i společenstva kovaříků. Ti jsou schopni vytvářet vysoké populace v půdách s nižším pH chudých na ostatní makrofaunu (Wolters 1989; Penev 1992; David et al. 1993; Scheu 2003).

Otevřenost korunového patra byla jednou z nejdůležitějších proměnných s vlivem na kovaříky. To koresponduje i s dalšími studiemi, jak v porostech s extenzívním hospodařením (Horák, Rébl 2013), tak v porostech hospodářských (Ohsawa 2007). Kovaříkovití hospodářských porostů Východního Polabí jsou ve srovnání s brouky jako celkem (Horák et al. 2019) pravděpodobně více citliví na prosvětlení porostů. Přestože nebyla rozdílnost v prosvětlení porostů nijak výrazná a celkově byly spíše uzavřené (otevřenost: průměr 9,5 %, min.-max. 6,74 – 14.46 %), statisticky významné preference byly prokázány i na druhové úrovni (viz níže). Naopak ve studii z Maine, USA, kde byla srovnávána společenstva saproxylických kovaříků padlých kmenů v porostech se dvěma různými intenzitami prosvětlení nebyly zjištěny statisticky prokazatelné reakce. Navíc, čtyři eudominantní druhy měly vyšší abundance v uzavřených porostech bez těžby (Thomas et al. 2009).

Vliv velikosti porostu, navzdory očekávání, nebyl zjištěn pro žádnou proměnnou charakterizující skupinu kovaříků. Vliv velikosti porostu nebyl prokázán ani v Belgické studii, kde však byly srovnávány různověké porosty (Pontégnie et al. 2005). Neznamená to však nutně, že vztah mezi kovaříky a velikostí porostu neexistuje. Plochy porostů mohly být menší než odpovídající prahová hodnota. Na druhové úrovni byl vliv velikosti porostů statisticky významný pro 3 druhy kovaříků (viz 6.6 a 6.7).

6.5 Rod *Athous* Eschscholtz, 1829

Ekologická skupina byla reprezentována půdními kovaříky rodu *Athous*. Zástupci tohoto rodu bývají velmi často součástí společenstev nárazových pastí v lesích, ale vztah celého rodu a jednotlivých druhů k hospodářským lesům nižších poloh nebyl v žádné z dostupných publikací dosud popsán. Přestože jsou druhy této skupiny považováni za generalisty, byla prokázána jejich preference vůči jednomu ze dvou typů porostu. Kovaříci *Athous vittatus* (Fabricius, 1792) a *A. haemorrhoidalis* (Fabricius, 1801) ukázali preference vůči doubravám a *A. zebei* Bach, 1854 a *A. subfuscus* (O.F.Müller, 1764) ke smrčinám. Laibner (2000) shodně uvádí pro první druh výskyt v listnatých a pro třetí druh v jehličnatých porostech, ale zbylé dva druhy jsou prezentovány jako generalisté. Výsledky z hospodářských lesů Východního Polabí z větší části méně korespondují s výsledky z přirozených lesů ruských lesostepí (Penev 1992), kde v půdách nutričně bohatších porostů byla typická společenstva *A. vittatus* a *A. haemorrhoidalis* a v nutričně chudých půdách *A. subfuscus* společně s druhem *Dalopius marginatus* (Linnaeus, 1758). Kovaříci *Athous subfuscus* a *A. zebei* jsou druhy s převahou predace a ve smrkových monokulturách mohou mít pozitivní vliv na pokles škůdců s vývojem v půdě. Křístek (1967 In Kula, Švarc 2010) uvádí zvýšení populace druhu při gradacích ploskohřbetek. V hospodářských lesích severních Čech byl prokázán vzrůst populace *A. subfuscus* po antropogenní disturbanci v porostech (Kula, Švarc 2012).

Společenstva *Athousů* nejlépe odpovídala podmínkám lesního prostředí na referenční ploše o velikosti 1256 m^2 v okolí odchytového místa, tedy do 20 m. Přestože jsou považováni za vysoce mobilní druhy ve srovnání s ostatními brouky, prostor, ve kterém vyhledávají vhodná stanoviště, pravděpodobně není výrazně velký. Studie disperzí brouků ukazují, že jednotlivé přelety jsou na kratší vzdálenosti, než se předpokládalo (Drag et al. 2011). Disperzní schopnosti kovaříků byly zjišťovány především pro agrární škůdce (zejm. rod *Agriotes* Eschscholtz, 1829) a kovaříka rezavého *Elater ferrugineus* Linnaeus, 1758. Disperze škůdců polních plodin sestává spíše z několika přeletů délky desítek metrů (Sufyan et al. 2007; Schallhart et al. 2009), bez rozdílu v náchylnosti k letu mezi pohlavími (Crozier et al. 2003). Třináct procent jedinců agrárního škůdce *Agriotes obscurus* (Linnaeus, 1758) by bylo dle odhadu schopno překonat vzdálenost 80 m (Schallhart et al. 2009). Krátké vzdálenosti jsou u škůdců polních plodin vysvětlovány shodnými stanovištními nároky dospělců i larev

(Schallhart et al. 2009). Disperzní schopnosti saproxylického kovaříka *Elater ferrugineus* naznačují, že se schopnosti napříč skupinou budou lišit. Zhruba polovina sledovaných jedinců byla schopna překonat vzdálenost 250 m s doposud známým maximem 1561 m a odhadem by 1 % jedinců mělo být schopno překonat hranici 1600 m (Zauli et al. 2014). Disperzní studie naznačují, že podobně jako u mnohých druhů hmyzu (Clobert et al. 2009; Kocarek et al. 2013), by malé procento populací kovaříků mělo být schopno disperze na větší vzdálenosti. Zda je tomu tak i u Athousů, zůstává zatím nezodpovězenou otázkou, stejně jako řada dalších aspektů disperze. Mění například podobně jako některé druhy motýlů v méně vhodném prostředí strategii letu na rychlejší a přímočarý (Turlure et al. 2011)?

6.6 Preference druhů s vývojem v půdě

Pro osm druhů půdních kovaříků byly zjištěny preference alespoň vůči jedné ze sledovaných charakteristik porostů. Pro druhy *Dicronychus cinereus* (Herbst, 1784), *Limonius poneli* Leseigneur et Mertlik, 2007 a *Nothodes parvulus* (Panzer, 1799) statisticky významné preference zjištěny nebyly. První druh má širokou ekologickou valenci a zbylé dva jsou udávány z řídkých světlých porostů (Laibner 2000; Mertlík 2008).

Kovaříci *Athous vittatus* (Fabricius, 1792) a *Agriotes acuminatus* (Stephens, 1830) jsou druhy řídkých listnatých lesů a volných enkláv (Laibner 2000). Jejich preference vůči vyššímu zastoupení dubů v dřevinné skladbě v porostech Východního Polabí je tak ve shodě s literárními údaji, ale negativní vztah k otevřenosti korun byl spíše překvapivý. Tento druh rodu *Athous* byl napříč porosty méně hojný a vyšších početností dosahoval pouze v nejstarších nenarušených dubových porostech a byl pozitivně ovlivněn velikostí porostu. Výskyt a abundance *A. vittatus* ve více uzavřených dubových porostech by mohly být určovány více vlhkostními poměry (Penev 1992). Ze třech druhů prokazatelně preferujících dubové porosty, pouze *Athous haemorrhoidalis* (Fabricius, 1801) vykázal pozitivní vtah k otevřenosti korunového patra, což je ve shodě s výsledky studie ze Sibiře, kde druh preferoval teplejší a sušší polohy listnatých porostů nížin (Penev 1992). Podobně jako další druhy byly počty druhu negativně ovlivněny plochou nelesního prostředí zasahující do porostu. Kovařík *Dalopius marginatus* (Linnaeus, 1758), typický silvikolní druh, byl nečekaně negativně ovlivněn velikostí porostu.

Většina ostatních šetřených druhů vykazovala preference spíše vůči světlejším porostům, zejména smrkovým, jako *Athous subfuscus* (O.F. Müller, 1764), *Ectinus atterimus* (Linnaeus, 1761) a *Sericus brunneus* (Linnaeus, 1758). *Athous subfuscus* byl nejhojnějším druhem kovaříka přítomným ve všech sledovaných porostech. Druh je uváděn jak z listnatých, tak jehličnatých porostů, ale vyšších poloh (Laibner 2000). V porostech Východního Polabí byla statisticky ověřena jeho preference pro smrkové porosty. To může souviset s jejich kyselým opadem. Je známo, že larvy druhu se vyskytují hojně v půdách s nízkým pH (Wolters 1989; Penev 1992) a svou činností zlepšují dostupnost živin pro další půdní organismy. *Ectinus atterimus* byl dále pozitivně ovlivněn počty pařezů, ve kterých může nalézat útočiště (Laibner 2000), a negativně ovlivněn plochou nelesního prostředí zasahující do porostu, což může poukazovat na užší vazbu k jádrovému prostředí porostu. Pozitivní vztah k otevřenosti korunového patra u druhu *Sericus brunneus* byla překvapivá, neboť druh je udáván spíše z uzavřených porostů, stejně jako *Athous zebei* Bach, 1854, který byl ve shodě s očekáváním negativně ovlivněn větší pokryvností půdy bylinami a překvapivě pozitivně ovlivněn počty pařezů.

6.7 Preference druhů s vývojem ve dřevě

Všechny tři analyzované druhy rodu *Ampedus* (*A. balteatus*, *A. nigrinus* a *A. pomorum*) preferovali světlejší porosty a ani jeden z nich není uváděn jako specialista listnatých lesů. *Ampedus pomorum* (Herbst in Füssly, 1784) je stejně jako *A. balteatus* (Linnaeus, 1758) druh různých typů porostů a *A. nigrinus* (Herbst, 1784) je uváděn z jehličnatých lesů (Laibner 2000). Tento druh byl v porovnávaných jehličnatých porostech Finska nejhojnější na borových pasekách (Sippola et al. 2002). Kovařík *Ampedus balteatus* je rozšířeným druhem jehličnatých, zvláště borových porostů s vývojem v rozkládajícím se dřevě jehličnatých i listnatých stromů a pařezů (Laibner 2000). Zjištěná preference vůči vyššímu množství smrku v porostu byla pro tento druh předvídatelná, ale zjištěný negativní vztah k počtu pařezů byl překvapující, neboť představují vhodné mikrostanoviště pro vývoj larev, zvláště v porostech s nízkým množstvím mrtvého dřeva (Mertlík 2007). Je možné, že pařezy v porostech nedosahují dostatečných rozměrů. Ve Švédské studii byl druh sice indiferentní k osvětlení, ale pozitivně ovlivněn rozměry kmene (Ranius, Jansson 2000). Negativní vztah druhu k větším plochám bezlesí by mohl poukazovat na silnější vazbu kovaříka k vnitřnímu prostředí porostu.

Pro saproxylického zástupce dalšího rodu *Melanotus villosus* (Geoffroy, 1785) nebyly zjištěny žádné preference pro charakteristiky porostů, což je v souladu s literárními údaji. Druh má širokou ekologickou valenci a rozšíření od nížin po hory v lesích různého složení. *Melanotus castanipes* (Paykull, 1800) je uváděn jako druh jehličnatých lesů pahorkatin až subalpínského pásma (Laibner 2000). Nejen, že studovaná oblast je položená níže, než je udávaný výskyt, ale druh byl odchycen také v dubových porostech. To nasvědčuje, že by mohl mít širší ekologickou valenci, než se předpokládalo, nebo velmi dobré disperzní schopnosti. Výskyt tohoto kovaříka byl však pozitivně ovlivněn velikostí porostu.

7 ZÁVĚRY

Kovaříkovití, významná složka lesních společenstev brouků, byli po dlouhou dobu spíše opomíjenou skupinou. Ve vztahu k lesnímu prostředí bylo mezi lety 1963-2018 publikováno sotva 50 prací, tedy za 55 let a vzestupný trend ve vývoji nebyl pozorován. Přínosem práce je sumarizace dosavadních poznatků o vztahu kovaříkovitých ke struktuře lesů a rozšíření těchto poznatků o výsledky z hospodářských porostů Východního Polabí. Na základě prostudované literatury lze lesní kovaříky jednoduše dělit na dvě skupiny podle substrátu, ve kterém se vyvíjí larvy, na půdní a saproxylické. Společenstva půdních kovaříků jsou odvislá spíše od kyselosti opadu, vlhkosti a teploty půdy, zatímco saproxylické druhy od přítomnosti, množství a rozmanitosti mikrostanovišť, tj. mrtvého dřeva a dutin.

Lesní kovaříci mají pravděpodobně širší ekologickou valenci a upřednostňují spíše typ porostu (listnatý nebo jehličnatý) než konkrétní druhy dřevin. To koresponduje i s faktem, že řada druhů saproxylických kovaříků bývá nalézána ve dřevě různých druhů listnatých nebo jehličnatých dřevin (Mertlík 2017). Dřeviny svým opadem ovlivňují především kyselost svrchních vrstev půdy (např. Špulák, Kacálek 2017), ve kterých se zdržují drátovci, a do jisté míry tím ovlivňují i společenstva kovaříků. Ta bývají druhově bohatší v půdách s vyšším pH, ale méně abundantní ve srovnání s kyselejšími půdami, chudými na ostatní makrofaunu (Wolters 1989; Penev 1992; David et al. 1993; Scheu 2003).

Vyvozené preference kovaříkovitých vůči typu porostu, spíše než ke konkrétním dřevinám, byly potvrzeny i studiem hospodářských lesů Východního Polabí. Cílové porosty byly popsány charakteristikami, které reflektují minulé a současné disturbance, a charakteristikami, které popisují vnitřní prostředí porostů. Porosty původní dřevinné skladby tvoří v komplexu lesa plošky podporující vyšší diverzitu kovaříků s vyrovnanějšími početnostmi ve srovnání s lesy nepůvodní dřevinné skladby, které vytváří prostředí podporující spíše eudominantní druhy jehličnatých lesů a mohou napomáhat šíření horských druhů do nižších poloh. Otevřenost korunového patra ovlivnila kovaříky na všech sledovaných úrovních a většinou pozitivně s výjimkou dvou druhů dubových porostů. Velikost porostu neměla vliv na kovaříky jako celek, ale na druhové úrovni ovlivnila početnosti dvou druhů pozitivně a jednoho druhu negativně (Mladenović et al. 2018).

Vybraná skupina půdních kovaříků, považovaných za generalisty, ukázala jasné vnitřní dělení dle typu porostu na dvě skupiny. Druhy *Athous vittatus* a *A. haemorrhoidalis* ukázali jasné preference vůči listnatým porostům, zatímco *A. subfuscus* a *A. zebei* vůči jehličnatým porostům. Ačkoli jsou Athousi aktivními letci, jejich společenstev odpovídala referenční ploše o malém poloměru 20 m a zdá se, že velké procento populace se bude pohybovat na vzdálenosti desítek metrů uvnitř porostu (Loskotová, Horák 2016). Vzhledem k potravní specializaci Athousů, je jich přítomnost v hospodářských porostech spíše prospěšná, zejména v místně nepůvodních smrkových porostech s půdami chudými na ostatní zástupce makrofauny, kde působí jako predátoři lesních škůdců a bioturbační činností uvolňují živiny pro další organismy (Wolters 1989). Jak velký je jejich vliv na redukci populací lesních škůdců není prozatím zcela jasné.

Pro jedenáct druhů kovaříků byly zjištěny statisticky významné vztahy k vybraným charakteristikám porostů. Procentuální zastoupení dominantní dřeviny a otevřenost korunového patra byly dvě nejvlivnější proměnné. Blízkost nelesních ploch ovlivnila negativně tři druhy kovaříků. Některé výsledky byly spíše překvapivé jako například negativní vliv počtu pařezu na saproxylický druh *Ampedus balteatus* nebo negativní vliv velikosti porostu na druh *Dalopius marginatus*.

V hospodářských porostech Východního Polabí byly zjištěny velmi nízké objemy ponechaného mrtvého dřeva a mezi dvěma sezónami jeho pokles navzdory opačnému trendu v českém lesnictví, kde došlo mezi léty první a druhé inventarizace lesů (NIL a NIL2) v hospodářských lesích k nárůstu přibližně o 18 m^3/ha lesní půdy. Malé množství mrtvého dřeva i počty dutinových stromů v porostech byly nejpravděpodobnější příčinou malého množství vzácných druhů saproxylických kovaříků.

Implikace pro lesní management

Současné hospodářské porosty Východního Polabí podporují spíše druhově chudší společenstva eudominantních druhů kovaříků. Lesní hospodáři svým rozhodováním mohou významně ovlivnit společenstva kovaříků a mají možnost zlepšit podmínky pro vzácné druhy. Již volba výsadby předurčuje typ opadu, který značně ovlivní společenstva půdních kovaříků v budoucím porostu. Opad listnatých dřevin nadlepšuje pH půdy. Výsledky studií poukazují na důležitost časové kontinuity místně původní

vegetace v komplexech monokulturních porostů. I vtroušené dřeviny místně přirozené vegetace napomáhají v udržování vyšší biodiverzity. Zlepšují podmínky pro půdních i saproxylické kovaříky, zvláště pokud se jedná o jedince větších rozměrů s potenciálem vývoje nebo již s vyvinutými mikrostanovišti jako jsou odumírající silné větve, dutiny, tlející dřevo nebo plodnice hub. Jejich pravidelné rozmístění v porostech není nutné. V porostech může být podpořen vznik míst vyšších koncentrací vhodných mikrostanovišť, tj. části porostů se stromy mýtného věku, ve kterých je ponecháno vyšší množství mrtvého dřeva (Parisi et al. 2016). Stanovištní hotspoty by měly být propojeny alespoň tzv. nášlapnými kameny, tj. jednotlivými stromy uprostřed porostů, nebo ponecháváním dřevin lemujících lesní cesty, které mohou být vzácnými druhy využity jako stanoviště i jako koridory šíření (Zauli et al. 2014). Důležité jsou především dostatečné množství, rozmanitost a zajištění časové kontinuity pro budoucí generace. Zajištění vhodných podmínek pro rozvoj biodiverzity kovaříků přináší pozitiva nejen ochraně přírody, ale také biologické ochraně porostů, obohacením o druhy plnící rozličné funkce.

8 ZDROJE

Acosta, I., 2011. Green desert´ monoculture forests spreading in Africa and South America. The Guardian. http://www.theguardian.com/environment/2011/sep/26/monoculture-forests-africa-south-america.

Andersson, K., Bergman K.-O., Andresson, F., Hedenström, E., Jansson, N., Burman, J., Winde, I., Larsson, M.C., Milberg, P., 2014. High-accuracy sampling of saproxylic diversity indicators at regional scales with pheromones: the case of Elater ferrugineus (Coleoptera, Elateridae). Biol. Conserv., 171, 156-166.

Arakaki, N., Nagyama, A., Kobayashi, A., Tarora, K., Kishita, M., Sadoyama, Y., Mougi, N., Kijima, K., Suzuki, Y., Akino, T., Yasui, H., Fukaya, M., Yasuda, T., Wakamura, S., Yamamura, K., 2008. Estimation of abundance and dispersal distance of the sugarcane click beetle Melanotus sakishimensis Ohira (Coleoptera: Elateridae) on Kurima Island, Okinawa, by mark-recapture experiments. Appl. Entomol. Zool., 43(3): 409-419.

Arakaki, N., Hokama, Y., Yamamura, K., 2010. Estimation of the dispersal ability of Melanotus okinawensis (Coleoptera: Elateridae) larvae in soil. Appl. Entomol. Zool., 45(2): 297-302.

Balatka, B., Kalvoda, J., 2006. Geomorfologické členění reliéfu Čech. Kartografie PRAHA, a. s., Praha, 79 p.

Bender, D.J., Contreras, T.A., Fahrig, L., 1998. Habitat loss and population decline: a meta-analysis of the patch size effect. Ecology, 79(2), 517-533.

Blackshaw, R.P., Hicks, H., 2012. Distribution of adult stages of soil insect pests across an agricultural landscape. J. Pest Sci., 86(1), 53-62.

Boiteau, G., Bousquet, Y., Osborn, W., 2000. Vertical and temporal distribution of Carabidae and Elateridae in Flight above an agricultural landscape. Environ. Entomol., 29(6): 1157-1163.

Bouget, C., Brustel, H., Brin, A., Noblecourt, T., 2008. Sampling beetles with window flight traps: methodological insights. Rev. Écol. (Terre Vie), suppt., 10, 21-32.

Brockerhoff, E.G., Jactel, H., Parrotta, J.A., Ferraz, S.F.B., 2013. Role of eucalypt and other planted forests in biodiversity conservation and the provision of biodiversity-related ecosystem services. Forest Ecol. Manag., 301, 43-50.

Brockerhoff, E.G., Jactel, H., Parrotta, J.A., Quine, C.P., Sayer, J., 2008. Plantation forests and biodiversity: oxymoron or opportunity? Biodivers. Conserv., 17, 925-951.

Brown, Keaster 1986. Activity and dispersal of adult *Melanotus depressus* and *Melanotus verberans* (Coleoptera: Elateridae) in a Missouri cornfield. J. Kans. Entomol. Soc., 59(1), 127-132.

Burgio, G., Ragaglini, G., Petacchi, R., Ferrari, R., Pozzati, M., Furlan, L., 2012. Optimization of *Agriotes sordidus* monitoring in northern Italy rural landscape, using a spatial approach. Bull. Insectology, 65(1), 123-131.

Campbell, J.W., Hanula, J.L., Waldrop, T.A., 2008. Effects of prescribed fire and fire surrogates on saproxylic Coleoptera in the Southern Appalachians of North Carolina. J. Entomol. Sci., 43(1), 57-75.

Carnus, J.-M., Parrotta, J., Brockerhoff, E., Arbez, M., Jactel, H., Kremer, A., Lamb, D., O´Hara, K., Walters, B., 2006. Planted forests and biodiversity. J. For., 104(2), 65-77.

Clobert, J., Le Galliard, J.-F., Cote, J., Meylan, S., Massot, M., 2009. Informed dispersal, heterogeneity in animal dispersal syndromes and the dynamics of spatially structured populations. *Ecol. Lett.*, 12: 197-209.

Collinge, S.K., 2009. Ecology of fragmented landscapes. The Johns Hopkins University Press, Baltimore, Maryland, 340 p.

David, J.F., Ponge, J.F., Delecour, F., 1993. The saprophagous macrofauna of different types of humus in beech forests of the Ardenne (Belgium). Pedobiologia, 37, 49-56.

Drag, L., Hauck, D., Pokluda, P., Zimmermann, K., Cizek, L., 2011. Demography and dispersal ability of a threatened saproxylic beetle: A mark-recapture study of the Rosalia Longicorn (Rosalia alpina). PLoS ONE, 6(6), e21345.

Douglas, H., 2011. Phylogenetic relationships of Elateridae inferred from adult morphology, with special reference to the position of Cardiophorinae. Zootaxa, 2900, 1-45.

Dupont, Y.L., Nielsen, B.O., 2006. Species composition , feeding specificity and larval trophic level of flower-visiting insects in fragmented versus continuous heathlands in Denmark. Biol. Conserv., 131, 475-485.

Dušánek, V., Mertlík, J., 2015. Elateridae. Click beetles of the Palearctic region. http://www.elateridae.com.

Evans, M.E.G., 1972. The Jump of the Click Beetle (Coleoptera, Elateridae) – a preliminary study. J. Zool., 167: 319-336.

Evans, M.E.G., 1973. The Jump of the Click Beetle (Coleoptera, Elateridae) – energetics and mechanics. J. Zool., 169: 181-194.

Farkač, J., Král, D., Škorpík, M., eds., 2005. Červený seznam ohrožených druhů České republiky. Bezobratlí. List of threatened species in the Czech Republic. Invertebrates. Agentura ochrany přírody a krajiny ČR, Praha, 760 p.

Fountain-Jones, N.M., Baker, S., Jordan, J., 2015. Moving beyond the guild concept: developing a practical functional trait framework for terrestrial beetles. Ecol. Entomol., 40, 1-3.

Frazer, G.W., Trofymow, J.A., Lertzman, K.P., 1997. A method for estimating canopy openness, effective leaf area index, and photosynthetically active photon flux density using hemispherical photography and computerized image analysis techniques. Canadian Forest Service, Victoria, British Columbia, Canada, 65 p.

Forman, R.T.T., Godron, M., 1981. Patches and structural components for a landscape ekology. BioScience, 31(10), 733-740.

FSC Sweden, 2013. The contribution of FSC – certfication to biodiversity in Swedish forests. Report 2. Forest Stewardship Council, Sweden, 19 p.

Gibb, H., Johansson, T., Stenbacka, F., Hjältén, J., 2013. Functional roles affecting diversity-succession relationships for boreal beetles. PlosOne, 8, e72764.

Gouix, N., Mertlik, J., Jarzabek-Müller, A., Németh, T., Brustel, H., 2012. Known status of the endangered western Palearctic violet click beelte (Limoniscus violaceus) (Coleoptera). J. Nat. Hist., 46(13-14), 769-802.

Gouix, N., Sebek, P., Valladares, L., Brustel, H., Brin, A., 2015. Habitat requirements of the violet click beetle (Limoniscus violaceus), an endangered umbrella species of basal hollow trees. Insect Conserv. Divers., 8, 418-427.

Grimaldi, D., Engel, M.S., 2005. Evolution of the Insects. Cambridge University Press, New York, 755 p.

Hansen, M.C., Potapov, P.V., Moore, R., Hancher, M., Turubanova, S.A., Tyukavina, A., et al., 2013. High-resolution global maps of 21st-century forest cover change. Science, 342, 850-853.

Hardersen, S., Toni, I., Cornacchia, P., Curletti, G., Leo, P., Nardi, G., Penati, F., Piattella, E., Platia, G., 2012. Survey of selected beetle families in a floodplain remnant in northern Italy. Bull. Insectology, 65(2), 199-207.

Hardersen, S., Curletti, G., Leseigneur, L., Platia, G., Liberti, G., Leo, P., Cornacchia, P., Gatti, E., 2014. Spatio-temporal analysis of beetles from the canopy and ground layer in an Italian lowland forest. Bull. Insectology, 67(1), 87-97.

Harvey, D., Harvey, H., Larsson M.C., Svensson, G.P., Hedenström, E., Finch, P., Gange, A.C., 2017. Making the invisible visible: determining an accurate national distribution of *Elater ferrugineus* in the United Kingdom using pheromones. Insect Conserv. Divers., 10(4), 283-293.

Hejda, R., Farkač, J., Chobot, K., (eds.) 2017. Červený seznam ohrožených druhů České republiky. Bezobratlí. (Red list of threatened species of the Czech Republic. Invertebrates). Příroda, 36, 1-612.

Horák, J., 2011. Response of saproxylic beetles to tree species composition in a secondary urban forest area. Urban For. Urban Green., 10, 213-222.

Horák, J. 2013. Effect of site level environmental variables, spatial autocorrelation and sampling intensity on Arthropod communities in an ancient temperate lowland woodland area. PlosOne, 8(12), e81541.

Horák, J., Brestovanská, T., Mladenović, S., Kout, J., Bogush, P., Halda, J.P., Zasadil, P., 2019. Green desert?: Biodiversity patterns in forest plantations. For. Ecol. Manage., 433, 343-348.

Horák, J., Rébl, K., 2013. The species richness of click beetles in ancient pasture woodland benefits from a high level of sun exposure. J. Insect Conserv., 17(2), 307-318.

Horák, J., Vodka, S., Kout, J., Halda, J.P., Bogusch, P., Pech, P., 2014. Biodiversity of most dead wood-dependent organisms in thermophilic temperate oak woodlands thrives on diversity of open landscape structures. For. Ecol. Manage., 315, 80-85.

Hyvärinen, E., Kouki, J., Martikainen, P., 2006. A comparison of three trapping methods used to survey forest-dwelling Coleoptera. Eur. J. Entomol., 103, 397-407.

Chytrý, M., Kučera, T., Kočí, M., (eds.) 2001. Katalog biotopů České republiky. Agentura ochrany přírody a krajiny ČR, Praha, 307 p.

Irmler, U., Arp, H., Nötzold, R., 2010. Species richness of saproxylic beetles in woodlands is affected by dispersion ability of species, age and stand size. J. Insect Conserv., 14, 227-235.

Jagemann, E., 1955. Kovaříkovití – Elateridae. Fauna ČSR. Nakladatelství Československé akademie věd, 302 p.

Johnson, P.J., 2002. Family Elateridae. pp. 160-173. In: Arnett, R.H., Jr., Thomas, M.C., Skelley, P.E., Frank, H. (eds.). American Beetles, Volume 2: Polyphaga, Scarabaeoidea through Curculionoidea. CRC Press, Boca Raton, USA.

Kirby, K.J., Reid, C.M., Thomas, R.C., Goldsmith, F.B. 1998. Preliminary estimates of fallen deadwood and standing dead trees in managed and unmanaged forests in Britain. J. App. Ecol., 35(1), 148-155.

Kobieluzsov, L., 2012. Klasifikace a distribuce tribu Drilini (Coleoptera: Elateridae: Agrypninae). Bakalářská práce, vedoucí práce RNDr. Robin Kundrata, Katedra zoologie, PřF, Univerzita Palackého v Olomouci, 40 p.

Kocarek, P., Holusa, J., Vlk, R., Marhoul, P., 2013. Rovnokřídlí České republiky (Insecta: Orthoptera). Praha, Academia, 288 p.

Kolektiv autorů, 2018. Zpráva o stavu lesa a lesního hospodářství České republiky v roce 2017. Ministerstvo zemědělství, Praha, 116 p.

Kolesnikova, A.A., Taskaeva, A.A., Lapteva, E.M., Degteva, S.V., 2012. Vertical distribution of Collembola, Lumbricidae and Elateridae in alluvial soils of floodplain forests. Contemp. Probl. Ecol., 6(1), 34-42.

Kristin, A., 2002. Food variability of collared flycatcher nestlings (*Ficedula albicollis*) in mixed beech forests. Ekológia, 21, suppl. 2, 159-164.

Křístek, J., 1967. Bejtrag zum studium der prädation von afterraupen der fichtengespinstblattwespe (Cephalcia abietis L.) durch die schnelkäfer, Sb. 4. ved. konf. VÚLH Zvolen, XIII, 1-14. Cit. In: Kula, E., Švarc, P., 2010. Distribution of wireworms of click beetles (Coleoptera, Elateridae) in the soil of forest ecosystems of the Kienhaida Nature Reserve (SZ Čehy). OECOLOGICA III, 64-72.

Kučera, M., Adolt, R., Kohn, I., Piškytlová, K., Kratěna, L., Fejfar, J., Závodský, J., Čech, Z., 2016. 10. Mrtvé dřevo. Výstupy národní inventarizace lesů uskutečněné v letech 2011-2015. Národní inventarizace lesů, Ústav pro hospodářskou úpravu lesů, Brandýs nad Labem, 12 p.

Kula, E., 2009. Půdní a epigeická fauna stanovišť ovlivněných vápněním a její dynamika. Hradec Králové, Grantová služba Lesy ČR s.p., 438 p.

Kula, E., Švarc, P., 2010. Distribution of wireworms of click beetles (Coleoptera, Elateridae) in the soil of forest ecosystems of the Kienhaida Nature Reserve (SZ Čehy). OECOLOGICA III, 64-72.

Kula, E., Švarc, P., 2012. Earthworms (Lumbricidae) from a surface layer and wireworms (Elateridae) of forest stands in the anthropogenically-disturbed area of the Děčínská vrchovina Upland (Czech Republic). Beskydy, 5(1), 43-54.

Kundrata, R., Bocák, L., 2011. The phylogeny and limits of Elatridae (Insecta, Coleoptera): is there a common tendency of click beetles to soft-bodiedness and neoteny? Zool. Scr., 40, 364-378.

Laibner, S., 2000. Elateridae České a Slovenské republiky. Elateridae of the Czech and Slovak Republics. Kabourek, Zlín, 292 p.

Laurance, W.F., Lovejoy, T.E., Vasconcelos, H.L., Bruna, E.M., Didham, R.K., Stouffer, C., Gascon, C., Bierregaard, R.O., Laurance, S.G., Sampaio, E., 2002. Ecosystem decay of Amazonian forest fragments: a 22-year investigation. Conserv. Biol., 16(3), 605-618.

Lefko, S.A., Pedigo, L.P., Batchelor, W.D., Rice, M.E., 1998. Spatial modeling of preferred wireworm (Coleoptera: Elateridae) habitat. Environ. Ent., 27, 184-190.

Loskotová, T. 2010. Význam kontinuity a fragmentace lesních porostů z pohledu brouků jako indikační skupiny. Bakalářská práce, 66 p. Vedoucí práce RNDr. Dušan Romportl, Ph.D.

Loskotová, T., Horák, J., 2016. The influence of mature oak stands and spruce plantations on soil-dwelling click beetles in lowland plantation forests. PeerJ, 4:e1568.

Lovei, G.L., Magura, T., Tóthmérész, Ködöböcz, V., 2006. The influence of matrix and edges on species richness patterns of ground beetles (Coleoptera: Carabidae) in habitat islands. Global Ecol. and Biogeogr., 15, 283-289.

Merivee, E., Rahi, M., Luik, A. 1999. Antennal sensilla of the click beetle, Melanotus villosus (Geoffroy) (Coleoptera: Elateridae). Int. J. Insect Morphol. Embryol., 28, 41-51.

Mertlík, J., 2008. Druhy rodu *Limonius* Eschscholtz, 1829 České a Slovenské republiky (Coleoptera: Elateridae). Elateridarium, 2, 156-171.

Mertlik, J., 2017. Saproxylické druhy kovaříků (Coleoptera: Elateridae) na území východních Čech, s přehledem biotopů druhů osídlujících dubové lesy. Review of the saproxylic click-beetles (Coleoptera: Elateridae) in Eastern Bohemia

(Czech Republic), with special emhasis on species of the oak forests. Elateridarium, 11, 17-110. Cit. 19.1.2019. http://www.elateridae.com/elateridarium.

Mertlík, J., Németh, T., Kundrata, R., 2017. Revision of the flightless click-beetle genus Dima Charpentier, 1825 (Coleoptera: Elateridae: Dimini) in the Balkan Peninsula. Zootaxa, 4220(1), 1-63.

Mladenović, S., Loskotová, T., Boháč, J., Pavlíček, J., Brestovanský, J., Horák, J., 2018. The effects of within stand disturbance in plantation forests indicate complex and contrasting responses among and within beetle families. Bull. Entomol. Res., 108(6), 750-764.

Mortelliti, A., Michael, D.R., Lindenmayer, D.B., 2015. Contrasting effects of pine plantations on two skinks: results from a large-scale natural experiment. Anim. Conserv., 18, 433-441.

Müller, J., Buβler, H., Kneib, T. 2008. Saproxylic beetle assemblages related to silvicultural management intensity and stand structures in a beech forest in Southern Germany. J. Insect Conserv., 12, 107-124.

Müller, J., Noss, R.F., Bussler, H., Brandl, R., 2010. Learning from a "benign neglect strategy" in a national park: Response of saproxylic beetles to dead wood accumulation. Boiol. Conserv., 143, 2559-2569.

Musa, N., Andersson, K., Burman, J., Andersson, F., Hedenström, E., Jansson, N., Paltto, H., Westerberg, L., Winde, I., Larsson, M.C., Bergman, K.-O., Milberg, P., 2013. Using sex pheromone and a multi-scale approach to predict the distribution of a rare saproxylic beetle. PlosOne, 8(6), e66149.

Neuhasslová, Z., Moravec, J., 1998. Mapa potenciální přirozené vegetace České republiky - Map of potential natural vegetation of the Czech Republic. 1 map. color., Kartografie, Praha.

Nieto, A., Alexander, K.N.A., 2010. European Red List of saproxylic beetles. Publications Office of the European Union, Luxembourg, 45 p.

Nol, E., Douglas, H., Crins, W.J., 2006. Responses of syrphids, elaterids and bees to single-tree selection harvesting in Algonquin Provincial Park, Ontario. Can. Field-Nat., 120(1), 15-21.

Ohsawa, M., 2004. Comparison of Elaterid biodiversity among larch plantations, secondary forests, and primary forests in the central mountainous region in Japan. Ann. Entomol. Soc. Am., 97, 770-774.

Ohsawa, M., 2007. The role of isolated old oak trees in maintaining beetle diversity within larch plantations in the central mountains region of Japan. For. Ecol. Manage., 250, 215-226.

Ohsawa, M., 2010. Beetles families as indicators of Coleopteran diversity in forests: a study using Malaise traps in the central mountainous region of Japan. J. Insect Conserv., 14, 479-484.

Ohsawa, M., Shimokawa, T., 2011. Extending the rotation period in larch plantations increases canopy heterogeneity and promotes species richness and abundance of native beetles: Implications for the conservation and biodiversity. Biol. Conserv., 144, 3106-3116.

Parisi, F., Lombardi, F., Sciarretta, A., Tognetti, R., Campanaro, A., Marchetti, M., Trematerra, P., 2016. Spatial patterns of saproxylic beetles in a relic silver fir forest (Central Italy), relationship with forest structure and biodiversity indicators. For. Ecol. Manage., 381, 217-234.

Pastur, G.M., Perera, A.H., Iverson, L.R., 2018. Ecosystem services from forest landscapes: An overview. Book chapter. In: Peterson, U., Perera, A.H., Peterson, U., Pastur, G.M., Iverson, L.R., eds., 2018. Ecosystem services from forest landscapes. Broadscale considerations. Springer, p. 1-10.

Polley, H., Henning P., Kroiher, F., Marks, A., Riedel, T., Schmidt, U., Schwitzgebel, F., Stauber, T., 2015. The forests in Germany. Selected results of the Third national forest inventory. Federal Ministry od Food and Agriculture, 52 p.

Pontégnie, M., du Bus de Warnaffe, G., Lebrun, Ph., 2005. Impacts of silvicultural practices on the structure of hemi-edaphic macrofauna community. Pedobiologia, 49, 199-210.

Procházka, J., 2018. Letová aktivita a stanovištní preference saproxylických brouků v evropských lesích mírného pásma. Disertační práce, vedoucí práce doc. Jiří Schlaghamerský, Ph.D., Masarykova Univerzita, 166 p.

Račanský, Z., 2016. Vybrané čeledi saproxylických brouků (Elateridae, Eucnemidae, Throscidae, Cerambycidae) předržené pařeziny v NPR Zahrady pod Hájem. Bakalářská práce, vedoucí práce doc. Dipl. Biol. Jiří Schlaghamerský, Ph.D., Masarykova Univerzita, 42 p.

Ranius, T., 2002. Population ekology and conservation of beetles and pseudoscorpions living in hollow oaks in Sweden. Anim. Biodivers. Conserv., 25.1, 53-68.

Redon, M., Luque, S., Gosselin, F., Cordonnier, T., 2014. Is generalisation of uneven-aged management in mountain forests the key to improve biodiversity conservation within forest landscape mosaics? Ann. Forest Sci., 71, 751-760.

Ribak, G., Weihs, D., 2011. Jumping without Using Legs: The Jump of the Click-Beetles (Elateridae) Is Morphologically Constrained. PLoS ONE, 6(6), e20871.

Roder, J., Bassler, C., Brandl, R., Dvorak, L., Floren, A., Gruppe, A., Gossner, M., Jarzabek-Muller, A., Vojtech, O., Wagner, C., Muller, J. 2010. Arthropod species richness in the Norway Spruce canopy along an elevation gradient. For. Ecol. Manage., 259(8), 1513-1521.

Rukavina, I., Kostanjšek, F., Jelaska, S.D., Pirnat, A., Jelaska, L.Š., 2018. Distribution and habitat suitability of two rare saproxylic beetles in Croatia – a piece of puzzle missing for South-Eastern Europe. iForest, 11, 765-774.

Saetre, P., Brandtberg, P.-O., Lundkvist, H., Bengtsson, J., 1999. Soil organisms and carbon, nitrogen and phosphorous mineralisation in Norway spruce and mixed Norway spruce – Birch stands. Biol. Fertil. Soils, 28, 382-388.

Samoylova, E.S, Striganova, B.R., 2013. Peculiarities of the biotope distribution of click beetle larvae (Coleoptera, Elateridae) in the Irtysh River Valley. Biology Bulletin, 40(6), 550-557.

Samoilova, E.S., Kostina, N.V., Sriganova, B.R., 2016. Microbial population of the digestive tract of click beetle larvae (Elateridae, Coleoptera). Biology Bulletin, 43(5), 457-467.

Seredyuk, S.D., 2008. Structure of communities of Elateridae family of subzones of Middle and Southern Taiga under technological environmental impact. Contemp. Probl. Ecol., 1(1), 104-110.

Sheehan, T.N., Ulyshen, M.D., Horn, S., Hoebeke, E.R., 2019. Vertical and horizontal distribution of bark and woodboring beetles by feeding guild: is there an optional trap location for detection? J. Pest Sci., 92, 327-341.

Schallhart, N., Wallinger, C., Juen, A., Traugott, M., 2009. Dispersal abilities of adult click beetles in arable land revealed by analysis of carbon stable isotopes. Agric. For. Entomol., 11: 333-339.

Schallhart, N., Tusch, M.J., Staudacher, K., Wallinger, C., Traugott, M., 2011. Stable isotope analysis reveals whether soil-living elaterid larvae move between agricultural crops. Soil Biol. Biochem., 43, 1612-1614.

Schmidl, J., Bußler, H., 2004. Ökologische gilden xylobionter käfer Deutschland. Naturschutz und Landschaftsplanung, 36(7), 202-218.

Sippola, A.-L., Siitonen, J., Punttila, P., 2002. Beetle diversity in timerline forests: a comparison between old-growth and regeneration areas in Finnish Lapland. Ann. Zool. Fennici, 39, 69-86.

Speight, M.C.D., 1989. Saproxylic invertebrates and their conservation. Nature and environment, no 42. Strasbourg: Council of Europe, 79 p.

Strong, A.M., Dickert, C.A., Bell, R.T., 2002. Ski trail effects on a beetle (Coleoptera: Carabidae, Elatridae) community in Vermont. J. Insect Conserv., 6, 149-159.

Sverdrup-Thygeson, A., Birkemoe, T., 2009. What window traps can tell us: effect of placement, forest openness and beetle reproduction in retention trees. J. Insect Conserv., 13, 183-191.

Špulák, O., Kacálek, D. 2017. Vliv buku na vlastnosti nadložního humusu a svrchní půdy smrkového porostu na stanovišti kyselé smrkové bučiny. Zprávy lesnického výzkumu, 62(4), 253-261.

Švestka, M., Hochmut, M., Jančařík, V., 1996. Praktické metody v ochraně lesa. Praha, Ministerstvo zemědělství ČR, Nakladatelství Silva Regina, 309 p.

ter Braak, C.J.F., Smilauer, P., 2002. CANOCO reference manual and CanoDraw for Windows user´s guide: Software for canonical community ordination. Version 4.5. Ithaca, Microcomputer Power.

Thomas, S.L., 2007. Effects of forest management on click-beetle (Coleoptera: Elateridae) assemblages in the Acadian forest of Maine. A dissertation thesis. Thesis advisor: Wagner GW. The University od Maine.

Thomas, S.L., Wagner, R.G., Halteman, W.A. 2009. Influence of harvest gaps and coarse woody materiál on click beetles (Coleoptera: Elateridae) in Maine´s Acadian forest. Biodivers. Conserv., 18(9), 2405-2419.

Tolasch, T., Fragstein, M., Steidle, J.L.M., 2007. Sex pheromone of Elater ferrugineus L. (Coleoptera: Elateridae). J. Chem. Ecol., 33, 2156-2166.

Tolasch, T., 2008. Sex pheromone of Ectinus aterrimus (LINNÉ, 1761) (Coleoptera: Elateridae). Chemoecology, 18, 177-180.

Tolasch, T., von Fragstein, M., Steidle, L.M., 2010. Sex pheromone of Agriotes acuminatus (Stephens, 1830) (Coleoptera: Elateridae). J. Chem. Ecol., 36(3), 314-318.

Tóth, M. 2013. Pheromones and attractants of click beetles: an overview. J. Pest Sci., 86(1), 3-17.

Turlure, C., Baguette, M., Stevens, V.M., Maes, D., 2011. Species- and sex-specific adjustments of movement behaviour to landscape heterogeneity in butterflies. Behavioral Ecology, 22(5), 967-975.

Vasconcelos, H.L., Vilhena, J.M.S., Magnusson, W.E., Albernaz, A.L.K.M., 2006. Long-term effects of forest fragmentation on Amazonian ant communities. J. Biogeogr., 33, 1348-1356.

Vávra, J., 2005. Elateridae (kovaříkovití). In: Farkač, J., Král, D., Škorpík, M. (eds.) Červený seznam ohrožených druhů České republiky. Bezobratlí. Red list of threatened species in the Czech Republic. Invertebrates. Agentura ochrany přírody a krajiny ČR, Praha, 760 p. ISBN 80-86064-96-4.

Viviani, V.R., Amaral, D.T., 2016. First report of *Pyrearinus* Larvae (Coleoptera: Elateridae) in Clayish Canga Caves and Luminuous Termite Mounds in the Amazon Forest With a Preliminary Molecular-Based Phylogenetic Analysis of the P. pumilus Group. Ann. Entomol. Soc. Am., 109(4), 534-541.

Vodka, Š., Čížek, L., 2013. The effects of edge-interior and understorey-canopy gradients on the distribution of saproxylic beetles in a temperate lowland forest. For. Ecol. Manage., 304, 33-41.

Webb, A., Buddle, C.M., Drapeau, P., Saint-Germain, M., 2008. Use of remnant boreal forest habitats by saproxylic beetle assemblages in even-aged managed landscapes. Biol. Conserv., 141(3), 815-826.

Weiss, M., Procházka, J., Schlaghamerský, J., Cizek, L., 2016. Fine-scale vertical stratification and guild composition od saproxylic beetles in lowland and montane forest: similar patterns despite low faunal overlap. PLoS One, 11(3): e0149506.

Werner, S.M., Raffa, K.F., 2000. Effects of forest management practices on the diversity of ground-occuring beetles in mixed nothern hardwood forests of the Great Lakes Region. For. Ecol. Manage., 139, 135-155.

Wolters, V., 1989. The influence of omnivorous elaterid larvae on the microbial carbon cycle in different forest soils. Oecologia, 80, 405-413.

Yi, H. 2007. Effects of thinning on flying insect communities using window traps in young Douglas-fir (Pseudotsuga menziesii (Mirb.) Franco) Forests in the Pacific Northwestern America. J. Plant Biol., 50(2), 190-197.

Zahradník, P., 2005. Základy ochrany lesa v praxi. Jíloviště-Strnady, VÚLHM, 128 p.

Zahradník, P., 2017. Seznam brouků České republiky a Slovenska. Check-list of beetles of the Czech Republic and Slovakia. Lesnická práce, s.r.o., Kostelec nad Černými lesy, 544 p. ISBN: 978-80-7458-092-5.

Zach, P., 2003. The occurence and conservation status of *Limoniscus violaceus* and *Ampedus quadrisignatus* (Coleoptera: Elateridae) in Central Slovakia. In: Proceedings of the second pan-European Conference on Saproxylic Beetles, Royal Holloway College, University of London, Egham, Surrey. http://www.ptes.org/events/conferences/beetles_jun02.html.

Zacharuk, R.Y., 1963. Comparative food preferences of soil-, sand- and wood-inhabiting wireworms (Coleoptera, Elateridae). Bull. Entomol. Res., 54(2), 161-165.

Zákon č. 289/1995 Sb. o lesích a o změně některých zákonů (lesní zákon).

Zauli, A., Chiari, S., Hederström, E., Svensson, G.P., Carpaneto, G.M., 2014. Using odour traps for population monitoring and dispersal analysis of the threatened saproxylic beetles Osmoderma eremita and Elater ferrugineus in central Italy. J. Insect. Conserv., 18, 801-813.

Zbuzek, B., 2017. Elateridae (kovaříkovití). In: Hejda, R., Farkač, J., Chobot, K. (eds.). Červený seznam ohrožených druhů České republiky. Bezobratlí. Red list of threatened species of the Czech Republic. Invertebrates. Příroda, 36, 343-347.