

**Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích
Přírodovědecká fakulta**

**Společenstva saproxylických brouků na pasekách
v doubravách NP Podyjí v kontextu environmentálních
faktorů, typu managementu a sukcese.**

Diplomová práce

Petr Kozel

Školitel: RNDr. Pavel Šebek, Ph.D.

České Budějovice 2017

Kozel, P., 2017: Společenstva saproxylických brouků na pasekách v doubravách NP Podyjí v kontextu environmentálních faktorů, typu managementu a sukcese [Communities of saproxylic beetles in clearings of oak woods in the National Park Podyjí in the context of environmental factors, type of management and succession. Mgr. Thesis, in Czech.] – 70 p., Faculty of Science, University of South Bohemia, České Budějovice, Czech Republic.

Anotace

The study focuses on communities of saproxylic beetles at twelve experimental small-size clearings created in broadleaved forests of Podyjí National Park. The aim of the study was to describe changes in abundance, species richness, and community composition of beetles in the course of succession in first few years after felling. The communities of beetles were further analysed using functional trait approach to evaluate differences in species belonging to different trophic level. The results are further discussed.

Prohlašuji, že svoji diplomovou práci jsem vypracoval samostatně pouze s použitím pramenů a literatury uvedených v seznamu citované literatury.

Prohlašuji, že v souladu s § 47b zákona č. 111/1998 Sb. v platném znění souhlasím se zveřejněním své diplomové práce, a to v nezkrácené podobě elektronickou cestou ve veřejně přístupné části databáze STAG provozované Jihočeskou univerzitou v Českých Budějovicích na jejích internetových stránkách, a to se zachováním mého autorského práva k odevzdanému textu této kvalifikační práce.

Souhlasím dále s tím, aby toutéž elektronickou cestou byly v souladu s uvedeným ustanovením zákona č. 111/1998 Sb. zveřejněny posudky školitele a oponentů práce i záznam o průběhu a výsledku obhajoby kvalifikační práce. Rovněž souhlasím s porovnáním textu mé kvalifikační práce s databází kvalifikačních prací Theses.cz provozovanou Národním registrem vysokoškolských kvalifikačních prací a systémem na odhalování plagiátů.

České Budějovice, 19. 4. 2017

Poděkování

Děkuji svému školiteli Pavlu Šebkovi za podnětné rady, pomoc v terénu, při analýze a zpracování dat a také za pomoc při sepsání samotné diplomové práce. Také děkuji Mgr. Lukáši Čížkovi, PhD. za nápady a podnětné rady během celé doby řešení mé diplomové práce. Také děkuji Bc. Michalu Perlíkovi za pomoc v terénu. Za determinaci brouků děkuji Mgr. Radímu Gabrišovi, Mgr. Filipu Trnkovi, Pavlu Průdkovi, Davidu Hauckovi, Ing. Jiřímu Vávrovi, Petru Božovi, Ing. Martinu Škorpíkovi, Ing. Robertu Stejskalovi Ph.D., Mgr. Jiřímu Procházkovi, Mgr. Kateřině Novákové, MDDr. Adamu Šímovi, Ing. Janu Horákovi, MUDr. Tomáši Sitkovi, Bořivoji Zbuzkovi, Vítu Kubáňovi.

OBSAH

1. ÚVOD	1
1.1. Saproxyličtí brouci a ekosystém	1
1.1.1. Role brouků v ekosystému	1
1.2. Faktory ovlivňující bohatost a společenstva saproxylických brouků.....	2
1.2.1. Druh dřeva, jeho objem a fáze rozkladu	2
1.2.2. Typy mrtvého dřeva	3
1.2.3. Abiotické podmínky	4
1.2.4. Mikrostanoviště.....	6
1.3. Funkční vlastnosti saproxylických brouků.....	8
1.4. Lesy a saproxyličtí brouci	9
1.4.1. Typy lesního hospodaření	9
1.4.2. Dynamika lesů.....	11
1.4.3. Studium sukcese na disturbovaných plochách.....	12
1.5. Cíle experimentální práce.....	14
2. METODIKA.....	15
2.1. Charakteristika studovaného území	15
2.2. Design experimentu.....	15
2.3. Sběr materiálu	17
2.4. Nasbíraný materiál a identifikace brouků	18
2.5. Měření proměnných prostředí	18
2.6. Statistická analýza	19
2.6.1. Abundance a bohatost brouků během tří let sukcese	19
2.6.2. Druhové složení brouků během tří let sukcese.....	20
2.6.3. Analýza společenstev z hlediska potravních úrovní	20
2.6.4. Analýza vlivu proměnných prostředí na společenstva.....	21
3. VÝSLEDKY	22
3.1. Tři roky sukcese pasek	22
3.1.1. Počet druhů.....	22
3.1.2. Abundance brouků	23
3.1.3. Druhové složení.....	28
3.2. Vliv opakovaného zásahu.....	35
3.3. Vliv proměnných prostředí.....	37
4. DISKUZE.....	40

4.1. Tři roky sukcese na pasekách.....	40
4.2. Vliv opakovaného zásahu.....	43
4.3. Vliv proměnných prostředí v okolí pasti.....	44
4.4. Význam získaných výsledků	46
5. ZÁVĚR.....	48
6. POUŽITÁ LITERATURA.....	49
7. PŘÍLOHY.....	61
7.1. Seznam příloh.....	61

1. ÚVOD

1.1. Saproxyličtí brouci a ekosystém

1.1.1. Role brouků v ekosystému

Saproxylické organismy, jak je poprvé definoval Speight (1989), jsou organismy, které jsou alespoň část života závislé na mrtvém dřevě nebo jsou závislé na jiných saproxylických organismech. Hrají v lesních ekosystémech důležitou roli (Cobb 2010), protože se podílí především na rozkladu dřeva, na koloběhu látek nebo podmiňují přítomnost jiných organismů (Speight 1989, Boulanger & Sirois 2007). Saproxylické organismy využívají živiny ze dřeva a tím urychlují jeho rozklad (Takamura 2001). Kromě toho tvoří základní složku potravy mnoha druhů obratlovců (Nappi a kol. 2010).

Organismy závislé na mrtvém dřevě můžeme rozdělit na dvě hlavní taxonomické skupiny - houby a živočichy. Houby (*Fungi*) jsou reprezentovány mnoha řády, které náležejí nejčastěji do skupiny stopkovýtrusných (*Basidiomycota*). Houby jsou většinou závislé přímo na dřevních pletivech a jsou zásadní při iniciační fázi rozkladu dřeva. Podobně jako ostatní saproxylické organismy i lignikolní (dřevorozkladné) houby jsou u nás nejohroženějšími druhy hub (Holec & Beran 2006). Přítomnost hub (a také bakterií) ovlivňuje budoucí průběh rozkladu dřeva, což přímo ovlivňuje další saproxylické organismy (Stokland a kol. 2012).

Živočichové (*Animalia*) využívají dřevní hmotu k potravě a úkrytu. Mezi nejpočetnější skupiny saproxylických živočichů můžeme zařadit hmyzí řády: dvoukřídlí (*Diptera*), blanokřídlí (*Hymenoptera*) a brouci (*Coleoptera*). Z ostatních členovců lze v mrtvém dřevě najít štírky (*Pseudoscorpionida*) a roztoče (*Acari*). Mezi saproxylické zástupce obratlovců patří ptáci (*Aves*), netopýři (*Microchiroptera*) a také obojživelníci (*Amphibia*) a plazi (*Reptiles*) (Stokland a kol. 2012).

Jednou z nejvýznamnějších skupin saproxylických živočichů z pohledu biodiverzity a početnosti jsou brouci. Brouci jsou důležitým činitelem při rozkladu dřeva (Takamura 2001, Stokland a kol. 2012). V závislosti na teplotě prostředí, vlhkosti, zeměpisné šířce a dalších faktorech mohou brouci rozkládat značné procento (kolem 10-15 %) objemu mrtvého dřeva v různých fázích rozkladu (Stokland a kol. 2012). Díky jejich rychlé reakci na změnu prostředí a snadné identifikaci se brouci stali modelovou skupinou pro studium saproxylických organismů (Siitonen a kol. 2002, Grove 2002). Několik druhů brouků lze považovat za deštníkové nebo vlajkové. Například larvy tesaříka obrovského (*Cerambyx*

cerdo) vytváří ve dřevě odumírajících stromů velké požerkové chodbičky, které pomáhají jiným saproxylickým broukům ke kolonizaci dřeva. Tesařík obrovský tak vystupuje jako tzv. ekosystémový inženýr a v podstatě i jako deštníkový druh (Albert a kol. 2012).

Přesný počet druhů brouků závislých na mrtvém není znám. Na základě odhadů se předpokládá, že na Zemi může být 0,4 až 1 milion saproxylických druhů organismů (Stokland a kol. 2012), z nichž až 20 % mohou tvořit brouci (Dahlberg & Stokland 2004). Brouci tak představují jednu z nejpočetnějších skupin živočichů vázaných na mrtvé dřevo (Stokland a kol. 2012). Podle Köhlera (2000) se ve střední Evropě nachází přes 6 000 druhů brouků, z nichž přibližně 1 300 druhů je saproxylických, podle jiných zdrojů to může být až 1 600 saproxylických druhů (Bouget a kol. 2008).

Kromě vysoké druhové bohatosti brouků a jejich atraktivitě mezi sběrateli, je lze poměrně snadno chytit, což přispívá k tomu, že je to také nejlépe prostudovaná skupina saproxylických organismů (Stokland a kol. 2012). V dalších částech této práce se budu zabývat již pouze saproxylickými brouky.

1.2. Faktory ovlivňující bohatost a společenstva saproxylických brouků

Přítomnost a diverzita saproxylických brouků na určitém místě je podmíněná mnoha faktory. Mezi ně patří hlavně druh dřeva, objem a stupeň rozkladu mrtvého dřeva, typy mrtvého dřeva, přítomnost mikrostanovišť v mrtvém dřevě a různé abiotické podmínky.

1.2.1. Druh dřeva, jeho objem a fáze rozkladu

Druhová bohatost saproxylických brouků se liší v závislosti na vazbě na dřevo listnatých a jehličnatých stromů. V práci Dahlberga a Stoklanda (2004) bylo zjištěno, že diverzita saproxylických brouků vázaných na dřevo listnatých stromů představuje 50 % všech saproxylických brouků. 27 % druhů je vázáno pouze na jehličnaté stromy. Jen 11 % saproxylických brouků jsou generalisté, kteří mohou využívat oba typy dřeva (Dahlberg & Stokland 2004). Mezi generalisty patří například tesařík piluna (*Prionus coriarius*), jehož larvy se vyvíjí v kořenech různých listnatých i jehličnatých stromů (Javorek 1964).

Důležitým faktorem ovlivňující saproxylické brouky je množství mrtvého dřeva. Pozitivní vliv množství mrtvého dřeva na druhovou bohatost saproxylických brouků byl prokázán v mnoha studiích (Lassauce a kol. 2011, Lachat a kol. 2012, Rocca a kol. 2014). Silnější korelace mezi množstvím mrtvého dřeva a počtem saproxylických brouků je ve vlhkých oblastech (Lachat a kol. 2012) a v jehličnatých a boreálních lesích (Lassauce a kol.

2011). Brouci se mohou lišit podle preference množství mrtvého dřeva. Někteří brouci potřebují velké množství dřeva, někteří naopak preferují malé množství mrtvého dřeva (Bouget a kol. 2014). Struktura společenstev přitom nemusí být nutně ovlivněna objemem mrtvého dřeva. V práci Vodky a Čížka (2013) nebylo druhové složení saproxylických brouků ovlivněno objemem mrtvého dřeva. Množství mrtvého dřeva je pro saproxylické brouky důležité, ale zásadní je také jeho diverzita rozkladu v čase (Lachat a kol. 2012).

Stupeň rozkladu mrtvého dřeva hraje klíčovou roli při kolonizaci dřeva organismy. Postupem času, jak se mrtvé dřevo rozkládá, průběžně se na něm mění společenstva saproxylických brouků (Winter a kol. 2005, Lee a kol. 2014). Mění se také průměrná druhová bohatost mezi fázemi rozkladu. Nejvyšší druhová bohatost je na začátku rozkladu a následně bývá vysoká i na konci (Lee a kol. 2014). Odlišné výsledky byly ale zjištěny v několika pracích (Lindhe & Lindelöw 2004, Sain-Germain a kol. 2007), kdy druhová bohatost saproxylických brouků byla nejvyšší ve středně rozloženém dřevě.

Nejdříve mrtvé dřevo kolonizují pionýrské xylofágní druhy (*Scolytinae*, *Cerambycidae*, *Buprestidae*), kteří tvoří požerkové chodbičky ve dřevě čímž zpřístupňují mrtvé dřevo sekundárním xylofágům. Navíc ve dřevě roznášejí spóry hub, které rozkládají dřevo nebo se jimi živí saproxyličtí brouci. Sekundární xylofágové (*Anobiidae*, *Throscidae*, *Eucnemidae*, *Melyridae*) využívají již mírně rozložené dřevo. Po kolonizaci xylofágy je dřevo obsazováno také predátory (*Cleridae*, *Monotomidae*, *Cucujidae*), kteří loví larvy jiných brouků (pestrokrvečník *Thanasimus formicarius* vyhledává larvy kůrovců *Curculionidae: Scolytinae*) nebo ostatní přítomné organismy. V pozdějších fázích sukcese se objevují saprofytní druhy (*Elateridae*, *Anobiidae*, *Lucanidae*), kteří rozkládají dřevo v posledních fázích rozkladu (Bouget & Duelli 2004, Stokland a kol. 2012).

Příčiny vzniku mrtvého dřeva a průběh je rozkladu můžou být odlišné, avšak vždy vedou k podobné finální fázi rozkladu (Stokland a kol. 2012).

1.2.2. Typy mrtvého dřeva

Pro vývoj saproxylických brouků je zásadní typ dřeva ve velikosti tzv. hrubých zbytků dřeva (*coarse woody debris*, CWD), což jsou např. pařezy, klády, torza a jiné kusy dřeva v podobné velikosti. Někdy může být typ dřeva důležitější, než celkové množství mrtvého dřeva (Dahlberg & Stokland 2004, Brin 2009, Lachat a kol. 2012, Rocca a kol. 2014). Způsob, jakým strom uhyne má často vliv na jeho rozklad především v prvních fázích rozkladu (Stokland a kol. 2012). Kombinace tohoto faktoru se sukcesí rozkladu může mít

velký vliv na biodiverzitu v mrtvém dřevě v dalších stupních rozkladu (Stokland a kol. 2012). K úhynu stromů může docházet nejen přirozeným stárnutím stromu nebo kompeticí o světlo a prostor s ostatními stromy, ale i náhle, v důsledku jiných abiotických faktorů, vlivem větru, sucha, mrazu, záplav, ohně, atd.

Na základě příčin vzniku mrtvého dřeva lze předpokládat, že se druhové složení saproxylických brouků ve dřevě bude lišit (Stokland a kol. 2012). Např. pokud les zasáhne vichřice, některé stromy se polámou a zbydou z nich jen torza, některé stromy se přímo vyvrátí a padnou horizontálně na zem. Jsou tedy vytvořeny dva typy mrtvého dřeva - torza a klády. Lze předpokládat, že kolonizace bude probíhat v jednotlivých typech dřeva jinak. Navíc se budou přirozeně měnit i chemické vlastnosti mezi těmito dvěma typy dřeva (rozklad dřeva klády bude rychlejší kvůli vlhčím podmínkám). Existuje několik prací, ve kterých bylo prokázáno, že velké klády pozitivně ovlivňují druhovou bohatost saproxylických brouků (Bouget a kol. 2014).

Dalším typem dřeva jsou pařezy. Pařezy poskytují odkorněné části mrtvého dřeva v různých fázích rozkladu, mrtvé kořeny, které jsou vyhledávány některými saproxylickými brouky (*Prionus coriarius*). Pařezy jsou pro některé saproxylické brouky důležitější, než klády (Brin a kol. 2013). Pravděpodobně protože jsou více heterogenní (Brin a kol. 2013). Pro společenstva saproxylických brouků v jehličnatých lesích však můžou být důležitější klády (Stokland a kol. 2012). V různých typech lesů (v rezervacích, obhospodařovaných lesích a ve vymýcených lesních plochách) poskytují pařezy podmínky pro různá společenstva saproxylických brouků i ohrožených druhů (Hjältén a kol. 2012).

Velmi důležité jsou také drobné kusy dřeva (*fine woody debris*, FWD -) v podobě různých padlých větví, klacků. Jsou atraktivní například pro krasce *Anthaxia quadripunctata* (*Buprestidae*) (Kraut a kol. 2016).

Dalším typem dřeva jsou suché větve na stromech. Tyto větve jsou v nížinných lesích poměrně častým typem mrtvého dřeva. Poskytují potravní niku mnoha druhům brouků, z nichž nejdůležitější jsou krasci polníci (*Agrilus* sp.), kteří se živí právě na tenkých suchých větvích různých listnatých stromů (Kletečka 2009).

1.2.3. Abiotické podmínky

Mezi další environmentální faktory, které ovlivňují saproxylické brouky patří abiotické podmínky. Lze k nim zařadit otevřenost porostu, vertikální zápoj, habitus (forma) stromu, apod.

Otevřenost porostu a oslunění kmenů stromů nebo padlého mrtvého dřeva hraje jednu ze zásadních rolí v druhové bohatosti saproxylických brouků (Bengtsson a kol. 2000, Ranius & Jansson 2000, Franc & Götmark 2008, Bouget a kol. 2014). Existuje mnoho studií, které se zabývají vlivem otevřenosti porostu na druhovou bohatost a druhové složení saproxylických brouků. Byl například potvrzen pozitivní vliv gradientu osvětlenosti na kovaříkovité brouky (*Elateridae*) (Horák & Rébl 2013). S větším osvětlením stoupala jejich druhová bohatost (Horák & Rébl 2013). Při studii stanovištních nároků důležitých saproxylických brouků iniciální fáze rozkladu mrtvého dřeva, čeledí krascovití (*Buprestidae*) a tesaříkovití (*Cerambycidae*), bylo zjištěno, že druhy brouků které se nacházejí v podrostu, preferují více osluněné lesy (Vodka a kol. 2009). V práci Vodky a Čížka (2013) bylo zjištěno, že více druhů saproxylických brouků se vyskytuje na kraji porostů než uvnitř lesa a to nezávisle na výšce. Nicméně v uzavřeném porostu bylo více druhů nalezeno v korunovém patře než u země. Oslunění a vertikální stratifikace mrtvého dřeva a její vliv na druhovou skladbu xylofágních brouků v nížinných lesích střední Evropy byl prokázán také v práci Bougeta a kol. (2014).

Nejvyššího oslunění se pochopitelně dostává solitérním stromům. Volně rostoucí starší solitérní stromy proto poskytují pro saproxylické brouky velmi vhodné podmínky. Druhová bohatost saproxylických brouků na solitérních stromech je zpravidla vyšší než v jiných stanovištích s vyšším korunovým zápojem (vnitřek zapojeného lesa, kraje lesa) (Vodka a kol. 2008, Horák & Rébl 2013, Šebek a kol. 2016). Bylo také zjištěno, že společenstva saproxylických brouků v uzavřených lesích jsou pouze podmnožinou společenstev saproxylických brouků na solitérních stromech (Šebek a kol. 2016). Odumírající stojící solitérní stromy preferuje např. ohrožený tesařík obrovský *Cerambyx cerdo* (Albert a kol. 2012). Jsou však i druhy, které preferují zastíněnější podmínky, ty jsou však většinou vázané na mrtvé dřevo v pokročilém stádiu rozkladu (Jonsell a kol. 1998). Skutečnost, kde strom roste, ovlivňuje jeho růst. V důsledku otevřených podmínek jsou kmeny a koruny solitérních stromů širší, než u stromů vzrostlých uvnitř lesa. Rozdílné je také umístění silnějších větví. V případě solitérního stromu se silnější větve nachází blíže u země. U stromů vzrostlých uvnitř hustého lesa je tomu naopak. Liší se také výška jednotlivých stromů. V důsledku kompetice o světlo jsou stromy rostoucí v hustém lese vyšší než solitérní stromy, který investici do růstu směřuje více do šířky. Tyto důsledky umístění stromů v prostoru (situace) v kombinaci se světelnými podmínkami způsobují, že solitérní stromy poskytují více mikrostanovišť a jsou pro saproxylické brouky hodnotnější, než stromy v zapojeném porostu (Plieninger a kol. 2015).

Kromě korunového zápoje může mít vliv na saproxylické brouky i vertikální zápoj. Vertikálním zápojem porostu se rozumí míra neprostupnosti prostoru vlivem listů, větví, křovin, apod. Vertikální zápoj ovlivňuje letové schopnosti saproxylických brouků a může mít vliv na druhové složení a druhovou bohatost v různých stanovištích. Na místě, kde je vertikální zápoj vysoký, budou letové schopnosti saproxylických brouků omezeny, což bude negativně ovlivňovat vyhledávání vhodných zdrojů.

1.2.4. Mikrostanoviště

V mrtvém dřevě, ale i na ještě žijících stromech můžeme najít různé typy mikrostanovišť (*deadwood microhabitats*), jejichž základem je mrtvé dřevo. Mikrostanoviště jsou specifické struktury přítomné na stromech nebo odumřelém dřevě, které poskytují odlišné podmínky od okolního dřeva a většinou hostí specifické druhy nebo společenstva organismů. Mezi mikrostanoviště lze řadit například dutiny, plodnice dřevokazných hub, praskliny, holá místa bez kůry, suché větve, nádory (zduřeniny), díry od datlů, výtoky mízy, apod (Kraus a kol. 2016). Mikrostanoviště nejsou nutně vázána na odumřelé stromy, mohou je poskytovat i zdravé stromy (například stromy s dutinami). Nejvíce mikrostanovišť lze nalézt na starých stromech (Larrieu a kol. 2014). Výskyt konkrétních mikrostanovišť se může lišit mezi jehličnatými a listnatými stromy (Stokland a kol. 2012), např. výtoky mízy a dutiny jsou častější na listnatých stromech. Bylo potvrzeno, že přítomnost stromů nesoucích mikrostanoviště, tzv. *microhabitat-bearing trees*, mají pozitivní vliv na bohatost saproxylických brouků (Bouget a kol. 2014). Vliv konkrétních mikrostanovišť na saproxylické brouky není stále dobře prozkoumán (Burrascano a kol. 2013), a možná proto jsou mikrostanoviště stále studovanějším předmětem zkoumání (Winter & Möller 2008, Hjältén a kol. 2012, Bouget a kol. 2013, Larrieu a kol. 2014, Kraus a kol. 2016). Mikrostanoviště poskytují především specifickou potravní nabídku pro specializované druhy saproxylických brouků, můžou být dokonce důležitější, než velikost stromu (Bouget a kol. 2014). Jelikož jsou mikrostanoviště mrtvého dřeva klíčovým prvkem v dynamice saproxylických brouků, jejich úbytek má negativní dopad na biodiverzitu nejen saproxylických brouků, ale také ostatních saproxylických organismů (Hjältén a kol. 2012).

Za jedno z nejdůležitějších mikrostanovišť jsou považovány dutiny (Šebek a kol. 2012, Bouget a kol. 2013, Regnery a kol. 2013, Šebek a kol. 2013, Müller a kol. 2014). Poskytují potravu a úkryt zástupcům brouků čeledi *Scarabaeidae* (*Osmoderma barnabita*, *Protaetia aeruginosa*, *Potosia fieberi*, *Gnorimus variabilis*), *Elateridae* (*Limoniscus*

violaceus, *Ischnodes sanguinicollis*) a dalších zástupců různých čeledí. Dutinové stromy poskytují vhodná mikrostanoviště především pro saproxylické brouky s různými stanovištními požadavky (Šebek a kol. 2012). Iniciačním činitelem tvorby dutin mohou být různé faktory (díry od datlů, ulomení větve, hniloba od kořenů), vždy ale spolupůsobí dlouhodobé vyhnívání dřeva a vlhkostní podmínky (Stokland a kol. 2012). Bylo zjištěno také, že vznik dutin je ovlivněn průměrem kmene stromu, který úzce souvisí se stářím stromu (Bouget a kol. 2014). V práci Buseho a kol. (2008) počet dutin a diverzita mrtvého dřeva korelovala s průměrem kmene stromů. Podle Larrieua a kol. (2014) se více dutin nachází v listnatých lesích, což souvisí s lepší schopností listnatých stromů snášet poranění. Nachází se často na kmeni starého stromu, jehož dřevo vyhnívá zevnitř kmene. Můžeme je spatřit také ve spodní části kmene v kontaktu se zemí, kde vyhnívá dřevo vlivem vlhkosti od země. Přízemní dutiny jsou běžné například i v pařezinách, kde vznikají vyhníváním míst po odříznutých výmladcích. Specifickým typem dutin (a v podstatě typem mikrostanoviště) jsou tzv. dendrotelmy, dutiny naplněné vodou (Kraus a kol. 2016). Tento speciální typ dutiny poskytuje vhodné podmínky pro vývoj komárů a některých brouků. Příkladem je brouk *Prionocyphon serricorne* z čeledi mokřadníkovití (*Scirtidae*) (Stokland a kol. 2012). Významné jsou také malé dutinky, které se nachází na větvích a vznikají odříznutím nebo odlomením větve (Stokland a kol. 2012). Větší druhová bohatost saproxylických brouků byla zjištěna v blízkosti dutin (Bouget a kol. 2014, Müller a kol. 2014). Dutiny jsou rovněž důležité i pro obratlovce. Poskytují úkryt pro různé netopýry, ptáky, plazy nebo obojživelníky (Gibbons & Lindenmayer 2002).

Dalším důležitým mikrostanovištěm pro saproxylické brouky jsou plodnice dřevokazných hub, které poskytují substrát fungivorním a mykobiontním broukům (*Ciidae*, *Mycetophagidae*, *Erotylidae*, *Endomychidae* atd.). Často jsou tyto brouci specializováni pouze na určitý druh houby, např. brouk *Endomychus coccineus* žije na povrchu houby *Chondrosterum purpureum* (Schigel 2012). Pozitivní vliv přítomnosti hub na diverzitu saproxylických brouků byl zjištěn ve studii Bougeta a kol. (2014). Korelace přítomnosti hub a bohatosti saproxylických brouků byla prokázána v jehličnatých i listnatých lesích, což se týkalo jak abundance brouků, tak i ohrožených druhů (Bouget a kol. 2014).

Důležitá jsou také obnažená místa bez kůry, tzv. zrcátka. Holá místa s obnaženým dřevem vyhledává ohrožený krasec dubový *Eurythyrea quercus* (Bílý 1989). Tato místa rovněž zpřístupňují dřevo pro brouky, kteří obvykle nemohou překonat kůru stromu. Dalším mikrostanovištěm jsou i kůra a podkorní oblast dřeva která poskytuje broukům (*Cucujidae*, *Monotomidae*, *Cleridae*) prostor pro lov (Brin a kol. 2013). Podobné podmínky poskytují

běžné „kapsy s drtí“, což je odlomená kůra na stromě vyplněná mrtvým rozloženým dřevem. Tyto kapsy preferují např. brouci *Pseudocistela ceramboides* (*Tenebrionidae*) nebo *Prionychus melanarius* (*Tenebrionidae*) (Winter & Möller 2008). Důležitým mikrostanovištěm jsou také různé praskliny ve dřevě. Tyto praskliny zpřístupňují mrtvé dřevo menším broukům a pomáhají tak ke kolonizaci dřeva (Stokland a kol. 2012). Nápadné mikrostanoviště je také míza ronící z kmene nebo větví stromů. Vonící míza vábí různé saproxylické druhy brouků, například roháčka kozlíka *Dorcus paralelipipedus* (Stokland a kol. 2012), ale také další zástupce saproxylických brouků (čeled' *Nitidulidae*, rody *Rhagium* a *Prionus* z čeledi *Cerambycidae*) (Bouget & Duelli kol. 2004). Vývoj nádoru dřeva vzniklý působením parazitní rostliny - ochmetu (*Loranthus sp.*) je další důležité mikrostanoviště. Nádor je vytvořen ze dřeva se specifickými podmínkami a může tím být atraktivní pro saproxylické brouky.

Bohatá zásoba odlišných typů dřeva a rovněž mikrostanovišť je jedním z nejdůležitějších předpokladů pro vysokou biodiverzitu v lesních ekosystémech (Dahlberg & Stokland 2004, Bouget a kol. 2014).

1.3. Funkční vlastnosti saproxylických brouků

V dnešní době je populární studium tzv. funkčních vlastností (*functional traits*) - vlastností, které organismy sdílejí napříč druhovým spektrem. Studium funkčních vlastností napomáhá k lepšímu pochopení vztahu mezi organismy a jejich prostředím. Funkční přístup je čím dál více důležitý (Thorn a kol. 2014) a aplikovaný již v mnoha ekologických výzkumech (Reich a kol. 2012, Birkemone & Thygeson 2015). Někdy mohou být výsledky studia funkčních vlastností přínosnější, než výsledky studia samotné diverzity a společenstev (Hjältén a kol. 2012).

Za funkční vlastnosti lze u saproxylických brouků považovat například velikost těla, potravní specializovanost, potravní úroveň, počet generací za rok, vlhkostní podmínky vývoje, schopnosti letu a další. V případě brouků (a také ostatních organismů) je asi nejsnadněji studovanou funkční vlastností velikost těla.

Gibb a kol. (2013) studovali sukcesi ve Švédských a Norských boreálních lesích a zjistili, že sukcese ovlivnila druhovou bohatost saproxylických brouků podle funkčních skupin různě. Podobně jiná práce zmiňuje pokles druhové bohatosti se stadiem sukcese, ale nárůst diverzity funkčních vlastností (Thorn a kol. 2014), tedy společenstva brouků v

pozdějších fázích sukcese byla chudší na počet druhů, ale rozmanitější v diverzitě ekologických nároků.

Já se v této práci zaměřuji na jednu z nejdůležitějších funkčních vlastností - potravní úroveň (gildu). Saproxyličtí brouci se podle způsobu výživy dají rozdělit na xylofágy (žíví se dřevem v prvních fázích rozkladu dřeva), saprofágy (žíví se dřevem především v pokročilých fázích rozkladu), xylosaprofágy (žíví se dřevem v jakémkoliv stupni rozkladu), zoofágy (predátoři saproxylických organismů) a mycetofágy (brouci žívící se na dřevokazných houbách). V některých studiích bývají brouci alternativně rozděleni na pionýrské xylofágy (*Scolytinae*, *Buprestidae*, *Cerambycidae*, *Lymexylidae*), sekundární xylofágy (např. *Anobiidae*, *Throscidae*, *Eucnemidae*, *Melyridae*, *Mordellidae*, *Alleculinae*, *Lucanidae*, *Melandryidae*), xylomycetofágy (*Anthribidae*, *Endomychidae*, *Erotylidae*, *Mycetophagidae*, *Sphindidae*, *Tetratomidae*, *Ciidae*) a predátory (*Rhizophagidae*, *Cleridae*, *Colydiidae*, *Pyrochroidae*, *Cucujidae*, *Salpingidae*) (Bouget 2005a, Bouget 2005b).

1.4. Lesy a saproxyličtí brouci

Saproxyličtí brouci patří mezi ohrožené živočichy. Podle některých odhadů může být v Evropě ohroženo až 11 % saproxylických brouků (Nieto & Alexander 2010). Dalších 13 % druhů může být považováno za téměř ohrožené. O mnoha druzích nejsou dokonce informace o ohrožení známe (Nieto & Alexander 2010).

Abychom lépe porozuměli vztahu saproxylických brouků s jejich prostředím, mrtvým dřevem, nebo obecně s lesy, a abychom pochopili důvody ohrožení této skupiny, je potřeba nejdříve porozumět způsobu hospodaření v lesích, ale i dynamice lesních ekosystémů.

1.4.1. Typy lesního hospodaření

Před výrazným působením člověka v krajině byly lesní ekosystémy v Evropě udržovány přirozenou lesní dynamikou. Ta byla založena především na působení disturbancí. Mezi hlavní disturbanční činitele patřily vítr, požáry a činnost velkých herbivorů (Angelstam 1998, Vera 2000). Který z těchto činitelů dominoval, není dodnes úplně jasné a jejich vliv závisel na lokálních podmínkách. Nicméně v důsledku působení disturbancí byly po většinu postglaciální doby lesy mozaikami otevřených, polo-otevřených ale i zapojených porostů (Vera 2000).

V důsledku činnosti člověka došlo k vymizení velkých herbivorů, ale jejich úloha byla nahrazena pastvou domácích zvířat. Stejně tak člověk využíval cíleně požáry (žďáření)

k prosvětlení nebo odstraňování lesních porostů. Lesy byly využívány tradičními formami lesního hospodaření. Mezi ně patří například výmladkové hospodaření. Výmladkové lesy (pařeziny, či nízké a střední lesy) jsou lesy s krátkou dobou obmýtí (7-20 let), kde se spoléhá na obnovu porostu vegetativním zmlazováním z ponechaných pařezů (Szabó 2009). V těchto lesích je každoročně smýcena určitá část porostu, což dovoluje těžít palivové dříví. Každoroční smýcení udržovalo ve výmladkových lesích heterogenitu prostředí. Výmladkové lesy tak byly mozaikou stanovišť v různých fázích sukcese lesa, od světlých, otevřených raně sukcesních stadií (čerstvě smýcených ploch) po tmavá stadia s uzavřeným zápojem (pozdní fáze pařezinového cyklu nebo neprostupná místa) (Hédl a kol. 2011). Ačkoliv výmladkové lesy nejspíš neposkytovaly příliš padlého mrtvého dřeva, hlavy pařezů, které sloužily vegetativní obnově porostu, poskytovaly četné dutiny nebo obnažené dřevo. Jiným způsobem tradičního lesního hospodaření je pastevní les. Jde v podstatě o pastviny s více či méně roztroušenými stromy, které zároveň mohly sloužit k těžbě palivového dříví (jako ořezávané stromy). Typické pro pastevní lesy jsou solitérní stromy, které poskytují bohaté spektrum mikrostanovišť, často odlišné od výmladkových lesů. Kombinace otevřenosti porostu s přítomností velkých stromů s mikrostanovišti podporovala vysokou diverzitu saproxylických brouků. Člověk tak využíval krajinu hospodařením, které vyhovovalo jak jemu, tak i saproxylickým broukům a dalším organismům, protože byla tvořena heterogenní mozaikou otevřených polootevřených i zavřených lesů s pestrou druhovou skladbou stromů v různém věku.

Důvodem ohroženosti saproxylických brouků v dnešní době je přeměna kvality lesů v důsledku změn hospodaření, ke kterým začalo docházet už od konce 18. století. Tradiční lesní stanoviště, výmladkové lesy a pastevní lesy, byly postupně opuštěny a přeměněny na lesy vysoké, s velkou hustotou stromů na plochu a vysokým korunovým zápojem. Dnešní lesní porosty jsou většinou stejnověké a představují uniformní tmavá stanoviště, s nedostatkem mrtvého dřeva a vhodných mikrostanovišť (Müllerová a kol. 2014). Dochází k smýcení velkých ploch, často je v těchto lesích aplikována plošná příprava půdy zahrnující i odstraňování pařezů (Čížek a kol. 2007, Fanta 2007). Většina ohrožených saproxylických druhů má omezené migrační schopnosti (Bouget a kol. 2013), takže brouci nejsou schopni kolonizovat vzdálená stanoviště. Změny jsou dobře znatelné například z oblasti lužních lesů soutoku Moravy a Dyje, kde mizí staré solitérní stromy a rozvolněné porosty se stávají více zavřenými. Tyto změny se nedějí jen v kulturních lesích, ale i v chráněných lesích, kde sukcese zapojila korunové patro (Miklín & Čížek 2014).

1.4.2. Dynamika lesů

Dynamika člověkem neovlivněných lesů je řízená především vlivem disturbancí a stárnutím porostu (sukcesí). Disturbance jsou ojedinělé nebo pravidelné zásahy do porostu, které narušují přirozený běh sukcese. Disturbance hrají v lesních ekosystémech důležitou roli (Atiwill 1994). Narušování porostu vytváří rané fáze lesa, které se postupně vyvíjí do klimaxu, kdysi považovaného za konečné a "stabilní" stádium (Clements 1916). Průběh sukcese v lesích se odvíjí především od velikosti území a charakteru disturbance (oheň, vítr, kůrovcová kalamita). V hospodářských lesích bývá z ekonomických důvodů snaha hospodářů vzniku disturbancí zabránit.

1.4.2.1. Velká dynamika

Disturbance na horách jsou častější, než v nížinách (Jonášová a kol. 2005). Tyto disturbance většinou nabývají širokého rozsahu a velké intenzity během krátké doby a mohou na území vytvořit velké plochy (světliny) narušeného porostu s otevřenou strukturou (tzv. *stand-replacing dynamics*) často s velkým množstvím mrtvého dřeva (Stokland a kol. 2012). Jsou způsobeny především požáry, vichřicemi nebo přemnožením hmyzích škůdců, či jejich společným působením. Narušované porosty jsou navraceny do rané fáze vývoje a posléze podléhají sukcesí. Po takové disturbanci se obvykle rozlišují čtyři fáze sukcese (Harper a kol. 2005). První fáze se nazývá založení (*establishment stage*). V této fázi je disturbovaná plocha bez korunového krytu, představuje ranou fázi sukcese, dochází k rozvoji bylinného patra a později k rozvoji semenáčků. Nachází se zde hodně čerstvého mrtvého dřeva. Druhá fáze - vývoj kmenů (*stem-exclusion stage*) je charakterizována vysokou konkurencí mladých stromků o zdroje, mladé stromky hustě zapojí keřové patro, dochází k většímu zastínění plochy. Uplatňuje se hustotně závislá úmrtnost stromů. Třetí fáze sukcese se nazývá přechodná (*transition stage*). Během ní konkurence klesá, na ploše se již nacházejí vzrostlé stromy, které konkurenci přežily, porost už je tmavý s málo světlem dopadajícím na zem. V této fázi bývají porosty opět náchylné k disturbancím, např. již zmíněným požárům a vichřicím. Poslední fáze je fáze stárnutí porostu (*old-growth stage*), charakteristická přestárlými stromy často s mikrostanovišti, občas může být porost i lokálně otevřený v důsledku úmrtnosti jednotlivých stromů (Harper a kol. 2005). Velkoplošné disturbance nejsou typické jen pro horské lesy, ale i pro porosty s převahou jehličnatých stromů, typicky pak i pro boreální lesy.

1.4.2.2. Malá dynamika

V lesích nižších poloh typicky s převahou listnatých stromů jsou častější maloplošné disturbance, v jejichž důsledku spadne jeden nebo několik málo stromů, ale nedojde k narušení celého porostu (tzv. *continuous-cover dynamics*). Světliny, které se vytváří v lesních porostech, jsou méně rozsáhlé a méně dramatické (Stokland a kol. 2012). Vyskytují se většinou v periodách mezi velkoplošnými disturbancemi. Tyto disturbance jsou způsobovány jednak stejnými faktory jako u disturbancí na velkých škálách (oheň, vichřice), ale častěji jsou způsobeny i jinými faktory - napadení dřevokaznými houbami, sucho, přílišná sněhová pokrývka, pád starého stromu (*treefall gaps*) (Stokland a kol. 2012). Základní charakteristikou maloplošných disturbancí je to, že většina typů mrtvého dřeva se tvoří kontinuálně v čase a na malé škále. To má za následek trvalou zásobu stejného množství dřeva v různých stádiích rozkladu v lese (u velkoplošných disturbancí naopak vzniká velké množství mrtvého dřeva ve stejném stadiu najednou). Díky maloplošným disturbancím je průměrná vzdálenost kusu dřeva k druhému kusu podobného typu obvykle nižší než 50 - 100 m kontinuálně v čase, což je pozitivní především pro saproxylické brouky s nízkou schopností disperze (Stokland a kol. 2012). Světliny na malých škálách poskytují vysokou druhovou bohatost organismů kvůli předchozí fázi lesa a novým podmínkám vzniklých po disturbanci, jako je například zvýšení osvětlení nebo vznik mikrostanovišť (Swanson a kol. 2010). Ranně sukcesní fáze mohou být pro saproxylické brouky stejně důležité jako staré stromy (Kouki 2001, Simila 2002).

1.4.3. Studium sukcese na disturbovaných plochách

Studium sukcese saproxylických společenstev na disturbovaných plochách je důležité pro pochopení biodiverzity saproxylických brouků a jejich ohroženosti. Mezi ty nejčastěji studované patří světliny vzniklé po vichřici (Bouget 2005a, Bouget 2005b), nebo po přemnožení škůdců, např. kůrovce (Winter a kol. 2015).

Mnoho prací popisuje sukcesí v severských boreálních lesích, kde bylo zjištěno, že bohatost většiny saproxylických indikátorů ohrožených i neohrožených se během sukcese zvyšuje (např. Gibb a kol. 2013). Nebo byla zkoumána početnost druhů brouků *Upis ceramoides* a *Platysoma minus* v různých stádiích sukcese (Rubene a kol. 2014).

Existují i práce, které popisují sukcesí saproxylických brouků po disturbanci (Bouget & Duelli 2004) v temperátních lesích. Velice často studovaným fenoménem je opět studium

sukcese po vichřici (Bouget & Duelli 2004), kde světliny vytvořené tímto jevem hrají důležitou roli pro biologickou rozmanitost (Bouget & Duelli 2004). Například, protože ovlivňují tvorbu mikrostanovišť a makrostanovišť a ty pak ovlivňují hmyz a také protože vytvářejí mozaiku různých otevřených a polootevřených míst s různou velikostí. Poskytují také větší objem a diverzitu mrtvého dřeva, především osluněného (Bouget & Duelli 2004). V práci Wermelinger a kol. (2002) bylo zjištěno, jak se v jehličnatém lese mění druhová bohatost třech skupin saproxylických brouků, kteří začínají rozklad mrtvého dřeva, na vytvořených světlinách v počátečních i v pokročilých fázích sukcese. Čeď krascovití (*Buprestidae*) vykazovala největší druhovou bohatost v pátém roce po vichřici a druhová bohatost čeledi tesaříkovití (*Cerambycidae*) se zvyšovala po celou dobu výzkumu. V této práci bylo také zjištěno, že abundance kůrovců (*Curculionidae: Scolytinae*) ve vytvořených světlinách rapidně klesá po třetím roce od vichřice (Wermelinger a kol. 2002).

Existuje jen málo studií, které popisují sukcesi saproxylických brouků v temperátních listnatých lesích nížin, ale taktéž jde o studie vlivu vichřice (Bouget 2005a). Zjištěno bylo, že v prvních letech sukcese byla druhová bohatost vyšší ve světlinách, než v uzavřených lesích. V průběhu následujících let se druhová bohatost vyrovnala, ale druhové složení mezi světlinami a hustým lesem zůstalo velmi odlišné. Reakce saproxylických brouků na vytvořené světliny se lišily podle jejich potravních úrovní. Abundance florikolních a xylomycetofágních brouků byla větší ve světlinách, než v lesích a abundance pionýrských xylofágních brouků byla po vyřazení kůrovců čtyřikrát vyšší ve světlinách, než v uzavřeném porostu. Abundance sekundárních xylofágních a zoofágních brouků se však mezi hustými lesy a světlinami nelišila. Celková druhová bohatost byla ve světlinách o 20 % vyšší, než v hustých lesích (Bouget 2005a). V druhé části této studie, která byla zaměřená na velikost světlin, bylo zjištěno, že abundance pouze primárních xylofágních brouků byly vyšší na větších světlinách, saproxyličtí brouci ostatních úrovní se v abundanci příliš nelišili mezi různě velkými světlinami (Bouget 2005b).

Dynamika světlin byla studována i v bukových lesích, zde opět bylo více druhů brouků ve světlinách než v uzavřených lesích nebo na kraji lesa (Lachat a kol. 2016). Byl prokázán pozitivní významný vliv teploty na abundanci a počet druhů saproxylických brouků. Druhové složení se lišilo mezi světlinami a lesy. Více druhů saproxylických brouků bylo v malých světlinách (Lachat a kol. 2016). Nutno ale podotknout, že tato studie se zabývala pouze jedinou sezonou.

Z výše zmíněných informací je zřejmé, že naprostá většina studií zaměřená na sukcesi saproxylických brouků na lesních světlinách byla provedena v boreálních lesích a ve

světlinách převážně velkých rozměrů (typicky po vichřicích). Studium sukcese na světlinách v temperátních lesích je méně běžné, a ve většině případů se jedná o výzkumy prováděné na světlinách jehličnatých lesů. O vývoji společenstev saproxylických brouků během raných fází sukcese na světlinách listnatých lesů je známo ještě méně poznatků a informace o vývoji na malých světlinách pak téměř chybí.

1.5. Cíle experimentální práce

Tato diplomová práce popisuje sukcesi společenstev saproxylických brouků na malých uměle vytvořených maloplošných světlinách v listnatých lesích na území Národního parku Podyjí. Práce navazuje na pilotní studii provedenou na stejném území, která hodnotila vliv prosvětlení porostu na společenstva různých skupin hmyzu, živočichů a cévnatých rostlin (Šebek a kol. 2015). Práce rozšiřuje získané poznatky o společenstvech saproxylických brouků o studium vývoje těchto společenstev v průběhu několika let po prosvětlení a zaměřuje se blíže na rozdíly v početnosti a druhovém složení skupin brouků různých potravních úrovní a lokální vliv proměnných prostředí.

Konkrétní cíle práce:

- zjistit, jak se mění abundance, druhová bohatost a druhové složení saproxylických brouků během tří let sukcese na uměle vytvořených světlinách,
- zjistit, jak se v průběhu sukcese mění abundance, druhová bohatost a druhové složení brouků různých potravních úrovní,
- vyhodnotit vliv blokování sukcese světlin na společenstva saproxylických brouků a na různé skupiny druhů podle jejich potravní úrovně,
- vyhodnotit, jaké proměnné prostředí v blízkém okolí pastí (mikrostanoviště, typy mrtvého dřeva) mají vliv na druhovou bohatost a druhové složení saproxylických brouků.

2. METODIKA

2.1. Charakteristika studovaného území

Výzkum probíhal na území Národního parku Podyjí. NP Podyjí se nachází na jihozápadním okraji Jihomoravského kraje v předhoří Českomoravské vrchoviny při hranici se sousedním Rakouskem (Vacek a kol. 2012). NP Podyjí tvoří především kaňon řeky Dyje a území kolem kaňonu. Národní park Podyjí, vyhlášený v roce 1991, je nejmenším českým národním parkem, přesto však poskytuje životní prostor pro nepřeberné množství organismů (Správa NP Podyjí 2014), mezi nimiž lze najít i řadu teplomilných druhů. Území parku je úživně převážně chudé, s mělkými půdami. Většinu území, kolem 85-90 %, dnes pokrývají lesy, které jsou součástí kategorie lesů zvláštního určení (Vacek a kol. 2012, Miklín a kol. 2016). V lesích NP Podyjí bylo zjištěno celkem 120 druhů dřevin - převládá dub (9 druhů) (Vacek a kol. 2012). Historicky bylo na většině území dnešního parku využíváno tradičních forem hospodaření, především výmladkového hospodaření a lesní pastvy, v důsledku čehož byly lesy rozvolněnější a pokrývaly menší plochy. K výraznému zapojení porostů a zvýšení pokryvnosti lesů došlo až v průběhu posledních 80ti let v důsledku upuštění od tradičního hospodaření a posléze i převažující bezzásahovou péčí v chráněných lesích (Miklín a kol. 2016). Dnes tak území tvoří především zapojené lesy. Zbytky otevřených lesů lze najít především při horních hranách kaňonu nebo na skalnatých a příkrých místech díky příhodnému reliéfu.

2.2. Design experimentu

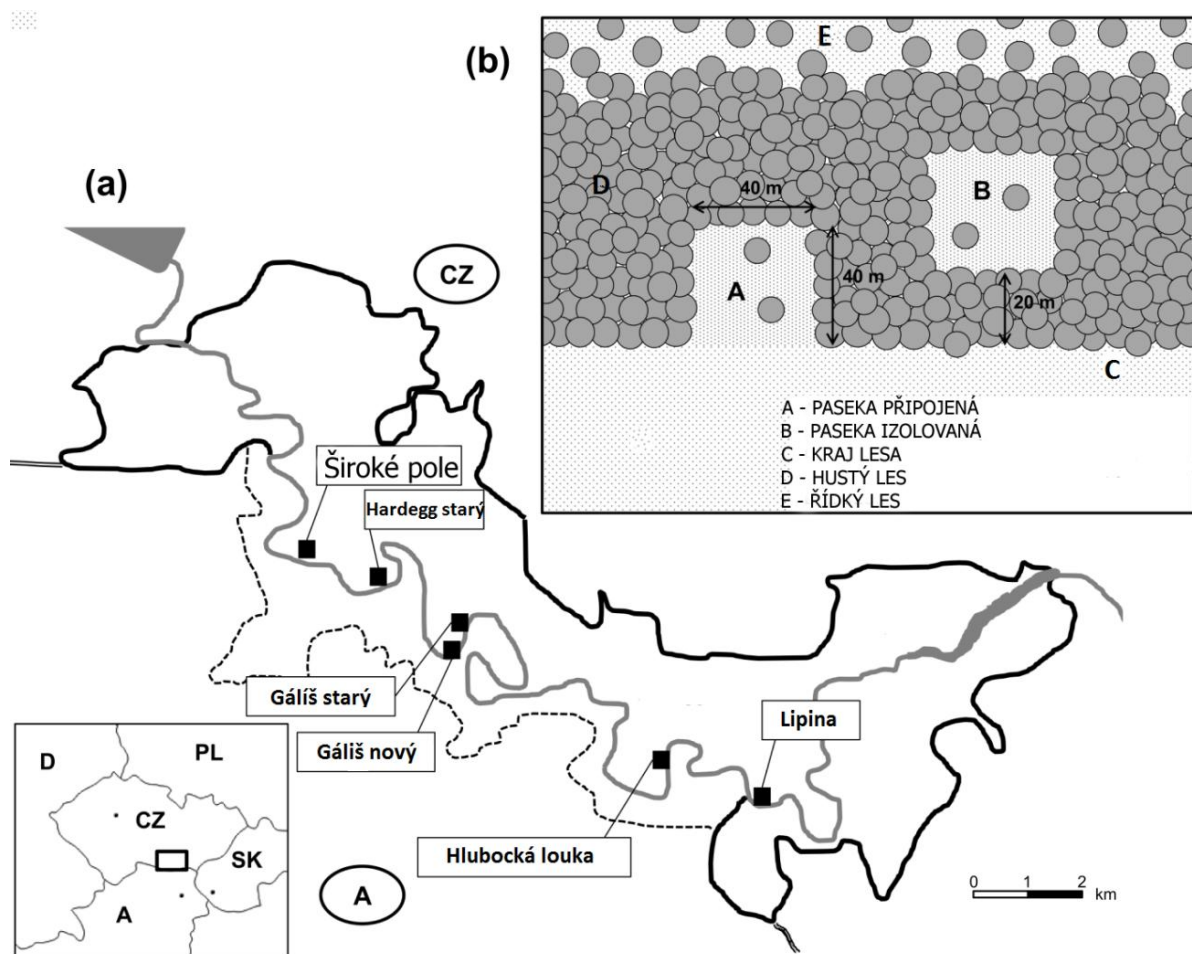
V letech 2011 a 2012 bylo na šesti lokalitách v prvních zónách národního parku vytvořeno v hustých lesích celkem 12 pokusných maloplošných pasek (na čtyřech lokalitách v roce 2011, na zbývajících dvou v roce 2012). Paseky byly vytvořeny vždy v párech - jedna paseka z páru přiléhá k okraji okraji lesa a nívní louky (dále jako „*připojené paseky*“), druhá paseka z páru je vždy izolovaná v hustém lese, oddělená od kraje lesa alespoň 20 m širokým žebrem lesa (dále jako „*izolované paseky*“). Rozmístění lokalit a schéma designu experimentu je ilustrováno na Obr. 1. Velikost každé paseky je přibližně 40 x 40 m (0,16 ha). Při tvorbě pasek byla odstraněna většina stromů, ale několik stromů nebo vysokých

pařezů, bylo ponecháno. Rovněž bylo na pasekách ponecháno několik klád a některé zbytky po těžbě (drobné větve ve formě hromad). Otevřenost pasek se pohybuje mezi 16 % a 30 %. To znamená, že les byl prosvětlen přibližně o 80 %. Cílem tvorby pasek byla především podpora populací kriticky ohroženého jasoně dymnivkového (*Parnassius mnemosyne*), ale provedení zásahu umožnilo sledování odpovědi i u jiných skupiny organismů (Šebek a kol. 2015).

Na každé lokalitě byly k vytvořeným pasekám vytyčeny přibližně stejně velké plochy, které představovaly tři typy kontrolních stanovišť: (i) *hustý les* – zapojené husté lesy s průměrnou otevřeností jen 5 %, (ii) *řidký les* – zbytky otevřených lesů při horních hranách kaňonu s průměrnou otevřeností kolem 15 %, a (iii) *kraj lesa* – ekoton mezi hustým lesem a nivní loukou. Kontrolní stanoviště byla studována pouze v prvním roce vzniku pasek a poté v pátém roce, respektive pro dvě lokality ve čtvrtém roce existence pasek.

V roce 2014 byl design experimentu nadále upraven. Na polovině pasek došlo k prosekání bylinné vegetace, odstranění buřene a náletu. Tento zásah byl proveden na polovině izolovaných pasek a na polovině připojených pasek. Díky tomu se naskytla možnost studovat, zda pravidelné prosekání (blokování sukcese) má vliv na společenstva saproxylických brouků. Paseky, které byly ponechány samovolnému vývoji dále nazývám „*ponechané paseky*“, paseky, na kterých byl proveden opětovný zásah, dále nazývám „*opakovaně sečené paseky*“.

Celkem tedy experiment zahrnoval 30 ploch, dvě experimentální plochy (paseky) a tři kontrolní plochy na šesti lokalitách. Společenstva brouků na pasekách byla studována po první tři roky jejich existence, v letech 2011-2014. Brouci na kontrolních plochách byli sbíráni pouze v prvním roce existence pasek a poté znovu v roce 2015 (pátém, respektive čtvrtém roce). Opakovaně sečené a ponechané paseky byly studovány v roce 2015. Pro přehled uvádím v Příloze Tabulku P1, která znázorňuje, kdy a kde byla data sbírána.



Obr. 1: Design experimentu. (a) Rozmístění šesti lokalit, Široké pole (HRN), Hardegg (HRD), Gáliš nový (GLN), Gáliš starý (GLS), Hlubocké louky (HLB), Lipina (LIP), na území NP Podjeří. (b) Ilustrační schéma rozmístění obou typů pasek a kontrolních stanovišť na každé lokalitě.

2.3. Sběr materiálu

Sběr brouků na pasekách a na kontrolních plochách byl proveden pomocí letových nárazových pastí. Nárazové pastě (*flight-interception traps*, FIT) jsou široce užívanou metodou pro studium společenstev saproxylických brouků (Vodka a kol. 2009, Vodka & Čížek 2013). Na rozdíl od individuálního sběru nebo smýkání bylinné vegetace, je použití nárazových pastí nejvíce standardizovaná metoda. Pastě chytají především brouky, kteří aktivně létají, ale pokud jsou pastě připevněny ke stromu, mohou chytat i brouky lezoucí po kmeni (Bouget a kol. 2008, Horák a kol. 2013). Pastě chytají širokou škálu brouků, na jejich velikosti nezáleží, chytají se i malé kryptické druhy.

V mé diplomové práci byl použit stejný typ nárazové pasti, jako v mé bakalářské práci - dvě polykarbonátové desky o rozměrech 25 x 50 cm s trychtýřem a plastovou púllitrovou sběrnou nádobou vespod. V nádobě byl umístěn konzervant (nasycený roztok vody s kuchyňskou solí a kapkou detergentu pro snížení povrchového napětí vody). Nárazové pasti byly připevněny ke stromu ve výšce cca 150 cm. Pasti byly instalovány od konce dubna do začátku srpna. Materiál ze sběrných nádob byl vybírán jednou za dva týdny. Vzorky byly zmrazeny pro následnou determinaci.

2.4. Nasbíraný materiál a identifikace brouků

Odchycení brouci byli vytříděni od zbytku nasbíraného materiálu, preparováni a uloženi do entomologických krabic. Brouci byli poté determinováni. Podílel jsem se na určování brouků od roku 2013. Z nového materiálu (rok 2015) jsem určil přibližně dvě třetiny počtu brouků. Ostatní brouci byli za pomoci určování odborníky. Jedná se o skupiny *Throscidae*, *Anobiidae*, *Eucnemidae*, *Mordellidae*, *Anaspidae*, *Scydmaenidae*, *Latriidae*, *Ciidae*, *Cryptophagidae*, *Scolytinae*, *Pselaphinae*, rod *Melanotus*, rod *Agrilus* a rod *Ampedus*. Kromě skupiny *Pselaphinae* nebyli brouci čeledi drabčíkovití (*Staphylidae*) určeni do druhu a byli vyřazeni z analýz. Druhovú bohatost drabčíků je silně korelovaná s celkovou bohatostí saproxylických brouků a skupina se vzhledem k obtížné determinaci obvykle vyřazuje z analýz (Parmain a kol. 2015).

Analýza dat byla založena pouze na družích, které lze považovat za saproxylické, tj. mají známou vazbu na mrtvé dřevo nebo jeho mikrostanoviště. Každému saproxylickému druhu byl přiřazen jeho status v červeném seznamu bezobratlých (Farkač a kol. 2005) a potravní úroveň – gilda, představující hlavní způsob výživy (xylofág, xylosaprofág, saprofág, mycetofág, zoofág).

2.5. Měření proměnných prostředí

Pro zjištění vlivu prostředí na abundanci, druhovou bohatost a druhové složení saproxylických brouků bylo měřeno několik charakteristik prostředí, u kterých jsme předpokládali, že by mohly brouky ovlivňovat. Proměnné jsem zaznamenával pouze sám, aby nedošlo k chybě v důsledku subjektivního posuzování více pozorovateli. Měření probíhalo v červenci a v srpnu roku 2015 na pasekách i na kontrolních stanovištích. Část

proměnných se týkala pouze stromu, na kterém byla instalována nárazová past, další proměnné byly zaznamenávány v okolí pasti (ve vzdálenosti do 5 m). Mezi proměnnými byly například zdravotní stav stromu, obvod kmene, fáze rozkladu dřeva mrtvého dřeva v okolí pasti, přítomnost a počet mikrostanovišť (dutiny, plodnice dřevokazných hub, praskliny ve dřevě, místa bez kůry, výrony mízy, atd.). Z důvodu velkého počtu a rozsahu popisují proměnné prostředí, jejich typ (kategoriatní, kontinuální) a jednotky v Příloze v Tabulce P2.

2.6. Statistická analýza

V rámci mé diplomové práce jsem se zajímal o vývoj společenstev saproxylických brouků na pasekách v prvních třech letech od jejich vzniku, dále o srovnání společenstev brouků mezi pasekami ponechanými samovolné sukcesi a pasekami opakovaně sečenými, a nakonec o vliv proměnných prostředí (a mikrostanovišť) na společenstva brouků chycených v pastech. Ve všech případech mě zajímal vliv na počet druhů (bohatost), abundanci brouků a strukturu společenstev, rovněž mě zajímala odpověď jednotlivých potravních úrovní (gild).

2.6.1. Abundance a bohatost brouků během tří let sukcese

Provedl jsem analýzu abundance brouků a druhové bohatosti na pasekách v prvních třech letech od jejich vzniku. Analýzu jsem provedl zvláště pro všechny druhy, pro druhy považované za ohrožené podle červeného seznamu (kategorie CR, EN, VU, NT; Farkač a kol. 2005) a pro druhy rozdělené do pěti potravních úrovní (xylofágové, saprofágové, xylosaprofágové, zoofágové, mycetofágové).

Data byla analyzována pomocí zobecněných lineárních smíšených regresních modelů s Poissonovým rozdělením. Stáří pasek (3 roky) a typ paseky (připojená, izolovaná) vystupovaly vždy jako vysvětlující proměnné, lokalita byla použita jako náhodný efekt pro odstranění vlivu lokality. Analýza byla provedena v programu R 2.14.2 (R Core team 2012) za použití algoritmu GEE (*Generalized Estimating Equations*) v balíku *geepack* (Højsgaard a kol. 2016). Každý model obsahoval i interakci vysvětlujících proměnných (stáří a typ paseky) a pomocí sestupného výběru byly postupně odstraňovány nevýznamné efekty. Poté bylo provedeno mnohonásobné porovnání pomocí funkce *glht*, která provádí Tukeyho test z knihovny *multcomp* (Hothorn a kol. 2016).

2.6.2. Druhové složení brouků během tří let sukcese

Vývoj druhového složení saproxylických brouků na pasekách byl analyzován pomocí parciální kanonické korespondenční analýzy (CCA) s lokalitou jako kovariátou. Společně s daty ze tří let pasek byla v analýze zahrnuta dostupná data z prvního roku studia na kontrolních stanovištích. Druhová data byla logaritmičticky transformována ($\log(x + 1)$). Druhy s počtem jedinců menším než tři byly z analýz vyřazeny. Jako vzorky vystupovaly v analýze jednotlivé plochy (se dvěma pastmi na plochu). Významnost vlivu stanoviště na společenstva brouků byla testována pomocí Monte Carlo permutačního testu o 999 permutacích. Metoda byla provedena v programu Canoco 5 (ter Braak & Šmilauer 2012).

Podobnost mezi společenstvy na pasekách ve třech letech sukcese a kontrolními stanovišti byla nadále vyhodnocena pomocí metody "nestedness", či "podmnožinovitosti" (Baselga 2013). Metoda spočívá ve výpočtu Sørensenova indexu, Simpsonova indexu a jejich rozdílu, který představuje míru podmnožinovitosti (vnoření) druhově chudšího společenstva ve společenstvu druhově bohatším. Míra podmnožinovitosti se pohybuje od 0 % (společenstva nesdílí druhy) do 100 % (chudší společenstvo je zcela podmnožinou bohatšího společenstva). Metoda byla provedena v programu R 2.14.2. za použití balíku *betapart* (Baselga 2013) a funkce *beta.pair*.

2.6.3. Analýza společenstev z hlediska potravních úrovní

Byl analyzován vývoj společenstev brouků na pasekách z pohledu jejich potravní úrovně (xylofágové, saprofágové, apod.). Společně s daty ze tří let pasek byla v analýze zahrnuta dostupná data z prvního roku studia na kontrolních stanovištích. Byla provedena parciální redundanční analýza (RDA) s lokalitou jako kovariátou. Jako vzorky vystupovaly v analýze plochy. Pro každý vzorek byly spočítány hodnoty váženého průměru abundancí jednotlivých potravních úrovní (*community weighted means*, CWM). Druhová data byla vycentrována a standardizována. Druhy s počtem jedinců menším než tři byly z analýz vyřazeny. Významnost vlivu stanoviště na společenstva brouků byla testována pomocí Monte Carlo permutačního testu o 999 permutacích. Metoda byla provedena v programu Canoco 5 (ter Braak a Šmilauer 2012).

2.6.3. Analýza vlivu opětovného zásahu na druhovou bohatost

Byl testován vliv opětovného zásahu (paseky ponechané sukcesí a paseky opakovaně sečené), typu paseky (izolované a připojené paseky) a jejich interakce na počet druhů a

abundanci saproxylických brouků. K tomuto účelu byla využita data nasbíraná v roce 2015. Data byla analyzována pomocí zobecněných lineárních smíšených regresních modelů s Poissonovým rozdělením s lokalitou představující náhodný efekt. Analýza byla provedena v programu R 2.14.2 za použití algoritmu GEE. Pomocí sestupného výběru byly odstraněny nevýznamné efekty.

2.6.4. Analýza vlivu proměnných prostředí na společenstva

Pro podrobnější vyhodnocení vlivu proměnných prostředí v okolí pastí na počet druhů, abundance a složení společenstev brouků byla nadále použita data ze všech pasek a kontrolních stanovišť nasbíraná v roce 2015. Jako proměnné prostředí byly použity proměnné zohledňující charakteristiky stromu, na kterém visela past, jeho okolí, přítomnost mikrostanovišť a typů mrtvého dřeva (proměnné jsou uvedeny v Tabulce P2). Byla provedena parciální kanonická korespondenční analýza (CCA) s lokalitou jako kovariátou. V analýze vystupovaly pasti jako jednotlivé vzorky. Druhy s počtem jedinců menším než tři byly z analýz vyřazeny. Významnost vlivu proměnných na společenstva brouků byla testována pomocí Monte Carlo permutačního testu o 999 permutacích a postupného výběru významných proměnných (*forward selection*). Analýza byla provedena v programu Canoco 5.

Dále jsem použil metodu podmíněných regresních stromů ze skupiny metod rekurzivního dělení (*recursive partitioning*) pro vyhodnocení prahových hodnot proměnných prostředí, které mají významný vliv na počet druhů a abundanci saproxylických brouků. Analýzu jsem provedl za užití balíku *party* (Hothorn a kol. 2016) v programu R 2.14.2. Počet vzorků odpovídal počtu pastí ($n = 60$). Z důvodů velkého počtu proměnných jsem provedl analýzy zvláště pro abiotické faktory (oslunění, objem mrtvého dřeva, habitus (tvar) stromu, zdravotní stav, vzdálenost od hustého lesa), přítomnost a celkový počet mikrostanovišť (dutiny, plodnice dřevokazných hub, praskliny, místa bez kůry, výrony mízy), přítomnost a celkový počet typů mrtvého dřeva (pařezy, klády, torza, hromady mrtvého dřeva), tak aby počet analyzovaných proměnných v konkrétním modelu nepřekročil 20. Konkrétní podoby modelů jsou shrnuty v Tabulce 4.

3. VÝSLEDKY

Během experimentu v NP Podyjí bylo na všech experimentálních stanovištích nasbíráno 23 475 brouků. Z tohoto počtu bylo 15 244 (65 %) brouků saproxylických. 965 jedinců z celkového počtu činí zástupci druhů ohrožených podle českého červeného seznamu (Farkač a kol. 2005), což je 6,3 % všech nasbíraných saproxylických brouků.

Celkový počet nalezených druhů je 917, z nichž 523 (57 %) druhů je saproxylických. Počet ohrožených saproxylických druhů podle červeného seznamu je 101, což je 19 % nasbíraných saproxylických druhů. Počty saproxylických druhů v pěti potravních úrovních jsou různé: mycetofágové – 146 druhů, xylofágové – 138 druhů, xylosaprofágové – 80 druhů, saprofágové – 82 druhů, zoofágové – 54 druhů.

Nejpočetnější skupiny chycených saproxylických brouků co do počtu jedinců jsou sestupně čeledi *Erotylidae*, *Tenebrionidae*, *Mordellidae*, *Curculionidae*, *Anobiidae*, *Cerambycidae*, *Throscidae*, *Elateridae*, *Latriidae*.

Nejpočetnější skupiny chycených saproxylických brouků co do počtu druhů jsou sestupně čeledi *Cerambycidae*, *Curculionidae*, *Cryptophagidae*, *Elateridae*, *Latriidae*, *Anobiidae*, *Tenebrionidae*, *Ciidae*, *Mordellidae*, *Buprestidae*.

3.1. Tři roky sukcese pasek

3.1.1. Počet druhů

Celkový počet druhů (druhová bohatost) saproxylických brouků byl na připojených pasekách vyšší, než na izolovaných pasekách ($\chi^2_{(1)}=46,4$; $p<0,001$). Počet druhů se během tří let sukcese zvyšuje na obou typech pasek stejně ($\chi^2_{(2)}=53,4$ $p<0,001$) (Obr. 2a).

Počet ohrožených druhů podle českého červeného seznamu (Farkač a kol. 2005) je na připojených pasekách vyšší, než na izolovaných pasekách ($\chi^2_{(1)}=5,58$; $p=0,018$) a rovněž roste během tří let sukcese ($\chi^2_{(2)}=7$; $p=0,03$) (Obr. 2b).

Počet druhů brouků rozdělených podle potravních úrovní se liší. U všech potravních úrovní byl prokázán rozdíl mezi typy pasek, kdy paseky připojené hostily více druhů než paseky izolované v případě xylofágů ($\chi^2_{(1)}=20,8$; $p<0,001$), saprofágů ($\chi^2_{(1)}=14,37$; $p=0,002$), xylosaprofágů ($\chi^2_{(1)}=10,25$; $p=0,0014$), mycetofágů ($\chi^2_{(1)}=19,6$; $p<0,001$) a zoofágů ($\chi^2_{(1)}=16,36$; $p<0,001$). Vliv stáří paseky byl významný jen u xylofágů ($\chi^2_{(2)}=46$; $p<0,001$),

mycetofágů ($\chi^2_{(2)}=75,8$; $p<0,001$) a zoofágů ($\chi^2_{(2)}=6,05$; $p=0,049$). U všech těchto úrovní je druhová bohatost vyšší na připojených pasekách, než na izolovaných a zároveň nejnižší v prvním roce sukcese a nejvyšší ve třetím roce. V případě xylosaprofágů byla průkazná interakce faktorů typ paseky a vliv roku ($\chi^2_{(2)}=6,4$; $p=0,0407$). Vývoj druhové bohatosti brouků xylosaprofágní potravní úrovně je tak odlišný na připojených a na izolovaných pasekách. U saprofágů nebyl vliv stáří paseky průkazný. Výsledky výše zmíněných modelů jsou shrnuty v Tab. 1. a na Obr. 3 a Obr. 4.

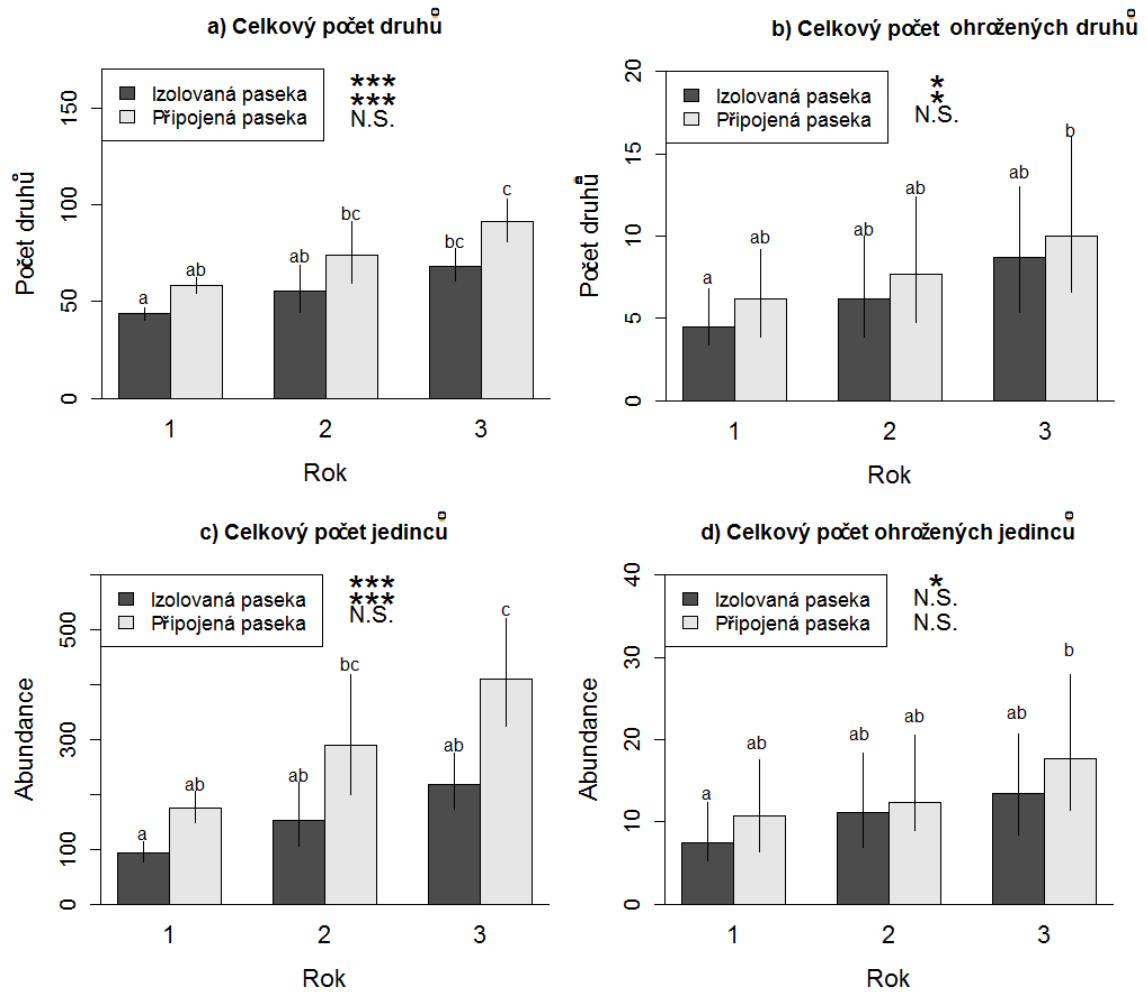
3.1.2. Abundance brouků

Celková abundance saproxylických brouků byla na připojených pasekách vyšší, než na izolovaných pasekách ($\chi^2_{(1)}=30,82$; $p<0,001$). Podobně jako počet druhů se i abundance během tří let sukcese zvyšovala na obou typech pasek stejně ($\chi^2_{(2)}=51,2$; $p<0,001$) (Obr. 2c).

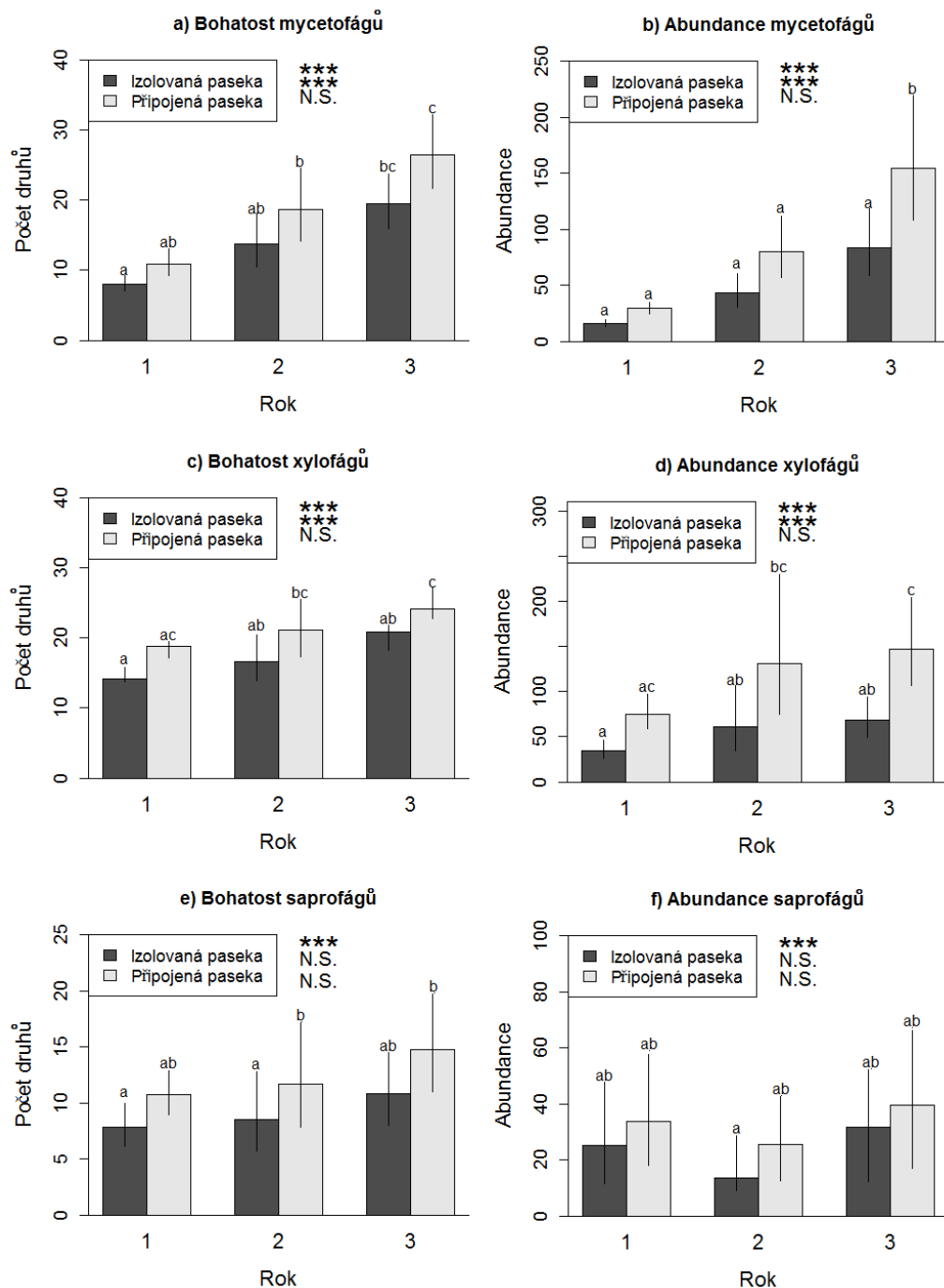
Abundance ohrožených druhů podle českého červeného seznamu je na připojených pasekách vyšší, než na izolovaných pasekách ($\chi^2_{(1)}=4,01$; $p<0,045$), ale nemění se během tří let sukcese ($\chi^2_{(2)}=3,32$; $p=0,19$) (Obr. 2d).

Abundance saproxylických brouků rozdělených do jednotlivých potravních úrovní se liší mezi skupinami. Významný rozdíl v abundanci na připojených a izolovaných pasekách byl prokázán u všech potravních úrovní – u xylofágů ($\chi^2_{(1)}=52,5$; $p<0,001$), saprofágů ($\chi^2_{(1)}=9,55$; $p=0,002$), xylosaprofágů ($\chi^2_{(1)}=16,69$; $p<0,001$), mycetofágů ($\chi^2_{(1)}=77,9$; $p<0,001$), i u zoofágů ($\chi^2_{(1)}=29,62$; $p<0,001$), ale vliv roku (stáří paseky) byl prokázán pouze u xylofágů ($\chi^2_{(2)}=16,8$; $p<0,001$; $DF=2$), mycetofágů ($\chi^2_{(2)}=98,1$; $p<0,001$) a zoofágů ($\chi^2_{(2)}=24,49$; $p<0,001$). U všech brouků těchto gild je abundance vyšší na připojených pasekách, než na izolovaných a zároveň nejnižší v prvním roce sukcese a nejvyšší ve třetím roce. V případě saprofágů ($\chi^2_{(2)}=1,2$; $p=0,549$) a xylosaprofágů ($\chi^2_{(2)}=2,7$; $p=0,259$) nezáleží na stáří pasek - vliv roku je neprůkazný. Interakce faktorů typ paseky a stáří paseky nebyla významná v žádném z modelů.

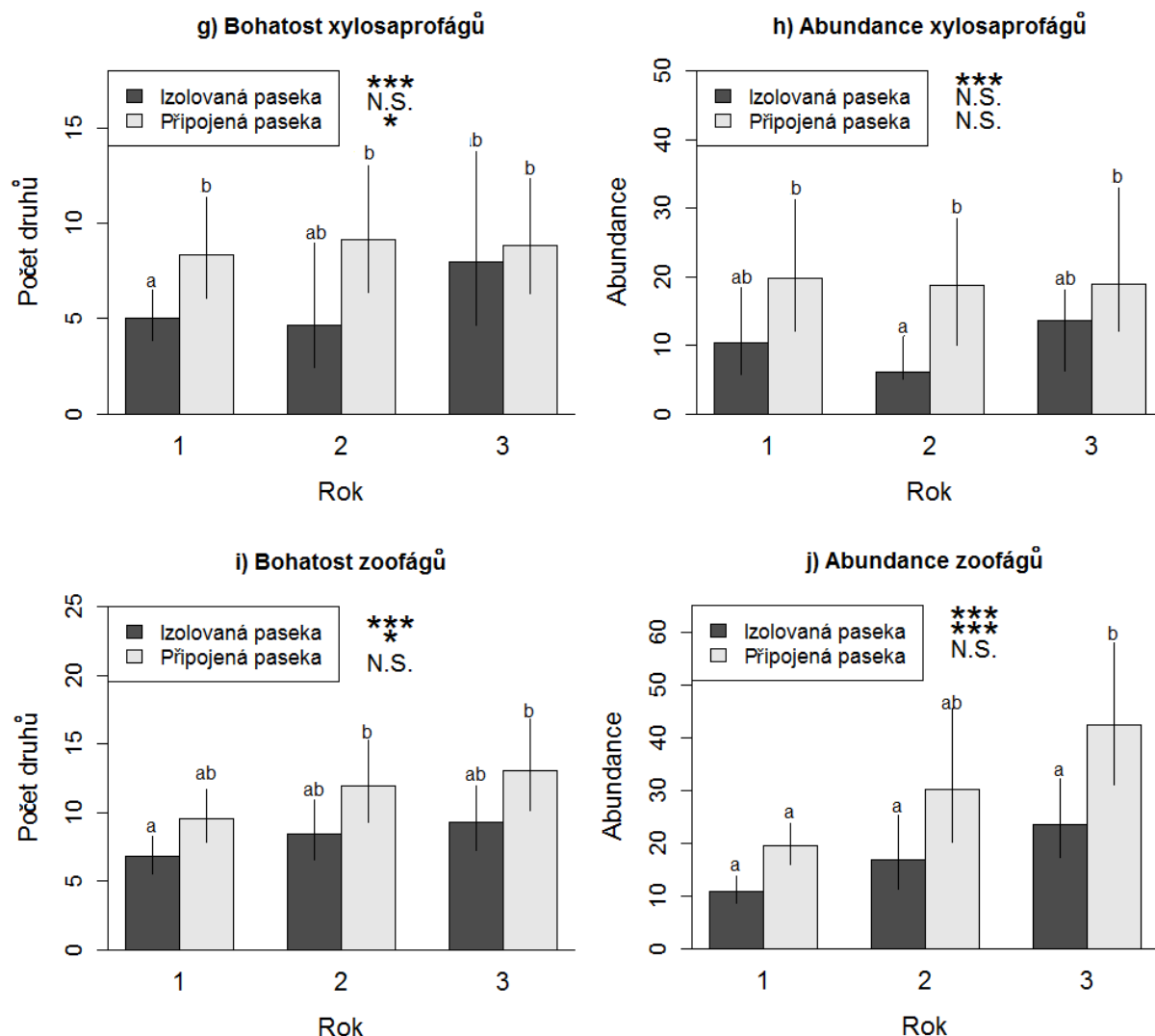
Výsledky výše zmíněných modelů jsou shrnuty v Tab. 1.



Obr. 2: Počet druhů a abundance všech saproxylických brouků (a, c) a ohrožených druhů (b, d). Sloupce ukazují odhad průměrného počtu druhů, respektive jedinců na pasece ($\pm 95\%$ intervaly spolehlivosti) na základě smíšeného regresního modelu s Poissonovým rozdělením ($n=36$). Jednotlivé grafy znázorňují: a) počet všech saproxylických druhů, b) počet ohrožených druhů, c) abudanci všech druhů, d) abudanci ohrožených druhů. Významnost testovaných efektů je znázorněna pomocí hvězdiček vedle legendy. Horní hvězdičky znázorňují faktor typ paseky, prostřední faktor stáří paseky a spodní interakci obou těchto faktorů.



Obr. 3: Počet druhů (bohatost) a abundance saproxylických brouků jednotlivých potravních úrovní - gild. Sloupce ukazují odhad průměrného počtu druhů, respektive jedinců na pasece ($\pm 95\%$ intervaly spolehlivosti) na základě smíšeného regresního modelu s Poissonovým rozdělením ($n=36$). Jednotlivé grafy znázorňují počet druhů a abundanci mycetofágů (a, b), xylofágů (c, d) a saprofágů (e, f). Významnost testovaných efektů je znázorněna pomocí hvězdiček vedle legendy. Horní hvězdičky znázorňují faktor typ paseky, prostřední faktor stáří paseky a spodní interakci obou těchto faktorů.



Obr. 4: Počet druhů (bohatost) a abundance saproxylických brouků jednotlivých potravních úrovní - gild. Sloupce ukazují odhad průměrného počtu druhů, respektive jedinců na pasece ($\pm 95\%$ intervaly spolehlivosti) na základě smíšeného regresního modelu s Poissonovým rozdělením ($n=36$). Jednotlivé grafy znázorňují počet druhů a abundance xylosaprofágů (g, h), zoofágů (i, j). Významnost testovaných efektů je znázorněna pomocí hvězdiček vedle legendy. Horní hvězdičky znázorňují faktor typ paseky, prostřední faktor stáří paseky a spodní interakci obou těchto faktorů.

Tab. 1: Souhrn výsledků regresních modelů. Seznam analyzovaných smíšených regresních modelů s Poissonovým rozdělením. V horní části tabulky jsou analýzy týkající se vlivu stáří paseky na počet druhů a abundance saproxylických brouků, ve spodní části analýzy týkající se vlivu opakovaného zásahu (sečení) na počet druhů a abundanci brouků. Sloupec *průkazné efekty* ukazuje významné proměnné nebo jejich interakce (označené symbolem *).

okruh analýz	analýza	testovaný výraz	průkazné efekty	P (1.faktor)	P (2.faktor)	P (interakce)
3 ROKY SUKCESE	BOHATOST VŠECH DRUHŮ	~ STANOVIŠTĚ * ROK	STANOVIŠTĚ + ROK	<0.001	<0.001	0.42
3 ROKY SUKCESE	ABUNDANCE VŠECH DRUHŮ	~ STANOVIŠTĚ * ROK	STANOVIŠTĚ + ROK	<0.001	<0.001	0.67
3 ROKY SUKCESE	BOHATOST OHROŽENÝCH DRUHŮ	~ STANOVIŠTĚ * ROK	STANOVIŠTĚ + ROK	0.018	0.03	0.76
3 ROKY SUKCESE	ABUNDANCE OHROŽENÝCH DRUHŮ	~ STANOVIŠTĚ * ROK	STANOVIŠTĚ	0.045	0.19	0.55
3 ROKY SUKCESE	BOHATOST MYCETOFÁGŮ	~ STANOVIŠTĚ * ROK	STANOVIŠTĚ + ROK	<0.001	<0.001	0.79
3 ROKY SUKCESE	ABUNDANCE MYCETOFÁGŮ	~ STANOVIŠTĚ * ROK	STANOVIŠTĚ + ROK	<0.001	<0.001	0.67
3 ROKY SUKCESE	BOHATOST XYLOFÁGŮ	~ STANOVIŠTĚ * ROK	STANOVIŠTĚ + ROK	<0.001	<0.001	0.43
3 ROKY SUKCESE	ABUNDANCE XYLOFÁGŮ	~ STANOVIŠTĚ * ROK	STANOVIŠTĚ + ROK	<0.001	<0.001	0.38
3 ROKY SUKCESE	BOHATOST SAPROFÁGŮ	~ STANOVIŠTĚ * ROK	STANOVIŠTĚ	<0.001	0.11	0.77
3 ROKY SUKCESE	ABUNDANCE SAPROFÁGŮ	~ STANOVIŠTĚ * ROK	STANOVIŠTĚ	0.002	0.549	0.19
3 ROKY SUKCESE	BOHATOST XYLOSAPROFÁGŮ	~ STANOVIŠTĚ * ROK	STANOVIŠTĚ * ROK	0.0014	0.15	0.04
3 ROKY SUKCESE	ABUNDANCE XYLOSAPROFÁGŮ	~ STANOVIŠTĚ * ROK	STANOVIŠTĚ	<0.001	0.26	0.052
3 ROKY SUKCESE	BOHATOST ZOOFÁGŮ	~ STANOVIŠTĚ * ROK	STANOVIŠTĚ + ROK	<0.001	<0.001	0.93
3 ROKY SUKCESE	ABUNDANCE ZOOFÁGŮ	~ STANOVIŠTĚ * ROK	STANOVIŠTĚ + ROK	<0.001	0.049	0.82
OPAK. SEČ. VS. PONECH.	BOHATOST VŠECH DRUHŮ	~ TYP PASEKY * MANAGEMENT	TYP PASEKY	<0.001	0.92	0.37
OPAK. SEČ. VS. PONECH.	ABUNDANCE VŠECH DRUHŮ	~ TYP PASEKY * MANAGEMENT	TYP PASEKY	<0.001	0.29	0.83
OPAK. SEČ. VS. PONECH.	BOHATOST OHROŽENÝCH DRUHŮ	~ TYP PASEKY * MANAGEMENT	TYP PASEKY	<0.001	0.56	0.44
OPAK. SEČ. VS. PONECH.	ABUNDANCE OHROŽENÝCH DRUHŮ	~ TYP PASEKY * MANAGEMENT	TYP PASEKY	<0.001	0.91	0.79

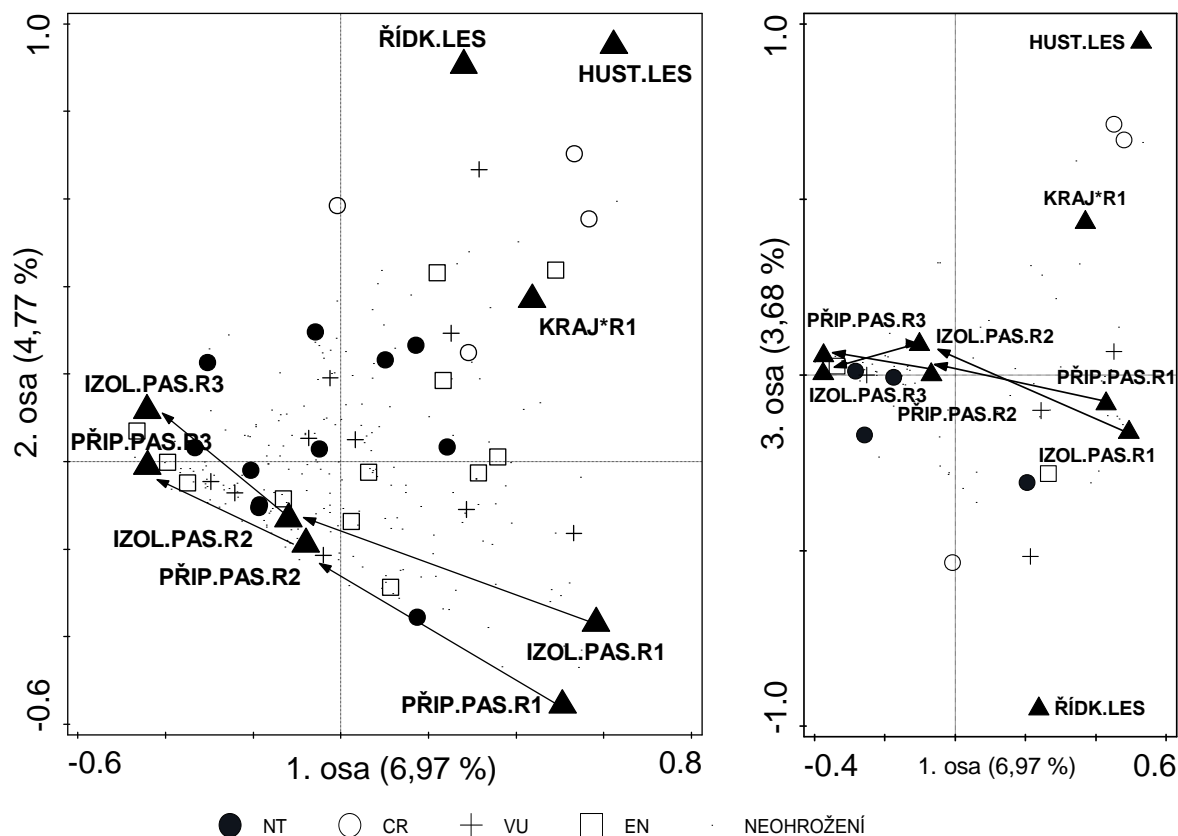
3.1.3. Druhové složení

Parciální CCA analýza druhového složení saproxylických brouků odhalila významné rozdíly ve struktuře společenstev (pseudo-F=1,6; p=0,001; 24,4 % vysv. var.). Ordinační diagramy (Obr. 5.) ukazují výrazné změny ve struktuře společenstev na pasekách v průběhu tří let sukcese (1. ordinační osa). Rovněž je znát rozdíl mezi pasekami a kontrolními stanovišti (kraj lesa, hustý les, řídký les) (2. a 3. ordinační osa). Obr. 6. znázorňuje pouze sukcesi pasek. Paseky tak představují specifická stanoviště, která vykazují výrazné změny ve společenstvech v průběhu let. Nejpodobnější jsou si společenstva obou typů pasek stejného stáří. Izolované paseky jsou mírně podobnější kontrolním stanovištím než připojené paseky. Výsledky ordinačních analýz jsou shrnuty v Tab. 2.

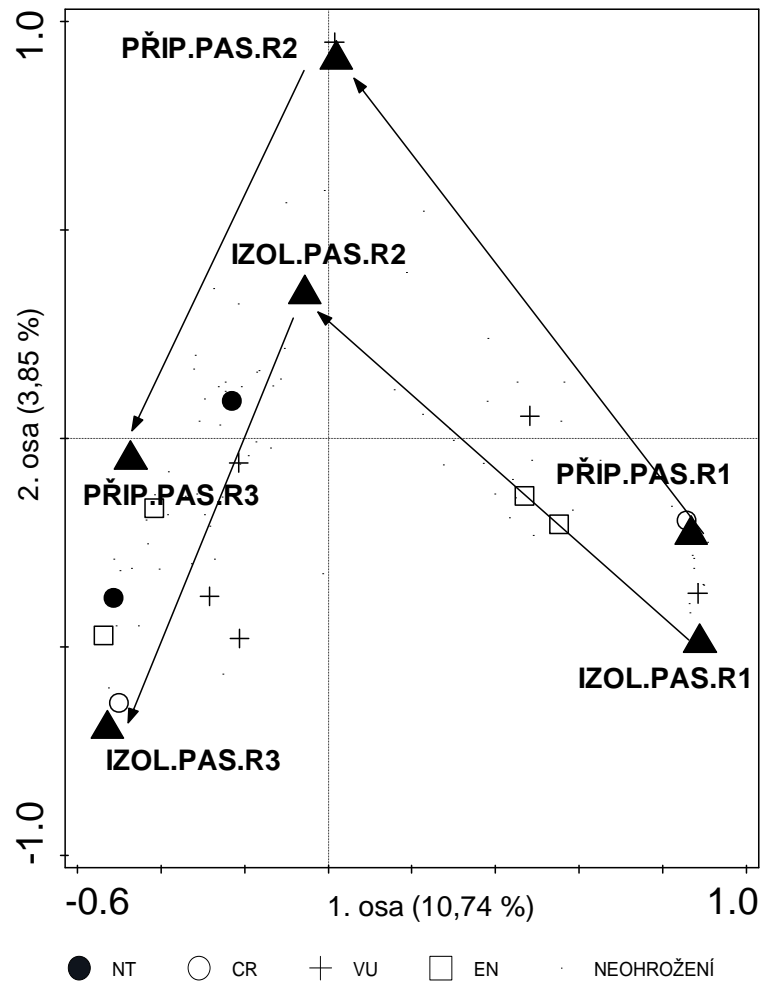
Analýza podmnožinovitosti (*nestedness*) společenstev saproxylických brouků ukázala velkou nepodobnost mezi společenstvy pasek a společenstvy kontrolních stanovišť. Přitom například hustý les a částečně řídký les vykazovaly vyšší míry podmnožinovitosti. Kraj lesa vykazoval vyšší míru podmnožinovitosti s připojenými pasekami než s izolovanými. Oba typy pasek jsou si vzájemně nejvíce podobné a vykazují nejvyšší míry podmnožinovitosti ve stejném roce sukcese. Paseky v různém roce sukcese mají většinou nižší podmnožinovitost. Výsledky analýzy podmnožinovitosti shrnuje Tab. 3.

3.1.4. Druhové složení z hlediska potravních úrovní

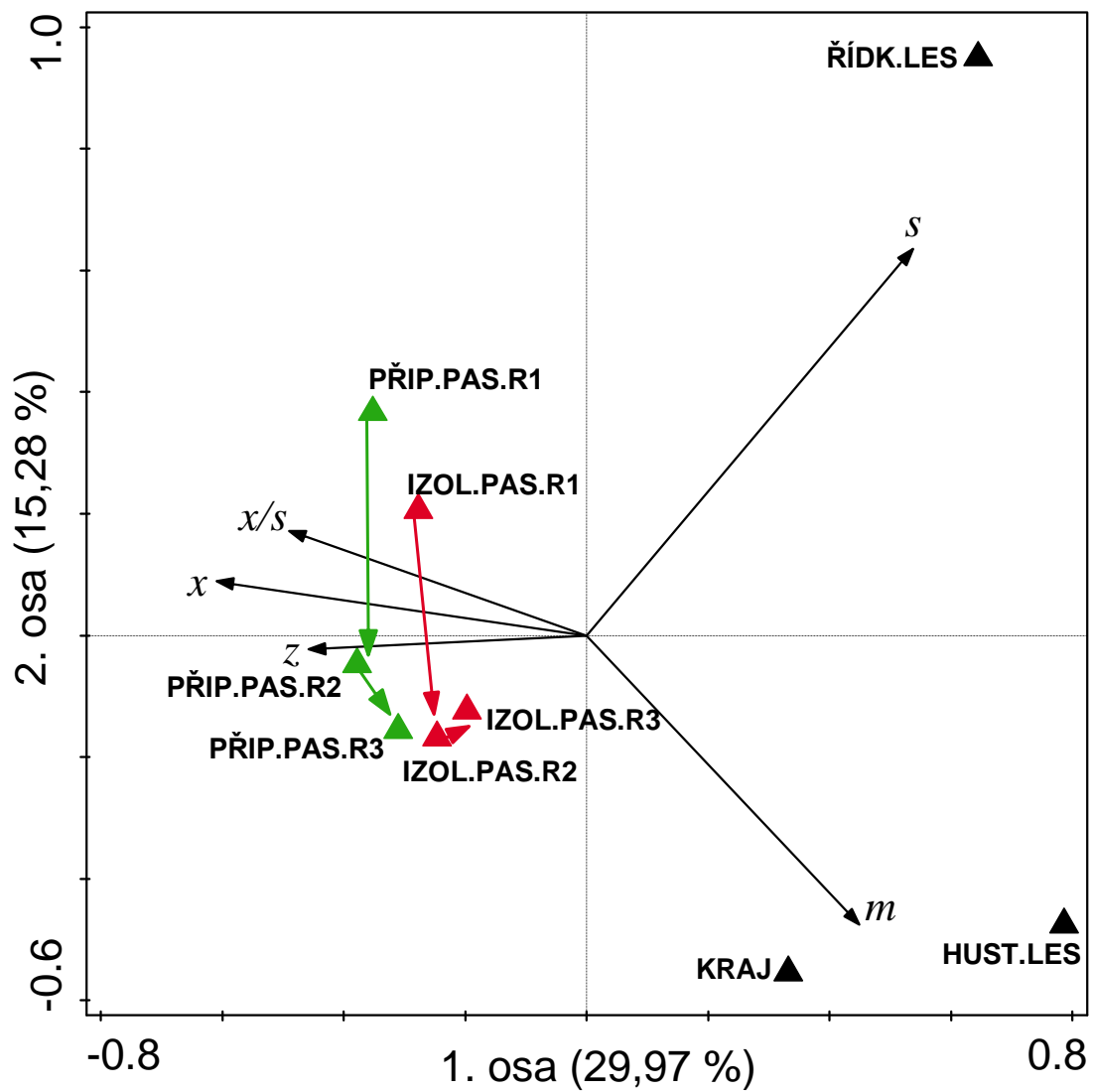
Parciální RDA analýza funkčních vlastností druhů odhalila výrazné rozdíly v preferenci pro různá stanoviště u různých potravních úrovní (pseudo-F=4,7; p=0,001; 48,6 % vysv. var.). Potravní úrovně xylofágové, xylosaprofágové a zoofágové směřují přibližně stejným směrem k pasekám. Přitom paseky v čase se posunují kolmo směrem k šipkám těchto tří potravních úrovní (Obr. 7), což naznačuje, že jejich počty se příliš nemění s postupem sukcese. Saprofágní brouci preferují řídké lesy. Mycetofágové upřednostňují naopak husté lesy a kraj lesa. Ordinační diagram je vyobrazen na Obr. 7. Výsledky ordinační analýzy jsou shrnuty v Tab. 2.



Obr. 5: Druhové složení na pasekách během tří let sukcese a na kontrolních stanovištích v prvním roce studia. Ordinační diagramy parciální CCA s lokalitou jako kovariátou, vlevo diagram první a druhé ordinační osy, vpravo diagram první a třetí ordinační osy (v závorce u popisu osy je znázorněna vysvětlená variabilita druhových dat). Jednotlivé typy stanovišť jsou znázorněny černými trojúhelníky, druhy se statusem v červeném seznamu jsou znázorněny specifickými značkami (viz legenda), rok stáří pasek je vyjádřen zkratkou R1 až R3 na konci názvu stanoviště.



Obr. 6: Druhové složení na pasekách během tří let sukcese. Rok stáří pasek je vyjádřen zkratkou R1 až R3 na konci názvu stanoviště. Ordinační diagram parciální CCA s lokalitou jako kovariátou (v závorce u popisu osy je znázorněna vysvětlená variabilita druhových dat). Jednotlivé typy stanovišť jsou znázorněny černými trojúhelníky, druhy se statusem v červeném seznamu jsou znázorněny specifickými značkami (viz legenda).



Obr. 7: Zastoupení různých potravních úrovní brouků a jejich vazba na různé typy stanovišť. Ordinační diagram parciální RDA s lokalitou jako kovariátou (v závorce u popisu osy je znázorněna vysvětlená variabilita druhových dat). Jednotlivé typy stanovišť jsou znázorněny černými trojúhelníky, rok stáří pasek je vyjádřen zkratkou R1 až R3 na konci názvu stanoviště. Zkratky jednotlivých potravních úrovní: m = mycetofágové, s = saprofágové, x = xylofágové, x/s = xylosaprofágové, z = zoofágové.

Tab. 2: Souhrn výsledků ordinačních analýz. Tabulka obsahuje popis analyzovaných modelů a jejich výsledky, (A.) pro analýzy druhového složení na pasekách ve třech letech jejich sukcese, (B.) pro analýzu vlivu proměnných prostředí kolem pasti.

A.

okruh analýz	nezávislá proměnná	Analýza	kovariáta	% vysvětl. Variabil.	% vysvětl.variabil. (adjusted)	pseudo-F	P
3 ROKY	stanoviště	Parciální CCA	LOKALITY	24.4	9.3	1.6	0.001
3 ROKY - POTRAVNÍ ÚROVNĚ	stanoviště	Parciální RDA	LOKALITY	48.6	38.3	4.7	0.001
3 ROKY PASEK	typ paseky	Parciální CCA	LOKALITA	22.6	7.1	1.5	0.001

B.

nezávislá proměnná	analýza	kovariáta	% vysvětl.variabil. (adjusted)	pseudo-F	P
Zdravotní stav	parciální-CCA s postupným výběrem	LOKALITA	4.6	2.6	0.001
Oslunění	parciální-CCA s postupným výběrem	LOKALITA	3.7	2.2	0.001
Habitus stromu	parciální-CCA s postupným výběrem	LOKALITA	3.4	2	0.001
Přítomnost pařezů	parciální-CCA s postupným výběrem	LOKALITA	2.7	1.6	0.001
Přítomnost hromad	parciální-CCA s postupným výběrem	LOKALITA	2.6	1.6	0.003

Tab. 3: Index nepodobnosti a podmnožinovitost společenstev. Číslo v buňkách představují Sørensenův index diverzity (0= druhové složení je identické, 1= stanoviště nesdílejí žádný druh). Hodnota podmnožinovitosti (*nestedness*) je uvedena v závorkách (100 %= druhové složení stanoviště s nižším počtem druhů úplně podmnožinou v druhovém složení stanoviště s vyšším počtem druhů). Tučně zvýrazněná čísla představují nadpoloviční nepodobnost mezi jednotlivými stanovišti.

	Hustý les	Kraj lesa	Řídký les	Připojená paseka - rok 1	Izolovaná paseka - rok 1	Připojená paseka - rok 2	Izolovaná paseka - rok 2	Připojená paseka - rok 3
Kraj lesa	0.49 (17.5%)							
Řídký les	0.56 (10.7%)	0.54 (2.13%)						
Připojená paseka - rok 1	0.56 (39.1%)	0.48 (27.0%)	0.52 (26.2%)					
Izolovaná paseka - rok 1	0.51 (24.8%)	0.48 (7.27%)	0.50 (9.59%)	0.35 (29.8%)				
Připojená paseka - rok 2	0.61 (43.8%)	0.53 (33.1%)	0.54 (35.6%)	0.37 (15.0%)	0.47 (30.7%)			
Izolovaná paseka - rok 2	0.54 (34.3%)	0.50 (16.6%)	0.51 (19.0%)	0.39 (8.97%)	0.42 (12.3%)	0.33 (31.4%)		
Připojená paseka - rok 3	0.62 (49.9%)	0.58 (34.3%)	0.55 (42.5%)	0.42 (20.9%)	0.50 (35.8%)	0.35 (10.0%)	0.37 (38.3%)	
Izolovaná paseka - rok 3	0.62 (35.9%)	0.56 (23.8%)	0.54 (30.0%)	0.44 (5.02%)	0.50 (21.3%)	0.37 (7.82%)	0.34 (20.0%)	0.30 (24.6%)

Tab. 4: Souhrn výsledků analýz rekurzivního dělení. Tabulka obsahuje popis testovaných modelů abundance a počtu druhů. Jsou také uvedeny výsledné významné efekty a dosažené hladiny významnosti.

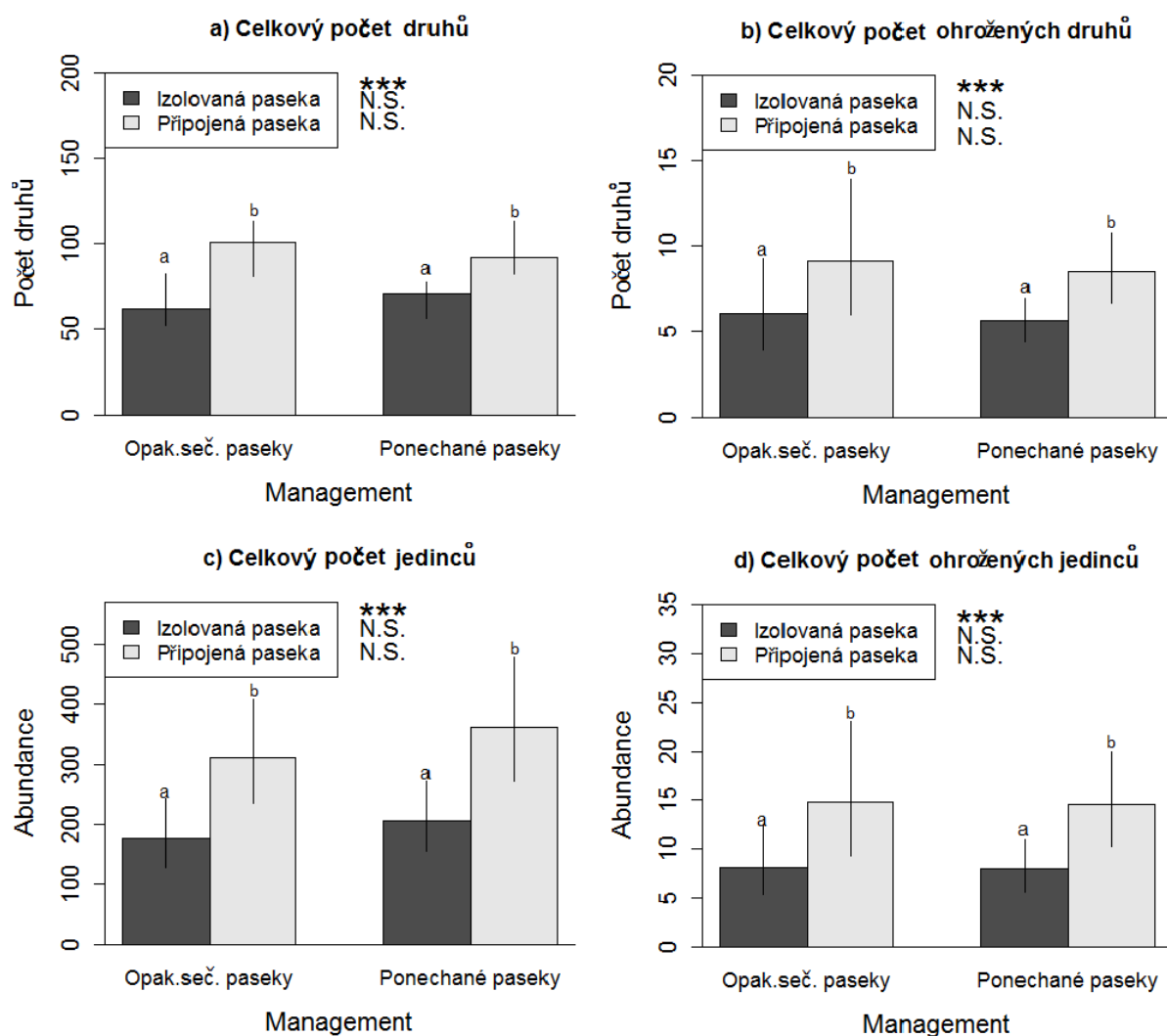
závislá proměnná	rozsah testovaných proměnných	testovaný výraz	významné efekty	P
Počet druhů	abiotické proměnné	druh.strom+poc.strom+zdrav+vzd.strom+fáze+DBH+vzd.les+osvetl.+vert.záp2+vert.záp8+orient1+orient2+habitus+situace+obj.dreva+poc.typ.dreva+poc.typ.mikrost	objem mrtvého dřeva, oslunění	<0.001
Počet druhů	mikrostanoviště 0/1	pres.hub+pres.dut+pres.hol+pres.praskl+pres.míza+pres.dír.datel+pres.nádor+pres.koreny+pres.výlet	nic	>0.05
Počet druhů	mikrostanoviště Σ	cel.mn.hub+cel.mn.dut+cel.mn.hol+cel.mn.praskl+cel.mn.nádor	nic	>0.05
Počet druhů	typy dřeva 0/1	pres.par+pres.torz+pres.pahýl+pres.klád+pres.hromad+pres.FWD	přítomnost pařezu a hromad dřeva	<0.001 0.002
Počet druhů	typy dřeva Σ	obj.par+obj.torz+obj.pahýl+obj.klád+obj.hromad	hromady	<0.001
Abundance	abiotické proměnné	druh.strom+poc.strom+zdrav+vzd.strom+fáze+DBH+vzd.les+osvetl.+vert.záp2+vert.záp8+orient1+orient2+habitus+situace+obj.dreva+poc.typ.dreva+poc.typ.mikrost	vzd. od lesa, objem dřeva	<0.001 0.013
Abundance	mikrostanoviště 0/1	pres.hub+pres.dut+pres.hol+pres.praskl+pres.míza+pres.dír.datel+pres.nádor+pres.koreny+pres.výlet	nic	>0.05
Abundance	mikrostanoviště Σ	cel.mn.hub+cel.mn.dut+cel.mn.hol+cel.mn.praskl+cel.mn.nádor	nic	>0.05
Abundance	typy dřeva 0/1	pres.par+pres.torz+pres.pahýl+pres.klád+pres.hromad+pres.FWD	hromady	0.006
Abundance	typy dřeva Σ	obj.par+obj.torz+obj.pahýl+obj.klád+obj.hromad	hromady	0.001

3.2. Vliv opakovaného zásahu

Byl testován vliv opakovaného zásahu, tj. prosekání buřeně a náletu, na polovině pasek na společenstva saproxylických brouků a jeho interakce s typem paseky (připojená, izolovaná).

Počet druhů saproxylických brouků se neliší mezi pasekami ponechanými a pasekami opakovaně sečenými ($\chi^2_{(1)}=0,01$; $p=0,92$). Počet druhů se liší opět jen mezi připojenými a izolovanými pasekami ($\chi^2_{(1)}=21,01$; $p<001$). Počet ohrožených druhů podle červeného seznamu se na ponechaných a opakovaně sečených pasekách také neliší ($\chi^2_{(1)}=0,34$; $p=0,56234$). Liší se opět pouze připojené a izolované paseky ($\chi^2_{(1)}=11,14$; $p<001$). Výsledky těchto modelů jsou shrnuty v Tab. 1 a na Obr. 8.

Celková abundance saproxylických brouků na ponechaných a opakovaně sečených pasekách se neliší ($\chi^2_{(1)}=1,1$; $p=0,29$). Liší se pouze připojené a izolované paseky ($\chi^2_{(1)}=15,2$; $p<0,001$). Abundance ohrožených druhů podle Českého červeného seznamu (Farkač a kol. 2005) je opět na připojených pasekách vyšší, než na izolovaných pasekách ($\chi^2_{(1)}=18,38$; $p<0,001$). Rozdíl mezi ponechanými a opakovaně sečenými pasekami nebyl prokázán ($\chi^2_{(1)}=0,01$; $p=0,91$). Výsledky těchto modelů jsou shrnuty v Tab. 1 a na Obr. 8.



Obr. 8: Počet druhů a abundance všech saproxylických brouků (a, c) a ohrožených druhů (b, d) na opakovaně sečených a ponechaných pasekách. Sloupce ukazují odhad průměrného počtu druhů, respektive jedinců na pasece ($\pm 95\%$ intervaly spolehlivosti) na základě smíšeného regresního modelu s Poissonovým rozdělením ($n=12$). Jednotlivé grafy znázorňují: a) počet všech saproxylických druhů, b) počet ohrožených druhů, c) abundance všech druhů, d) abundance ohrožených druhů. Významnost testovaných efektů je znázorněna pomocí hvězdiček vedle legendy. Horní hvězdičky znázorňují faktor typ paseky, prostřední faktor typ managementu (opakovaně sečené/ponechané paseky) a spodní interakci obou těchto faktorů.

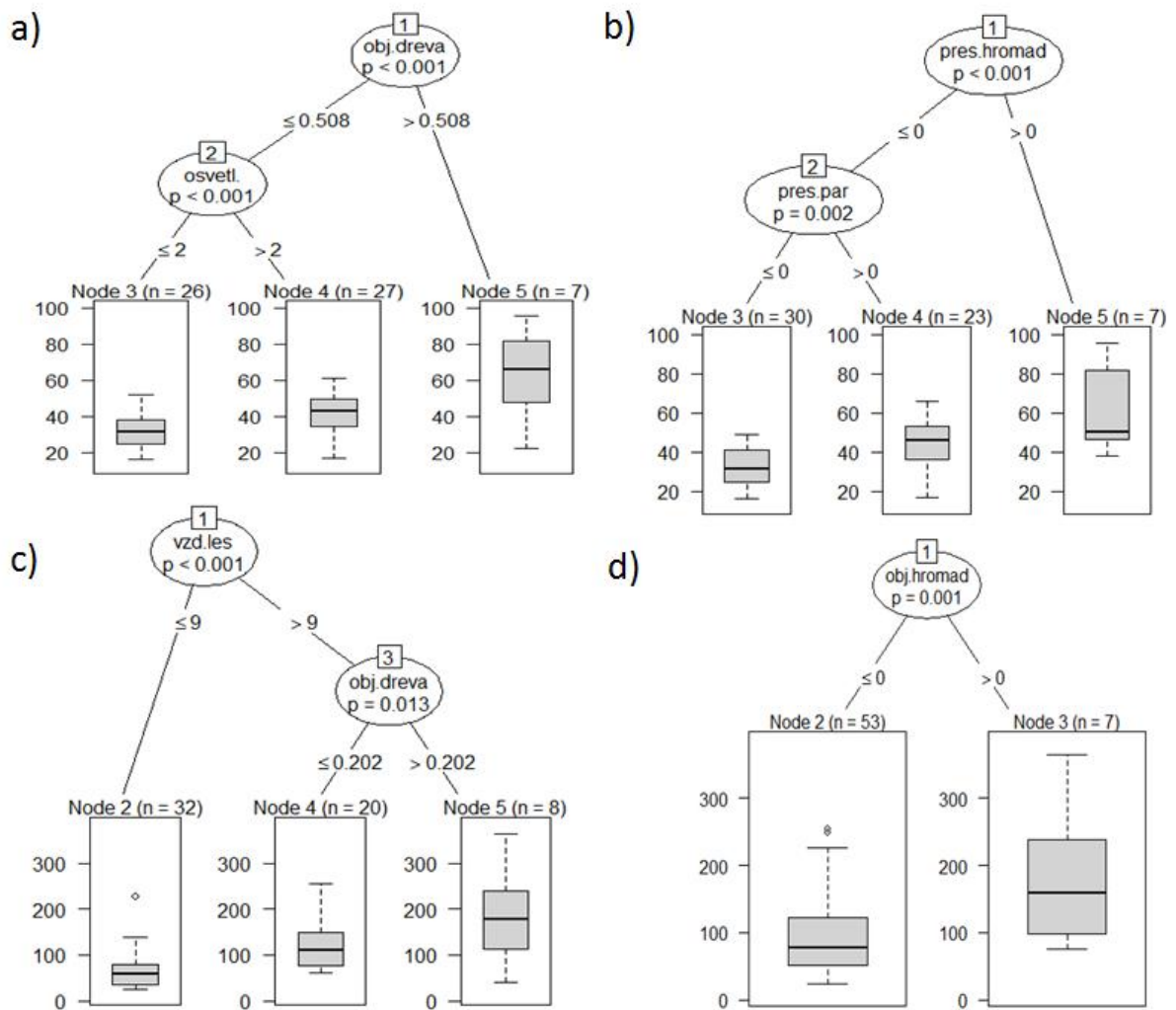
3.3. Vliv proměnných prostředí

Byl testován vliv proměnných prostředí na počet druhů, abundance a strukturu společenstev saproxylických brouků. Analyzované proměnné prostředí jsou uvedeny v Tab. P2 Přílohy.

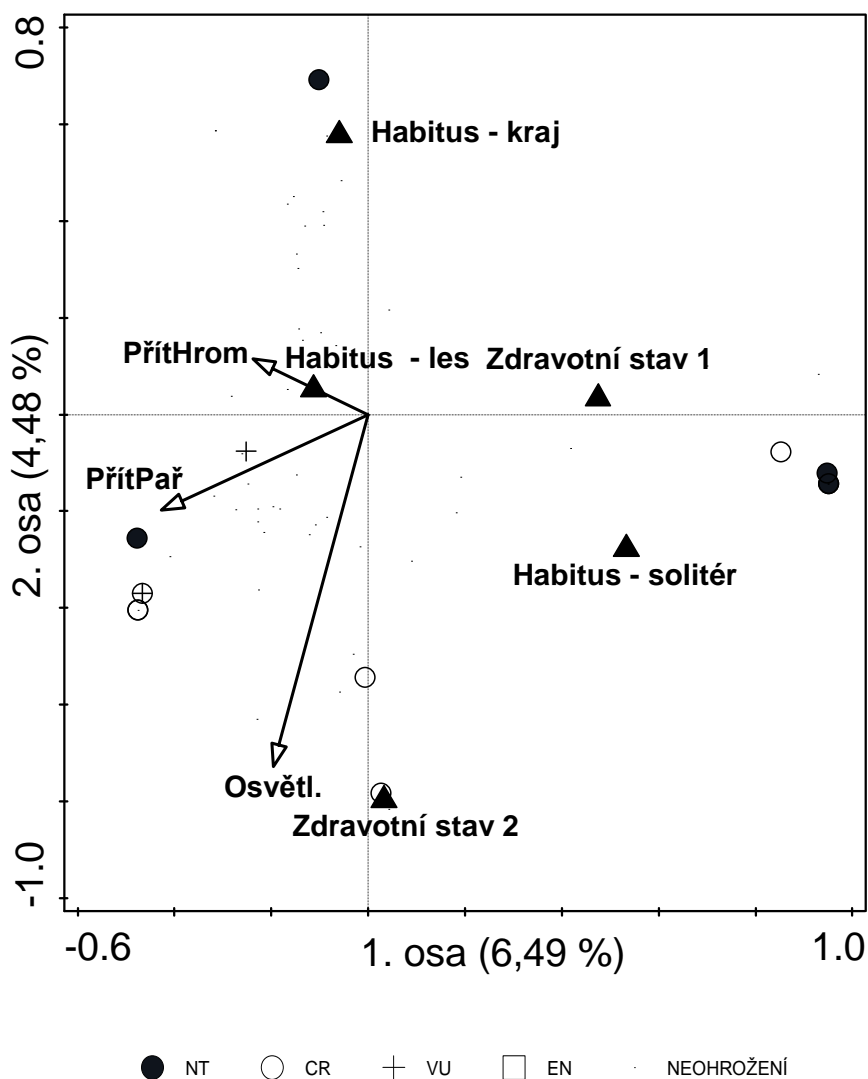
V okruhu proměnných týkajících se typů dřeva, měly vliv na druhovou bohatost odchycených brouků proměnné hromady mrtvého dřeva ($p < 0,001$) a pařezy ($p = 0,002$). Na místech, kde se nachází alespoň jedna hromada mrtvého dřeva, je druhová bohatost vyšší. Pokud na stanovišti není přítomna žádná hromada mrtvého dřeva, rozhoduje přítomnost pařezů. Více druhů je na místech s pařezy. Mezi proměnnými týkajícími se objemu různých typů dřeva měly významný vliv na počet brouků v pasti pouze hromady mrtvého dřeva ($p < 0,001$). Výsledky shrnují Obr. 9 a Tab. 4. V případě abiotických faktorů, byl prokázán významný vliv na druhovou bohatost saproxylických brouků u objemu mrtvého dřeva a oslunění. Větší druhová bohatost je na stanovištích, kde se nachází více než $0,5 \text{ m}^3$ mrtvého dřeva nezávisle na typu dřeva nebo fázi rozkladu ($p < 0,001$). Pokud je objem dřeva nižší, druhová bohatost je především ovlivněna osluněním kolem pasti ($p < 0,001$). Na místech s vyšším osluněním je druhová bohatost vyšší. Výsledky shrnují Obr. 9 a Tab. 4.

V okruhu proměnných týkajících se typů mrtvého dřeva, vyšší abundance saproxylických brouků byla v přítomnosti hromad mrtvého dřeva ($p = 0,006$). Vliv hromad mrtvého dřeva byl také významný v případě celkového objemu typů mrtvého dřeva ($p = 0,001$). Výsledky shrnují Obr. 9 a Tab. 4. Vliv na abundanci saproxylických brouků mají ze skupiny abiotických faktorů proměnné vzdálenost od hustého lesa ($p < 0,001$) a objem mrtvého dřeva ($p = 0,013$). Pokud je vzdálenost od hustého lesa větší, na stanovištích se nachází vyšší abundance brouků. Abundance může být ještě vyšší, když se na stanovišti nachází také dostatek mrtvého dřeva (více, než $0,202 \text{ m}^3$). Výsledky shrnují Obr. 9 a Tab. 4. Nebyla nalezena žádná proměnná týkající se mikrostanovišť, která by měla významný vliv na počet druhů nebo abundance brouků.

Proměnné prostředí měly vliv i na druhové složení brouků v pastech. Postupný výběr ukázal pět významných proměnných, které vysvětlily 21,9 % variability. Jsou to proměnné: zdravotní stav (pseudo-F=2,6; $p = 0,001$), osvětlení (pseudo-F=2,2; $p = 0,001$), habitus (forma) stromu (pseudo-F=2,0; $p = 0,001$), přítomnost pařezů (pseudo-F=1,6; $p = 0,001$) a přítomnost hromad mrtvého dřeva (pseudo-F=1,6; $p = 0,003$). Výsledky shrnuje Obr. 10 a Tab. 2.



Obr. 9: Druhová bohatost a abundance v kontextu proměnných prostředí v okolí pasti. Výsledek analýzy proměnných prostředí a jejich prahových hodnot pomocí metody rekurzivního dělení pro a) počet druhů v kontextu abiotických faktorů, b) počet druhů v kontextu přítomnosti typů mrtvého dřeva, c) abundanci v kontextu abiotických faktorů, d) abundanci v kontextu typů mrtvého dřeva. Hladina významnosti modelu (p) je uvedena pod modelem vybranou významnou proměnnou. Prahové hodnoty rozdílů jsou uvedeny na dělicích větvích stromu. Počty vzorků (pastí) ve výsledných skupinách (nodes) jsou uvedeny v závorkách.



Obr. 10: Druhové složení saproxylických brouků v závislosti na měřených proměnných prostředí. Ordinační diagram parciální CCA s lokalitou jako kovariátou (v závorce u popisu osy je znázorněna vysvětlená variabilita druhových dat). Jednotlivé typy stanovišť jsou znázorněny černými trojúhelníky, druhy se statusem v červeném seznamu jsou znázorněny specifickými značkami (viz legenda). Zkratky jednotlivých proměnných: PřítPař= přítomnost pařezů, Osvětl.=osvětlení, PřítHrom= přítomnost hromad mrtvého dřeva.

4. DISKUZE

Tato diplomová práce navazuje na mou bakalářskou práci a rovněž vychází ze studie Šebka a kol. (2015), ve které bylo zjištěno, že tvorba maloplošných pasek v NP Podyjí výrazně podpořila lokální biodiverzitu denních a nočních motýlů, saproxylických brouků, plazů, florikolních brouků a cévnatých rostlin již v prvním roce po zásahu. V případě saproxylických brouků bylo zjištěno, že druhová bohatost brouků je nejvyšší na pasekách, zvláště pak na připojených pasekách, a naopak nejnižší v hustých lesích. Navíc druhové složení brouků na pasekách je odlišné od kontrolních stanovišť (hustého lesa, kraje lesa a řídkého lesa) (Šebek a kol. 2015). Důležitost pasek byla potvrzena i v mé bakalářské práci, ve které jsem sledoval druhovou bohatost a druhové složení na pasekách během tří let sukcese. Stávající práce je rozšířením základních poznatků především o informace o zastoupení potravních gild a o informace o vlivu proměnných prostředí v blízkosti pastí na odchycený materiál. Práce nabízí hlubší porozumění vývoje společenstev brouků v raných fázích sukcese v listnatých lesích. Opakované prosekání porostu v roce 2014 umožnilo sledovat i vliv blokování sukcese.

4.1. Tři roky sukcese na pasekách

Analýzy vývoje společenstev saproxylických brouků na pasekách ukázaly, že společenstva raných stadií sukcese se výrazně mění již v průběhu prvních tří let od prosvětlení porostu. Počet druhů brouků roste na izolovaných pasekách i pasekách připojených ke kraji lesa stejně. Připojené paseky byly ale druhově bohatší, než izolované paseky. Tento trend platí jak pro celkový počet druhů, tak pro ohrožené druhy a celkovou abundanci. Abundance ohrožených brouků nebyla závislá na stáří paseky, ale více jedinců ohrožených druhů bylo opět na připojených pasekách. Tyto výsledky se shodují s výsledky dalších studií. V práci Wermelinger a kol. (2002), kteří studovali sukcesi vybraných skupin brouků na různě velkých světlinách vzniklých po vichřici v jehličnatých sub-alpínských lesích v Německu a Švýcarsku, bylo zjištěno, že abundance a druhová bohatost krascovitých (*Buprestidae*) a tesaříkovitých (*Cerambycidae*) brouků roste během tří let sukcese na světlinách (Wermelinger a kol. 2002). V jiné práci prováděné v jehličnatých lesích Kanady (Boucher a kol. 2012) byly výsledky odlišné. Nejprve abundance saproxylických brouků

z prvního roku sukcese na druhý klesla a z druhého na třetí vzrostla a převýšila i první rok. V jehličnatých lesích Norska bylo pak zjištěno, že počet saproxylických druhů z druhého na třetí rok sukcese poklesl (Birkemone & Thygeson 2015). Všechny zmíněné studie zabývající se sukcesí společenstev brouků na světlinách mohou vykazovat různé výsledky v důsledku sezonality, neboť jsou založeny na pozorování fauny vždy ve stejném roce, ačkoliv po několik let za sebou. V případě našeho experimentu, lze očekávat zmírnění či vyrušení vlivu sezonality na společenstva v důsledku toho, že na dvou ze šesti lokalit (jedné třetině) byla fauna studována o rok později než na zbylých lokalitách.

Saproxylicí brouci byli rozděleni na pět potravních úrovní (xylofágové, mycetofágové, saprofágové, xylosaprofágové a zoofágové). Zjistili jsme, že vzrůstající trend druhové bohatosti a abundance není stejný napříč potravními úrovněmi brouků. Saprofágní a xylosaprofágní brouci nebyli výrazně ovlivněni stářím paseky. Je zřejmé, že mrtvé dřevo na pasekách je stále v prvních fázích rozkladu a není zatím atraktivní pro brouky preferující dřevo v pokročilé fázi rozkladu. Tento trend je potvrzen také bohatostí druhů v jednotlivých potravních úrovních. Xylofágních druhů bylo na pasekách nalezeno celkem 110, saprofágních druhů 82. Převaha xylofágních druhů byla pozorována například i ve smíšených horských a sub-alpínských lesích ovlivněných vichřicí a kůrovcovou kalamitou (Wintera a kol. 2015). Naopak ve studii dvou let sukcese ve finských boreálních lesích bylo pozorováno zvýšení nejen počtu raně xylofágních, ale i pozdně xylofágních (saprofágních) druhů (Heikkala a kol. 2015). Naše práce pochází z listnatých lesů nižších poloh, a tím se může výrazně lišit od horských lesů. V horských lesích jsou kůrovci, spadající do skupiny xylofágních druhů, často dominantním činitelem ovlivňujícím vývoj společenstev v počátku po vytvoření světlin, v důsledku např. vichřic. V listnatých lesích naopak jejich význam nejspíš nebude tak výrazný. Dalším důvodem proč xylofágní druhy mají ve zmíněných studiích výrazné kulminace v počátku sukcese je i dostatek padlých kmenů ponechaných na studijních plochách. Porovnání ploch s ponechanými kmeny a ploch s odstraněným dřevem prokázal pozitivní vliv ponechaného dřeva na počet a abundance xylofágů (Wermelinger a kol. 2012). V našem případě sice na plochách byly ponechány jen některé padlé kmeny a jejich hustota byla spíše zanedbatelná.

Jediný významný efekt interakce mezi stářím paseky a typu paseky byl zaznamenán u druhové bohatosti xylosaprofágních brouků. Na připojených pasekách zůstává během tří let bohatost přibližně stejná, zatímco na izolovaných pasekách se z druhého do třetího roku zvýšila. Je možné, že se mrtvé dřevo na izolovaných pasekách rozkládá jiným způsobem v

důsledku okolních, možná vlhčích podmínek a tím se stává atraktivnější pro brouky pokročilejších fází rozkladu. Toto tvrzení by ale muselo být podmíněno dalším výzkumem.

Analýza potravních vlastností pomocí funkčního přístupu v analýze společenstev navíc ukázala, že xylofágní, xylosaprofágní a zoofágní druhy preferují rané fáze sukcese před kontrolními stanovišti, hustým lesem, řídkým lesem a krajem lesa. Je to způsobeno vytvořením nových vhodných podmínek s čerstvě mrtvým dřevem na pasekách, které xylofágové potřebují ke svému vývoji. Zoofágní druhy pravděpodobně tato místa vyhledávají také, protože jim poskytují potravní nabídku. Preference těchto tří skupin nevykazují výraznou vazbu na konkrétní rok sukcese, což odpovídá analýzám počtu druhů a abundancí zmíněných skupin, které zůstávaly stejné nebo mírně rostly v prvních třech letech. Mycetofágní brouci naopak směřují k zastíněnějším podmínkám hustého lesa nebo kraje, zřejmě kvůli vlhkosti, která je pro jejich substrát, houby, důležitým faktorem. Saprofágní brouci naznačují preference směrem k řídkému lesu. V řídkém lese se nachází mrtvé dřevo již v pokročilejší fázi rozkladu, nevyskytuje se zde příliš čerstvého mrtvého dřeva, tudíž saprofágní brouci vyhledávají hlavně tato místa. Veškeré tyto výsledky jsou v souladu s již publikovanými nálezy (Stokland a kol. 2012, Lee a kol. 2014).

Naše výsledky ukazují výraznou změnu druhového složení saproxylických brouků během tří let sukcese a navíc výraznou rozdílnost od kontrolních stanovišť. Změny v druhovém složení v krátkém čase byly zaznamenány také ve studii, která se zaměřila vývoj společenstev saproxylických brouků na čerstvě padlých kmenech eukalyptů v Tasmánii (Grove 2011). Oba typy experimentálních pasek jsou si více podobné mezi sebou ve stejném roce sukcese (stáří paseky) než mezi různými roky sukcese, ačkoliv množství společných druhů mezi připojenými a izolovanými pasekami se zdá být poměrně nízké. Hustý les paradoxně sdílí více druhů s pasekami připojenými ke kraji lesa než s izolovanými ve všech letech sukcese. Zároveň, připojené paseky jsou přibližně stejně odlišné od hustého lesa jako od kraje lesa, přesto ale počet sdílených druhů se liší - připojené paseky sdílí s krajem lesa více druhů, než izolované paseky. Kraj lesa a hustý les sdílí společně nízký počet druhů. Toto může být vysvětleno tím, že zdroje druhů pro připojené a izolované paseky fungují odlišně. Izolovanost pasek způsobuje nižší podobnost s krajem. Připojené paseky jsou navíc bohatší než izolované. Proto je větší pravděpodobnost, že chudá společenstva hustého lesa budou více vnořená (budou podmnožinou) ve společenstvech připojených pasek než ve společenstvech izolovaných pasek.

Je tedy zřejmé, že připojenost pasek k otevřenému prostranství je velmi důležitá pro diverzitu saproxylických brouků. To bylo potvrzeno v předešlé studii z prvního roku sukcese (Šebek a kol. 2015), ale tento trend přetrvává i v dalších letech. Navíc, nižší pomnožinovitost druhů mezi pasekami v různých letech sukcese než ve stejném stadiu sukcese naznačuje, že pro diverzitu brouků raných sukcesních stadií je velmi důležitá i heterogenita v čase na krátkém časovém intervalu. Nejsou tedy potřeba jen otevřená raně sukcesní stanoviště jako taková, ale také stanoviště v různém stáří. Podobné závěry o významnosti změn v krátkém časovém intervalu byly potvrzeny při studiu světlin v listnatých lesích (Bouget 2005a), v delším časovém horizontu potom byly změny potvrzeny například při studiu vztahů saproxylických brouků a pokročilosti fáze rozkladu dřeva jehličnatých stromů (Lee a kol. 2014).

V pokročilejších stádiích sukcese lze očekávat pokles druhové bohatosti na pasekách. Tento trend byl pozorován v několika pracích (Wermelinger a kol. 2002, Heikkala a kol. 2015, Winter a kol. 2015). Druhové složení by se mělo měnit čím dál méně. V práci Wermelinger a kol. (2002) byla druhová bohatost na konci sukcese světliny velmi podobná kontrolnímu neovlivněnému lesu, ale druhové složení mezi stanovišti zůstalo stále odlišné (Wermelinger 2002).

4.2. Vliv opakovaného zásahu

Po čtvrtém, respektive třetím roce sukcese byl na polovině pasek proveden zásah směřující odstranění buřeně a náletu. Výsledky analýz nepotvrdily rozdíl mezi opakovaně sečenými pasekami a pasekami které byly ponechány bez zásahu ani u počtu druhů a abundancí, ani ve druhovém složení. Mnohem větší roli hrál vliv připojenosti/izolovanosti pasek. Důvodem může být charakter zásahu. Odstranění buřeně a bylinné vegetace nemusí přímo ovlivňovat saproxylické brouky, neboť nejspíš neměnilo výrazně charakter mrtvého dřeva na pasekách. Nejspíše by byla ovlivněna struktura fytofágních brouků - mandelinek (*Chrysomelidae*), či nosatců (*Curculionidae*), případně květomilných brouků. Navíc během tří let sukcese pasek vegetace nejspíš nestačila vyrůst do té míry, aby výrazně ovlivňovala migrační schopnosti saproxylických brouků. Zásah sice mohl ovlivnit migrační schopnosti některých brouků, ale na celkovém počtu druhů nebo abundanci brouků to nebylo znát. Například vertikální zápoj kolem pasti, tj. míra prostupnosti vegetace kolem pasti, neměla vliv v analýze proměnných prostředí. Rozdíl v opakovaném managementu bude nejspíše

patrný až v dalších fázích sukcese, kdy dojde k hustšímu zapojení spodních pater vegetace, a následnému výraznějšímu zastínění. Snížení druhové bohatosti a abundancí v pokročilejších fázích sukcese dokládají jiné práce (Bouget 2005a, Heikkala a kol. 2016).

4.3. Vliv proměnných prostředí v okolí pasti

Měření vlivu proměnných ve vzdálenosti pěti metrů kolem pasti přineslo detailnější poznatky o vztahu saproxylických brouků a jejich ekologických nároků. Na abundanci měla vliv vzdálenost od hustého lesa (tj. vzdálenost od jakéhokoli porostu představujícího zapojený les). Pokud byla vzdálenost pasti a hustého lesa větší než 9 m, bylo na místě nalezeno více jedinců. Na místech dále od hustého lesa ještě důležitou úlohu hraje objem mrtvého dřeva. Na místech s objemem mrtvého dřeva větším než $\sim 0,2 \text{ m}^3$ bylo více jedinců. Druhová bohatost saproxylických brouků je ovlivněna z části stejnými proměnnými jako abundance (objem mrtvého dřeva, hromady mrtvého dřeva), ale i jinými proměnnými. Na místech, kde se nachází nižší objem mrtvého dřeva, je více druhů na místech s větším osluněním. Oslunění, či otevřenost porostu stejně jako objem dřeva jsou jedny ze základních faktorů ovlivňujících společenstva saproxylických brouků. Pozitivní vliv většího oslunění byl prokázán v mnoha studiích (Bengtsson a kol. 2000, Ranius & Jansson 2000, Franc & Götmark 2008, Rackham 2008, Bouget a kol. 2014), stejně jako pozitivní vliv vyššího množství mrtvého dřeva (Lassauce a kol. 2011, Lachat a kol. 2012, Rocca a kol. 2014). Je zřejmé, že více mrtvého dřeva může poskytovat podmínky pro více brouků. Vyšší otevřenost porostu, či oslunění, znamená teplejší podmínky na stanovišti, které jsou vhodné pro rychlejší vývoj larev, taková stanoviště proto představují preferovaný biotop (Lachat a kol. 2016). Teplejší podmínky dokonce mohou kompenzovat nižší množství mrtvého dřeva a udržovat vysokou druhovou bohatost brouků (Müller a kol. 2015). Dalšími proměnnými, které měly významný vliv na abundanci brouků, byla přítomnost a objem hromad mrtvého dřeva. Na místech, kde se nachází hromady mrtvého dřeva, je počet brouků i abundance vyšší. Bohužel toto je nejspíše způsobeno korelací druhové bohatosti pasek a tím, že hromady mrtvého dřeva se nachází v podstatě jen na pasekách a působí tedy spíše jako rušivý element. Tyto hromady mrtvých větví zůstaly na pasekách po jejich vytvoření. Vzhledem k jejich přítomnosti na pasekách už v prvních letech nemohly být odstraněny v pozdějších letech, neboť by se změnil charakter stanoviště. Na místech kde nejsou hromady

mrtvého dřeva, pozitivně ovlivňuje druhovou bohatost přítomnost pařezů. Významný vliv pařezů na druhovou bohatost saproxylických brouků byl prokázán v mnoha studiích (Hjältén a kol. 2012, Brin a kol. 2013, Rocca a kol. 2014).

Vedle počtu druhů a abundancí bylo proměnnými prostředí kolem pasti ovlivněno i druhové složení. Kromě osvětlení, přítomnosti hromad a přítomnosti pařezů měl na druhové složení vliv zdravotní stav a habitus stromu s pastí, tj. jeho růstová forma: solitér, strom z kraje lesa, strom z hustého lesa. To může mít opět nepřímou vazbu na dostupnost mikrostanovišť. Starší stromy nabízí příhodnější podmínky pro vznik mikrostanovišť, stejně tak stromy na kraji lesa obvykle poskytují více mikrostanovišť než stromy uvnitř lesa (Ouin a kol. 2015). Ačkoliv jsem se snažil zaznamenat přítomnost a početnost různých mikrostanovišť, jejich výskyt byl často poměrně nízký. Množství znalostí o mikrostanovištích a jejich vztahu k saproxylickým broukům je stále nedostačující (Hjältén a kol. 2012, Burrascano a kol. 2013), navíc úbytek mikrostanovišť má negativní dopad na biodiverzitu (Hjältén a kol. 2012), proto je nutné pokračovat v tomto výzkumu. Analýza založená na omezeném počtu pozorování ($n = 60$) nemusela ukázat význam některých mikrostanovišť. Při potenciálním využití stejného protokolu v budoucnosti na více datech a větší prostorové škále se ale může význam mikrostanovišť nebo jejich početnosti projevit.

Pro lepší pochopení vztahu brouků a jejich mikrostanovišť by bylo vhodné aplikovat další typy pastí, které se specializují přímo na různé typy mrtvého dřeva (Vrezec a kol. 2012). Lze uvažovat o instalaci nárazových pastí přímo vedle dutin nebo blízko plodnic dřevokazných hub. Stejně tak využít například metodu padacích pastí vhodně umístěných na různé typy mrtvého dřeva, například stromová padací past (*tree pitfall trap*), nebo jejich umístění do trouchu dutin. Existují i tzv. „plotové past“ (*fence trap*), které se využívají k odchytu vzácného druhu *Rhysodes sulcatus* (Vrezec a kol. 2012). Dalším typem pasti, který je vhodný k odchytu saproxylických brouků jsou výletové pasti (*emergence traps*). Takové pasti vytvořené z konstrukce se síťovinou jsou připevněny ke stromu nebo ke kládě, případně k otvoru dutiny, a zachytávají hmyz, který se z daného typu dřeva líhne. Tato past byla použita v několika pracích (Gibb a kol. 2006, Gibb a kol. 2013, Gouix & Brustel 2012). Další možností je provádět aktivní individuální sběry přímo z konkrétních mikrostanovišť (Horák a kol. 2009), ačkoliv tato metoda je nejméně standardizována a často velmi ovlivněna sběratelem, který průzkum provádí.

4.4. Význam získaných výsledků

Tato práce je jednou z několika studií zabývajících se disturbancemi v lesích. Většina těchto prací se ale zabývá boreálními lesy (Hjältén a kol. 2012, Boucher a kol. 2012). V těchto pracích bylo zjištěno, že druhová bohatost saproxylických brouků je vyšší na osvětlenějších místech, nicméně experimenty jsou většinou postavené na dlouhodobější sukcesi a nezabývají se krátkými časovými intervaly (Gibb a kol. 2006). Existují práce také z tropických lesů. Z jedné studie bylo zjištěno, že druhová bohatost saproxylických brouků klesá s postupující sukcesí a druhové složení se mění s postupem dekompozice dřeva (Lopéz a kol. 2016). Několik prací se zabývá lesy v temperátní zóně, ačkoli jde stále o jehličnaté lesy, ale ty jsou založené na disturbancích vzniklých vichřicemi nebo kůrovcovými kalamitami (Wermelinger a kol. 2002). Pouze minimum výzkumů bylo prováděno v temperátních listnatých lesích (Bouget 2005a, Bouget 2005b, Lachat a kol. 2016). Tato diplomová práce tak přináší další potřebné poznatky, které se týkají problematiky raných fází sukcese na maloplošných světlinách v listnatých lesích.

Výsledky analýz prezentovaných v této práci poukazují na důležitost raných fází sukcese v listnatých lesích mírného pásu. Práce zejména ukazuje, že už v prvních třech letech se společenstva saproxylických brouků výrazně mění. Ve spojení s již publikovanými poznatky o významu rané fáze sukcese pro saproxylické brouky (Šebek a kol. 2015), mají tyto informace značný přesah pro management ochrany přírody. Na základě této práce lze doporučit opatření, která by mohla přispět k ochraně saproxylických brouků a dalších organismů. Aktivní hospodaření v lesích nižších poloh, konkrétně tvorba světlin vytváří vhodné podmínky pro bohatá společenstva saproxylických brouků včetně mnoha ohrožených druhů. Zároveň by ale tvorba raně sukcesních stanovišť měla být časově rozrůzněná, tak aby se vytvořila časoprostorová mozaika v nabídce stanovišť v různých fázích sukcese. Spontánní sukcese a houstnutí lesů totiž vede k ohrožení biodiverzity (Vodka a kol. 2008, Čížek a kol. 2011, Albert a kol. 2012). Vytvořené paseky v podstatě simulují výmladkové hospodaření (pařezení), které bylo v minulosti běžným typem hospodaření (Müllerová a kol. 2015). Právě výmladkové hospodaření v minulosti zajišťovalo výskyt bohaté mozaiky různě otevřených a polootevřených fází sukcese, přičemž rané fáze se díky pravidelnému kácení objevovaly každý rok. Návrat k výmladkovému hospodaření v chráněných oblastech by přispěl k podpoře společenstev saproxylických brouků. Pařezení v lesích za účelem podpory saproxylických organismů doporučuje také studie Buseho a kol. (2008). Ponechávání

mrtvého dřeva je rovněž vhodným opatřením. Při provádění managementu v lesích je vhodné na místě ponechat alespoň část mrtvého dřeva (Lee a kol. 2014) v různých formách (pařezy, klády, torza), protože různé druhy brouků mají různé ekologické nároky. Někdy tyto rozrůzněné formy dřeva mohou mít na saproxylické brouky větší vliv, než samotný objem mrtvého dřeva (Lachat a kol. 2012).

5. ZÁVĚR

Tato studie se zabývala vlivem prosvětlení porostu hustého lesa a následné sukcese na společenstva saproxylických brouků. Základem studie byl experiment, při kterém byly v zapojených listnatých lesích nižších poloh vytvořeny maloplošné paseky dvou typů, paseky spojené s otevřenými stanovišti (krajem lesa a loukou) a paseky izolované v hustém lese.

Bylo zjištěno, že během prvních tří let sukcese se na pasekách zvyšuje počet druhů saproxylických brouků, ale nárůst počtu druhů se mírně liší mezi různými potravními úrovněmi druhů. Navíc se s postupem sukcese výrazně měnilo i druhové složení společenstev, ale stále zůstalo výrazně odlišné od druhového složení kontrolních stanovišť (hustých i řídkých lesů). Paseky tak představují unikátní lesní stanoviště s výraznou dynamikou už v prvních fázích po otevření zápoje. Paseky, které přiléhaly ke kraji lesa a louce hostily během tří let vždy větší počet druhů než paseky izolované od otevřených stanovišť, přičemž druhové složení obou typů pasek bylo velmi podobné.

Poznatky zjištěné v této práci mají význam pro ochranu saproxylických brouků, včetně ohrožených druhů. Proto by měl ochránářský management směřovat k diverzifikaci struktury lesa. Vytváření raně sukcesních stadií lesa napomáhá udržovat vysokou biodiverzitu saproxylických brouků. Tato stadia by měla být vytvářena průběžně, nejen v prostoru, ale i v čase, a ideálně by měla být propojena s otevřenými stanovišti.

6. POUŽITÁ LITERATURA

ALBERT, J., PLÁTEK M., ČÍŽEK L. Vertical stratification and microhabitat selection by the Great Capricorn Beetle (*Cerambyx cerdo*) (Coleoptera: Cerambycidae) in open-grown, veteran oaks. *European Journal of Entomology*. 2012, vol. 109, issue 4, s. 553-559.

ANGELSTAM, P.K., 1998. Maintaining and restoring biodiversity in European boreal forests by developing natural disturbance regimes. *J. Veg. Sci.*, 593–602.

ATTIWIL, P. M. The disturbance of forest ecosystems: the ecological basis for conservative management. *Forest Ecology and Management* [online]. 1994, (63), 247-300 [cit. 2017-04-08].

BASELGA A., ORME D., VILLEGER S., DE BORTOLI J., LEPRIEUR F. (2013). Betapart: Partitioning beta diversity into turnover and nestedness components. R package version 1.3.

BENGTSSON, J., G NILSSON S., FRANC A., MENOZZI P. Biodiversity, disturbances, ecosystem function and management of European forests. *FOREST ECOLOGY AND MANAGEMENT* [online]. 2000, (132), 39-50 [cit. 2017-04-08].

BOUCHER, J., T. AZERIA E., IBARZABAL J., HÉBERT CH. Saproxylic beetles in disturbed boreal forests: Temporal dynamics, habitat associations, and community structure. *BioOne* [online]. 2012, **19**(4), 328-343 [cit. 2017-04-08].

BOUGET, C. Short-term effect of windstorm disturbance on saproxylic beetles in broadleaved temperate forests. *FOREST ECOLOGY AND MANAGEMENT* [online]. 2005a, **216**(1-3), 1-14 [cit. 2017-04-08].

BOUGET, C. Short-term effect of windstorm disturbance on saproxylic beetles in broadleaved temperate forests. *FOREST ECOLOGY AND MANAGEMENT* [online]. 2005b, **216**(1-3), 15-27 [cit. 2017-04-08].

BOUGET, C., BRUSTEL H., BRIN A., NOBLECOURT T.. Sampling saproxylic beetles with window flight traps: methodological insights. *Revue d'Ecologie (suite de La Terre et la Vie)*, 2008, p. 21 - p. 32.

BOUGET, C., LARRIEU L., BRIN A. Key features for saproxylic beetle diversity derived from rapid habitat assessment in temperate forests. *Ecological Indicators* [online]. 2014, (36), 656– 664 [cit. 2017-04-08].

BOUGET, C., PARMAIN G., GILG O., et al. Does a set-aside conservation strategy help the restoration of old-growth forest attributes and recolonization by saproxylic beetles? *Animal Conservation*. [online]. 2014, **17**(4), 342-353 [cit. 2017-04-08].

BOULANGER, Y., SIROIS L. Postfire Succession of Saproxylic Arthropods, with Emphasis on Coleoptera, in the North Boreal Forest of Quebec. *Environ Entomol* [online]. 2007, **36**((1), 128-141 [cit. 2017-04-04].

BRIN, A., BOUGET C., VALLADARES L., BRUSTEL H. Are stumps important for the conservation of saproxylic beetles in managed forests? - Insights from a comparison of assemblages on logs and stumps in oak-dominated forests and pine plantations. *Insect Conservation and Diversity* [online]. 2013, **6**, 255–264 [cit. 2017-04-08].

BRIN, A., BRUSTEL H., JACTEL H. Species variables or environmental variables as indicators of forest biodiversity: a case study using saproxylic beetles in Maritime pine plantations. *ANNALS OF FOREST SCIENCE* [online]. 2009, **66**(3), 306–306 [cit. 2017-04-08].

BURRASCANO, S., KEETON W. S., SABATINI F. M., BLASI C. Commonality and variability in the structural attributes of moist temperate old-growth forests: A global review. *FOREST ECOLOGY AND MANAGEMENT* [online]. 2013, **291**, 458-479 [cit. 2017-04-08].

ČÍŽEK, L., ROLEČEK J., DANIHELKA J. Celoplošná příprava půdy v lesích a její důsledky pro biodiverzitu. *Živa*. 2007, č. 6, s. 266-268.

CLEMENTS, F.E. *Plant succession, an analysis of the development of vegetation* [online]. 1916, (242), 1-512 [cit. 2017-04-08].

COBB, T. P., HANNAM K. D., KISHCHUK B. E., LANGOR W. D., QUIDEAU S. A., SPENCE J. R.. Wood-feeding beetles and soil nutrient cycling in burned forests: implications of post-fire salvage logging. *Agricultural and Forest Entomology* [online]. 2010, **12**(1), 9-18 [cit. 2017-04-04].

DAHLBERG A., STOKLAND J. (2004). Vedlevande arters krav pa substrat, en sammanställning och analys av 3 600 arter. Skogsstyrelsen. Rapport 7. [In Swedish].

FANTA, J. "Lesy a lesnictví ve střední Evropě: II." *Z dávné historie využívání les . Živa 2* (2007): 65-69

FARKAČ, J., KRÁL D., ŠKORPÍK M.. *Červený seznam ohrožený h druh České republiky bezobratlí*. Vyd. 1. Praha: Agentura ochrany přírody a krajiny ČR, 2005. 758 s. ISBN 80-860-6496-4.

FRANC, N., a GÖTMARK F. Openness in management: Hands-off vs partial cutting in conservation forests, and the response of beetles. *BIOLOGICAL CONSERVATION* [online]. 2008, (141), 2310–2321 [cit. 2017-04-08].

GIBB, H., JOHANSSON T., STENBACKA F., HJÄLTÉN J., HEWITT J. Functional Roles Affect Diversity-Succession Relationships for Boreal Beetles. *PLoS ONE* [online]. 2013, **8**(8), 1-14 [cit. 2017-04-08].

GIBB, H., PETTERSSON R. B., HJÄLTÉN J., HILSZCZAŃSKI J., BALL J.P., JOHANSSON T., ATLEGRIM O., DANELL K. Conservation-oriented forestry and early successional saproxylic beetles: Responses of functional groups to manipulated dead wood substrates. *BIOLOGICAL CONSERVATION* [online]. 2006, (129), 437–450 [cit. 2017-04-08].

GIBBONS, P., LINDENMAYER D.B., BARRY S.C., TANTON M.T. Hollow selection by vertebrate fauna in forests of southeastern Australia and implications for forest management. *BIOLOGICAL CONSERVATION* [online]. 2002, (103), 1-12 [cit. 2017-04-08].

GOUIX N., BRUSTEL H. (2012) Emergence trap, a new method to survey *Limoniscus violaceus* (Coleoptera: Elateridae) from hollow trees. *Biodivers Conserv* 21: 421–436.

GROVE, S. J. Saproxylic Insect Ecology and the Sustainable Management of Forests. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* [online]. 2002, **33**(33), 1-23 [cit. 2017-04-08].

GROVE, S. J., FORSTER L. A decade of change in the saproxylic beetle fauna of eucalypt logs in the Warra long-term log-decay experiment, Tasmania. 1. Description of the fauna and seasonality patterns. *BIODIVERSITY AND CONSERVATION* [online]. 2011, **20**(10), 2149-2165 [cit. 2017-04-08].

HARPER, K. A., BERGERON Y., DRAPEAU P., GAUTHIER S., DE GRANDPRÉ L. Structural development following fire in black spruce boreal forest. *FOREST ECOLOGY AND MANAGEMENT* [online]. 2005, (206), 293-306 [cit. 2017-04-08].

HÄJSGAARD, S., HALEKOH, U., Yan J. (2006) The R Package geepack for Generalized Estimating Equations *Journal of Statistical Software*, 15, 2, pp1--11

HÉDL, R., SZABÓ P., RIEDL V., KOPECKÝ M. "Tradiční lesní hospodaření ve střední Evropě. II. Formy a podoby." *Živa* 59.2 (2011): 61-63.

HEIKKALA, O., MARTIKAINEN P., KOUKI J. Decadal effects of emulating natural disturbances in forest management on saproxylic beetle assemblages. *BIOLOGICAL CONSERVATION* [online]. 2016, **194**, 39-47 [cit. 2017-04-09].

HJÄLTÉN, J., STENBACKA F., PETTERSSON R. B., et al. Micro and Macro-Habitat Associations in Saproxylic Beetles: Implications for Biodiversity Management. *PLoS ONE* [online]. 2012, **7**(7), 1-11 [cit. 2017-04-08].

HOLEC, J., BERAN M. [eds.] (2006): *Červený seznam hu makromy et) České repu lity* [Red list of fungi (macromycetes) of the Czech Republic]. – Příroda, Praha, 24: 1-282. [in Czech with English summary].

HORÁK, J., RÉBL K. The species richness of click beetles in ancient pasture woodland benefits from a high level of sun exposure. *J Insect Conserv* [online]. 2013, (17), 307–318 [cit. 2017-04-08].

HOTHORN T., BRETZ F., WESTFALL P. (2008). Simultaneous Inference in General Parametric Models. *Biometrical Journal* 50(3), 346-363.

HOTHORN T., Hornik K., ZEILEIS A.(2006). Unbiased Recursive Partitioning: A Conditional Inference Framework. *Journal of Computational and Graphical Statistics*, 15(3), 651--674.

JAVOREK, V. *apesní atlas rouk s ur ova im klí em vyo razený h druh* . [2. vyd.]. Praha: SPN, 1964, 254 p.

JONÁŠOVÁ, M., VAN HEES A., PRACH K. Rehabilitation of monotonous exotic coniferous plantations: A case study of spontaneous establishment of different tree species. *ECOLOGICAL ENGINEERING* [online]. 2006, **28**(2), 41-148 [cit. 2017-04-09].

JONSELL, M., NITTÉRUS K., STIGHÄLL K. Saproxylic beetles in natural and man-made deciduous high stumps retained for conservation. *BIOLOGICAL CONSERVATION* [online]. 2004, **2**(118), 163-173 [cit. 2017-04-08].

JONSELL, M., WESLIEN J., EHNSTRÖM B. Substrate requirements of red-listed saproxylic invertebrates in Sweden. *BIODIVERSITY AND CONSERVATION* [online]. 1998, **7**(6), 749-764 [cit. 2017-04-08].

KLETEČKA, Z. *Krascovití (Buprestidae) v jižních Čechách: Jewel beetles (Buprestidae) of South Bohemia*. České Budějovice: Jihočeské muzeum v Českých Budějovicích, 2009. Sborník Jihočeského muzea v Českých Budějovicích. ISBN 978-80-87311-05-9.

KÖHLER, F. *Totholzfer in Naturwaldzellen es Nördli hen Rheinlands Verglei hende Studien Zur Totholzferfauna euts hlands nd euts hen Naturwaldforschung*. Recklinghausen: LÖBF, 2000. Print.

KOUKI, J., LÖFMAN S., MARTIKAINEN P., ROUVINEN S., UOTILA A. Forest Fragmentation in Fennoscandia: Linking Habitat Requirements of Wood-associated Threatened Species to Landscape and Habitat Changes. *Scandinavian Journal of Forest Research* [online]. 2010, (16), 27-37 [cit. 2017-04-08].

KRAUT, A., LIIRA J., LÖHMUS A. Beyond a minimum substrate supply: Sustaining saproxylic beetles in semi-natural forest management. *Forest Ecology and Management* [online]. 2016, (360), 9–19 [cit. 2017-04-08].

LACHAT, T., WERMELINGER B., GOSSNER M., BUSSLER H., ISACSSON G., MÜLLER J. Saproxylic beetles as indicator species for dead-wood amount and temperature in European beech forests. *Ecological Indicators* [online]. 2012, (23), 323–331 [cit. 2017-04-08]. DOI: 10.1016/j.ecolind.2012.04.013. ISBN 10.1016/j.ecolind.2012.04.013.

LACHAT, T., CHUMAK M., CHUMAK V., et al. Influence of canopy gaps on saproxylic beetles in primeval beech forests: a case study from the Uholka-Shyrokyi Luh forest, Ukraine. *INSECT CONSERVATION AND DIVERSITY* [online]. 2016, 9(6), 559-573 [cit. 2017-04-08].

LARRIEU, L., CABANETTES A., GONIN P., LACHAT T., PAILLET Y., WINTER S., BOUGET C., DECONCHAT M. Deadwood and tree microhabitat dynamics in unharvested temperate mountain mixed forests: A life-cycle approach to biodiversity monitoring. *Forest Ecology and Management* [online]. 2014, (334), 163–173 [cit. 2017-04-08].

LASSAUCE, A., PAILLET Y., JACTEL H., BOUGET C. Deadwood as a surrogate for forest biodiversity: Meta-analysis of correlations between deadwood volume and species richness of saproxylic organisms. *Ecological Indicators* [online]. 2011, (11), 1027–1039 [cit. 2017-04-08].

LEE, S. J., SPENCE R., LANGOR D.W. Succession of saproxylic beetles associated with decomposition of boreal white spruce logs. *Agricultural and Forest Entomology* [online]. 2014, **16**(4), 391-405 [cit. 2017-04-08].

LINDHE, A., LINDELÖW A., ÅSENBLAD N. Saproxylic Beetles in Standing Dead Wood Density in Relation to Substrate Sun-exposure and Diameter. *Biodiversity and Conservation* [online]. 2005, (14), 3033–3053 [cit. 2017-04-08]. DOI: 10.1007/s10531-004-0314-y.

MIKLÍN, J., ČÍŽEK L. Erasing a European biodiversity hot-spot: Open woodlands, veteran trees and mature forests succumb to forestry intensification, succession, and logging in a UNESCO Biosphere Reserve. *JOURNAL FOR NATURE CONSERVATION* [online]. 2014, **22**(1), 35-41 [cit. 2017-04-08].

MIKLÍN, J., MIKLÍNOVÁ, K., ČÍŽEK, L. (2016): Změny krajinného krytu na území Národního parku Podyjí mezi lety 1938 a 2014. *Thayensia-Znojmo*, 13, 59-80.

MUÑOZ-LÓPEZ, N. Z., ANDRÉS-HERNÁNDEZ A. R., CARRILLO-RUIZ H, RIVAS-ARANCIBIA S. P. Coleoptera Associated with Decaying Wood in a Tropical Deciduous Forest. *Neotrop Entomol* [online]. 2016, **45**, 341–350 [cit. 2017-04-09].

MÜLLER, J., JARZABEK-MÜLLER A., BUSSLER H., GOSSNER M. M. Hollow beech trees identified as keystone structures for saproxylic beetles by analyses of functional and phylogenetic diversity. *ANIMAL CONSERVATION* [online]. 2014, **17**(2), 154-162 [cit. 2017-04-18]. DOI: 10.1111/acv.12075. ISBN 10.1111/acv.12075.

MÜLLER J., BRUSTEL H., BRIN A., BUSSLER H., BOUGET, C. et al. 2015. Increasing temperature may compensate for lower amounts of dead wood in driving richness of saproxylic beetles. *Ecography* 38, 499–509.

MÜLLEROVÁ, J., SZABÓ P., HÉDL R. The rise and fall of traditional forest management in southern Moravia: A history of the past 700 years. *Forest Ecology and Management*. 2014, vol. 331, s. 104-115.

NAPPI, A., DRAPEAU, P., SAINT-GERMAIN, M., ANGERS, V. A. (2010). Effect of fire severity on long-term occupancy of burned boreal conifer forests by saproxylic insects and wood-foraging birds. *International Journal of Wildland Fire*, 19(4), 500-511.

NIETO E. & ALEXANDER, K. N. A. *European Red List of Saproxylic Beetles* [online]. Luxembourg: Publications Office of the European Union, 2010 [cit. 2017-04-11].

OUIIN, A., CABANETTES A., ANDRIEU E., DECONCHAT M. et al. 2015. Comparison of tree microhabitat abundance and diversity in the edges and interior of small temperate woodlands. *For. Ecol. Manage.* 340, 31–39.

PARMAIN, G., BOUGET C., MÜLLER J., HORAK J., GOSSNER M. M., LACHAT T. a ISACSSON G. Can rove beetles (Staphylinidae) be excluded in studies focusing on saproxylic beetles in central European beech forests? *Bulletin of Entomological Research* [online]. 2015, **105**(1), 101-109 [cit. 2017-04-09].

PLIENINGER, T., HARTEL T., MARTÍN-LÓPEZ B., et al. Wood-pastures of Europe: Geographic coverage, social–ecological values, conservation management, and policy implications. *BIOLOGICAL CONSERVATION* [online]. 2015, **190**, 70-79 [cit. 2017-04-18]. DOI: 10.1016/j.biocon.2015.05.014. ISBN 10.1016/j.biocon.2015.05.014.

RACKHAM, O. Ancient woodlands: modern threats. *New Phytologist* [online]. 2008, (180), 571–586 [cit. 2017-04-08].

RANIUS, T., JANSSON N. The influence of forest regrowth, original canopy cover and tree size on saproxylic beetles associated with old oaks. *BIOLOGICAL CONSERVATION* [online]. 2000, (95), 85-94 [cit. 2017-04-08].

REGNERY, B., PAILLET Y., COUVET D., KERBIRIOU C. Which factors influence the occurrence and density of tree microhabitats in Mediterranean oak forests? *FOREST ECOLOGY AND MANAGEMENT* [online]. 2013, (295), 18-125 [cit. 2017-04-08].

REICH, P. B., TILMAN D., ISBELL F., MUELLER K., HOBBIE S. E., FLYNN D. F. B., EISENHAUER N.. Impacts of Biodiversity Loss Escalate Through Time as Redundancy Fades. *SCIENCE* [online]. 2012, **336**(6081), 589-592 [cit. 2017-04-09].

ROCCA D., F. A, STEFANELLI S., PASQUARETTA C., CAMPANARO A., BOGLIANI G. Effect of deadwood management on saproxylic beetle richness in the floodplain forests of northern Italy: some measures for deadwood sustainable use. *Journal of Insect Conservation*. [online]. 2014, **18**(1), 121-136. [cit. 2017-04-08].

RUBENE, D., WIKARS L., RANIUS T. Importance of high quality early-successional habitats in managed forest landscapes to rare beetle species. *BIODIVERSITY AND CONSERVATION* [online]. 2014, **23**(2), 449-466 [cit. 2017-04-08].

SAINT-GERMAIN, M., DRAPEAU P., BUDDLE C. M. Host-use patterns of saproxylic phloeophagous and xylophagous Coleoptera adults and larvae along the decay gradient in standing dead black spruce and aspen. *ECOGRAPHY* [online]. 2007, **30**(6), 737-748 [cit. 2017-04-08].

SEBEK, P., ALTMAN J., PLATEK M., CIZEK L., SHAW P. Is Active Management the Key to the Conservation of Saproxylic Biodiversity? Pollarding Promotes the Formation of Tree Hollows. *PLOS ONE* [online]. 2013, **8**(3), 1-6 [cit. 2017-04-08].

SEBEK, P., BACE R., BARTOS M., et al. Does a minimal intervention approach threaten the biodiversity of protected areas? A multi-taxa short-term response to intervention in temperate oak-dominated forests. *FOREST ECOLOGY AND MANAGEMENT* [online]. 2015, **358**, 80-89 [cit. 2017-04-09].

SEBEK, P., BARNOUIN T., BRIN A., et al. A test for assessment of saproxylic beetle biodiversity using subsets of “monitoring species”. *ECOLOGICAL INDICATORS* [online]. 2012, (20), 304-315 [cit. 2017-04-08].

SEBEK, P., VODKA S., BOGUSCH P., et al. Open-grown trees as key habitats for arthropods in temperate woodlands: The diversity, composition, and conservation value of

associated communities. *FOREST ECOLOGY AND MANAGEMENT* [online]. 2016, **380**, 172-181 [cit. 2017-04-09].

SCHIGEL D. S. "Fungivory of saproxylic Coleptera: the mystery of rejected polypores." *Saproxylic beetles in Europe: monitoring, biology and conservation*. Ljubljana: *Studia Forestalia Slovenica* (2012): 53-58.

SIITONEN, P., TANSKANEN A., LEHTINEN A. Method for Selection of Old-Forest Reserves. *Conservation Biology* [online]. 2002, **16**(5), 1398-1408 [cit. 2017-04-08]. DOI: 10.1046/j.1523-1739.2002.00322.x. ISSN 0888-8892.

SIMILÄ, M, KOUKI J., MARTIKAINEN P., UOTILA A. Conservation of beetles in boreal pine forests: the effects of forest age and naturalness on species assemblages. *BIOLOGICAL CONSERVATION* [online]. 2002, (106), 19-27 [cit. 2017-04-08].

SPEIGHT, M.C.D. *Saproxylic invertebrates and their conservation*. Strasbourg: Council of Europe, 1989. ISBN 92-871-1680-6.

SPRÁVA NÁRODNÍHO PARKU PODYJÍ. *Správa Národního parku Podyjí* [online]. 2012 [cit. 2017-04-9]. Dostupné z: <http://www.nppodyji.cz/>

STOKLAND, J. N, SIITONEN J., JONSSON B. G. *Biodiversity in dead wood*. New York: Cambridge University Press, 2012, xiv, 509 p. ISBN 978-052-1717-038.

SWANSON, M. E., FRANKLIN J. F., BESCHTA R. L., et al. The forgotten stage of forest succession: early-successional ecosystems on forest sites. *FRONTIERS IN ECOLOGY AND THE ENVIRONMENT* [online]. 2010, **9**(2), 117-125 [cit. 2017-04-08].

SZABÓ, P.. Open woodland in Europe in the Mesolithic and in the Middle Ages: Can there be a connection? *FOREST ECOLOGY AND MANAGEMENT* [online]. 2009, **12**(257), 2327-2330 [cit. 2017-04-08]. DOI: 10.1016/j.foreco.2009.03.035. ISBN 10.1016/j.foreco.2009.03.035.

TAKAMURA, K. Effects of termite exclusion on decay of heavy and light hardwood in a tropical rain forest of Peninsular Malaysia. *Journal of Tropical Ecology* [online]. 2001, 17(04), 541-548 [cit. 2017-04-08].

TER BRAAK, C.J.F., ŠMILAUER P., 2012. Canoco Reference Manual and User's Guide: Software for Ordination, Version 5.0. Microcomputer Power, Ithaca.

THORN, S., BÄSSLER C., GOTTSCHALK T., HOTHORN T., BUSSLER H., RAFFA K., MÜLLER J., HANEWINKEL M.. New Insights into the Consequences of Post-Windthrow Salvage Logging Revealed by Functional Structure of Saproxylic Beetles Assemblages. *PLOS ONE* [online]. 2014, 9(7), 1-8 [cit. 2017-04-08].

ULYSHEN, M. D., DIDHAM R., STEWART A. Strengthening the case for saproxylic arthropod conservation: a call for ecosystem services research. *Insect Conservation and Diversity* [online]. 2013, (6), 393–395 [cit. 2017-04-08].

VACEK, S., MOUCHA P., BÍLEK L. *Péče o lesní ekosystémy v chráněných územích ČR*. Praha: Ministerstvo životního prostředí, 2012. ISBN 978-80-7212-588-3.

VERA, F. *Grazing ecology and forest history*. New York, NY: CABI Pub., c2000, xix, 506 p. ISBN 08-519-9442-3.

VODKA, Š., CIZEK L.. The effects of edge-interior and understory-canopy gradients on the distribution of saproxylic beetles in a temperate lowland forest. *Forest Ecology and Management* [online]. 2013, (304), 33–41 [cit. 2017-04-08].

VODKA, S, KONVICKA M., CIZEK L. Habitat preferences of oak-feeding xylophagous beetles in a temperate woodland: implications for forest history and management. *J Insect Conserv* [online]. 2009, (13), 553–562 [cit. 2017-04-08].

VREZEC A., Ambrožič Š., Kapla A. An overview of sampling methods tests for monitoring schemes of saproxylic beetles in the scope of Natura 2000 in Slovenia beetles in the scope of Natura 2000 in Slovenia; *Saproxylic beetles in Europe: monitoring, biology and conservation*. Ljubljana: Studia Forestalia Slovenica (2012): 73–90

WERMELINGER, B., DUELLI P. , OBRIST M.K.. Dynamics of saproxylic beetles (Coleoptera) in windthrow areas in alpine spruce forests. *133 For. Snow Landsc. Res.* [online]. 2002, **77**(1-2), 133–148 [cit. 2017-04-08].

WINTER, M., AMMER C., BAIER R., DONATO D.C., SEIBOLD S.a MÜLLER J.. Multi-taxon alpha diversity following bark beetle disturbance: Evaluating multi-decade persistence of a diverse early-seral phase. *Forest Ecology and Management* [online]. 2015, **338**, 32-45 [cit. 2017-04-08].

WINTER, S., MÖLLER G. C. Microhabitats in lowland beech forests as monitoring tool for nature conservation. *FOREST ECOLOGY AND MANAGEMENT* [online]. 2008, **255**(3-4), 1251-1261 [cit. 2017-04-08].

7. PŘÍLOHY

7.1. Seznam příloh

Příloha 1: Tab. P1: Design experimentu.

Příloha 2: Tab. P2: Shrnutí proměnných environmentálních faktorů.

Příloha 3: Doplnující kapitola: Vliv opakovaného zásahu podle potravních úrovní brouků.

Příloha 1.

Tab. P1: Design experimentu. Pro absenci sběru dat v příslušném roce byl použit znak Ø.

Čísla v závorkách uvádějí příslušný celkový počet nárazových pastí na stanovištích.

STANOVIŠTĚ	ROK					
	2011	2012	2013	2014	2015	2016
KONTROLNÍ STANOVIŠTĚ PRO STARÉ PASEKY (GLS, HRD, LIP, HLB)	ANO (24)	Ø	Ø	Ø	ANO (24)	Ø
STARÉ PASEKY (GLS, HRD, LIP, HLB)	ANO (16)	ANO (16)	ANO (16)	Ø	ANO (16)	Ø
KONTROLNÍ STANOVIŠTĚ PRO NOVÉ PASEKY (GLN, HRN)	Ø	ANO (12)	Ø	Ø	ANO (12)	Ø
NOVÉ PASEKY (GLN, HRN)	Ø	ANO (8)	ANO (8)	ANO (8)	ANO (8)	Ø

Příloha 2.

Tab. P2: Shrnutí proměnných prostředí (abiotických faktorů, typů mrtvého dřeva a mikrostanovišť) včetně jejich popisu.

název proměnné	Zkratka proměnné	typ proměnné	škála/ jednotka	popis proměnné
druh stromu	druh.strom	kategorická	Σ	Název rodu stromu
stromy v okolí	poč.strom	kontinuální	Σ	Počet druhů stromů v okolí
nejbližší strom	zdrav	kontinuální	m	Vzdálenost mezi stromem s pastí a nejbližším stromem
zdravotní stav	vzd.strom	kategorická	0-4	Posouzení vitality stromu, na kterém je instalovaná past: 0=zdravý, 1=skoro zdravý, několik mrtvých větví, 2=částečně suchý, <1/3 koruny suchá, 3=napůl suchý, ca polovina koruny mrtvá, 4=umírající, >2/3 koruny mrtvá
fáze rozkladu (dle Stokland a kol. 2012)	fáze	kategorická	0-5	Posouzení stupně rozkladu dřeva na stromu, na kterém je instalovaná past: 0=oslabený strom zelený – ještě žijící, 100 % živé biomasy; 1=nedávno odumřelý strom - kůra začíná opadat, nerozložené dřevo, 95 – 100 % živé biomasy; 2=slabě rozložený strom - bez kůry či padlý strom, rozklad do hloubky 3 cm, 75 – 95 % živé biomasy; 3=středně rozložený strom - stále tvrdý, dutiny, rozklad do hloubky nad 3 cm, 50 – 75 % živé biomasy; 4=velmi rozložený strom - bez tvrdých částí, kmen rozložený, 25 - 50 % živé biomasy; 5=skoro rozložený strom - některé části jsou úplně rozložené, 0 – 25 % živé biomasy
průřez		kontinuální	cm ²	obvod kmene každého typu dřeva; pomocná proměnná k výpočtu objemu mrtvého dřeva a k DBH
DBH	DBH	kontinuální	cm	Obvod kmene stromu s pastí na úrovni cca 130 cm
hustoles	vzd.les	kontinuální	m	Vzdálenost stromu s pastí od hustého lesa; pro kontrolní stanoviště hustý les a kraj je hodnota 0
oslunění	osvětł.	kategorická	0-5	Míra oslunění pastí; 0=nejnižší oslunění, 5=nejvyšší osvětlení
vertikální zápoj I	vert.záp2	kontinuální	%	Odhad vertikálního zápoje (způsoben větvemi, keři atd.) okolního prostředí ve vzdálenosti 6 m od pastí a ve výšce 2 m

vertikální zápoj II	vert.záp8	kontinuální	%	Odhad vertikálního zápoje (způsoben větvemi, keři atd.) okolního prostředí ve vzdálenosti 8 m od pasti a ve výšce 10 m
orientace pasti I	orient1	kategorická	S, J, V, Z, SZ, JZ, JV, JZ	Orientace pasti na 8 světových stran
orientace pasti II	orient2	binomická	0/1	skutečnost zda past směřuje do otevřeného prostranství (1) nebo do zapojeného prostoru (0)
habitus stromu	habitus	kategorická	L,S,K	Posouzení vzhledu stromu; S=soliterní, K=okrajový, S=lesní
situace stromu	situace	kategorická	K,L,S,VN	Posouzení vzhledu stromu podle situace kde strom s pastí vyrůstal; S=solitér, L=les, K=kraj lesa, VN=výstavek nový
objem mrtvého dřeva	obj.dřeva	kontinuální	m ³	celkový objem mrtvého dřeva
počet typů dřeva	poč.typ.dřeva	kontinuální	N	celkový počet typů mrtvého dřeva
počet typů mikrostanovišť	poč.typ.mikro st	kontinuální	N	celkový počet typů mikrostanovišť
délka/výška		kontinuální	cm	délka či výška kmene každého typu dřeva; pomocná proměnná k výpočtu objemu mrtvého dřeva
pařez I	přít.pař	binomická	0/1	přítomnost či nepřítomnost pařezu (vertikální pozůstatek kmene zakořeněný v zemi do výše 50 cm)
pařez II	obj.pař	kontinuální	m ³	celkový objem pařezů
torzo I	přít.torz	binomická	0/1	přítomnost či nepřítomnost torza (vertikální pozůstatek kmene zakořeněný v zemi vyšší než 50 cm.)
torzo II	obj.torz	kontinuální	m ³	celkový objem torz
pahýl I	přít.pahýl	binomická	0/1	přítomnost či nepřítomnost pahýlu (vertikální pozůstatek kmene zakořeněný v zemi. Pahýl není vzniklý pokácením, ale vyschnutím kmene. Jeho DBH obvykle nepřesahuje 10 cm.)
pahýl II	obj.pa	kontinuální	m ³	celkový objem pahýlů

kláda I	přít.klád	binomická	0/1	přítomnost či nepřítomnost klád (horizontální pozůstatek kmene položený volně na zemi s obvodem přesahujícím 20 cm)
kláda II	obj.klád	kontinuální	m ³	celkový objem klád
hromada I	přít.hromad	binomická	0/1	přítomnost či nepřítomnost hromad (hromada mrtvého dřeva nakupená na pasece po provedení zásahu)
hromada II	obj.hromad	kontinuální	m ³	celkový objem hromad
drobné kusy mrtvého dřeva I	přít.FWD	binomická	0/1	přítomnost či nepřítomnost kusů mrtvého dřeva (klacky, větve, pozůstatky větví v horizontální poloze na zemi s obvodem nepřesahujícím 20 cm)
houby I	přít.hub	binomická	0/1	Přítomnost či nepřítomnost plodnic dřevokazných hub
houby II	cel.mn.hub	kontinuální	Σ	Součet všech hodnot stupnice proměnné houby II na všech typech dřeva; 0= žádné plodnice dřevokazných hub 1= přítomnost alespoň jedné plodnice dřevokazné houby 2= přítomnost jedné velké plodnice dřevokazné houby (>10 cm v průměru) nebo přítomnost několika (<10) malých (<10 cm v průměru) dřevokazných plodnic 3= přítomnost více velkých (>10 cm) plodnic hub
dutiny I	přít.dut	binomická	0/1	přítomnost či nepřítomnost dutin
dutiny II	cel.mn.dut	kontinuální	Σ	součet všech hodnot stupnice proměnné dutiny; 0= žádná dutina 1= jedna dutina < 10 cm v průměru 2= více dutin < 10 cm v průměru nebo jedna dutina > 10cm v průměru 3= více dutin > 10 cm v průměru
množství holého dřeva I	přít.hol	binomická	0/1	přítomnost či nepřítomnost holého dřeva, obnaženého místa na kmenu

množství holého dřeva II	cel. mn.hol	kontinuální	Σ	součet všech hodnot stupnice proměnné množství holého dřeva; 0= žádné holé dřevo 1= přítomnost min 5 x5 cm velké plochy holého dřeva a max. 30 x 30 cm velké plochy holého dřeva 2= přítomnost plochy holého dřeva >30 x 30 cm 3= úplně holý kmen nebo téměř holý kmen
otevřené praskliny I	přít.praskl	binomická	0/1	přítomnost či nepřítomnost otevřených prasklin
otevřené praskliny II	cel.mn.praskl	kontinuální	cm	součet délek otevřených prasklin
míza	přít.míza	binomická	0/1	přítomnost či nepřítomnost vytékající mízy
díry od datlů	přít.dír.datel	binomická	0/1	přítomnost či nepřítomnost děr od datlů ve kmeni stromů
nádor I	přít.nádor	binomická	0/1	přítomnost či nepřítomnost nádoru od ochmetu (<i>Loranthus sp.</i>) na větvích
nádor II	cel.mn.nádor	kontinuální	Σ	počet míst kde se nachází nádor od ochmetu (<i>Loranthus sp.</i>)
vývrat	přít.kořeny	binomická	0/1	přítomnost či nepřítomnost vyvrácených kmenů s obnaženými kořeny
výletové otvory	přít.výlet	binomická	0/1	přítomnost či nepřítomnost výletových otvorů větších brouků

Příloha 3.

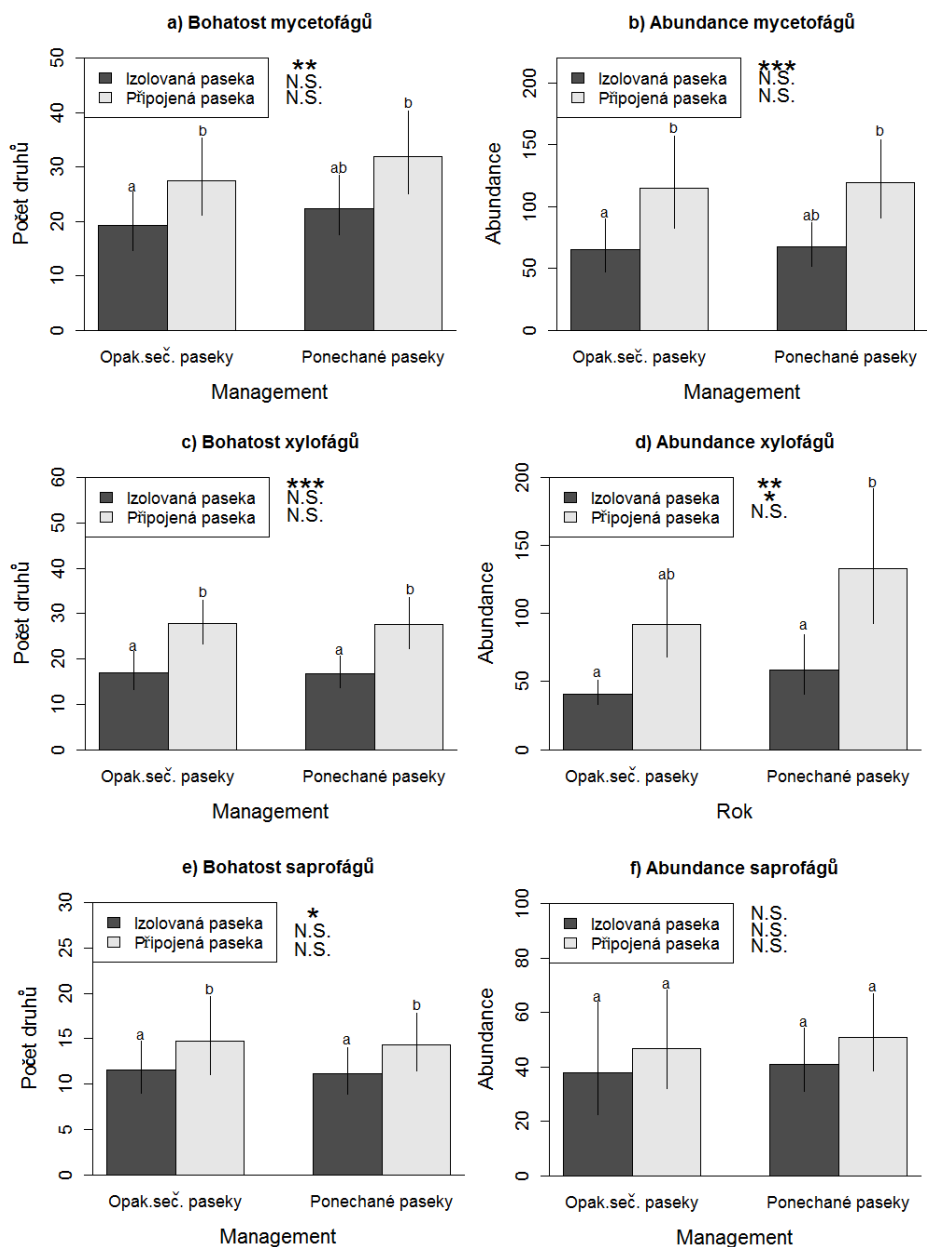
Vliv opakovaného zásahu podle potravních úrovní brouků

Počet druhů: V případě potravních úrovní, průkazný rozdíl mezi ponechanými a opakovaně sečenými pasekami byl prokázán pouze u xylosaprofágů ($\chi^2=4,63$; $p=0,031$). V tomto případě byla také průkazná interakce typu paseky a opakovaného zásahu ($\chi^2=5,28$; $p=0,022$). Konkrétně, na připojené paseky s opakovaným zásahem jsou druhově bohatší, než izolované paseky. Izolované jsou ale bohatší v případě pasek ponechaných sukcesí. Rozdíl mezi připojenými a izolovanými pasekami byl prokázán u všech ostatních potravních úrovní - xylofágové ($\chi^2=16,29$; $p<0,001$), saprofágové ($\chi^2=4,89$; $p=0,027$), mycetofágové ($\chi^2=7,77$; $p=0,0053$), zoofágové ($\chi^2=30,48$; $p<0,001$). Výsledky těchto modelů jsou shrnuty v Tab. 5 a na Obr. 11 a Obr. 12.

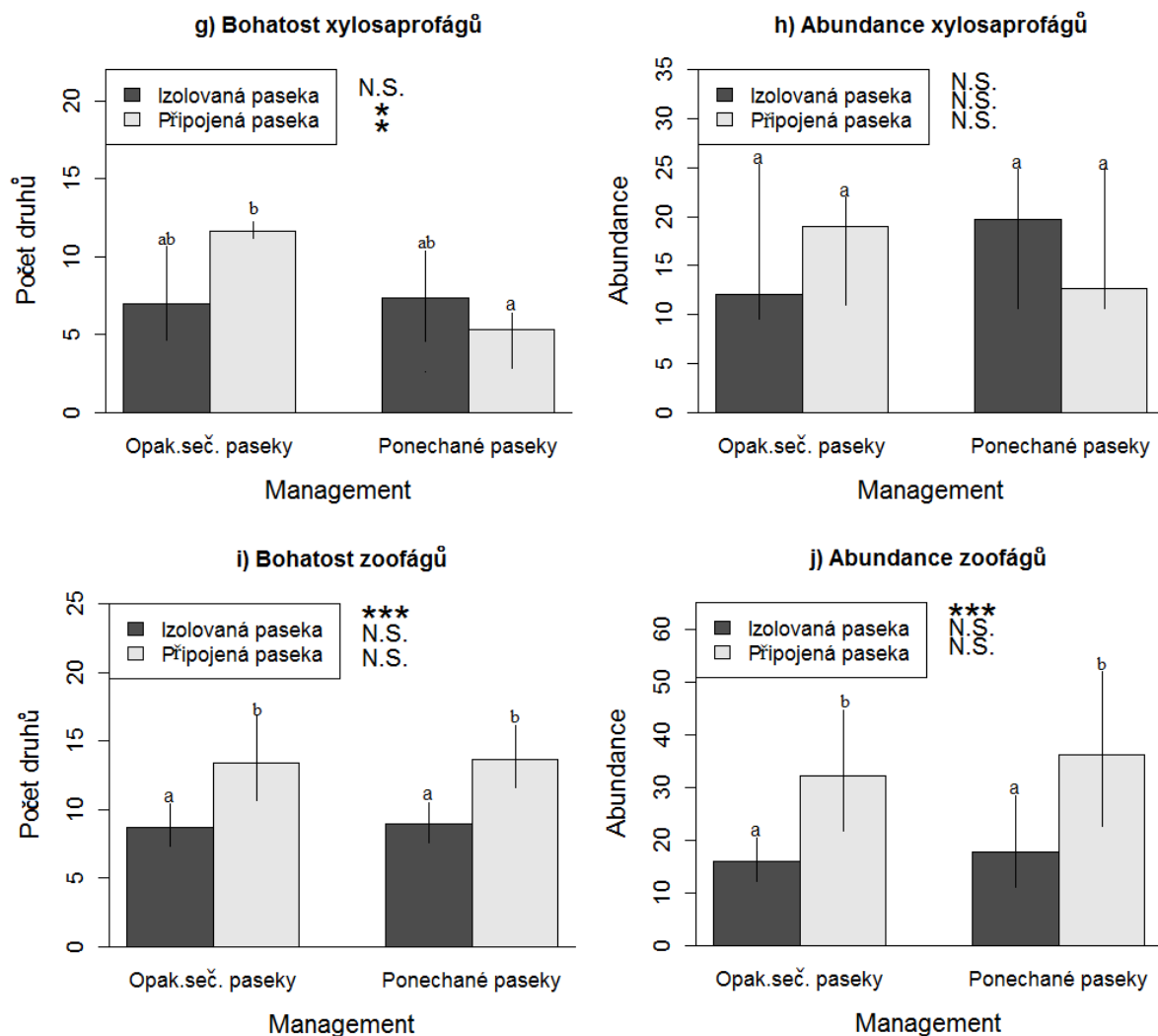
Abundance: Průkazný vliv rozdílu mezi ponechanými a opakovaně sečenými pasekami u brouků rozdělených do potravních úrovní byl prokázán pouze u xylofágů ($\chi^2=3,93$; $p=0,0474$). Rozdíl mezi připojenými a izolovanými pasekami byl průkazný u několika potravních úrovní - mycetofágové ($\chi^2=21,95$; $p<0,001$), xylofágové ($\chi^2=9,61$; $p=0,0019$) a zoofágové ($\chi^2=13,21$; $p<0,001$). Výsledky těchto modelů jsou shrnuty v tab. 5 a na Obr. 11 a Obr. 12.

Tab. P3: Souhrn výsledků regresních modelů. Seznam analyzovaných smíšených regresních modelů s Poissonovým rozdělením týkající se vlivu opakovaného zásahu (sečení) na počet druhů a abundanci brouků podle potravních úrovní. Sloupec *průkazné efekty* ukazuje významné proměnné nebo jejich interakce (označené symbolem *).

okruh analýz	analýza	testovaný výraz	průkazné efekty	P (1.faktor)	P (2.faktor)	P (interakce)
OPAK SEČ VS. PONECH	BOHATOST MYCETOFÁGŮ	~ STANOVIŠTĚ * MANAGEMENT	STANOVIŠTĚ	0.005	0.22	0.82
OPAK SEČ VS. PONECH	ABUNDANCE MYCETOFÁGŮ	~ STANOVIŠTĚ * MANAGEMENT	STANOVIŠTĚ	<0.001	0.81	0.77
OPAK SEČ VS. PONECH	BOHATOST XYLOFÁGŮ	~ STANOVIŠTĚ * MANAGEMENT	STANOVIŠTĚ	<0.001	0.92	0.8
OPAK SEČ VS. PONECH	ABUNDANCE XYLOFÁGŮ	~ STANOVIŠTĚ * MANAGEMENT	STANOVIŠTĚ + MANAGEMENT	0.002	0.047	0.91
OPAK SEČ VS. PONECH	BOHATOST SAPROFÁGŮ	~ STANOVIŠTĚ * MANAGEMENT	STANOVIŠTĚ	0.027	0.79	0.32
OPAK SEČ VS. PONECH	ABUNDANCE SAPROFÁGŮ	~ STANOVIŠTĚ * MANAGEMENT	ŽÁDNÉ	0.15	0.56	0.53
OPAK SEČ VS. PONECH	BOHATOST XYLOSAPROFÁGŮ	~ STANOVIŠTĚ * MANAGEMENT	HABITAT * MANAGEMENT	0.507	0.03	0.022
OPAK SEČ VS. PONECH	ABUNDANCE XYLOSAPROFÁGŮ	~ STANOVIŠTĚ * MANAGEMENT	ŽÁDNÉ	1	0.85	0.075
OPAK SEČ VS. PONECH	BOHATOST ZOOFÁGŮ	~ STANOVIŠTĚ * MANAGEMENT	STANOVIŠTĚ	<0.001	0.77	0.087
OPAK SEČ VS. PONECH	ABUNDANCE ZOOFÁGŮ	~ STANOVIŠTĚ * MANAGEMENT	STANOVIŠTĚ	<0.001	0.62	0.41



Obr. P1: Abundance a druhová bohatost saproxylických brouků rozdělených do potravních úrovní na ponechaných a opakovaně sečených pasekách. Průměrný počet ($\pm 95\%$ CI) druhů nebo jedinců na pasekách ($n=12$) na základě GEE modelu s Poissonovou distribucí a lokalitou jako náhodný faktor a) mycetofágní druhy, b) mycetofágní jedince, c) xylofágní druhy, d) xylofágní jedince, e) saprofágní druhy, f) saprofágní jedince. Rozdíly mezi stanovišti jsou znázorněny písmeny nad konfidenčními intervaly. Prokazatelnost je znázorněna pomocí hvězdiček vedle legendy. Horní hvězdičky znázorňují faktor typ paseky, prostřední - faktor stáří paseky, a spodní - interakci 1. a 2. faktorů.



Obr. P2: Abundance a druhová bohatost saproxylických brouků rozdělených do potravních úrovní na ponechaných a opakovaně sečených pasekách. Průměrný počet ($\pm 95\%$ CI) druhů nebo jedinců na pasekách ($n=12$) na základě GEE modelu s Poissonovou distribucí a lokalitou jako náhodný pro g) xylosaprofágní druhy, h) xylosaprofágní jedince, i) zoofágní druhy, j) zoofágní jedince. Rozdíly mezi stanovišti jsou znázorněny písmeny nad konfidenčními intervaly. Prokazatelnost je znázorněna pomocí hvězdiček vedle legendy. Horní hvězdičky znázorňují faktor typ paseky, prostřední - faktor stáří paseky, a spodní - interakci 1. a 2. faktorů.