



MASARYKOVA UNIVERZITA
PŘÍRODOVĚDECKÁ FAKULTA
ÚSTAV BOTANIKY A ZOOLOGIE



**Letová aktivita a stanovištní preference
saproxylických brouků v evropských lesích
mírného pásma**

Disertační práce

Jiří Procházka

Školitel: Doc. Jiří Schläghamerský, Ph.D.

Brno 2018

Bibliografický záznam

- Autor:** Mgr. Jiří Procházka
Přírodovědecká fakulta, Masarykova univerzita
Ústav botaniky a zoologie
- Název práce:** Letová aktivita a stanovištní preference saproxylických brouků v evropských lesích mírného pásma
- Studijní program:** Biologie
- Studijní obor:** Ekologie
- Vedoucí práce:** Doc. Jiří Schlaghamerský, Ph.D.
Přírodovědecká fakulta, Masarykova univerzita
Ústav botaniky a zoologie
- Akademický rok:** 2017/2018
- Počet stran:** 166
- Klíčová slova:** saproxyličtí brouci, červený seznam ohrožených druhů, nárazové pasti, tlející dřevo, struktura porostů, Scolytinae, kůrovci, Salpingidae, nížinný les, horský les, jedlobučina

Bibliographic Entry

Author: Mgr. Jiří Procházka
Faculty of Science, Masaryk University
Department of Botany and Zoology

Title of thesis: Flight activity and habitat preferences of saproxylic beetles
in European temperate forests

Degree programme: Biology

Field of study: Ecology

Supervisor: Doc. Jiří Schlaghamerský, Ph.D.
Faculty of Science, Masaryk University
Department of Botany and Zoology

Academic Year: 2017/2018

Number of Pages: 166

Keywords: saproxylic beetles, red list, flight interception traps, decaying wood, stand structure, Scolytine beetles, Salpingidae, Ambrosia beetles, bark beetles, flight interception trap, lowland forest, montane forest, beech-fir forest

Abstrakt

Saproxyličtí brouci jsou považováni za důležitou součást ekosystémových procesů týkajících se dekompozice dřeva. Některé druhy, dříve považované za škůdce, jsou nyní označovány za ekosystémové inženýry a klíčové druhy, které zajišťují obnovu lesa a vznik souší a světlin, významných pro další saproxylické druhy. Charakteristika tlejícího dřeva, zejména druh dřeviny, průměr kmene či větvi a stupeň rozkladu zásadním způsobem ovlivňují složení společenstva vázaného na tento substrát. Intenzita hospodaření pak výrazně ovlivňuje nejen množství, ale i diverzitu tlejícího dřeva, a tím i složení saproxylických společenstev. Dalším důležitým faktorem je vertikální rozrůznění habitatů. Mnoho druhů, úzce specializovaných na určitá mikrostanoviště, je vázáno na akumulace tlejícího dřeva u země či uschlé větve v korunách stromů. Kvůli odlesnění a intenzivnímu využívání lesů jsou mnozí saproxyličtí brouci klasifikováni jako ohrožení a zasluhující ochranu. V této práci jsem se zabýval následujícími tématy:

- 1) Vertikální stratifikace letové aktivity a složení gild saproxylických brouků v nížinném a horském lese.
- 2) Vertikální stratifikace kůrovců v temperátních lesích.
- 3) Vliv množství tlejícího dřeva na společenstva saproxylických brouků v buko-jedlových lesích střední Evropy.
- 4) Vliv množství tlejícího dřeva na společenstva kůrovců a jejich predátorů v buko-jedlových lesích střední Evropy.

Článek I: Weiss, M., Procházka, J., Schlaghamerský, J. & Cizek, L. (2016) Fine-Scale vertical stratification and guild composition of saproxylic beetles in lowland and montane forests: Similar patterns despite low faunal overlap. *PLoS ONE*, 11(3): e0149506.

Vertikální stratifikace členovců je v lesích jen vzácně studována na jemné škále. Zároveň chybějí práce, které by se věnovaly vlivu nadmořské výšky na vertikální stratifikaci členovců v temperátních lesích. V naší práci jsme se zabývali vertikální stratifikací a strukturou gild společenstev saproxylických brouků v nížinných a horských porostech a srovnali jsme rozdíly ve společenstvech mezi těmito habitaty. Brouci byli sbíráni pomocí nárazových pastí rozvěšených ve vertikálních transektech (ve výškách 0,4; 1,2; 7; 14 a 21 m nad zemí). Na každé z deseti studovaných lokalit (pět v nížinné, pět v horské oblasti) byly rozmístěny tři transekty. Celkově bylo použito 75 pastí v každé ze studovaných oblastí.

V nížinné oblasti bylo zaznamenáno 381 druhů, v horské 236 druhů. Pouze 105 druhů (21%) bylo zjištěno v obou oblastech. V nížinné i horské oblasti byla zaznamenána nejvyšší druhová bohatost studovaných společenstev ve výšce 1,2 m. Změna ve složení společenstev podél vertikálního gradientu byla nejvýraznější u země. Společenstva podrostu (0,4 m, 1,2 m) se jasně lišila od společenstev zachycených ve výškách 7–21 m. Zároveň byl zjištěn rozdíl mezi oběma výškami umístění pastí v podrostu, naopak v rámci zóny kmenů a korun výrazné rozdíly pozorovány nebyly. V nížinné oblasti byla stratifikace výraznější než v horách a společenstva zaznamenaná u země (0,4 m) byla výrazně chudší než společenstva ve výškách 7–21 m. V horské oblasti byla nejchudší společenstva zachycená ve výškách 14 a 21 m. Vertikální stratifikace a struktura gild byly překvapivě podobné v obou studovaných oblastech, navzdory nízkému překryvu druhů. Společenstva saproxylických brouků byla výrazně stratifikovaná zejména v nejnižších výškách. Srovnání druhové bohatosti fauny korun a podrostu tedy může přinést rozdílné výsledky, pokud budou studovány různé výšky v rámci podrostu.

Článek II: Procházka, J., Schlaghamerský, J. & Cizek, L. (2018) Vertical stratification of scolytine beetles in temperate forests. *Insect Conservation and Diversity*, doi: 10.1111/icad.12301

Většina studií věnovaných vertikální distribuci členovců v lesích je zaměřena na srovnání podrostu a koruny, ale jen málo prací postihuje více výšek. V naší práci jsme se věnovali vertikální stratifikaci letové aktivity kůrovců v nížinných a horských porostech s použitím nárazových pastí rozvěšených do vertikálních transektů (0,4; 1,2; 7; 14 a 21 m nad zemí). V obou studovaných oblastech bylo rozmístěno po 15 transektech a 75 pastech. Společenstva podrostu (0,4–1,2 m) se jasně lišila od společenstev zóny kmenů a korun (7–21 m). Abundance ambróziových kůrovců byly v horské oblasti nejvyšší ve výšce 1,2 m, kdežto v nížinné oblasti byla tato skupina rozmístěna téměř rovnoměrně od 1,2 do 21 m. Abundance kůrovců živících se lýkem byly signifikantně vyšší v zóně kmenů a korun než v podrostu. U 11 druhů kůrovců byla zjištěna vazba na jednotlivé výšky. Sedm druhů bylo vázáno na výšku 1,2 m a čtyři na výšky 7, 14 či 21 m. Výskyt žádného ze zaznamenaných druhů nebyl vázán na výšku 0,4 m. Pro zachycení celkové struktury společenstva kůrovců v temperátních lesích by se tedy odchyť neměl omezit pouze na podrost, ale je vhodné postihnout i korunové patro.

Článek III: Procházka, J. & Schlaghamerský, J. (2018) Does dead wood volume affect saproxylic beetles in montane beech-fir forests of Central Europe? (manuscript)

Většina evropských lesů je využívána k produkci dřeva, což obnáší vyloučení fáze rozpadu v rámci vývojového cyklu lesa a pokles početnosti mnoha druhů. Míra intenzity lesního hospodaření je klíčová pro ochranu biodiverzity především s ohledem na saproxylické organismy, jelikož dochází ke snížení počtu starých stromů i množství tlejícího dřeva. V této studii jsme se zabývali saproxylickými brouky ve 12 buko-jedlových porostech ve střední Evropě. Použili jsme 72 nárazových pastí, které byly umístěny po dvě sezóny (2012 a 2013) na lokalitách zařazených do tří kategorií podle množství tlejícího dřeva. Celkově bylo zaznamenáno 7990 jedinců patřících do 287 druhů a 41 čeledí. Počet jedinců a druhů běžných i ohrožených saproxylických brouků se mezi studovanými kategoriemi porostů výrazně nelišil. Společenstvo ohrožených druhů bylo významně ovlivněno přítomností tlejícího dřeva o velkém průměru, v posledním stádiu rozkladu a přítomností bukového dřeva v blízkosti pastí. Zápoj korunového patra, tlející dřevo o malém průměru v širším okolí pastí a tlející dřevo ve druhém a třetím stádiu rozkladu v bližším okolí pastí významně ovlivnily společenstva běžných druhů.

Článek IV: Procházka, J. & Schlaghamerský, J. (2018) Effect of dead wood volume on a community of bark beetles and their predators in montane beech-fir forests (manuscript).

Intenzivní lesní hospodaření výrazně snižuje početnost starých stromů a tlejícího dřeva, čímž ovlivňuje společenstva saproxylických brouků i dalších organismů vázaných na tento typ habitatů. V této studii jsme se zabývali kůrovci (Curculionidae: Scolytinae) a jejich predátory. Studovali jsme vliv akumulace tlejícího dřeva s ohledem na ochranu biodiverzity i ochranu lesa před napadením kůrovci. Použili jsme 72 nárazových pastí, které byly umístěny po dvě sezóny (2012 a 2013) na lokalitách zařazených do tří kategorií podle množství tlejícího dřeva. Odchyt brouků v porostech s různým množstvím tlejícího dřeva nám umožnil zjistit, které faktory ovlivňují společenstva kůrovců a jejich predátorů podél gradientu množství tlejícího dřeva.

Abundance kůrovců i jejich přirozených nepřátel byly významně nižší v porostech s velkým množstvím oproti porostům se středním množstvím tlejícího dřeva, pravděpodobně kvůli přítomnosti čerstvě odumřelého dřeva. Několik environmentálních proměnných významně ovlivnilo studovaná společenstva na obou měřených prostorových škálách (100 m² a 400 m² okolo každé pasti). Nejdůležitějšími proměnnými byly přítomnost tlejícího dřeva o nejmenším průměru a přítomnost smrkového dřeva. Ačkoli byli kůrovci, považovaní za škůdce, nejběžnější v porostech se středním množstvím tlejícího dřeva, jejich početnost byla příliš malá, aby mohla být považována za rizikovou z hlediska ochrany lesa. Naše výsledky ukazují, že dlouhodobý bezzásahový management buko-jedlových porostů s vtroušenými smrky nepředstavuje riziko pro okolní porosty.

Abstract

Saproxyllic beetles are known to be an important part of ecosystem processes, concerning dead wood decomposition. Due to deforestation and intense management several species are considered as threatened and deserve protection. Some species, considered formerly as forest pests, are now looked upon as ecosystem engineers and keystone species, maintaining forest regeneration and creating gaps and snags, suitable for other saproxyllics. Dead wood quality, influenced by tree species, its diameter and stage of decay noticeably affect assemblages associated with these types of substrates. Forest management intensity affects the amount and also diversity of dead wood, which is crucial for saproxyllics. Vertical diversification of habitats is another important factor. Dead wood accumulation near the ground or dead branches in the canopy host several species, specialized narrowly on these microhabitats. In this work, we studied the following aspects:

- 1) Vertical stratification and guild composition of saproxyllic beetles in lowland and montane forests.
- 2) Vertical stratification of scolytine beetles in temperate forests.
- 3) Effect of dead wood volume on saproxyllic beetles in montane beech-fir forests of Central Europe.
- 4) Effect of dead wood volume on a community of bark beetles and their predators in montane beech-fir forests.

Paper I: Weiss, M., Procházka, J., Schlaghamerský, J. & Cizek, L. (2016) Fine-Scale vertical stratification and guild composition of saproxyllic beetles in lowland and montane forests: Similar patterns despite low faunal overlap. *PLoS ONE*, 11(3): e0149506.

The finer scale patterns of arthropod vertical stratification in forests are rarely studied and poorly understood. Further, there are no studies investigating whether and how elevation affects arthropod vertical stratification in temperate forests. We therefore investigated the fine-scale vertical stratification of diversity and guild structure of saproxyllic beetles in temperate lowland and montane forests and compared the resulting patterns between the two habitats. The beetles were sampled with flight interception traps arranged into vertical transects (sampling heights 0.4, 1.2, 7, 14, and 21 m above ground). A triplet of such transects was installed at each of the five sites in the lowland and in the mountains; 75 traps were used

in each forest type. 381 species were collected in the lowland and 236 species in the mountains. Only 105 species (21%) were found in both habitats. In the montane forest as well as in the lowland, the species richness peaked at 1.2 m, and the change in assemblage composition was most pronounced near the ground. The assemblages clearly differed between the understorey (0.4 m, 1.2 m) and the canopy (7 m, 14 m, 21 m) and between the two sampling heights within the understorey, but less so within the canopy. The stratification was more pronounced in the lowland, where canopy assemblages were richer than those near the forest floor (0.4 m). In the mountains the samples from 14 and 21 m were poorer in species than those from the lower heights. The guild structure was similar in both areas. The main patterns of vertical stratification and guild composition were strikingly similar between the montane and the lowland forest despite the low overlap of their faunas. The assemblages of saproxylic beetles were most stratified near ground. Comparisons of species richness between canopy and understorey may thus yield contrasting results depending on the exact sampling height in the understorey.

Paper II: Procházka, J., Schlaghamerský, J. & Cizek, L. (2018) Vertical stratification of scolytine beetles in temperate forests. *Insect Conservation and Diversity*, doi: 10.1111/icad.12301

Whereas most studies exploring the vertical distribution of arthropods in forests have been limited to discrete comparisons between understorey and canopy, few have sampled arthropods across multiple heights. We studied the vertical distribution of scolytine beetle flight activity in temperate lowland broadleaf and montane beech-fir forests using flight interception traps arranged in vertical transects with traps placed 0.4, 1.2, 7, 14, and 21 m above ground. In each forest type 15 vertical transects (75 traps) were used. The assemblages sampled at 0.4 and 1.2 m above ground (undergrowth) clearly differed from those at 7, 14, and 21 m (midstorey and canopy). Ambrosia-fungi feeder abundance peaked at 1.2 m in the mountains, whereas in the lowland they were almost evenly distributed from 1.2 to 21 m. Phloem feeders were significantly more abundant in the midstorey and canopy than in the undergrowth. Height preferences of eleven species were identified. Four species were associated with traps exposed at 7, 14, or 21 m, whereas seven species were associated with the height of 1.2 m. No species was associated with the 0.4 m height. To cover entire scolytine assemblages of forest stands, sampling should thus not be restricted to the usually sampled understorey level, but also cover the canopy.

Paper III: Procházka, J. & Schlaghamerský, J. (2018) Does dead wood volume affect saproxylic beetles in montane beech-fir forests of Central Europe? (manuscript)

As most European forests are commercially managed for wood production, excluding the disintegration phase of the forest development cycle, a serious decline of numerous species has been observed. The intensity of forest management is critical for biodiversity conservation, especially in regard to saproxylic organisms, as it reduces the abundance of old trees and dead wood. We studied saproxylic beetles in 12 montane beech-fir stands in a Central European mountain range. We used 72 flight interception traps exposed for two vegetation seasons (2012 and 2013) placed at sites characterized by three levels of dead wood volume. In total, 7,990 individuals of 287 species belonging to 41 families were collected. Species richness and abundance of both non-threatened and threatened species showed no significant differences among the three studied forest stand categories. Large diameter dead wood, dead wood in the last decay stage and dead beech wood close to the traps significantly affected the assemblage of threatened beetles. Canopy openness, thin dead wood in the wider trap surroundings and dead wood in the second and third decay stage in the closer trap surroundings affected the assemblage of non-threatened species.

Paper IV: Procházka, J. & Schlaghamerský, J. (2018) Effects of dead wood volume and quality on a community of bark beetles and their predators in montane beech-fir forests (manuscript).

The intensity of forest management, as it affects the abundance of old trees and dead wood, is critical for conservation of saproxylic beetles and associated biodiversity. We studied bark beetles (Curculionidae: Scolytinae) and their predators using 72 flight interception traps placed at sites characterized according to three levels of dead wood volume, to explore the effect of dead wood accumulation from the point of view of the biodiversity conservation and the protection of forests against bark beetle outbreaks. Sampling at forest stands with different dead wood volumes enabled us to find out patterns driving the diversity of bark beetles and their predators and to compare their abundance and species composition on a gradient of dead wood accumulation.

Abundances of bark beetles and their natural enemies were significantly lower at sites with large volumes of dead wood than at sites with medium dead wood volumes, perhaps because of higher amount of fresh dead wood or dead branches in canopies. Several environmental variables significantly affected beetle catch at both scales that were measured (100 m² and 400 m² around each trap). The most important factors affecting the studied beetle assemblages were the presence of the category of thinnest dead wood and the presence of dead spruce wood. Although bark beetles considered forest pests were most common at sites with medium and low volumes of dead wood, their populations were not large enough to present a risk from the forestry point of view. According to our results a long-term non-intervention management in beech-fir stands with only few interspersed spruce trees does not represent a risk for the surrounding forests.

Poděkování

Na prvním místě bych rád poděkoval svému školiteli Jirkovi Schlaghamerskému za podporu a trpělivost, se kterou mě provedl vysokoškolským studiem. Díky podpoře Grantové agentury Akademie věd České republiky (KJB 600960705) mi bylo umožněno zabývat se v bakalářské a diplomové práci studiem vertikální stratifikace kůrovců v temperátních lesích. V rámci výše jmenovaného grantu vznikly dva články, které jsou součástí mé doktorské práce. Díky ochotě a dobré vůli školitele mi bylo následně umožněno realizovat výzkum saproxylických brouků podél gradientu tlejícího dřeva, který zaujal i komisi z Jihomoravského centra pro mezinárodní mobilitu. Ta mě v rámci soutěže Ph.D. Talent podpořila tříletým stipendiem, za což jim patří velký dík. Tomáši Myslikovjanovi děkuji za pomoc s výběrem lokalit i za možnost realizovat výzkum v CHKO Beskydy. Děkuji své ženě Janě, Standovi Němejcovi, Janu „Datlovi“ Budkovi, Zuzce Budkové, Martinovi Pusztaiovi a Zuzce Pusztaiové za pomoc s terénními pracemi. Davidu Hauckovi, Honzovi Horákovi, Josefu Jelínkovi, Vítovi Kubáňovi, Pavlu Průdkovi, Tomáši Sitkovi a Jirkovi Vávrovi děkuji za pomoc s determinací brouků. Miloši Knížkovi děkuji za ochotu předat znalosti ohledně determinace kůrovců i za pomoc s determinací složitějších taxonů. Obzvláště velké poděkování patří mojí ženě Janě i celé rodině za podporu i pomoc v průběhu studia.

„Všude to bude nádherné, takové, jaké si to uděláš.
Máš strach z neznáma, ale i křišťálovou jistotu,
že domov máš všude.

Zabloudit nemůžeš, všechno nosíš s sebou,
kam dojdeš, tam je tvůj cíl.“

Miloslav Nevrlý



V ČR nepůvodní druh kůrovce, *Dryocoetes himalayensis* Strohmeyer, 1908.

Brno, VI. 2018.

Obsah

Přehled článků, které jsou součástí disertační práce	14
Úvod	16
Saproxyličtí brouci	16
Kůrovci (Scolytinae)	17
Antagonisti kůrovců	18
Ohrožené druhy	20
Vazba na tlející dřevo	21
Vertikální stratifikace	22
Odchyt saproxylických brouků	23
Cíle práce	24
Metodika	25
Studijní plochy	25
Odchyt brouků a zpracování materiálu	27
Měření environmentálních proměnných	28
Analýza dat	29
Výsledky	31
Diskuze	34
Shrnutí	41
Literatura	42
Článek I	59
Článek II	86
Článek III	110
Článek IV	138
Curriculum Vitae	161

Přehled článků, které jsou součástí disertační práce

Disertační práce je založena na čtyřech článcích (dvou publikovaných a dvou rukopisech), které jsou v textu rozlišovány podle následujícího pořadí:

Článek I - Vertikální stratifikace na jemné škále a složení gild saproxylických brouků v nížinném a horském lese: podobné výsledky navzdory nízkému překryvu společenstev.

Weiss, M., Procházka, J., Schlaghamerský, J. & Cizek, L. (2016) Fine-Scale vertical stratification and guild composition of saproxylic beetles in lowland and montane forests: Similar patterns despite low faunal overlap. *PLoS ONE*, 11(3): e0149506.

J. Schlaghamerský a L. Čížek jsou autoři metodiky; J. Schlaghamerský logisticky zabezpečil a řídil sběr dat v terénu a zpracování odchycených brouků; J. Procházka se výrazně podílel na sběru, třídění, determinaci vzorků a vytvoření databáze ze získaných dat; J. Procházka a M. Weiss provedli rešerši biologie jednotlivých druhů; M. Weiss, L. Čížek a J. Procházka provedli analýzu dat; všichni autoři se účastnili psaní rukopisu, které bylo vedeno M. Weissem. Článek vychází z dat získaných v rámci mého bakalářského a magisterského studia, ale vyhodnocování získaných dat pokročilejšími statistickými metodami a příprava rukopisu probíhaly až během mého doktorského studia.

Článek II - Vertikální stratifikace kůrovců v temperátních lesích

Procházka, J., Schlaghamerský, J. & Cizek, L. (2018) Vertical stratification of scolytine beetles in temperate forests. *Insect Conservation and Diversity*, doi: 10.1111/icad.12301

J. Schlaghamerský a L. Čížek jsou autoři metodiky; J. Schlaghamerský logisticky zabezpečil a řídil sběr dat v terénu a zpracování odchycených brouků; J. Procházka se výrazně podílel na sběru a třídění vzorků; J. Procházka determinoval kůrovce, vytvořil databázi ze získaných dat a provedl rešerši biologie jednotlivých druhů; všichni autoři se podíleli na analýze dat a psaní rukopisu, které bylo vedeno J. Procházkou. Článek vychází z dat získaných pro mou diplomovou a částečně i bakalářskou práci, ale obsahuje odlišné analýzy a statistické postupy. Příprava rukopisu probíhala až během mého doktorského studia.

Článek III - Ovlivňuje množství tlejícího dřeva společenstva saproxylických brouků v horských buko-jedlových lesích Střední Evropy? (manuskript)

Procházka, J. & Schlaghamerský, J. (2018) Does dead wood volume affect saproxylic beetles in montane beech-fir forests of Central Europe?

J. Procházka aj. Schlaghamerský jsou autoři metodiky; J. Procházka provedl sběr, třídění, determinaci části vzorků a vytvořil databázi ze získaných dat; oba autoři se podíleli na analýze dat a psaní rukopisu, které bylo vedeno J. Procházkou.

Článek IV - Vliv množství tlejícího dřeva na společenstva kůrovců a jejich predátorů v horských buko-jedlových lesích (manuskript)

Procházka, J. & Schlaghamerský, J. (2018) Effect of dead wood volume on a community of bark beetles and their predators in montane beech-fir forests

J. Procházka a J. Schlaghamerský jsou autoři metodiky; J. Procházka provedl sběr, třídění, determinaci vzorků a vytvořil databázi ze získaných dat; oba autoři se podíleli na analýze dat a psaní rukopisu, které bylo vedeno J. Procházkou.

Úvod

Saproxyličtí brouci

Podle definice Speighta (1989) je saproxylický hmyz alespoň během části svého životního cyklu závislý na mrtvém či odumírajícím dřevě starých stromů (stojících či padlých), na houbách rostoucích na dřevu či na přítomnosti jiných saproxylických organismů. Právě saproxyličtí brouci jsou považováni za nejohroženější část biodiverzity vázané na lesní prostředí (Brunet & Isacson, 2009; Paillet et al., 2010). Zároveň jsou brouci nejvíce diversifikovanou skupinu hmyzu, která obývá tlející dřevo (Speight, 1989).

V Evropě se vyskytuje celkem 58 čeledí z řádu Coleoptera (brouci) s téměř 29 000 druhů (Audisio et al., 2015). Přesný počet saproxylických druhů není znám, ale např. francouzská databáze saproxylických brouků zahrnuje 3 041 druhů (Bouget et al., 2008b). Odhaduje se, že celkový počet druhů saproxylických brouků v Evropě se bude pohybovat okolo 4 000 (Cálix et al., 2018). Podle míry vazby na mrtvé dřevo bývají rozlišovány druhy obligátně a fakultativně saproxylické (Dahlberg & Stokland 2004; Stokland & Meyke 2008). V prvním případě se jedná o potravní specialisty úzce vázané na tlející dřevo, v druhém případě jde o generalisty, kteří se dokáží vyvíjet i v jiném substrátu. Köhler (2000) a Schlaghamerský (2000) uvádí ještě jednu kategorii – druhy potenciálně saproxylické, tedy druhy, jejichž bionomie je dosud nedostatečně prozkoumaná, ale u nichž se předpokládá alespoň částečná vazba na tlející dřevo.

Mezi nejvýznamnější čeledi brouků obsahující saproxylické druhy patří Cerylonidae, dlouhoústcovití (Lycidae), dřevomilovití (Melasidae), červenáčkovití (Pyrochroidae), červotočovití (Anobiidae), hlodníkovití (Latridiidae), hrotařovití (Mordellidae), hubokazovití (Ciidae), kornatcovití (Trogossitidae), korovníkovití (Bostrychidae), kovaříkovití (Elateridae), krascovití (Buprestidae), lanýžovníkovití (Leiodidae), lencovití (Melandryidae), lesanovití (Lymexylidae), lesákovití (Cucujidae), lesklecovití (Monotomidae), lesknáčkovití (Nitidulidae), maločlencovití (Cryptophagidae), mršníkovití (Histeridae), Mycetophagidae, nosatcovití (Curculionidae), pestrokrovečnickovití (Cleridae), potěmnickovití (Tenebrionidae), pýchavkovníkovití (Endomychidae), roháčovití (Lucanidae), Salpingidae, Silvanidae, tesaříkovití (Cerambycidae), Tetratomidae, Throscidae, trojáčkovití (Erotylidae), větevníčkovití (Anthribidae), vrubounovití (Scarabaeidae) a Zopheridae. Mnoho druhů drabčíkovitých brouků (Staphylinidae) je rovněž během svého vývoje vázáno na tlející dřevo, kvůli náročné determinaci však často bývají ve studiích zaměřených na společenstva saproxylických brouků opomíjeni (Parmain et al., 2015).

Kůrovci (Scolytinae)

Kůrovci (Coleoptera: Curculionidae: Scolytinae) patří mezi nejpočetnější a z ekologického hlediska nejvýznamnější skupiny členovců obývajících lesní stanoviště (Martikainen et al., 1999). Jako důležitá složka saproxylického komplexu bývají součástí studií zaměřených na ekologii saproxylických brouků, např. Bouget et al. (2013), Ulyshen & Hanula (2009), Vodka & Cizek (2013) či Wermelinger et al. (2007). Oproti saproxylickým druhům vázaným na pokročilejší stádia rozkladu dřeva, kteří žijí uvnitř rozkládajících se kmenů po mnoho generací (např. někteří kovařící), musí každá nová generace kůrovců najít čerstvě odumřelé nebo umírající stromy, aby se mohla rozmnožit (Siitonen, 1994). Proto jsou kůrovci poměrně dobří letci, jejichž šíření může kolísat řádově mezi metry až kilometry (Byers, 2000). V extrémním případě byla zaznamenána disperze až na vzdálenost 171 km (Nilssen, 1984).

Rozlišujeme primární kůrovce, kteří jsou schopni zabít živé stromy, a sekundární kůrovce, hlodající zejména v lýku čerstvě odumřelých kmenů či větví (Similä, et al. 2003, Sauvard, 2004). Do první kategorie patří např. lýkožrout smrkový, *Ips typographus* (Linnaeus, 1758), bělokaz březový, *Scolytus ratzeburgi* Janson, 1856 nebo lýkožrout lesklý, *Pityogenes chalcographus* (Linnaeus, 1761), do druhé kategorie spadá většina evropských druhů. V temperátní oblasti dělíme kůrovce podle potravních preferencí na dvě hlavní gildy. Jednou z nich jsou druhy, živící se lýkem hostitelských dřevin. Do druhé gildy patří ambrózioví kůrovci, kteří se živí symbiotickými vřeckovýtrusnými houbami. (Harrington, 2005; Knížek & Beaver, 2007). Bylo zjištěno, že zástupci obou skupin preferují trochu odlišné podmínky (Hulcr et al., 2008). Ulyshen et al. (2012) a Ulyshen & Sheehan (2017) uvádějí, že ambrózioví kůrovci preferují zastíněný podrost oproti osluněným korunám, pravděpodobně kvůli vyšší vlhkosti, která podporuje růst symbiotických hub. V rámci obou gild převažují sekundární druhy a jen jednotlivé druhy se řadí mezi primární kůrovce, schopné zabít živý strom (Pfeffer, 1955; Hulcr et al., 2017).

Někteří kůrovci jsou považováni za ekosystémové inženýry a klíčové druhy, které zajišťují obnovu lesa, vznik souší a světlin. Klíčové druhy jsou charakterizovány jako organismy, které mají neúměrně velký vliv na ekosystémy, s ohledem na jejich abundance či biomasu (Simberloff 1998). Patří mezi ně i druhy, které ekosystémy významně pozměňují, a které Lawton & Jones (1995) označují jako ekosystémové inženýry. V Eurasii je takovým druhem lýkožrout smrkový, *Ips typographus* (Jonášová & Prach, 2004; Müller et al., 2008a), v Severní Americe jde např. o lýkohuba *Dendroctonus ponderosae* Hopkins, 1902 (Schowalter et al., 1981). Kůrovci rovněž slouží jako přenašeči houbových spor, čímž napomáhají při zahájení rozkladných procesů ve dřevě a činí je tak dostupné pro mnohé další

druhy (Edmonds & Eglitis, 1989). Např. Weslien et al. (2012) zjistili, že lýkohub obecný, *Hylurgops palliatus* (Gyllenhal, 1813), roznáší mezi smrkovými kmeny chorošovitou houbu, troudnatce pásovaného, *Fomitopsis pinicola* (Sw.) P. Karst., čímž umožňuje následný výskyt brouka kornatce velkého, *Peltis grossa* (Linnaeus, 1758), který je považovaný za vzácný druh indikující pralesovité porosty (Eckelt et al., 2018).

Kůrovci mohou vytvářet saproxylická mikrostanoviště, které slouží podpoře biodiverzity saproxylických druhů a zároveň pomáhají udržet další důležité ekosystémové služby, např. zadržování vody v krajině (Müller et al., 2008a; Kulakowski, 2016). Na druhou stranu odstraňování čerstvě odumřelých a oslabených stromů je v hospodářských porostech považováno za součást „lesní hygieny“ a je doporučeno k omezení početnosti kůrovců i dalších lesních škůdců (Schimitschek, 1969). Lesnictví, zaměřené na maximalizaci produkce dřeva, pak vytváří krajinu s hustými a převážně mladými porosty; aktuální zásoba dřeva v evropských lesích je přibližně třikrát větší než v roce 1950 (Nilsson et al., 2002). Zato velké a staré stromy důležité pro udržení biodiverzity saproxylických druhů jsou vzácné (Speight, 1989). Jedním ze způsobů, jak podpořit populace saproxylických druhů, je bezzásahový management, v rámci něhož jsou porosty ponechány samovolnému vývoji. Ve smrkových porostech i v porostech s vtroušeným smrkem ztepilým však představuje bezzásahový management riziko namnožení lýkožrouta smrkového, což může vést ke kontroverzním ohledně zasahování proti kůrovcům v chráněných územích (Jonášová & Prach, 2004; Müller et al., 2008a; Schiermeier, 2016). V polohách klimaxových smrčín by podle Kindlmana et al. (2012) měl být bezzásahový management hlavním ochranným přístupem, který je však potřebné uplatnit na ploše o co největší výměře (nejlépe celý vegetační stupeň v daném pohoří), aby se minimalizoval vliv lýkožrouta smrkového na okolní lesy.

Antagonisti kůrovců

Několik studií dokázalo, že přirození nepřátelé jsou schopní silně snížit početnost kůrovců (Miller, 1986; Weslien & Regnander, 1992; Nicolai, 1995). U některých predátorů kůrovců byla rovněž zaznamenána zvýšená míra reprodukce v důsledku zvýšené populační hustoty a tedy i dostupnosti kořisti (např. Schroeder & Weslien, 1994; Schroeder, 1999a). Nicméně interakce kůrovců a jejich predátorů na prostorové škále větší než je úroveň jednotlivých stromů jsou jen málo prozkoumané (Schroeder 1999b). S ohledem na význam kůrovců a jejich přirozených nepřátel pro ochranu a dynamiku lesa byla interakcím těchto dvou skupin živočichů věnována značná pozornost (např. Kenis et al., 2004; Horák & Nakládal, 2009). Interakce kůrovců a jejich predátorů byly studovány zejména ve smrkových a borových lesích např. s ohledem na větrné disturbance (Bouget, 2005),

výškový gradient (Tykarski, 2006) či intenzitu a způsob hospodaření (Schlyter & Lundgren, 1993; Martikainen et al., 1999, Johansson et al., 2007).

Mezi saproxylickými brouky můžeme nalézt predátory kůrovců např. v čeledích Cerylonidae (Tykarski, 2006), pestrokrovečnickovití (Cleridae) (Kenis et al., 2004; Kolibáč et al., 2005), lesákovití (Cucujidae) (Kenis et al., 2004), mršníkovití (Histeridae) (Kenis et al., 2004; Johansson et al., 2007), lesklecovití (Monotomidae) (Bouget, 2005; Johansson et al., 2007), lesknáčkovití (Nitidulidae) (Pfeffer, 1955; Bouget, 2005; Johansson et al., 2007), Salpingidae (Pfeffer, 1955; Bouget, 2005), drabčíkovití (Staphylinidae) (Gibb et al., 2006; Kenis et al., 2004) poterníkovití (Tenebrionidae) (Bouget, 2005) kornatcovití (Trogossitidae) (Kolibáč et al., 2005) či Zopheridae (Bouget, 2005). Podrobný přehled středoevropských predátorů kůrovců z řádu Coleoptera s poznámkami k jejich bionomii sestavili Horák & Nakládal (2009).

Nejlépe prozkoumanými predátory kůrovců jsou pestrokrovečníci (Wegensteiner et al., 2015). V Evropě byl studován zejména pestrokrovečník mravenčí, *Thanasimus formicarius* (Linnaeus, 1758), v Severní Americe např. pestrokrovečník *Thanasimus dubius* (Fabricius, 1776). Larva pestrokrovečníka mravenčího zkonsumuje během svého vývoje přibližně 50 larev lýkožrouta smrkového (Mills, 1985; Dippel et al., 1997), imago pestrokrovečníka pak zkonsumuje i tři dospělce lýkožrouta smrkového denně (Gauss, 1954). Bylo odhadnuto, že na 1000 cm² povrchu kmene napadeného lýkožroutem smrkovým zkonsumují larvy pestrokrovečníka mravenčího i více než 600 larev kůrovců (Kenis et al., 2004).

Kromě brouků můžeme nalézt predátory kůrovců i v jiných skupinách. V rámci dvoukřídlého hmyzu se jedná např. o lupice rodu *Medetera* z čeledi Dolichopodidae (Dixon & Paine, 1975; Nicolai, 1995), slunilky rodu *Phaonia* z čeledi Muscidae (Hérard & Mercadier, 1996) a hnilenky rodu *Lonchaea* z čeledi Empididae (Wermelinger, 2002). V řádu Hemiptera můžeme nalézt predátory kůrovců v čeledi Anthocoridae (Hérard & Mercadier, 1996). Významní predátoři kůrovců jsou známi rovněž mezi obratlovci. Jedná se především o šplhavce, kůrovci se může žít např. datel černý či strakapoud velký (Schimitschek, 1931). Z pohledu ochrany lesa je významná predace lýkožrouta smrkového datlíkem tříprstým (Otvos & Stark, 1985; Wegensteiner et al., 2015).

Parazitoidy kůrovců můžeme nalézt zejména mezi blanokřídlým hmyzem. Jedná se např. o zástupce čeledí Pteromalidae, Braconidae, Eupelmidae, Eurytomidae, Ichneumonidae a Torymidae (Hedqvist, 1963; Hedqvist, 1998; Nuorteva, 1957; Kenis et al., 2004). Mezi parazity kůrovců patří např. hlístice čeledi Allantonematidae (Tomalak et al., 1988) a roztoči čeledí Tarsonemidae a Pyemotidae (Hintze-Podufal & Druschke 1988).

Ohrožené druhy

V červených seznamech ohrožených druhů (např. Cáliz et al., 2018; Hejda et al., 2017; Schmidl & Büche, 2011; Gärdenfors, 2010; Brustel, 2004) je mnoho saproxylických brouků klasifikováno v kategoriích zranitelný až regionálně vyhubený. Dobře zdokumentovaný je příklad ústupu rýhovce pralesního, *Rhysodes sulcatus* (Fabricius, 1787). Tento druh kvůli masivnímu odlesnění a intenzivnímu využívání lesů vymizel přibližně před 2000 lety z Velké Británie a během posledních staletí byl vyhuben i ve většině evropských států (Speight, 1989). Jedná se o jeden z deseti druhů saproxylických brouků zahrnutých do přílohy II směrnice č. 92/43/EHS o ochraně přírodních stanovišť, volně žijících živočichů a planě rostoucích rostlin.

Kvůli intenzivnímu lesnímu hospodaření jsou za nejvíce ohrožené považovány druhy vázané na listnaté dřeviny, druhy s velkou velikostí těla, druhy vyžadující tlející dřevo velkých průměrů, druhy vázané na nížinné lesy a druhy vyhledávající osluněné tlející dřevo (Seibold et al., 2015; Eckelt et al., 2018; Kostanjsek et al., 2018). Přítomnost některých druhů saproxylických brouků indikuje dlouhodobou kontinuitu lesních stanovišť, z ochrannářského hlediska jsou významné zejména reliktní druhy vázané na pralesovité porosty (Brustel, 2004; Eckelt et al., 2018).

Někteří saproxyličtí brouci, vyvíjející se v jedlích, např. tesařící *Acanthocinus reticulatus* (Razoumovsky, 1789) a *Pogonocherus ovatus* (Goeze, 1777) jsou ve střední Evropě klasifikováni jako ohrožení (Binot et al. 1998; Hejda et al. 2017). Příčinou je úbytek jedle bělokoré, *Abies alba* Mill., způsobený zejména průmyslovými emisemi, nadměrným okusem jedlových semenáčů spárkatou zvěří či absencí tradičního hospodaření (Vrška et al., 2009). Krasec *Eurythyrea austriaca* (Linnaeus, 1767), jehož larvy se vyvíjejí v mohutných starých jedlích, je už kvůli nedostatku zachovalých jedlo-bukových porostů považovaný v několika evropských státech za vyhubený (Škorpík et al., 2011). Je známo, že někteří kůrovci (např. *Cryphalus piceae* či *Pityokteines* spp.) mohou úbytek jedle urychlit (Podlaski & Borkowski, 2009), na druhou stranu i tyto druhy se mohou stát kvůli úbytku jedle vzácnými (Procházka et al. 2014). Saproxyličtí brouci, kteří se vyvíjejí především v jehličnanech, např. *Peltis grossa* (Linnaeus, 1758) z čeledi Trogossitidae či *Ceruchus chrysomelinus* (Hochenwarth, 1785) z čeledi Lucanidae, se stali velmi vzácnými, jelikož došlo k výraznému úbytku jedlového dřeva a odstraňování čerstvě odumřelých či oslabených smrků je nezbytnou součástí „lesní hygieny“ v hospodářských porostech (Schimitschek, 1969). Poslední zachovalé zbytky jedlo-bukových lesů ve střední Evropě si bezesporu zaslouží ochranu, jelikož dosud hostí nejen unikátní faunu vázanou na jedlové dřevo,

ale i mnoho reliktních druhů, obývajících přírodě blízké porosty, např. *Cucujus haematodes* Erichson, 1845, z čeledi Cucujidae, *Phryganophilus ruficollis* (Fabricius, 1798) z čeledi Melandryidae a *Rhysodes sulcatus* (Fabricius, 1787) z čeledi Rhysodidae. Kvůli stoupající intenzitě lesního hospodaření jsou tyto druhy považovány za vyhynulé či extrémně vzácné ve většině svého areálu rozšíření (Eckelt et al. 2018; Horák et al. 2011).

Dalším typem stanoviště, vyznačujícím se vysokou druhovou bohatostí saproxylických brouků, jsou lužní lesy, zejména tzv. tvrdý luh s dominancí dubu letního (Rozkošný & Vaňhara, 1996; Schlaghamerský, 2000). Na staré duby je vázáno mnoho vzácných a ohrožených druhů saproxylických brouků. Dubové pařezy či tlející kořeny jsou vhodným substrátem pro larvy roháče *Lucanus cervus* (Linnaeus, 1758) či nosorožika *Oryctes nasicornis* (Linnaeus, 1758), v dutinách vyplněných trouchem pak žijí např. páchník *Osmoderma barnabita* Motschulsky, 1845, zdobenec *Gnorimus variabilis* (Linnaeus, 1758), roháček *Aesalus scarabaeoides* (Panzer, 1794) či kovařík *Elater ferrugineus* Linnaeus, 1758 (Ranius & Jansson, 2000; Ranius 2002; Budka, 2015). V odumřelých větvích v korunách se vyvíjejí krasci *Eurythyrea quercus* (Herbst, 1780) a *Acmaeodera degener* (Scopoli, 1763), osluněné dubové kmeny vyhledává např. tesařík *Cerambyx cerdo* Linnaeus, 1758 (Miklín & Čížek, 2014; Škorpík et al., 2011).

Vazba na tlející dřevo

Saproxylicti brouci patří mezi nejlépe prostudované organismy vázané na tlející dřevo (Grove, 2002; Stokland et al., 2012). Podle způsobu výživy bývají saproxylicti brouci členěni na druhy phloeofágní, xylofágní, zoofágní, mycetofágní a saprofágní (Köhler, 2000). Charakteristika tlejícího dřeva, zejména druh dřeviny, průměr kmene či větvi, stupeň rozkladu, vlhkost a míra oslunění či osídlení konkrétními druhy hub jsou zásadní pro složení společenstva vázaného na určitý druh substrátu (Dajoz, 2000; Stokland et al., 2012). Brin et al. (2011) a Bouget et al. (2013) ukázali, že pro společenstvo saproxylických brouků jsou stěžejní zejména tlející kmeny velkých průměrů. Ležící i stojící odumřelé stromy jsou obecně považovány za důležitý substrát pro udržení biodiverzity a funkčnosti lesních ekosystémů (Samuelsson et al., 1994). Podle mnoha studií je druhová bohatost společenstva saproxylických brouků pozitivně korelovaná s objemem a diverzitou tlejícího dřeva (Blasi et al., 2010; Bouget et al., 2013; Brin et al., 2009; Brin et al., 2011; Djupström et al., 2010; Lachat et al. 2012; Müller et al., 2008b). Juutinen et al. (2006) ukázali, že abundance a charakter tlejícího dřeva v boreálních lesích je možné použít jako indikátor druhové bohatosti saproxylických brouků, ale ne jako indikátor celkové druhové bohatosti porostu. Similä et al. (2005) zjistili, že počet druhů saproxylických hub koreluje s objemem

a diverzitou tlejícího dřeva, dále však uvádějí, že pro další skupiny, včetně brouků, toto pravidlo neplatí.

Určité druhy saproxylických brouků obývají mikrostanoviště, která jsou v produkčních lesích velmi vzácné (Seibold et al., 2015), zejména kvůli úbytku tlejícího dřeva a starých stromů (Siitonen et al., 2000; Floren & Schmidl, 2008). Mnoho studií proto doporučuje pro zachování druhové bohatosti saproxylických organismů ponechat v hospodářských porostech k rozkladu alespoň nějaké dřevo (např. Kirby, 2001; Martikainen, 2001; Grove et al., 2002). Prahové hodnoty množství tlejícího dřeva nezbytného pro udržení biodiverzity saproxylických druhů se pohybují okolo 20–60 m³ ha⁻¹ (Müller and Bütler, 2010). Záleží rovněž na teplotě, ovlivněné např. nadmořskou výškou či orientací svahu, jelikož mnoho druhů má při vyšších teplotách kratší délku vývoje a je schopno využít i méně kvalitní substrát (Müller et al., 2015). Martikainen et al. (2000) ukázali, že k nejvýraznějšímu nárůstu počtu druhů saproxylických brouků dojde už při malém navýšení objemu tlejícího dřeva, pokud je jeho počáteční množství v porostu velmi nízké. Spočítali, že při nárůstu např. z 3 na 13 m³ ha⁻¹ by došlo přibližně k 50% nárůstu v počtu druhů, ale další navýšení tlejícího dřeva na 23 m³ ha⁻¹ by přineslo pouze dalších 10±20% druhů.

Vertikální stratifikace

Lesy jsou trojrozměrná stanoviště, ve kterých jsou organismy rozmístěny podél vertikálního gradientu od půdy až do korun stromů (Basset et al., 2003). Podle typu porostu a studovaných organismů mohou být jen nepatrné rozdíly v druhovém složení podél vertikálního gradientu, ale může dojít i k jasné stratifikaci společenstva mezi studovanými výškami (Tanabe, 2002; Leksono et al., 2005; Wermelinger et al., 2007; Maguire et al., 2014; Basset et al., 2015). Rozdíly ve stratifikaci společenstev jsou lépe pozorovatelné v tropech než v temperátních oblastech, pravděpodobně kvůli složitější vertikální struktuře tropických lesů (Basset et al., 2003). Přesto je možné i v temperátních lesích pozorovat vertikální stratifikaci společenstev saproxylických druhů (Bouget et al., 2011; Floren et al., 2014). Obecně jsou abundance i počty druhů saproxylických brouků vyšší v podrostu než v korunovém patře a zároveň společenstva korun nejsou podmnožinou druhů obývajících podrost (Wermelinger et al., 2007, Ulyshen & Hanula, 2009; Bouget et al., 2011; Floren et al., 2014). Ukazuje se, že vertikální stratifikace hmyzích společenstev může být rovněž výrazně ovlivněna prostorovou strukturou, druhovým složením a stářím porostu (Birtele & Hardersen, 2012; Gossner, 2009; Ulyshen, 2011; Vodka & Cizek, 2013).

Kůrovci patří mezi nejpočetnější a z ekologického hlediska nejvýznamnější bezobratlé lesních ekosystémů (Martikainen et al., 1999; Toivanen et al., 2009). Z těchto důvodů byli

v některých pracích využití jako modelová skupina pro studium vertikální stratifikace. Safranyik et al. (2000) a Wermelinger et al. (2007) ukázali, že kůrovci obecně nevykazují preference pro určitou vertikální úroveň a vyskytují se od podrostu až do korunového patra. Oproti tomu Ulyshen & Hanula (2007), Müller et al. (2008a) a Hardersen et al. (2014) zjistili, že některé druhy kůrovců či kůrovci obecně létají především v podrostu. Je rovněž známo, že se někteří ambrózioví kůrovci vyskytují především v úrovni podrostu (Roling & Kearby, 1975; Reding et al., 2010; Ulyshen et al., 2012; Ulyshen & Sheehan, 2017). Klasická literatura věnovaná kůrovcům či lesnické entomologii (např. Pfeffer, 1955; Szujeci, 1987) zmiňuje vertikální stratifikaci kůrovců zejména s ohledem na vývoj jednotlivých druhů v různých partiích stromu, včetně druhů specializovaných na větve a vrcholky stromů.

Ve většině studií, věnovaných vertikální stratifikaci společenstev členovců v lesích temperátní zóny, jsou porovnávány pouze dvě výšky (např. Bouget et al., 2011; Hirao et al., 2009; Müller et al., 2007; Ulyshen & Hanula, 2007; Ulyshen et al., 2010; Vance et al., 2003). Kvůli technické náročnosti mají podrobnější studie obvykle omezený počet opakování (Leksono et al., 2005; Su & Woods, 2001; Wermelinger et al., 2007).

Odchyt saproxylických brouků

Při tradičních metodách sběru saproxylických brouků, jako je loupání a prosívání kůry odumřelých stromů a rozbíjení tlejícího dřeva, dochází k výraznému narušení mikrostanoviště (Siitonen, 1994). Takový sběr přináší údaje o broucích s přímou vazbou na studované mikrostanoviště (Økland, 1996), ale těžko se standardizuje a i při velkém úsilí je většina druhů zastoupena pouze jednotlivými jedinci (Bouget et al., 2008a). Pro kvantitativní odchyt saproxylických brouků se osvědčilo použití nárazových pastí (Siitonen, 1994; Økland et al., 1996). Tato metoda je ve srovnání s ručním sběrem několikanásobně účinnější a poskytuje reprezentativní přehled fauny saproxylických brouků na studovaném stanovišti (Siitonen, 1994). Konstrukce nárazových pastí je jednoduchá, odchyt se snadno standardizuje i replikuje a při odchytu bývá zaznamenáno velké množství drobných saproxylických druhů, které jsou často přehlíženy (Bouget et al., 2008a). Mezi nevýhody patří vysoká pořizovací cena, nutnost pravidelně vybírat sběrné nádoby, vysoký podíl necílových skupin bezobratlých a skutečnost, že nelétavé či málo mobilní druhy jsou zaznamenány jen vyjíměčně (Ranius, 2006; Alinvi et al., 2007). Podíl saproxylických druhů v úlovku můžeme zvýšit, pokud pasti umístíme do těsné blízkosti či přímo na kmen stromu (Økland, 1996; Sverdrup-Thygeson & Birkemoe, 2009). Při častém vybírání pastí je možné vyhodnocení letové aktivity brouků v průběhu sezóny. Pokud jsou pasti rozmístěny do korun stromů, získáme informace o vertikální distribuci studovaných společenstev (Wermelinger et al., 2007).

Cíle práce

Tato práce je zaměřena na vlivy různých faktorů, ovlivňujících složení a druhovou bohatost společenstev saproxylických brouků. Dva články se týkaly saproxylických brouků obecně, v dalším jsme se zabývali kůrovci a poslední článek byl věnován kůrovcům a jejich predátorům.

Článek I – Vertikální stratifikace na jemné škále a složení gild saproxylických brouků v nížinném a horském lese: podobné výsledky navzdory nízkému překryvu společenstev:

- a) Liší se studovaná společenstva v nížinném a horském lese v druhové bohatosti a/nebo struktuře gild?
- b) Liší se vertikální stratifikace společenstev v nížinném a horském lese?
- c) Je změna ve složení společenstev mezi podrostem a korunami pozvolná nebo spíše náhlá?
- d) Jak jsou rozmístěny jednotlivé potravní gildy podél vertikálního gradientu v nížinném a horském lese?

Článek II – Vertikální stratifikace kůrovců v temperátních lesích:

- a) Liší se složení společenstva kůrovců mezi studovanými výškami pastí?
- b) Liší se výška letu mezi gildami kůrovců (ambrózioví a floémofágní)?
- c) Liší se vertikální stratifikace studovaných společenstev mezi nížinným a horským lesem?

Článek III – Vliv množství tlejícího dřeva na společenstva saproxylických brouků v horských buko-jedlových lesích střední Evropy:

- a) Liší se abundance a druhové složení společenstev saproxylických brouků mezi porosty s různým množstvím tlejícího dřeva s ohledem na ohrožené a běžné druhy?
- b) Ovlivňuje diverzita tlejícího dřeva druhovou bohatost studovaného společenstva?
- c) Je odchyt brouků do nárazových pastí ovlivněn přítomností tlejícího dřeva v blízkém a vzdálenějším okolí, a pokud ano, jak?
- d) Jaké minimální množství tlejícího dřeva je dostatečné pro zachování druhové bohatosti ohrožených druhů?

Článek IV – Vliv množství tlejícího dřeva na společenstva kůrovců a jejich predátorů v horských buko-jedlových lesích:

- a) Je druhová bohatost kůrovců i jejich predátorů ovlivněna množstvím, rozměrem, stupněm rozkladu a druhem tlejícího dřeva?
- b) Stoupají abundance kůrovců s nárůstem celkového objemu tlejícího dřeva nebo s nárůstem objemu čerstvě odumřelého dřeva?
- c) Je složení studovaných společenstev zachycených v nárazových pastech ovlivněno množstvím a charakterem tlejícího dřeva a liší se podle vzdálenosti od pasti, na které je tlející dřevo hodnoceno?
- d) Představuje dlouhodobý bezzásahový management buko-jedlových porostů s vtroušenými smrků riziko namnožení škůdců vázaných na tlející dřevo?

Metodika

Studijní plochy

Pro **článek I** a **článek II** byly vybrány dvě studijní oblasti, vzdálené od sebe přibližně 150 km. Nížinná oblast postihovala lužní lesy na jižní Moravě v oblasti soutoku řek Moravy a Dyje (48°37'–53"N, 16°36'–17°05'E; 152–156 m n. m.). Průměrná roční teplota je 9 °C, průměrné roční srážky 524 mm (měřeno v Lednici v letech 1901-1950, Bagar & Klimánek, 1999). Mezi dominantní dřeviny ve studovaných porostech patřily dub letní (*Quercus robur* L.), jasan úzkolistý (*Fraxinus angustifolia* Vahl.), habr obecný (*Carpinus betulus* L.), javor babyka (*Acer campestre* L.), lípy (*Tilia cordata* Mill., *T. platyphyllos* Scop.), jilm vaz (*Ulmus laevis* Pallas), topoly (*Populus alba* L., *P. nigra* L.), a olše lepkavá (*Alnus glutinosa* (L.) Gaertn.). V minulosti byly studované porosty obhospodařovány jako střední či pastevní lesy. Od těchto praktik bylo upuštěno před 70–160 lety (Vrška et al., 2006). Odchyt brouků byl prováděn na čtyřech lokalitách: Ranšpurk (dvě studijní plochy, 48°40'42.946"N, 16°56'55.018"E a 48°40'40.446"N, 16°56'47.875"E), Cahnov (48°39'20.132"N, 16°56'26.013"E), Dlouhý hrúd (48°42'44.484"N, 16°54'15.171"E), and Pajdové kúty (48°43'4.638"N, 16°53'35.404"E). Jednalo se o přírodní rezervace a menší porosty, které unikly intenzifikaci lesního hospodaření (ve druhém případě zejména kvůli pravidelným záplavám a umístění nedaleko hranice s Rakouskem, kde byly v letech 1948 až 1989 součástí 'železné opony' na československých hranicích. Všechny studované porosty se v současné době mění z řídkých lesů s dominancí dubu letního v porosty s hustým zápojem a dominancí stínomilných druhů (Miklín & Čížek, 2014). Lužní lesy v oblasti soutoku Dyje a Moravy

jsou považovány za regionální centrum biodiverzity a důležité refugium saproxylické fauny (Rozkošný & Vaňhara, 1996; Schlaghamerský, 2000).

Jako modelová horská oblast byly vybrány Moravsko-slezské Beskydy a Javorníky, pohoří náležející k Západním Karpatům, nacházející se na jihovýchodní Moravě (49°10'–39'N, 17°59'–18°44'E. Průměrná roční teplota je 7 °C, průměrné roční srážky 816 mm (Weissmanová, 2004). Odchyt brouků byl prováděn na čtyřech lokalitách: Mionší (dvě studijní plochy, 49°32'15.947"N, 18°39'34.435"E a 49°32'4.330"N, 18°39'37.149"E), Salajka (49°24'8.243"N, 18°25'6.036"E), Razula (49°21'38.648"N, 18°22'43.441"E), a Smrk (49°29'38.484"N, 18°22'16.705"E). Lokality se nacházely v nadmořské výšce od 715 do 1035 m. Všechny lokality jsou chráněny jako přírodní rezervace. Tři z nich (Mionší, Salajka a Razula) byly v minulosti ovlivněny lesní pastvou ovcí a skotu, která byla ukončena přibližně po druhé světové válce (Vrška et al., 2009). Dominantní dřevinou byl na všech lokalitách buk lesní (*Fagus sylvatica* L.) s vtroušenou jedlí bělokorou (*Abies alba* Mill.), smrkem ztepilým (*Picea abies* (L.) H. Karst.), javorem klenem (*Acer pseudoplatanus* L.), jasanem ztepilým (*Fraxinus excelsior* L.), a jilmem horským (*Ulmus glabra* Huds.). Studované porosty patří k nejdůležitějším horským refugiím saproxylických organismů v Česku (např. Weissmannová, 2004; Horák et al., 2009; Procházka et al., 2014).

Kvůli přítomnosti zachovalých buko-jedlových porostů byly podobně jako v článku I & II vybrány Moravsko-slezské Beskydy jako modelová oblast, tentokrát s ohledem na studium společenstev saproxylických brouků podél gradientu tlejícího dřeva (**článek III & IV**). Všechny studované porosty se nacházely v buko-jedlových lesích s vtroušeným smrkem ztepilým, javorem klenem a jasanem ztepilým. Nadmořská výška lokalit byla v rozmezí 715 až 1035 m. Přibližně během posledních padesáti let došlo ve studované oblasti k výraznému úbytku jedle, způsobenému zejména vysokými stavy spárkaté zvěře a upuštěním od lesní pastvy ovcí a skotu (Vrška et al., 2009). V rámci mé práce byly studované porosty rozděleny do tří kategorií podle objemu tlejícího dřeva: 1) porosty chráněné jako přírodní rezervace přes 20 let s velkým množstvím odumřelého dřeva (průměr: 300 m³/ha, SE = 41,3). 2) porosty chráněné jako přírodní rezervace méně než 20 let s menším množstvím odumřelého dřeva (průměr: 100 m³/ha, SE = 22,7); a 3) hospodářské lesy s malým množstvím tlejícího dřeva (průměr: 40 m³/ha, SE = 9,5). Každá z těchto kategorií byla reprezentována čtyřmi porosty o velikosti 1,6–10,5 ha. (průměr 4,2 ha, SE = 0,7 nebyl zaznamenán signifikantní rozdíl mezi kategoriemi: ANOVA, F = 1.78 df = 11 p = 0.22). Vzdálenost mezi jednotlivými porosty byla 0,7 až 19 km (průměr 8,6 km, SE = 1,8). Ve všech případech se jednalo o vzrostlé porosty s korunovým zápojem (otevřenost korunového patra činila 12–22 %). Minimální vzdálenost od okraje lesa byla 100 m.

Odchyt brouků a zpracování materiálu

Pro odchyt brouků byly ve všech pracích (**článek I-IV**) použity nárazové pasti křížového typu se dvěma vzájemně kolmými tabulkami průhledného plexiskla (50 x 25 cm), stříškou a nálevkou připojenou ke sběrné láhvi s konzervantem (sycený solný roztok s kapkou detergentu kvůli snížení povrchového napětí).

Pro studium vertikální stratifikace (**článek I & II**) byly nárazové pasti rozvěšeny do vertikálních transektů. Nejnižší past byla umístěna u země ve výšce 0,4 m (měřeno ve středu pasti), s nálevkou a sběrnou nádobou zakopanou v zemi. Další past byla zavěšena na bambusové tyči ve výšce 1,2 m. Následovala trojice pastí ve výškách 7, 14 a 21 m, které byly pověšeny na společné lano, umístěné na kosterní větvi stromu. Pasti umístěné ve výškách 0,4 a 1,2 m reprezentovaly podrost, pasti ve výškách 7 a 14 m zaznamenávaly brouky v kmenovém patře a brouci korunového patra byli zachyceni pastmi umístěnými ve výšce 21 m. Celkem bylo použito 75 nárazových pastí, kdy na každé z pěti studijních ploch byly rozmístěny tři transekty po pěti pastech. V sezóně 2007 byly pasti instalovány v nížinné oblasti a byly v provozu od dubna do září. V roce 2008 byly pasti rozmístěny v horské oblasti a v provozu byly od května do září. Vybírání pastí probíhalo v obou oblastech přibližně ve čtrnáctidenních intervalech.

Pro **článek I** byli ulovení brouci vytríděni a určeni do čeledi, všechny saproxylické skupiny byly určeny na úroveň druhů. Drabčíkovití (Staphylinidae) nebyli do práce kvůli obtížné determinaci zahrnuti. Jedná se však o běžný přístup; nezahrnutí drabčíkovitých by neměl mít výrazný vliv na výsledky studie (Sebek et al., 2012, Parmain et al., 2015). Každý saproxylický druh byl zařazen do potravní gildy jako xylofágní, zoofágní, mycetofágní a saprofágní podle práce Leschen et al. (2010). Zjištěné druhy byly klasifikovány jako ohrožené, pokud byly zahrnuty v Červeném seznamu ohrožených druhů České republiky (Farkač et al., 2005). V době psaní článku ještě nebyl dostupný nový červený seznam (Hejda et al., 2017), proto jej ve článku I nepoužíváme. Podle práce (Schmidl & Bussler, 2004) byly rozpoznány reliktní druhy pralesovitých porostů.

Pro **článek II** jsem vytrídil a určil všechny kůrovce, determinace byly ověřeny M. Knížkem. Příslušnost k potravní gildě a preference jednotlivých druhů pro určitou část stromu byly převzaty z práce Pfeffera (1955).

Pro studium vlivu množství tlejícího dřeva na společenstva saproxylických brouků a kůrovců a jejich predátorů (**článek III & IV**) byly nárazové pasti zavěšeny na bambusových tyčích ve výšce 1,2 m nad zemí. Tato výška se běžně používá v pracích zaměřených na studium saproxylických brouků a poměrně reprezentativně zachycuje společenstvo

saproxylických brouků buko-jedlových lesů, jak ukázala studie, na které jsem se podílel, viz článek I (Weiss et al., 2016). Sběr vzorků probíhal po dvě vegetační sezóny (2012 a 2013) a výběr pastí probíhal jednou měsíčně od konce dubna do září. Na každé ze dvanácti studovaných ploch bylo rozvěšeno po šesti pastech, umístěných v transektu s rozestupy přibližně 25 m (celkem 72 pastí).

Pro **článek III** byli ze vzorků vytríděni všichni saproxyličtí brouci a následně určeni na druhovou úroveň (vyjma čeledí Staphylinidae a Leiodidae, které byly vyloučeny zejména kvůli obtížné determinaci). Jednotlivé druhy byly klasifikované jako saproxylické na základě práce Köhlera (2000) a případně podle doporučení specialistů na jednotlivé broučí čeledi. Zjištěné druhy byly klasifikovány jako ohrožené, pokud byly zahrnuty v Červeném seznamu ohrožených druhů České republiky (Hejda et al., 2017) v kategorii zranitelný až kriticky ohrožený.

Za predátory kůrovců (**článek IV**) byli považováni vybraní zástupci následujících čeledí: Colydiidae (Bouget, 2005), Cerylonidae (Tykarski, 2006), Cleridae (Kenis et al., 2004; Kolibáč et al., 2005), Monotomidae (Bouget, 2005; Johansson et al., 2007), Mycetophagidae (Bouget, 2005), Nitidulidae (Pfeffer, 1955; Bouget, 2005; Johansson et al., 2007), Salpingidae (Pfeffer, 1955; Bouget, 2005), Tenebrionidae (Bouget, 2005) a Trogossitidae (Kolibáč et al., 2005).

Měření environmentálních proměnných

V rámci **článků III & IV** byly na studijních plochách měřeny různé environmentální proměnné. Kolem každé pastí byly vytyčeny osmiúhelníkové plochy o rozloze 100 m² and 400 m² s pastí umístěnou ve středu plochy (přibližně odpovídalo kruhovým plochám o poloměru 5,6 m a 11,3 m). Na těchto plochách bylo změřeno všechno tlející dřevo o průměru nad 2 cm, byl zaznamenán stupeň rozkladu, typ (ležící či stojící), průměr a druh dřeviny (pokud byl rozpoznatelný). Pro zachycení rozkladu dřeva byla použita pětistupňová klasifikace podle práce Siitonen (2000): (I) čerstvě odumřelé dřevo; (II) částečně odpadlá kůra, ale zůstává více než 50% a dřevo je tvrdé; kůra pokrývá méně než 50% povrchu, dřevo je tvrdé, případně měkké pouze na povrchu; (IV) dřevo je měkké na povrchu, případně celkově, kmen je částečně pokryt epixylickými mechorosty; (V) dřevo je celkově měkké, případně zůstává tvrdé jádro, povrch je těžko rozeznatelný a je kompletně pokryt mechorosty. Environmentální proměnné byly měřeny v průběhu sezóny 2012. Žádné významné změny v množství tlejícího dřeva (např. způsobené pádem velkých větví či celých kmenů) nebyly v průběhu dalšího sběru dat zaznamenány.

Zápoj korunového patra (%) byl hodnocen pomocí fotoaparátu s objektivem typu „rybí oko“ (ohnisková vzdálenost 16 mm). Získané snímky byly analyzovány pomocí programu Gap Light Analyzer (Frazer et al., 1999). Pro **články I & II** byl zápoj měřen u spodní pasti a údaj byl vztažen na celý vertikální transekt, pro **články III & IV** byl zápoj korunového patra měřen pro každou past.

Analýza dat

Článek I: Pro porovnání druhové bohatosti společenstev saproxylických brouků ve dvou studovaných oblastech a v jednotlivých výškách pastí byl pomocí programu EstimateS (Colwell, 2013) zjištěn očekávaný počet druhů včetně intervalů spolehlivosti. Celkový počet druhů ve dvou studovaných oblastech byl odhadnut pomocí estimátoru Chao 1 (Chao, 1984), počet společných druhů pro nížinné a horské lokality byl zjištěn pomocí Chao estimátoru pro sdílené druhy (Chen et al., 1995). Vztahy mezi složením vzorků a vysvětlujícími proměnnými byly studovány pomocí redundanční analýzy (RDA) zvlášť pro nížinný a horský datový soubor. Jako vysvětlující proměnná byla použita výška pasti, jako kovariáty byly použity zápoj korunového patra a lokalita. Ordinance byly provedeny v programu Canoco 5 (Ter Braak & Šmilauer, 2012).

Ke stanovení proměny společenstev podél vertikálního gradientu byl spočítán Sørensenův index (β sor), standardizovaný na 1 m vertikální vzdálenosti mezi pastmi. Dále byla stanovena míra zahrnutí druhů (nestedness) a výměny druhů mezi studovanými společenstvy (turnover). Analýzy míry podobnosti společenstev byly provedeny v programu R (R Core Team, 2014) za použití balíčku betapart (Baselga & Orme, 2012). Analýza indikátorových druhů (IndVal) byla použita pro stanovení druhů asociovaných s určitou výškou pasti (Dufřene & Legendre, 1997). Analýza byla provedena v programu R (R Core Team, 2014) pomocí balíčku labdsv (Roberts, 2012).

Článek II: Pro porovnání druhové bohatosti společenstev kůrovců mezi studovanými výškami byly použity rarefakční a extrapolační křivky (Chao et al., 2014) vytvořené pomocí balíčku iNEXT (Hsieh et al., 2016) v programu R (R Core Team, 2014). Pro testování rozdílů v aktivitě kůrovců mezi jednotlivými výškami byl použit zobecněný lineární model se smíšenými efekty (GLMM) a Poissonovým rozdělením. Výška pasti byla použita jako pevný faktor, lokalita a transekt jako náhodný faktor. Analýza byla provedena v programu R (R Core Team, 2014) s použitím balíčků lme4 (Bates et al., 2015) a multcomp (Hothorn et al., 2008).

Vztahy mezi složením vzorků a vysvětlujícími proměnnými byly studovány s použitím korespondenční analýzy (CA) zvlášť pro nížinný a horský datový soubor. Lokality a transekt

byly použity jako kovariáty, výška pastí jako doplňková environmentální proměnná (supplementary environmental variable). Ordinance byly provedeny v programu Canoco 5 (Ter Braak & Šmilauer, 2012). Podobně jako v článku I byla provedena analýza indikátorových druhů (IndVal), která sloužila pro stanovení druhů asociovaných s určitou výškou pasti (Dufřene & Legendre, 1997).

Článek III: Pro porovnání druhové bohatosti společenstev saproxylických brouků mezi porosty s různým množstvím tlejícího dřeva byly použity rarefakční a extrapolací křivky (Chao et al., 2014), podobně jako v článku II. Pro testování rozdílů v aktivitě saproxylických brouků mezi porosty s různým množstvím tlejícího dřeva byl použit zobecněný lineární model se smíšenými efekty (GLMM) a Poissonovým rozdělením. Kategorie množství tlejícího dřeva byla použita jako pevný faktor, lokalita jako náhodný faktor. Bray-Curtisův index nepodobnosti (d_{BC}) byl použit pro porovnání diverzity studovaných společenstev mezi třemi kategoriemi porostů. Dále byl proveden rozklad nepodobnosti, který je analogií k zahnížděnosti druhů (nestedness) a výměně druhů mezi studovanými společenstvy (turnover). Rozklad nepodobnosti využívá abundancí druhů, kdežto zahnížděnost a výměna druhů se počítá z údajů o (ne)přítomnosti druhů (Baselga, 2013). Analýzy míry podobnosti společenstev byly provedeny v programu R (R Core Team, 2014) za použití balíčku betapart (Baselga & Orme, 2012).

Vztahy mezi složením vzorků a vysvětlujícími proměnnými byly studovány pomocí redundanční analýzy (RDA) s dopředným výběrem proměnných (forward selection) a Monte Carlo permutačním testem. Rozklad variability (variation partitioning) byl použit pro stanovení variability, vysvětlené signifikantně významnými environmentálními proměnnými. Získané výsledky byly vizualizovány pomocí korespondenční analýzy (CA) s doplňkovými environmentálními proměnnými (supplementary environmental variables).

Článek IV: Lineární model se smíšenými efekty (LME) byl použit pro zjištění vztahu mezi kůrovci a jejich predátory. Abundance nebo počty druhů byly použity jako pevný faktor, lokalita jako náhodný faktor. Analýza byla provedena v programu R (R Core Team, 2014) s použitím balíčku nlme (Pinheiro et al., 2015). Pro testování rozdílů v aktivitě kůrovců a jejich predátorů mezi porosty s různým množstvím tlejícího dřeva byl použit zobecněný lineární model se smíšenými efekty (GLMM) a Poissonovým rozdělením.

Pro stanovení druhů asociovaných s určitým typem porostu byla použita analýza indikátorových druhů (IndVal) (Dufřene & Legendre, 1997). Pro zjištění míry nepodobnosti společenstev mezi třemi studovanými typy porostů byl stanoven Bray-Curtisův index nepodobnosti (d_{BC}) s rozkladem nepodobnosti (Baselga, 2013). Podobně jako v článku III byly vztahy mezi složením vzorků a vysvětlujícími proměnnými studovány za použití

redundanční analýzy (RDA) s dopředným výběrem proměnných (forward selection) a Monte Carlo permutačním testem. Rozklad variability (variation partitioning) byl využit pro stanovení variability, vysvětlené signifikantně významnými environmentálními proměnnými. Získané výsledky byly vizualizovány pomocí analýzy hlavních komponent (PCA) s doplňkovými environmentálními proměnnými (supplementary environmental variables).

Výsledky

Článek I: *Vertikální stratifikace společenstev saproxylických brouků*

V nížinné oblasti bylo odchycem do nárazových pastí získáno 7429 jedinců, patřících do 381 druhů. Stejnou metodou bylo v horské oblasti získáno 8939 jedinců, náležejících k 236 druhům saproxylických brouků. 21 % druhů bylo zaznamenáno v obou oblastech, odhadovaný podíl sdílených druhů byl 30 % (Chao shared species estimator). Odhad druhové bohatosti (Chao 1) pro nížinnou oblast byl 463 druhů (95% CI 428–519), pro horskou oblast pak 319 druhů (95% CI 276–380). 25 % druhů z nížinné oblasti a 14 % druhů z horské oblasti bylo uvedeno v Červeném seznamu ohrožených druhů. 18 % druhů z nížinné oblasti a 7 % druhů z horské oblasti patřilo k druhům indikujícím zachovalé pralesovité porosty.

V obou oblastech byla zjištěna nejvyšší druhová bohatost ve výšce 1,2 m nad zemí. V nížinné oblasti bylo nejméně druhů zjištěno ve výšce 0,4 m, v horské oblasti byly druhově nejhudší výšky 14 a 21 m. Redundanční analýza (RDA) souboru dat z lužní oblasti odhalila, že složení společenstva v podrostu (0,4 a 1,2 m) se výrazně odlišuje od společenstva zaznamenaného ve výškách 7–21 m (eigenvalue 1. osy = 0.2, eigenvalue 2.osy = 0.05; $F = 20.4$, $p < 0.01$). Podobné výsledky byly zaznamenány i pro soubor dat z horské oblasti (eigenvalue 1. osy = 0.15, eigenvalue 2.osy = 0.05; $F = 20.4$, $p < 0.01$). Rozklad variability ukázal, že v lužní oblasti vysvětlila proměnná “výška pasti” 25,3 % celkové variability, v horské oblasti pak stejná proměnná vysvětlila 19,6 % celkové variability.

Sørensenova nepodobnost studovaných společenstev rostla s porovnávanou vzdáleností podél vertikálního gradientu. Zároveň byla větší při srovnání pastí v podrostu (0,4 a 1,2 m) s pastmi v zóně kmenů a korun (7–21 m) než při srovnání výšek pouze v rámci podrostu či pouze v rámci zóny kmenů a korun. Při srovnání jednotlivých výšek byla nepodobnost společenstev z nížinné oblasti vždy vyšší než u společenstev z horské oblasti. Většina zjištěné nepodobnosti byla způsobena výměnou druhů (turnover) a jen malý podíl zahrňednosti druhů (nestedness).

Pomocí analýzy indikátorových druhů (IndVal) bylo zjištěno, že v rámci lužní oblasti byly mycetofágní druhy svázány s podrostem a výškou 21 m, xylofágní druhy zejména s výškami 21 a 7 m. V horské oblasti byla většina mycetofágních druhů asociována s podrostem (0,4 a 1,2 m) a většina xylofágních druhů se zónou kmenů a korun (7–21 m).

Článek II: Vertikální stratifikace kůrovců

V nížinné oblasti bylo uloveno 1427 jedinců, náležejících k 30 druhům kůrovců. V horské oblasti bylo získáno 6705 jedinců, patřících do 27 druhů. V obou studovaných oblastech byl nejvyšší počet druhů zaznamenán ve výšce 7 m, nejméně druhů bylo uloveno ve výšce 0,4 m. V korespondenční analýze (CA) souboru dat z lužní oblasti první ordinační osa jasně oddělila společenstva podrostu (0,4 a 1,2 m) od společenstev zóny kmenů a korun (7–21 m), variabilita vysvětlená první i druhou osou byla shodně 14 %. V korespondenční analýze (CA) souboru dat z horské oblasti oddělila druhá ordinační osa společenstva podrostu (0,4 a 1,2 m) od společenstev zóny kmenů a korun (7–21 m). Variabilita vysvětlená první osou byla 22 %, druhá osa vysvětlila 12 % variability.

Abundance ambróziových kůrovců v lužní oblasti byly signifikantně nižší v 0,4 m než v ostatních výškách. Signifikantně méně ambróziových druhů bylo zjištěno rovněž ve výšce 0,4 m ve srovnání s ostatními výškami vyjma 21 m. V horské oblasti byl zaznamenán signifikantně nejvyšší počet jedinců ambróziových druhů ve výšce 1,2 m a signifikantně více druhů bylo odchyceno v 1,2 m než ve výškách 0,4 a 7 m. Abundance i počet druhů kůrovců živících se lýkem byly v lužní oblasti signifikantně nižší ve výšce 0,4 m než v ostatních výškách a v 1,2 m oproti 21 m. V horské oblasti byly zaznamenány signifikantně nižší abundance kůrovců živících se lýkem ve výškách 0,4 a 1,2 m než v ostatních výškách, počty druhů byly signifikantně nižší v 0,4 m oproti výškám 1,2, 7 a 14 m.

Analýza indikátorových druhů (IndVal) v rámci souboru dat z lužní oblasti ukázala u tří druhů asociaci s výškou 1,2 m (*Taphrorychus villifrons*, *Trypodendron signatum*, *Xyleborus dryographus*), u dvou s výškou 7 m (*Scolytus carpini*, *Xyleborinus saxesenii*) a u jednoho s výškou 21 m (*Hylesinus toranio*). V horské oblasti byly čtyři druhy asociovány s výškou 1,2 m (*Dryocoetes autographus*, *D. hectographus*, *Trypodendron domesticum*, *T. lineatum*) a jeden s výškou 21 m (*Xyleborinus attenuatus*).

Článek III: Společenstva saproxylických brouků podél gradientu množství tlejícího dřeva

Během sezón 2012 a 2013 bylo v buko-jedlových lesích CHKO Beskydy odchyceno 7990 jedinců náležejícím 287 druhům saproxylických brouků 41 čeledí. Z nich 35 druhů bylo

v Červeném seznamu ohrožených druhů zařazeno v kategoriích zranitelný, ohrožený či kriticky ohrožený. Nejméně druhů bylo zaznamenáno v porostech s největším množstvím tlejícího dřeva. Abundance a počty běžných i ohrožených druhů se mezi jednotlivými typy porostů statisticky nelišily (GLMM, $p > 0.05$).

Nepodobnost (Bray-Curtisův index nepodobnosti) běžných druhů mezi studovanými typy porostů činila 27–30 %, nejvíce se lišily porosty se středním a velkým množstvím tlejícího dřeva. U ohrožených druhů byla nepodobnost mezi třemi studovanými typy porostů 33–40 % s největším rozdílem mezi porosty s malým a velkým množstvím tlejícího dřeva. Většina nepodobnost mezi třemi studovanými typy porostů byla v případě běžných i ohrožených druhů způsobena spíše nahrazením druhů jinými, než různými abundancemi stejných druhů.

Dopředný výběr (forward selection) a rozklad variability v RDA byly použity k určení nejvýznamnějších environmentálních proměnných a jejich významnosti. V případě ohrožených druhů byla nejvýznamnější proměnnou přítomnost tlejících kmenů o průměru přesahujícím 70 cm, následována přítomností tlejícího dřeva v posledním stupni rozkladu a přítomností tlejícího bukového dřeva, vše v bližším okolí pastí (100 m²). Pro společenstvo běžných druhů byl nejvýznamnější zápoj korunového patra, přítomnost tlejícího dřeva tenčího než 15 cm v širším okolí pastí (400 m²) a přítomnost dřeva ve druhém a třetím stádiu rozkladu v bližším okolí pastí (100 m²). Obligátně saproxylické druhy byly nejvíce ovlivněny zápojem korunového patra, tlejícím dřevem v posledním stupni rozkladu, přítomností tlejícího dřeva tenčího než 15 cm, přítomností tlejícího dřeva o průměru 15–34 cm a přítomností dřeva ve třetím stupni rozkladu, vše v širším okolí pastí (400 m²). Fakultativně saproxylicí brouci byli nejvíce ovlivněni přítomností čerstvě odumřelého dřeva na obou měřených prostorových škálách (100 a 400 m²), přítomností tlejícího dřeva o průměru 15–34 cm a 35–70 cm v širším okolí pastí (400 m²) a přítomností dřeva ve třetím stádiu rozkladu v bližším okolí pastí (100 m²). Pro potenciální saproxylické druhy byla nejvýznamnější přítomnost souší či pařezů vyšších než 50 cm a přítomnost tlejícího dřeva tenčího než 15 cm, oboje v širším okolí pastí (400 m²), a zápoj korunového patra.

Článek IV: *Společenstva kůrovců a jejich predátorů podél gradientu množství tlejícího dřeva*

Celkově bylo v sezónách 2012 a 2013 uloveno 3843 jedinců náležejících k 26 druhům kůrovců. Bylo získáno rovněž 312 jedinců patřících do 25 druhů brouků považovaných za predátory kůrovců, kteří patřili do devíti čeledí. Počet predátorů signifikantně narůstal s počty kůrovců, což platilo jak pro druhy (LME, $R^2 = 0,66$, $F_{(1,57)} = 6,82$, $p < 0,01$), tak pro abundance (LME, $R^2 = 0,71$, $F_{(1,57)} = 70,85$, $p < 0,001$). Signifikantně méně jedinců

kůrovců i jejich predátorů bylo zaznamenáno v porostech s velkým množstvím tlejícího dřeva oproti porostům se středním množstvím tlejícího dřeva. Počty druhů kůrovců i jejich predátorů byly nejnižší v porostech s velkým množstvím tlejícího dřeva, ale statisticky se nelišily od ostatních typů porostů (GLMM, $p > 0,05$).

Podle analýzy indikátorových druhů (IndVal) byl jeden druh predátora (*Vincenzellus ruficollis*) asociován s porosty s velkým množstvím tlejícího dřeva. Šest druhů kůrovců bylo asociováno s porosty se středním množstvím tlejícího dřeva (*Hylurgops palliatus*, *Dryocoetes autographus*, *Hylastes cunicularius*, *Trypodendron lineatum*, *Cryphalus abietis*, *Cryphalus piceae*). Tři druhy kůrovců (*Taphrorychus bicolor*, *Ernoporicus fagi*, *Hylesinus fraxini*) a jeden druh jejich predátora (*Salpingus ruficollis*) byli asociováni s porosty s malým množstvím tlejícího dřeva.

Nepodobnost společenstev (Bray-Curtisův index nepodobnosti) mezi studovanými typy porostů činila 15–24 % a byla nejvyšší mezi porosty s malým a středním množstvím tlejícího dřeva. Téměř polovina nepodobnosti mezi porosty s velkým množstvím tlejícího dřeva a ostatními kategoriemi byla způsobena výměnou druhů, kdežto nepodobnost mezi porosty s nízkým a středním množstvím tlejícího dřeva byl způsoben převážně různými abundancemi stejných druhů.

Dopředný výběr (forward selection) a rozklad variability v RDA byly použity k určení nejvýznamnějších environmentálních proměnných a jejich významnosti. Signifikantními environmentálními proměnnými ovlivňujícími společenstva kůrovců a jejich predátorů v širším okolí pastí (400 m²) byly přítomnost tlejícího dřeva tenčího než 15 cm a celkové množství tlejícího dřeva. V bližším okolí pastí (100 m²) byl nejvýznamnější vliv přítomnosti tlejícího smrkového dřeva, přítomnost tlejícího dřeva o průměru menším než 15 cm a přítomnost tlejícího dřeva ve druhém stádiu rozkladu. Jako signifikantní se ukázal rovněž zápoj korunového patra.

Diskuze

Článek I: Vertikální stratifikace společenstev saproxylických brouků

V nížinné oblasti bylo zaznamenáno o 61 % více druhů saproxylických brouků než v horách, rovněž zde bylo vyšší zastoupení druhů z červeného seznamu (Farkač et al., 2005) i druhů indikujících zachovalé pralesovité porosty (Schmidl & Bussler, 2004). V obou studovaných oblastech se společenstva saproxylických brouků výrazně stratifikovala podél vertikálního gradientu. Největší rozdíly ve studovaných společenstvech bylo možné pozorovat mezi podrostem (0,4 a 1,2 m) a zónou kmenů a korun (7–21 m). Získané výsledky

jsou podobné s ostatními pracemi, zabývajícími se srovnáním společenstev saproxylických brouků mezi podrostem a korunovým patrem lesů temperátní zóny (Wermelinger et al., 2007; Ulyshen & Hanula, 2009; Bouget et al., 2011; Floren et al., 2014; Vodka & Čížek, 2013). Naše studie kvůli technické obtížnosti nepokryla horní partie korunového patra. Podobnost společenstev v 7–21 m spolu s výsledky práce Wermelinger et al. (2007) však naznačují, že přidání další výšky pastí by nemělo výrazný vliv na výsledky naší studie.

Studie věnované vertikální stratifikaci se často zaměřují na zodpovězení otázky, zda je druhová bohatost vyšší v podrostu či v korunovém patře. Naše výsledky z nížinné oblasti ukazují, že i v rámci podrostu se společenstva saproxylických brouků mohou výrazně lišit v závislosti na konkrétní výšce. To může být jedna z příčin nekonzistentních a mnohdy protichůdných výsledků studií věnovaných vertikální stratifikaci saproxylických brouků (Vance et al., 2003; Hirao et al., 2009; Schroeder et al., 2009; Bouget et al., 2011). Další příčinou mohou být rozdílné lokální podmínky prostředí mezi studovanými plochami, způsobené např. různou mírou zápoje korunového patra (Duelli et al., 2002; Gossner, 2009; Vodka & Čížek, 2013).

Rozložení jednotlivých potravních gild podél vertikálního gradientu bylo v obou studovaných oblastech velmi podobné. Většina mycetofágních druhů byla asociována s podrostem, což by mohlo být způsobeno vyšší vlhkostí u země, která podporuje růst hub (Ulyshen, 2011; Floren et al., 2014). Část mycetofágních druhů z nížinné oblasti však bylo asociováno se zónou kmenů a korun. Podobně jako v práci Floren et al. (2014) nebyly zoofágní druhy asociovány s žádnou konkrétní výškou pastí. Výsledky pro zoofágní a saprofágní druhy byly ovlivněny nízkým počtem indikátorových druhů v těchto skupinách, takže je obtížné pro tyto skupiny stanovit míru asociace se studovanými výškami.

Článek II: *Vertikální stratifikace kůrovců*

V obou studovaných oblastech bylo nejméně druhů kůrovců zaznamenáno ve výšce 0,4 m nad zemí. Analýza indikátorových druhů zároveň ukázala, že žádný ze zachycených druhů nebyl asociovaný s výškou 0,4 m. Hustý podrost, tvořený např. kopřivami, či akumulace tlejícího dřeva mohly ovlivnit výšku letové aktivity kůrovců a způsobit, že většina brouků zachycených v podrostu byla zaznamenána až ve výšce 1,2 m. Safranyik et al. (2000) uvádí, že kůrovci nevykazují preference pro určité porostní patro. Wermelinger et al. (2007) ukázali, že kůrovci jsou téměř rovnoměrně rozmístěni podél vertikálních zón, s mírnou preferencí střední zóny. Naopak Ulyshen & Hanula (2007) uvádějí, že kůrovci výrazně preferují podrost. Naše výsledky naznačují, že společenstva kůrovců se stratifikují do dvou zón. První z nich je podrost, v rámci něhož byla výrazně druhově bohatší výška

1,2 m než 0,4 m. Druhou zónou jsou patra kmenů a korun. Přestože bylo nejvíce druhů zjištěno ve výšce 7 m, žádný z nich nebyl asociovaný výlučně s touto výškou. To je pravděpodobně způsobeno překryvem společenstev podrostu a koruny, které se v zóně kmenů potkávají. Jako druhově nejbohatší je rovněž střední výška (5–7 m) doporučovaná pro odchyt kůrovců v temperátních lesích Severní Ameriky (Ulyshen & Sheehan 2017).

Abundance kůrovců živících se lýkem byla téměř pětikrát větší v horské než v nížinné oblasti. Zjištěný rozdíl byl zapříčiněn vysokými abundancemi kůrovců *Ernoporicus fagi* a *Taphrorychus bicolor*, kteří tvořili 75 % kůrovců zaznamenaných v horách. Podobně jako v pracích Bussler et al. (2011), Ulyshen et al. (2012) a Ulyshen & Sheehan (2017) bylo nejvíce druhů ambróziových kůrovců zaznamenáno v podrostu, což by mohlo být způsobeno akumulací tlejícího dřeva u země, či vhodnějším mikroklimatem, které podporuje růst symbiotických hub (Ulyshen, 2011; Floren et al., 2014). Abundance ambróziových kůrovců v nížinné oblasti se mezi studovanými výškami výrazně nelišily. Naše zjištění je v rozporu s výsledky práce Ulyshen et al. (2012), kteří uvádí, že ambróziovní kůrovci preferují zastíněný podrost oproti osluněné koruně. V naší práci však mohly být abundance ambróziových kůrovců preferujících podrost ovlivněny jarními záplavami. Při nich dochází k zatopení tlejícího dřeva, které následně může být pro vývoj mnoha druhů nevhodné. Na druhou stranu počet ambróziových druhů byl největší ve výšce 1,2 m a abundance ambróziových kůrovců v horské oblasti byly ve výšce 1,2 m signifikantně nejvyšší, což potvrzuje předpoklady práce Ulyshen et al. (2012) a výsledky práce Ulyshen & Sheehan (2017).

V naší práci jsme se zaměřili rovněž na vertikální stratifikaci dominantních druhů kůrovců. Podobně jako v práci Müller et al. (2008a) a Hardersen et al. (2014) byli ambróziovní kůrovci *Trypodendron lineatum* a *Xyleborus dryographus* zaznamenáni především v podrostu. Drtník *Xyleborinus saxesenii* byl v naší práci zaznamenán především v koruně, kdežto práce Hardersen et al. (2014) a Ulyshen & Sheehan (2017) uvádějí, že preferuje podrost. Zjištěný rozdíl je zajímavý zejména z toho důvodu, že v práci Ulyshen & Sheehan (2017) ze Severní Ameriky jde o nepůvodní druh, kdežto v Evropě je *X. saxesenii* původní. Případ drtníka *X. monographus* ukazuje, že preferovaná výška letu v porostu se u jednotlivých druhů může lišit i v rámci původního areálu. Hardersen et al. (2014) zaznamenali tento druh především v podrostu, kdežto v naší práci byl početnější v korunách. Některé druhy kůrovců živících se lýkem (např. *Hylesinus toranio*, *Scolytus carpini*, *Taphrorychus bicolor*, *Ernoporicus fagi*) byly zaznamenány především v korunách. Podobně Ulyshen & Sheehan (2017) uvádí důležitost odchytu v korunovém patře zejména s ohledem na phloeofágní a xylofágní druhy, což rovněž koresponduje s našimi výsledky v rámci práce zaměřené obecně na saproxylické brouky Weiss et al. (2016).

Oproti dalším pracím ze střední a západní Evropy (Wermelinger et al., 2007; Müller et al. 2008b; Bussler et al., 2011; Hardersen et al., 2014) byla společenstva kůrovců v námi studovaných oblastech jen nepatrně ovlivněna nepůvodními druhy, což bylo způsobeno zejména absencí drtníka *Xylosandrus germanus* na našich lokalitách. Tento invazní druh, typický pro podrost (Wermelinger et al., 2007; Ulyshen & Sheehan 2017) byl v Česku poprvé zaznamenán v roce 2007 (Knížek, 2009) a od té doby se šíří. Naše data proto představují cennou ukázkou společenstev kůrovců před předpokládanou invazí.

Článek III: Společenstva saproxylických brouků podél gradientu množství tlejícího dřeva

Mnoho studií ukázalo, že druhová bohatost saproxylických brouků je pozitivně korelována s množstvím a diverzitou tlejícího dřeva (Blasi et al., 2010; Bouget et al., 2013; Brin et al., 2009; Brin et al., 2011; Djupström et al., 2010; Lachat et al. 2012; Müller et al., 2008b). Oproti tomu Chumak et al. (2015) v práci zaměřené na bukové porosty na Ukrajině ukázali, že počet druhů saproxylických brouků nemusí být v pralesovitých porostech vyšší než v hospodářských lesích. Naše výsledky potvrzují, že celkové množství tlejícího dřeva není dobrým ukazatelem druhové bohatosti saproxylických brouků, jelikož studovaná společenstva byla mírně chudší v porostech s největším množstvím tlejícího dřeva než v porostech s malým a středním množstvím mrtvého dřeva.

Nenalezli jsme rovněž žádné statisticky průkazné rozdíly v abundancích a druhové bohatosti ohrožených druhů mezi studovanými typy porostů. Naše výsledky kontrastují s prací Müller et al. (2010), kteří ukázali, že nárůst množství tlejícího dřeva má pozitivní vliv na abundance druhů saproxylických brouků z červeného seznamu. Tento rozdíl si vysvětlujeme relativně velkým množstvím tlejícího dřeva (průměrně $40 \pm 20 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1}$) v námi studovaných porostech s nejmenším množstvím mrtvého dřeva. Naše práce však potvrzuje výsledky studií Müller a Bütler (2010) a Müller et al. (2015), kteří uvádějí jako minimální množství tlejícího dřeva nutné pro udržení druhové bohatosti ohrožených druhů $20\text{--}60 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1}$. Naše výsledky ukazují, že porosty s množstvím tlejícího dřeva přibližně $40 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1}$ hostí podobné počty běžných druhů jako porosty s téměř osminásobným objemem mrtvého dřeva.

Brin et al. (2011) a Bouget et al. (2013) zdůrazňují význam velkých tlejících kmenů pro společenstva saproxylických brouků. V naší studii byla přítomnost mrtvého dřeva s velkými průměry (přesahujícími 70 cm) nejdůležitější environmentální proměnnou ovlivňující společenstva ohrožených druhů, kdežto pro běžné druhy bylo nejvýznamnější

mrtvé dřevo s malým průměrem (menší než 15 cm). Tlející dřevo o průměru 15–70 cm bylo důležité pro fakultativně saproxylické druhy. Pro udržení druhové bohatosti saproxylických brouků je tedy důležitá přítomnost tlejícího dřeva všech průměrů, což ukázali rovněž Lindhe et al. (2005). Bouget et al., (2012), Franc (2007), Jonsell & Weslien (2003) a Lindhe et al. (2005) uvádějí, že nejen ležící, ale i stojící mrtvé dřevo je důležitým substrátem pro saproxylická společenstva. V naší studii přítomnost stojících souší signifikantně ovlivnila společenstvo potenciálně saproxylických brouků. Tato skupina zahrnuje poměrně různorodé spektrum saproxylických brouků, kteří byli v naší práci zastoupeni spíše okrajově. Při dominanci jiných druhů v rámci této skupiny by snadno mohlo dojít k odlišným výsledkům, což omezuje možnost případného zobecnění výsledků.

Je známo, že přítomnost kmenů o velkém průměru a v pokročilém stádiu rozkladu je důležitá pro mnoho vzácných druhů, zejména těch s vyhraněnými ekologickými nároky (Jonsell et al., 1998). V naší studii se ukázala přítomnost tlejícího dřeva v posledním stádiu rozkladu rovněž jako důležitá pro ohrožené druhy, kdežto běžné druhy byly ovlivněny spíše přítomností tlejícího dřeva ve druhém a třetím stádiu rozkladu. Pro obligátně saproxylické druhy byla významná přítomnost dřeva ve třetím a pátém stupni rozkladu a pro fakultativně saproxylické druhy bylo důležité čerstvě odumřelé dřevo. Podobně jako Jacobs et al. (2007) či Brunet & Isacson (2009) jsme ukázali, že stupeň rozkladu patří mezi důležité proměnné, ovlivňující společenstva saproxylických brouků.

Sverdrup-Thygeson & Birkemoe (2009) uvádějí, že přítomnost tlejícího dřeva v blízkém okolí nárazových pastí významně ovlivňuje abundance i druhové složení odchycených brouků. V pastech, umístěných přímo na tlejících kmenech, zaznamenaly rozdílné společenstvo saproxylických brouků než v pastech zavěšených volně. V rámci naší studie jsme rozlišovali přítomnost tlejícího dřeva v bližším (100 m²) a širším okolí pastí (400 m²). Tlející dřevo v bližším okolí pastí bylo statisticky významné pro ohrožené druhy, kdežto pro běžné druhy byla důležitá přítomnost tlejícího dřeva na obou měřených škálách. Obligátně a potenciálně saproxylické druhy byly ovlivněny především přítomností tlejícího dřeva v širším okolí pastí, pro fakultativně saproxylické druhy byly významné obě měřené škály. Naše výsledky potvrzují silnou vazbu saproxylických brouků na mikrostanoviště v blízkém okolí pastí, zejména s ohledem na ohrožené druhy.

Článek IV: Společenstva kůrovců a jejich predátorů podél gradientu množství tlejícího dřeva

Přítomnost přírodních rezervací, založených v různou dobu, nám umožnila srovnání společenstev v porostech s různým množstvím tlejícího dřeva. V tomto článku jsme se zaměřili na společenstva kůrovců a jejich predátorů, zejména kvůli jejich významu

pro dynamiku a ochranu lesa (Kenis et al., 2004). Abundance kůrovců i jejich predátorů byly signifikantně nižší v porostech s velkým objemem tlejícího dřeva než v porostech ve střední kategorii, i když v nich bylo průměrně třikrát méně tlejícího dřeva. Nejen celkové množství tlejícího dřeva, které reflektuje historii a intenzitu hospodaření, ale i přítomnost nedávno odumřelého dřeva (v druhém stupni rozkladu) signifikantně ovlivnila studovaná společenstva. Studie z bučin (Müller et al., 2008b), doubrav (Bussler & Müller, 2004) a boreálních smrčín (Väisänen et al., 1993) ukázaly, že saproxylické druhy vázané na čerstvě odumřelé dřevo jsou hojnější v intenzivně obhospodařovaných porostech než v přírodních rezervacích s velkými akumulacemi tlejícího dřeva. Jedním z možných vysvětlení je větší množství čerstvě odumřelého dřeva v hospodářských porostech způsobené lesními probírkami. Dalším vysvětlením by mohla být přítomnost odumřelých větví v korunách, kterou jsme se však v naší práci nezabývali. Experimentálně bylo dokázáno, že právě odumřelé větve v korunách jsou pro společenstva saproxylických brouků velmi důležité (Gossner et al., 2013; Seibold et al., 2018). V práci Procházka et al. (2018) jsme rovněž ukázali důležitost korunového patra pro společenstva kůrovců. Rozmístění predátorů na gradientu tlejícího dřeva bylo v naší práci podobné jako u kůrovců, pravděpodobně kvůli trofické asociaci predátorů a jejich kořisti (Martikainen et al., 1999). Nepotvrdil se tak náš předpoklad, že v porostech s větší diverzitou a množstvím tlejícího dřeva budou i vyšší abundance predátorů kůrovců.

Absence lesního hospodaření (např. zavedení bezzásahového managementu jako ochranné strategie) vedla v naší studii k dočasnému nárůstu početnosti kůrovců, živících se jehličnany (*Trypodendron lineatum*, *Hylastes cunicularius* a *Hylurgops palliatus*). První dva jsou považováni za škůdce, i když se jedná o typické sekundární druhy (Pfeffer, 1955). Z kůrovců považovaných za škůdce na listnáčích byl nejvýznamnější lýkohub jasanový (*Hylesinus fraxini*), který byl zaznamenán především v porostech s malým a středním množstvím tlejícího dřeva. Lýkožrout smrkový (*Ips typographus*) byl zachycen pouze v porostech s malým a středním množstvím tlejícího dřeva. I když několik druhů kůrovců považovaných za škůdce bylo zaznamenáno především v porostech se středním množstvím tlejícího dřeva (kde bylo rovněž přítomno nejvíc čerstvě odumřelých smrků), jejich abundance byly nanejvýš několik desítek jedinců na past a rok. Podle prací Weslien & Regnander (1992) a Lindelöw & Schroeder (2001) vysoké úlovky v pastech nemusí korelovat s gradací kůrovců, ale nízké úlovky druhů považovaných za škodlivé obvykle znamenají nízké riziko pro studované porosty. Jiná je ovšem situace v porostech s dominancí smrku. Pokud pomíneme disturbance, bývají obecně abundance kůrovců v přírodních rezervacích chránících smrkové porosty podobné nebo dokonce nižší než v okolních hospodářských porostech (Schlyter & Lundgren, 1993; Wermelinger, 2004; Müller et al.,

2008a). Po větrné kalamitě či lesním požáru však může dojít k rapidnímu nárůstu populace lýkožrouta smrkového (*Ips typographus*) v bezzásahových porostech (Schlyter & Lundgren, 1993). Plošný rozpad smrkových porostů může představovat příležitost pro vytvoření vhodného habitatu pro mnoho ohrožených saproxylických druhů. Rozsáhlá změna v krajině však může vyvolat kontroverzní politické diskuse (Müller et al., 2008a). Oproti tomu naše data z buko-jedlových porostů s vtroušenými smrků ukazují, že bezzásahový management v takových porostech nepředstavuje riziko pro hospodářské lesy v jejich okolí.

Abundance několika druhů kůrovců byly v naší studii pozitivně ovlivněny zápojem korunového patra. Podobně Peltonen & Heliovaara (1998) a Wermelinger et al. (2002) klasifikují kůrovce jako specialisty stinných lesních stanovišť. Oproti tomu mnoho jiných saproxylických brouků, např. tesařici či krasci, je nalézáno především v osluněných biotopech (Wermelinger et al., 2002; Vodka et al., 2009). Několik environmentálních proměnných v naší práci signifikantně ovlivnilo studovaná společenstva, což ukazuje, že významná část úlovku se skládala z druhů s afinitou ke studovanému stanovišti a vagrantní druhy tvořily spíše menšinu ve studovaném společenstvu. Tyto výsledky korespondují s prací autorek Sverdrup-Thygeson & Birkemoe (2009), které zjistili, že úlovky v pastech silně korelují s jejich okolím.

Během posledních zhruba padesáti let se složení námi studovaných porostů výrazně změnilo, zejména vlivem změn v lesním hospodaření. Významné je především ukončení lesní pastvy a hrabání steliva, ke kterému došlo přibližně na konci 19. století, které spolu s výrazným nárůstem početnosti spárkaté zvěře a zvýšenou imisní zátěží zapříčinilo ústup jedle bělokoré ve studované oblasti (Vrška et al., 2009). Podle Pfeffera (1955) byli kůrovci, živící se jedlí, ve studované oblasti považováni za běžné. V naší práci jsme z nich zaznamenali druhy *Pityokteines curvidens* a *Cryphalus piceae*. Přestože jsou považováni za vážné škůdce porostů se zastoupením jedle bělokoré (Ząbecki, 1990; Serin et al., 2005), jejich abundance byly velmi nízké. Kůrovci, vyvíjející se na jedli, jsou nyní ve studované oblasti zaznamenáváni pouze ojediněle, což jsme potvrdili i v práci Procházka et al. (2014). Obnovení tradičních způsobů využití lesů (lesní pastva, hrabání steliva) a důsledná ochrana vybraných porostů před okusem spárkaté zvěře by mohly udržet zastoupení jedle a tak odvrátit výrazný pokles početnosti druhů na ní vázaných, ke kterému došlo v námi studovaných porostech s bezzásahovým režimem.

Shrnutí

Článek I:

Z výsledků naší práce je patrné, že nížinné lesy hostily výrazně bohatší společenstva saproxylických brouků, včetně ohrožených druhů, než horské lesy, což ukazuje jejich význam pro ochranu studované skupiny. Ukázalo se, že společenstva saproxylických brouků se liší jak mezi podrostem a korunami, tak i v rámci podrostu. Zjistili jsme rovněž, že podobnost studovaných společenstev podél vertikálního gradientu narůstá se vzrůstající výškou. Srovnání společenstev v podrostu a v korunách tak může poskytnout různé výsledky, závislé na studovaných výškách. Přestože se společenstva saproxylických brouků obou studovaných oblastí výrazně lišila, zastoupení potravních gild i vertikální stratifikace byly v obou oblastech překvapivě podobné.

Článek II:

V této práci jsme zjistili, že asociace jednotlivých druhů s určitým patrem porostu se může výrazně lišit od preferencí kůrovců obecně i od ostatních zástupců stejné potravní gildy. Ambrózioví kůrovci se na příklad objevovali především v podrostu, i když některé druhy dominovaly v korunovém patře. Žádný z 11 zjištěných indikátorových druhů nebyl asociován s výškou 0,4 m. Pro odchyt kůrovců v podrostu je vhodnější výška 1,2 m, jelikož zde létá výrazně více druhů kůrovců. Některé druhy byly asociovány s podrostem, jiné s patry kmenů a korun. Zároveň se společenstva kůrovců v podrostu jasně odlišovala od těch v patrech kmenů a korun. Odchyt kůrovců do nárazových pastí by tedy měl být prováděn v obou patrech. Pokud to není možné, doporučujeme umístit pasti do výšky 7 m, která byla v rámci naší studie druhově nejbohatší.

Článek III:

Naše výsledky z buko-jedlových porostů ukázaly, že porosty s množstvím tlejícího dřeva okolo $40 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1}$ hostily podobné počty jedinců a druhů běžných i ohrožených saproxylických brouků. Tlející dřevo o velkých průměrech a v posledním stupni rozkladu bylo významné pro populace ohrožených druhů, nicméně pro udržení celkové diverzity saproxylických druhů je důležitá diverzita tlejícího dřeva jak s ohledem na průměr, tak i na stupeň rozkladu. Pro některé druhy je významná rovněž přítomnost stojících souší.

Článek IV:

Nejvýznamnějšími environmentálními proměnnými, ovlivňujícími společenstva kůrovců a jejich predátorů, byly v naší práci přítomnost tlejícího dřeva nejmenšího průměru a přítomnost smrkového dřeva. Abundance kůrovců považovaných za škůdce byly nejvyšší v porostech s relativně nedávno zavedeným bezzásahovým režimem (8–16 let) a středním množstvím tlejícího dřeva. Počty kůrovců i jejich predátorů byly nejnižší v přírodních rezervacích založených před 25–63 lety a s největším množstvím tlejícího dřeva. Z dlouhodobého hlediska tedy bezzásahový management buko-jedlových lesů chráněných jako přírodní rezervace nepředstavuje riziko pro okolní produkční lesy.

Literatura

- Alinvi, O., Ball, J.P., Danell, K., Hjältén, J. & Pettersson, J.B. (2007) Sampling saproxylic beetle assemblages in dead wood logs: comparing window and eclector traps to traditional bark sieving and a refinement. *Journal of Insect Conservation*, **11**, 99–112.
- Audisio, P., Alonso Zarazaga, M., Slipinski, A., Nilsson, A., Jelínek, J., Taglianti, A., Turco, F., Otero, C., Canepari, C., Kral, D., Liberti, G., Sama, G., Nardi, G., Löbl, I., Horak, J., Kolibac, J., Háva, J., Sapiejewski, M., Jäch, M., Bologna, M., Biondi, M., Nikitsky, N., Mazzoldi, P., Zahradnik, P., Wegrzynowicz, P., Constantin, R., Gerstmeier, R., Zhantiev, R., Fattorini, S., Tomaszewska, W., Rücker, W., Vazquez-Albalade, X., Cassola, F., Angelini, F., Johnson, C., Schawaller, W., Regalin, R., Baviera, C., Rocchi, S., Cianferoni, F., Beenen, R., Schmitt, M., Sassi, D., Kippenberg, H., Zampetti, M., Trizzino, M., Chiari, S., Carpaneto, G., Sabatelli, S. & de Jong, Y. (2015) Fauna Europaea: Coleoptera 2 (excl. series Elateriformia, Scarabaeiformia, Staphyliniformia and superfamily Curculionoidea). *Biodiversity Data Journal* 3: e4750. <https://doi.org/10.3897/BDJ.3.e4750>.
- Bagar R. & Klimánek M. (1999) Vliv odběrů podzemní vody na pohyb hladiny podzemní vody v lužní oblasti jižní Moravy. Výzkumná zpráva, ÚHÚL Brno. 80 pp.
- Baselga, A. & Orme, C.D.L. (2012) Betapart: an R package for the study of beta diversity. *Methods in Ecology and Evolution*, **3**, 808–812.

- Baselga, A. (2013) Separating the two components of abundance-based dissimilarity: balanced changes in abundance vs. abundance gradients. *Methods in Ecology and Evolution*, **4**, 552–557.
- Basset, Y., Hammond, P.M., Barrios, H., Holloway, J.D. & Miller, S.E. (2003) Vertical stratification of arthropod assemblages. In: *Arthropods of Tropical Forests* (Basset, Y., Novotny, V., Miller, S.E. & Kitching, R.L. eds.). Cambridge University Press, pp 4–7.
- Basset, Y., Cizek, L., Cuénoud, P., Didham, R.K., Novotny, V., Ødegaard, F., et al. (2015) Arthropod distribution in atropical rainforest: Tackling a four dimensional puzzle. *PLOS One*. doi: 10.1371/journal.pone.0144110
- Bates, D., Maechler, M., Bolker, B. & Walker, S. (2015) Fitting linear mixed-effects models using lme4. *Journal of Statistical Software*, **67**, 1–48.
- Binot M, Bless R, Boye P, Gruttke H, Pretscher P (eds.) (1998) Rote Liste gefährdeter Tiere Deutschlands. Schriftenreihe für Landschaftspflege und Naturschutz 55. Bonn-Bad Godesberg.
- Birtele, D. & Hardersen, S. (2012) Analysis of vertical stratification of Syrphidae (Diptera) in an oak-hornbeam forest in northern Italy. *Ecological Research*, **27**, 755–763.
- Blasi, C., Marchetti, M., Chiavetta, U., Aleffi, M., Audisio, P., Azzella, M.M., Brunialti, G., Capotorti, G., Del Vico, E., Lattanzi, E., Persiani, A.M., Ravera, S., Tilia, A., Burrascano, S. (2010) Multi-taxon and forest structure sampling for identification of indicators and monitoring of old-growth forest. *Plant Biosystems*, **144** (1), 160–170.
- Brin, A., Brustel, H., Jactel, H. (2009) Species variables or environmental variables as indicators of forest biodiversity: a case study using saproxylic beetles in Maritime pine plantations. *Annales of Forest Science*, **66** (3), 306.
- Brin, A., Bouget, C., Brustel, H., Jactel, H. (2011) Diameter of downed woody debris does matter for saproxylic beetle assemblages in temperate oak and pine forests. *Journal of Insect Conservation*, **15** (5), 653–669.
- Bouget, C. (2005) Short-term effect of windstorm disturbance on saproxylic beetles in broadleaved temperate forests: Part I: Do environmental changes induce a gap effect? *Forest Ecology and Management*, **216**, 1–14.
- Bouget, C., Brustel, H., Noblecourt, T., (2008a) Sampling saproxylic beetles with window flight traps: methodological insights. *Revue d'Ecologie (Terre)* **10**, 21– 32.

- Bouget, C., Brustel, H. & Zagatti, P. (2008b) The French Information System on Saproxylic Beetle Ecology (FRISBEE): an ecological and taxonomical database to help with the assessment of forest conservation status. *La Terre et la Vie: Revue d'Ecologie*, **10**, 33–36.
- Bouget, C., Brin, A. & Brustel, H. (2011) Exploring the “last biotic frontier”: Are temperate forest canopies special for saproxylic beetles? *Forest Ecology and Management*, **261**, 211–220.
- Bouget, C., Larrieu, L., Parmain, G. & Nusillard, B. (2013) In search of the best local habitat drivers for saproxylic beetle diversity in temperate deciduous forests. *Biodiversity and Conservation*, **22**, 2111–2130.
- Brunet, J. & Isacson, G. (2009) Influence of snag characteristics on saproxylic beetle assemblages in a south Swedish beech forest. *Journal of Insect Conservation*, **13**, 515–528.
- Brustel, P.H. (2004) Coléoptères saproxyliques et valeur biologique des forêts françaises. *Colleciton dossiers forestiers*, **13**, 1–297.
- Budka, J. (2015) Coleoptera starých dubů na Pohansku. Univerzita Palackého v Olomouci, Přírodovědecká fakulta, 51 pp.
- Bussler, H. & Müller, J. (2004) Borkenkäferzönosen in wärmegetönten Eichenmischwäldern Nordbayerns – Bark beetle Communities in Oak-Mixed-Forests on Warm Stands in Northern Bavaria. *Forst und Holz*, **59** (4), 175–178.
- Byers, J.A. (2000) Wind-aided dispersal of simulated bark beetles flying through forests. *Ecological Modelling*, **125**, 231–243.
- Cálix, M., Alexander, K.N.A., Nieto, A., Dodelin, B., Soldati, F., Telnov, D., Vazquez-Albalade, X., Aleksandrowicz, O., Audisio, P., Istrate, P., Jansson, N., Legakis, A., Liberto, A., Makris, C., Merkl, O., Mugerwa Pettersson, R., Schlaghamersky, J., Bologna, M.A., Brustel, H., Buse, J., Novák, V. & Purchart, L. (2018) European Red List of Saproxylic Beetles. Brussels, Belgium: IUCN. Available at: <http://www.iucnredlist.org/initiatives/europe/publications>
- Colwell, R.K. (2013) EstimateS: Statistical estimation of species richness and shared species from samples. Version 9. 2013. User's Guide and application published at: <http://purl.oclc.org/estimates>

- Dahlberg, A. & Stokland, J.N. (2004) Vedlevande arters krav på substrat – sammanställning och analys av 3 600 arter. Skogsstyrelsen, Rapport 7. 84 pp. In Swedish with English summary.
- Dajoz, R. (2000) *Insects and Forests: The Role and Diversity of Insects in the Forest Environment*, pp. 680. Lavoisier, France.
- Dippel, C., Heidger, C., Nicolai, V. & Simon, M. (1997) The influence of four different predators on bark beetles in European forest ecosystems (Coleoptera: Scolytidae). *Entomologia Generalis*, **21**, 161–175.
- Dixon, W.N. & Payne, T.L. (1979) Sequence of Arrival and Spatial Distribution of Entomophagous and Associate Insects on Southern Pine Beetle-Infested Trees. Texas Agricultural Experiment Station Miscellaneous Publication 1432. College Station, Texas.
- Djupström, L.B., Perhans, K., Weslien, J., Schroeder, L.M., Gustafsson, L. & Wikberg, S. (2010) Co-variation of lichens, bryophytes, saproxylic beetles and dead wood in Swedish boreal forests. *Systematics and Biodiversity*, **8** (2), 247–256.
- Duelli, P., Obrist, M.K. & Fluckinger, P.F. (2002) Forest edges are biodiversity hotspots: also for Neuroptera. *Acta Zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae*, **48**, 75–87 (Suppl. 2).
- Dufřene, M. & Legendre, P. (1997) Species assemblages and indicator species: the need for a flexible asymmetrical approach. *Ecological Monographs*, **67**(3), 345–366.
- Eckelt, A., Müller, J., Bense, U., Brustel, H., Bußler, H., Chittaro, Y., Cizek, L., Frey, A., Holzer, E., Kadej, M., Kahlen, M., Köhler, F., Möller, G., Mühle, H., Sanchez, A., Schaffrath, U., Schmidl, J., Smolis, A., Szallies, A., Németh, T., Wurst, C., Thorn, S., Christensen, R.H.B. & Seibold, S. (2018) “Primeval forest relict beetles” of Central Europe - a set of 168 umbrella species for the protection of primeval forest remnants. *Journal of Insect Conservation*, **22**, 15–28.
- Edmonds, R.L. & Eglitis, A. (1989) The role of the Douglas-fir beetle and wood borers in the decomposition of and nutrient release from Douglas-fir logs. *Canadian Journal of Forest Research*, **19**, 853–859.
- Farkač, J., Král, D. & Škorpík, M. (2005) *Červený seznam ohrozených druhů České Republiky*. Bezobratlí. Praha, 611 pp.

- Floren, A. & Schmidl, J. (2008) Introduction: Canopy arthropod research in Europe. In: *Canopy Arthropod Research in Europe: Basic and applied studies from the high frontier* (Floren, A. & Schmidl, J. eds.). Bioform Entomology, pp 13–20.
- Floren, A., Mueller, T., Dittrich, M., Weiss, M. & Linsenmair, K.E. (2014) The influence of tree species, stratum and forest management on beetle assemblages responding to dead wood enrichment. *Forest Ecology and Management*, **323**, 57–64.
- Frazer, G.W., Canham, C.D. & Lertzman, K.P. (1999) Gap Light Analyzer (GLA), Version 2.0: Imaging software to extract canopy structure and gap light transmission indices from true-colour fisheye photographs, user's manual and program documentation, pp. 36. Simon Fraser University, Burnaby, British Columbia, and the Institute of Ecosystem Studies, USA.
- Gauss, R. (1954) Der Ameisenbunkäfer *Thanasimus (Clerus) formicarius* Latr. Als Borkenkäferfeind. In. Die Grosse Borkenkäferkalamität in Südwest-Deutschland 1944-51. G. Wellenstein (ed.). Ulm.
- Gärdenfors, U. (2010) *The 2010 Red List of Swedish Species*. Swedish Species Information Centre, Uppsala, Sweden.
- Gibb, H., Pettersson, R.B., Hjältén, J., Hilarzycznański, J., Ball, J.P., Johansson, T., Atlegrim, O. & Danell, K. (2006) Conservation-oriented forestry and early successional saproxylic beetles: Responses of functional groups to manipulated dead wood substrates. *Biological Conservation*, **129**, 437–450.
- Gossner, M.M. (2009) Light intensity affects spatial distribution of Heteroptera in deciduous forests. *European Journal of Entomology*, **106**, 241–252.
- Gossner, M.M., Floren, A., Weisser, W.W. & Linsenmair, K.E. (2013) Effect of dead wood enrichment in the canopy and on the forest floor on beetle guild composition. *Forest Ecology and Management*, **302**, 404–413.
- Grove, S.J., Meggs, J. & Goodwin, A. (2002) A review of biodiversity conservation issues relating to coarse woody debris management in the wet eucalypt production forests of Tasmania. Hobart, *Forestry Tasmania*, **22**, 1–72.
- Hardersen, S., Curletti, G., Leseigneur, L., Platia, G., Liberti, G., Leo, P., Cornacchia, P. & Gatti, E. (2014) Spatio-temporal analysis of beetles from the canopy and ground layer in an Italian lowland forest. *Bulletin of Insectology*, **67**(1), 87–97.

- Harrington, T.C. (2005) Ecology and evolution of mycophagous bark beetles and their fungal partners. *Ecological and Evolutionary Advances in Insect-Fungal Associations* (ed. By F.E. Vega and M. Blackwell), pp. 257–291. Oxford University Press, New York.
- Hedqvist, K.J. (1963) Die Feinde der Borkenkäfer in Schweden, 1. Erzwespen (Chalcidoidea) *Studia Forestalia Suecica*, **11**, 1–176.
- Hedqvist, K.J. (1998) Bark beetle enemies in Sweden 2. Braconidae (Hymenoptera). *Entomologica Scandinavica*, Supplement, **52**, 1–86.
- Hejda R., Farkač J. & Chobot K. (eds.). Červený seznam ohrožených druhů České republiky. Bezobratlí. *Příroda* **36**, 1–612.
- Hérard, F. & Mercadier, G. (1996) Natural enemies of *Tomicus piniperda* and *Ips acuminatus* (Col., Scolytidae) on *Pinus sylvestris* near Orléans, France: temporal occurrence and relative abundance, and notes on eight predatory species. *Entomophaga*, **41**, 183–210.
- Hintze-Podufal, C. & Druschke, A. (1988) Untersuchungen zur Besiedlungsdichte und Parasitierung des kleinen bunten Eschenbastkäfers *Leperisinus varius* (F.). *Mitteilungen der Schweizerischen Entomologischen Gesellschaft*, **61**, 241–45.
- Hirao, T., Murakami, M. & Kashizaki, A. (2009) Importance of the understory stratum to entomofaunal diversity in a temperate deciduous forest. *Ecological Research*, **24**, 263–272.
- Horák, J., Mertlík, J., Chobot, K. & Kubáň, V. (2009) Distribution of a rare saproxylic beetle *Cucujus haematodes* (Coleoptera: Cucujidae) in the Czech Republic with notes to occurrence in central Europe. *Klapalekiana*, **45**, 191–197.
- Horák, J. & Nakládal, O. (2009) Beetles associated with trees and predation between them: Part III – Annotated checklist of beetles with predation potential. Discussion paper. *Lesnícký časopis – Forestry Journal*, **55**(2): 181–193.
- Horák J, Zaitsev A, Vavrova E (2011) Ecological requirements of a rare saproxylic beetle *Cucujus haematodes*—the beetles stronghold on the edge of its distribution area. *Insect Conservation and Diversity*, **4**, 81–88.
- Hothorn, T., Bretz, F. & Westfall, P. (2008) Simultaneous inference in general parametric models. *Biometrical Journal*, **50**(3), 346–363.
- Hsieh, T.C., Ma, K.H. & Chao, A. (2016) iNEXT: iNterpolation and EXTrapolation for species diversity. R package version 2.0.12 URL: <http://chao.stat.nthu.edu.tw/blog/software-download/>.

- Hulcr, J., Beaver, R.A., Paranasakul, W., Dole, S.A. & Sonthichai, S. (2008) A comparison of bark and ambrosia beetle communities in two forest types in Northern Thailand (Coleoptera: Curculionidae: Scolytinae and Platypodinae). *Environmental Entomology*, **37**, 1461–1470.
- Hulcr, J., Black, A., Prior, K., Chen, C.Y. and Li, H.F. (2017) Studies of ambrosia beetles (Coleoptera: Curculionidae) in their native ranges help predict invasion impact. *Florida Entomologist*, **100**(2), 257–261.
- Chao, A. (1984) Non-parametric estimation of the number of classes in a population. *Scandinavian Journal of Statistics*, **11**, 265–270.
- Chao, A., Gotelli, N.J., Hsieh, T.C., Sander, E., Ma, K.H., Colwell, R.K., Ellison, A.M. (2014) Rarefaction and extrapolation with Hill numbers: a framework for sampling and estimation in species diversity studies. *Ecological Monographs*, **84**, 45–67.
- Chen, Y.C., Hwang, W.H., Chao, A. & Kuo, C.Y. (1995) Estimating the number of common species. Analysis of the number of common bird species in Ke-Yar Stream and Chung-Kang Stream. *Journal of the Chinese Statistical Association*, **33**, 373–393. (In Chinese with English abstract)
- Chumak, V., Obrist, M.K., Moretti, M. & Duelli, P. (2015) Arthropod diversity in pristine vs. managed beech forests in Transcarpathia (Western Ukraine). *Global Ecology and Conservation*, **3**, 72–82.
- Jacobs, J.M., Spence, J.R. & Langor, D.W. (2007) Influence of boreal forest succession and dead wood qualities on saproxylic beetles. *Agricultural and Forest Entomology*, **9**, 3–16
- Johansson, T., Gibb, H., Hjältén, J., Pettersson, R.B., Hilaszczański, J., Alinvi, O., Ball, J.P. & Danell, K. (2007) The effects of substrate manipulations and forest management on predators of saproxylic beetles. *Forest Ecology and Management*, **242**, 518–529.
- Jonášová, M. & Prach, K. (2004) Central-European mountain spruce (*Picea abies* (L.) Karst.) forests: regeneration of tree species after a bark beetle outbreak. *Ecological Engineering*, **23**, 15–27.
- Jonsell, M., Weslien, J. & Ehnström, B. (1998) Substrate requirements of red-listed saproxylic invertebrates in Sweden. *Biodiversity and Conservation*, **7**, 749–764.
- Jonsell, M. & Weslien, J. (2003) Felled or standing retained wood – it makes a difference for saproxylic beetles. *Forest Ecology and Management*, **175**, 425–435.

- Juutinen, A., Mönkkönen, M. & Sippola, A.-L., (2006) Cost-efficiency of decaying wood as a surrogate for overall species richness in boreal forests. *Conservation Biology*, **20** (1), 74–84.
- Kenis, M., Wermelinger, B. & Grégoire, J.-C. (2004) Research on parasitoids and predators of Scolytidae in living trees in Europe – a review. In: *Bark and Wood Boring Insects in Living Trees in Europe, A Synthesis* (Lieutier, F., Day, K.R., Battisti, A., Grégoire, J.-C. & Evans, H.F. eds.). Kluwer Academic Publishers, The Netherlands, pp. 475–498.
- Kindlmann, P., Matějka, K. & Doležal, P. (2012) *Lesy Šumavy, lýkožrout a ochrana přírody*. Karolinum, Praha. 326 pp.
- Kirby, P. (2001) *Habitat Management for Invertebrates: A Practical Handbook*. 2nd Edition. The Royal Society for the Protection of Birds, UK, pp. 150.
- Knížek, M. & Beaver, R. (2007) Taxonomy and systematics of bark and ambrosia beetles. In: *Bark and Wood Boring Insects in Living Trees in Europe, A Synthesis* (F. Lieutier, K.R. Day, A. Battisti, J.C. Grégoire & Evans, H.F. eds.). Springer, Dordrecht, Netherlands, pp. 41–54.
- Knížek, M. (2009) Faunistic records from Czech Republic – 272. Coleoptera: Curculionidae: Scolytinae. *Klapalekiana*, **45**, 22.
- Kolibáč, J., Majer, K. & Švihla, V. (2005) Beetles of the superfamily Cleroidea in the Czech and Slovak Republics and neighbouring areas, pp. 186, Clarion Production, Czech Republic.
- Kostanjsek, F., Sebek, P., Baranova, B., Seric Jelaska, L., Riedl, V., Cizek, L., Didham, R. & Müller, J. (2018) Size matters! Habitat preferences of the wrinkled bark beetle, *Rhysodes sulcatus*, the relict species of European primeval forests. *Insect Conservation and Diversity*. doi:10.1111/icad.12295
- Köhler, F. (2000) Totholzkäfer in Naturwaldzellen des nördlichen Rheinlands. LÖBF Schriftenreihe, Band 18, Recklinghausen, pp. 352.
- Kulakowski, D. (2016) Managing bark beetle outbreaks (*Ips typographus*, *Dendroctonus* spp.) in conservation areas in the 21st century. *Leśne Prace Badawcze / Forest Research Papers*, **77** (4), 352–357.
- Lachat, T., Wermelinger, B., Gossner, M.M., Bussler, H., Isacson, G. & Müller, J. (2012) Saproxylic beetles as indicator species for dead-wood amount and temperature in European beech forests. *Ecological Indicators*, **23**, 323–331.

- Lawton, J.H. & Jones, C.G. (1995) Linking species and ecosystems: organisms as ecosystem engineers. In: *Linking species and ecosystems* (Jones, C.G. & Lawton, J.H. eds.). Chapman & Hall, New York, pp 141–150.
- Leksono, A.S., Takada, K., Koji, S., Nakagoshi, N., Angraeni, T. & Nakamura, K. (2005) Vertical and seasonal distribution of flying beetles in a suburban temperate deciduous forest collected by water pan trap. *Insect Science*, **12**, 199–206.
- Leschen, R.A.B., Beutel, R.G. & Lawrence, J.F. (2010) Coleoptera, Beetles. In: *Handbook of Zoology, Arthropoda: Insecta* (Kristensen, N.P. & Beutel, R.G. eds.). De Gruyter, Berlin/New York.
- Lindelöw, A. & Schroeder, M. (2001) Spruce bark beetle, *Ips typographus* (L.), in Sweden: monitoring and risk assessment. *Journal of Forest Science*, **47**, 40–42.
- Maguire, D.Y., Robert, K., Brochu, K., Larrivière, M., Buddle, C.M. & Wheeler, T.A. (2014) Vertical stratification of beetles (Coleoptera) and flies (Diptera) in temperate forest canopies. *Environmental Entomology*, **43**, 9–17.
- Martikainen, P., Siitonen, J., Kaila, L., Punttila, P. & Rauh, J. (1999) Bark beetles (Coleoptera, Scolytidae) and associated beetle species in mature managed and old-growth boreal forests in southern Finland. *Forest Ecology and Management*, **116**, 233–245.
- Martikainen, P., Siitonen, J., Punttila, P., Kaila, L. & Rauh, J. (2000) Species richness of Coleoptera in mature managed and old-growth boreal forests in southern Finland. *Biological Conservation*, **94**, 199–209.
- Martikainen, P. (2001) Conservation of threatened saproxylic beetles: significance of retained aspen *Populus tremula* on clearcut areas. *Ecological Bulletins*, **49**, 205–18.
- Miklín, J. & Čížek, L. (2014) Erasing a European biodiversity hot-spot: open woodlands, veteran trees and mature forests succumb to forestry intensification, logging, and succession in a UNESCO Biosphere Reserve. *Journal for Nature Conservation*, **22**, 35–41.
- Miller, M.C. (1986) Survival of within-tree *Ips calligraphus* (Col.:Scolytidae): effect of insect associates. *Entomophaga*, **31**, 39–48.
- Mills, N.J. (1985) Some observations on the role of predation in the natural regulation of *Ips typographus* populations. *Zeitschrift für Angewandte Entomologie*, **99**, 209–215.

- Müller, J., Bussler, H., Gossner, M., Gruppe, A., Jarzabek-Müller, A., Preis, M. & Rettelbach, T. (2007) Forest edges in the mixed-montane zone of the Bavarian Forest National Park—hot spots of biodiversity. *Silva Gabreta*, **13**, 121–148.
- Müller, J., Bußler, H., Goßner, M., Rettelbach, T. & Duelli, P. (2008a) The European spruce bark beetle *Ips typographus* in a national park: from pest to keystone species. *Biodiversity and Conservation*, **17**, 2979–3001.
- Müller, J., Bußler, H. & Kneib, T. (2008b). Saproxylic beetle assemblages related to silvicultural management intensity and stand structures in a beech forest in Southern Germany. *Journal of Insect Conservation*, **12**, 107–124.
- Müller, J. & Bütler, R. (2010) A review of habitat thresholds for dead wood: a baseline for management recommendations. *European Journal of Forest Research*, **129**, 981 – 992.
- Müller, J., Brustel, H., Brin, A., Bussler, H., Bouget, C., Obermaier, E., Heidinger, I.M.M., Lachat, T., Förster, B., Horak, J., Procházka, J., Köhler, F., Larrieu, L., Bense, U., Isacson, G., Zapponi, L. & Gossner, M.M. (2015) Increasing temperature may compensate for lower amounts of dead wood in driving richness of saproxylic beetles. *Ecography*, **38** (5), 499–509.
- Nicolai, V. (1995) The impact of *Medetera dendrobaena* Kowarz (Dipt. Dolichopodidae) on bark beetles. *Journal of Applied Entomology*, **119**, 161–166.
- Nilssen, A.C. (1984) Long-range aerial dispersal of bark beetles and bark weevils (Coleoptera, Scolytidae and Curculionidae) in northern Finland. *Annales Zoologici Fennici*, **50**, 37–42.
- Nilsson, S.G., Niklason, M., Hedin, J., Aronsson, G., Gutowski, J.M., Linder, P., Ljungberg, H., Mikusinski, G. & Ranius, T. (2002) Densities of large living and dead trees in old-growth temperate and boreal forests. *Forest Ecology and Management*, **161**, 189-204.
- Nuorteva, M. (1957) Zur Kenntnis der parasitischen Hymenopteren der Borkenkäfer Finnlands. *Annales Entomologici Fennici*, **23**, 118-21.
- Otvos, I.S. & Stark, R.W. (1985) Arthropod food of some forest-inhabiting birds. *Canadian Entomologist*, **117**, 971-90.
- Økland, B. 1996: A comparison of three methods of trapping saproxylic beetles. *European Journal of Entomology*, **93**, 195-209.

- Økland, B., Bakke, A., Hågvar, S. & Kvamme, T. (1996) What factors influence the diversity of saproxylic beetles? A multiscaled study from a spruce forest in southern Norway. *Biodiversity and Conservation*, **5**, 75–100.
- Paillet, Y., Berges, L., Hjalten, J., Odor, P., Avon, C., Bernhardt-Römermann, M., Bijlsma, R.-J., de Bruyn, L., Fuhr, M., Grandin, U., Kanka, R., Lundin, L., Luque, S., Magura, T., Matesanz, S., Meszaro, I., Sebastia, M.-T., Schmidt, W., Standovar, T., Tothmeresz, B., Uotila, A., Valladares, V., Vellak, K. & Virtanen, R. (2010) Biodiversity differences between managed and unmanaged forests: meta-analysis of species richness in Europe. *Conservation Biology*, **24**, 101–112.
- Parmain, G., Bouget, C., Müller, J., Horak, J., Gossner, M.M., Lachat, T. & Isacson, G. (2015) Can rove beetles (Staphylinidae) be excluded in studies focusing on saproxylic beetles in central European beech forests? *Bulletin of Entomological Research*, **105**, 101–109.
- Peltonen, M. & Heliövaara, K. (1998) Incidence of *Xylechinus pilosus* and *Cryphalus saltuarius* (Scolytidae) in forest-clearcut edges. *Forest Ecology and Management*, **103**, 141–147.
- Pfeffer, A. (1955) Kůrovci – Scolytoidea [Bark beetles – Scolytoidea]. Fauna ČSR [Fauna of the Czechoslovak Republic], vol. 6., pp. 324. Academia, Czech Republic.
- Pinheiro, J., Bates, D., DebRoy, S., Sarkar, D. & R Core Team (2015) nlme: Linear and Nonlinear Mixed Effects Models. R package version 3.1-120 [online 3 December 2016] URL: <http://CRAN.R-project.org/package=nlme>
- Procházka, J., Schlaghamerský, J. & Knížek, M. (2014) Bark beetles (Coleoptera: Curculionidae: Scolytinae) in beech-fir forests of the Beskydy protected landscape area, Czech Republic. *Zprávy lesnického výzkumu*, **59**, 126–132.
- Procházka, J., Cizek, L. & Schlaghamerský, J. (2018) Vertical stratification of scolytine beetles in temperate forests. *Insect Conservation and Diversity*, in press, doi: 10.1111/icad.12301.
- Podlaski R, Borkowski A (2009) Method for estimating density of *Cryphalus piceae* (Ratz.) brood galleries using a regression model. *J Appl Entomol* 133: 402–409.
- R Core Team (2014) R: *A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.

- Ranius, T. (2006) Measuring the dispersal of saproxylic insects: a key characteristic for their conservation. *Population Ecology*, **48**, 177-188
- Reding, M., Oliver, J., Schultz, P. & Ranger, C. (2010) Monitoring flight activity of ambrosia beetles in ornamental nurseries with ethanol-baited traps: influence of trap height on captures. *Journal of Environmental Horticulture*, **28**, 85–90.
- Roberts, D.W. (2012) labdsv: ordination and multivariate analysis for ecology, R Package Version 1.5–0.
- Roling, M.P. & Kearby, W.H. (1975) Seasonal flight and vertical distribution of Scolytidae attracted to ethanol in an oak-hickory forest in Missouri. *The Canadian Entomologist*, **107**, 1315–1320.
- Rozkošný, R. & Vaňhara, J. (1996) Terrestrial Invertebrates of the Pálava Biosphere Reserve of UNESCO III. *Folia Facultatis Scientiarum Naturalium Universitatis Masarykianae Brunensis, Biologia*, **94** (ed. by R. Rozkošný and J. Vaňhara). Masaryk University Brno, Brno, Czech Republic, 224 pp.
- Safranyik, L., Linton, D.A. & Shor, T.L. (2000) Temporal and vertical distribution of bark beetles (Coleoptera: Scolytidae) captured in barrier traps at baited and unbaited lodgepole pines the year following attack by the mountain pine beetle. *The Canadian Entomologist*, **132**, 799–810.
- Samuelsson, J., Gustafsson, L. & Ingelög, T. (1994) *Dying and Dead Trees: A Review of Their Importance for Biodiversity*. Uppsala, Swedish Threatened Species Unit, Sweden, 109 pp.
- Sauvard, D. (2004) General biology of bark beetles. In: *Bark and wood boring insects in living trees in Europe, a synthesis* (Lieutier, F., Day, K.R., Battisti, A., Grégoire, J.-C. & Evans, H.F. eds.). Springer, Dordrecht, Netherlands, pp. 63–88.
- Sebek, P., Barnouin, T., Brin, A., Brustel, H., Dufreñe, M., Gosselin, F. et al. (2012) A test for assessment of saproxylic beetle biodiversity using subsets of “monitoring species”. *Ecological Indicators*, **20**, 304–315.
- Seibold, S., Brandl, R., Buse, J., Hothorn, T., Schmidl, J., Thorn, S. & Müller, J. (2015) Association of extinction risk of saproxylic beetles with ecological degradation of forests in Europe. *Conservation Biology*, **29**, 382–390.

- Seibold, S., Hagge, J., Müller, J., Gruppe, A., Brandl, R., Bässler, C., & Thorn, S. (2018) Experiments with dead wood reveal the importance of dead branches in the canopy for saproxylic beetle conservation. *Forest Ecology and Management*, **409**, 564–570.
- Serin, M., Erdem, M., Yüksel, B. & Akbulut, S. (2005) Determination of the life cycle of effective bark beetles at Bolu and Aladağ Fir (*Abies bornmülleriana* Mattf.) stands and their possible preventive measurements. *Technical Bulletin*, **12**, 1–84.
- Schiermeier, Q. (2016) Polish scientists protest over plan to log in Białowieża Forest. *Nature*, **530**, 393.
- Schiermeier, Q. (2016) Polish scientists protest over plan to log in Białowieża Forest. *Nature*, **530**, 393.
- Schimitschek, E. (1931) Forstentomologische Untersuchungen aus dem Gebiete von Lunz. I. Standortsklima und Kleinklima in ihren Beziehungen zum Entwicklungsablauf und zur Mortalität von Insekten. *Zeitschrift für Angewandte Entomologie*, **18**, 460-91.
- Schimitschek, E. (1969) Grundzüge der Waldhygiene [Principles of Forest Hygiene], pp. 167. Paul Parey, Hamburg and Berlin.
- Schlaghamerský, J. (2000) The saproxylic beetles (Coleoptera) and ants (Formicidae) of Central European hardwood floodplain forests. *Folia Facultatis Scientiarum Naturalium Universitatis Masarykianae Brunensis, Biologia*. **103** (ed. by J. Vaňhara), Masaryk University Brno, Brno, Czech Republic, 205 pp.
- Schlyter, F. & Lundgren, U. (1993) Distribution of a bark beetle and its predator within and outside old growth forest reserves: no increase of hazard near reserves. *Scandinavian Journal of Forest Research*, **8**, 246–256.
- Schmidl, J. & Bussler, H. (2004) Ökologische Gilden xylobionter Käfer Deutschlands und ihr Einsatz in der landschaftsökologischen Praxis—ein Bearbeitungsstandard. *Naturschutz und Landschaftsplanung*, **36**, 202–218
- Schmidl, J. & Büche, B. (2011) *Die Rote Liste der Käfer Deutschlands. Rote Liste gefährdeter Tiere, Pflanzen und Pilze Deutschlands Band 4*. Bundesamt für Naturschutz, Bad Godesberg, Germany.
- Schowalter, T.D., Coulson, R.N. & Crossley, D.A. (1981) Role of southern pine beetle and fire in maintenance of structure and function of the southeastern coniferous forest. *Environmental Entomology*, **10**, 821–825.
- Schroeder, L.M., Weslien, J. (1994) Interactions between the phloem-feeding species *Tomicus piniperda* (Col.: Scolytidae) and *Acanthocinus aedilis* (Col.: Cerambycidae),

- and the predator *Thanasimus formicarius* (Col.: Cleridae) with special reference to brood production. *Entomophaga*, **39**, 149–157.
- Schroeder, L.M. (1999a) Prolonged development time of the bark beetle predator *Thanasimus formicarius* (Col.: Cleridae) in relation to its prey species *Tomicus piniperda* and *Ips typographus* (L.). *Agricultural and Forest Entomology*, **1**, 127–135.
- Schroeder, L.M. (1999b) Populations levels and flight phenology of bark beetle predators in stands with and without previous infestations of the bark beetle *Tomicus piniperda*. *Forest Ecology and Management*, **123**, 31–40.
- Schroeder, B., Buddle, C.M. & Saint-Germain, M. (2009) Activity of flying beetles (Coleoptera) at two heights in canopy gaps and intact forests in a hardwood forest in Quebec. *Canadian Entomologist*, **141** (5), 515–520.
- Siitonen, J. (1994) Decaying wood and saproxylic Coleoptera in two old spruce forests: a comparison based on two sampling methods. *Annales Zoologici Fennici*, **31**, 89–95.
- Siitonen, J., Martikainen, P., Punttila, P. & Rauh, J. (2000) Coarse woody debris and stand characteristics in mature managed and old-growth boreal mesic forests in southern Finland. *Forest Ecology and Management*, **128**, 211–225.
- Simberloff, D. (1998) Flagships, umbrellas, and keystones: is single-species management passe' in the landscape era? *Biological Conservation*, **83**, 247–257.
- Similä, M., Kouki, J. & Martikainen, P. (2003) Saproxylic beetles in managed and seminatural Scots pine forests: quality of dead wood matters. *Forest Ecology and Management*, **174**, 365–381.
- Similä, M., Kouki, J., Mönkkönen, M., Sippola, A.-L. & Huhta, E. (2006) Co-variation and indicators of species diversity: Can richness of forest-dwelling species be predicted in northern boreal forests? *Ecological Indicators*, **6**, 686–700.
- Speight, M.C.D. (1989) Saproxylic Invertebrates and their Conservation. Council of Europe, pp. 79. Nature and Environment Series 42, France.
- Stokland, J. N. & Meyke, E. (2008) The saproxylic database: an emerging overview of the biological diversity in dead wood. *La Terre et la Vie: Revue d'Ecologie*, **63**, 29–40.
- Stokland, J., Siitonen, J. & Jonsson, B.G. (2012) *Biodiversity in Dead Wood*. Cambridge University Press, Cambridge, 509 pp.

- Su, J.C. & Woods, S.A. (2001) Importance of sampling along a vertical gradient to compare the insect fauna in managed forests. *Environmental Entomology*, **30**, 400–408.
- Sverdrup-Thygeson A, Birkemoe T (2009) What window traps can tell us: Effect of placement, forest openness and beetle reproduction in retention trees. *Journal of Insect Conservation*, **13**, 183–191.
- Szujecki, A. (1987) *Ecology of Forest Insects*. Państwowe Wydawnictwo Naukowe, Warszawa, Poland, pp. 601.
- Škorpík M, Křivan V, Kraus Z (2011) Faunistics of jewel-beetles (Coleoptera: Buprestidae) of the Znojmo region, notes to their distribution, biology and protection. *Thayensia*, **8**, 109–291.
- Tanabe, S. (2002) Between-forest variation in vertical stratification of drosophilid populations. *Ecological Entomology*, **27**, 720–731.
- Ter Braak, C.J.F & Šmilauer, P. (2012) *Canoco reference manual and user's guide: software for ordination, version 5.0*. Microcomputer Power. Ithaca, USA, 496 pp.
- Toivanen, T., Liikanen, V. & Kotiaho, J.S. (2009) Effects of forest restoration treatments on the abundance of bark beetles in Norway spruce forests of southern Finland. *Forest Ecology and Management*, **257**, 117–125.
- Tomalak, M., Welch, H.E. & Galloway, T.D. (1989) Nematode parasites of bark beetles (Scolytidae) in southern Manitoba, with descriptions of three new species of *Sulphuretylenchus* Rühm (Nematoda: Allantonematidae). *Canadian Journal of Zoology*, **67**, 2497 - 2505.
- Tykarski, P. (2006) Beetles associated with scolytids (Coleoptera, Scolytidae) and the elevation gradient: Diversity and dynamics of the community in the Tatra National Park, Poland. *Forest Ecology and Management*, **225**, 146–159.
- Ulyshen, M.D. & Hanula, J.L. (2009) Habitat associations of saproxylic beetles in the southeastern United States: A comparison of forest types, tree species and wood postures. *Forest Ecology and Management*, **257**, 653–664.
- Ulyshen, M.D., Soon, V. & Hanula, J.L. (2010) On the vertical distribution of bees in a temperate deciduous forest. *Insect Conservation and Diversity*, **3**, 222–228.
- Ulyshen, M.D. (2011) Arthropod vertical stratification in temperate deciduous forests, implications for conservation-oriented management. *Forest Ecology and Management*, **261**, 1479–1489.

- Ulyshen, M.D., Barrington, W.T., Hoebeke, E.R. & Herms, D.A. (2012) Vertically stratified ash-limb beetle fauna in northern Ohio. *Psyche*, **2012**, 1–5.
- Ulyshen, M.D. & Sheehan, T.N. (2017) Trap height considerations for detecting two economically important forest beetle guilds in southeastern US forests. *Journal of Pest Science*, **62**, 1–13.
- Vance, C.C., Kirby, K.R., Malcolm, J.R. & Smith, S.M. (2003) Community composition of longhorned beetles (Coleoptera: Cerambycidae) in the canopy and understorey of sugar maple and white pine stands in south-central Ontario. *Environmental Entomology*, **32**, 1066–1074.
- Väisänen, R.A., Biström, O. & Heliövaara, K. (1993) Sub-cortical Coleoptera in dead pines and spruces: is primeval species composition maintained in managed forests? *Biodiversity and Conservation*, **3**, 95–113.
- Vodka, S. & Cizek, L. (2013) The effects of edge-interior and understorey-canopy gradients on the distribution of saproxylic beetles in a temperate lowland forest. *Forest Ecology and Management*, **304**, 33–41.
- Vrška, T., Hort, L., Adam, D., Odehnalová, P., Král, K. & Horal, D. (2006) *Developmental Dynamics of Virgin Forest Reserves in the Czech Republic. Volume II, Floodplain Forests – Cahnov-Soutok, Ranšpurk, Jiřina*. Academia, Praha, Czech Republic, 214 pp.
- Vrška, T., Adam, D., Hort, L., Kolář, T. & Janík, D. (2009) European beech (*Fagus sylvatica* L.) and silver fir (*Abies alba* Mill.) rotation in the Carpathians – a developmental cycle or a linear trend induced by man? *Forest Ecology and Management*, **258**, 347–356.
- Wegensteiner R., Wermelinger B. & Herrmann M., (2015) Natural enemies of bark beetles: predators, parasitoids, pathogens, and nematodes, pp. 247-304. In: *Bark beetles: biology and ecology of native and invasive species*. (Vega F.E. & Hofstetter R.W. eds). Elsevier, Oxford, UK.
- Weiss, M., Procházka, J., Schlaghamerský, J. & Cizek, L. (2016) Fine-Scale vertical stratification and guild composition of saproxylic beetles in lowland and montane forests: Similar patterns despite low faunal overlap. *PLoS ONE*, **11**(3): e0149506.
- Weissmannová, H. (2004) Ostravsko [Ostrava region]. *Chráněná území ČR, svazek X [Protected areas of the Czech Republic, volume X]* (ed. by P. Mackovčín and M. Sedláček), 454 pp. AOPK ČR, EkoCentrum, Brno, Praha, Czech Republic.

- Wermelinger, B., Duelli, P., Obrist, M.K. (2002) Dynamics of saproxylic beetles (Coleoptera) in windthrow areas in alpine spruce forest. *Forest Snow and Landscape Research*, **77**, 133–148.
- Wermelinger, B. (2004) Ecology and management of the spruce bark beetle *Ips typographus* - a review of recent research. *Forest Ecology and Management*, **202**, 67–82.
- Wermelinger, B., Flückiger, P.F., Obrist, P.K. & Duelli, P. (2007) Horizontal and vertical distribution of saproxylic beetles (Col., Buprestidae, Cerambycidae, Scolytinae) across sections of forest edges. *Journal of Applied Entomology*, **131**, 104–114.
- Weslien, J. & Regnander, J. (1992) The influence of natural enemies on brood production in *Ips typographus* (Col. Scolytidae) with special reference to egg-laying and predation by *Thanasimus formicarius* (Col.: Cleridae). *Entomophaga*, **37**, 333–342.
- Weslien, J., Djupström, L.B., Schroeder, M. & Widenfalk, O. (2012) Long-term priority effects among insects and fungi colonizing decaying wood. *Journal of Animal Ecology*, **80**, 1155–1162.
- Ząbecki, W. (1990) Reakcje kambio—i ksylofagicznych owadów na imisje przemysłowe w drzewostanach jodłowych Ojcowskiego Parku Narodowego [Reaction of cambio- and xylophagous insects to industrial emissions in fir stands of Ojcow National Park]. *Prądnik*, **1**, 167–174 (in Polish).

Článek I

Weiss, M., Procházka, J., Schlaghamerský, J. & Cizek, L. (2016) **Fine-Scale vertical stratification and guild composition of saproxylic beetles in lowland and montane forests: Similar patterns despite low faunal overlap.** *PLoS ONE*, 11(3): e0149506.

Fine-Scale Vertical Stratification and Guild Composition of Saproxylic Beetles in Lowland and Montane Forests: Similar Patterns despite Low Faunal Overlap

Authors: Matthias Weiss^{1,2*}, Jiří Procházka³, Jiří Schlaghamerský³, Lukas Cizek^{1,2}

1 Biology Centre CAS, Institute of Entomology, České Budějovice, Czech Republic

2 University of South Bohemia, Faculty of Science, Branišovská 31, 370 05, České Budějovice, Czech Republic

3 Masaryk University, Faculty of Science, Department of Botany and Zoology, Kotlářská 2, 611 37, Brno, Czech Republic

* mattweiss@t-online.de

Abstract

Objective

The finer scale patterns of arthropod vertical stratification in forests are rarely studied and poorly understood. Further, there are no studies investigating whether and how altitude affects arthropod vertical stratification in temperate forests. We therefore investigated the fine-scale vertical stratification of diversity and guild structure of saproxylic beetles in temperate lowland and montane forests and compared the resulting patterns between the two habitats.

Methods

The beetles were sampled with flight intercept traps arranged into vertical transects (sampling heights 0.4, 1.2, 7, 14, and 21 m). A triplet of such transects was installed in each of the five sites in the lowland and in the mountains; 75 traps were used in each forest type.

Results

381 species were collected in the lowlands and 236 species in the mountains. Only 105 species (21%) were found at both habitats; in the montane forest as well as in the lowlands, the species richness peaked at 1.2 m, and the change in assemblage composition was most rapid near the ground. The assemblages clearly differed between the understorey (0.4 m, 1.2 m) and the canopy (7 m, 14 m, 21 m) and between the two sampling heights within the understorey, but less within the canopy. The stratification was better pronounced in the lowland, where canopy assemblages were richer than those near the forest floor (0.4 m). In the mountains the samples from 14 and 21 m were more species poor than those from the lower heights. The guild structure was similar in both habitats.

Conclusions

The main patterns of vertical stratification and guild composition were strikingly similar between the montane and the lowland forest despite the low overlap of their faunas. The assemblages of saproxylic beetles were most stratified near ground. The comparisons of species richness between canopy and understorey may thus give contrasting results depending on the exact sampling height in the understorey.

Introduction

Understanding the patterns of distribution of organisms on various scales is one of the fundamental questions of current ecology. It is also essential for biodiversity conservation, forestry and agriculture. Altitude is among the most prominent factors influencing the distribution of organisms due to its effect on abiotic factors such as climate [1] and soil conditions [2,3]. Distinct turnover in community composition thus often occurs along altitudinal gradients [4,5,6]. In arthropod communities, species richness mostly decreases with elevation [7,8]; it may, however, also increase or exhibit a mid-elevation peak [9,10].

Forests are three-dimensional habitats where organisms are also distributed along the vertical gradient between forest floor and tree tops [11]. Depending on the type of forest and taxa studied, the vertical gradient in stratification of arthropod assemblages might be imperceptible, or it may result in a clear stratification between sampling heights [12,13,14,15,16]. The stratification patterns also change with latitude as stratification is more

pronounced in tropical forests than in temperate ones, probably due to the higher complexity of the vertical structure of tropical forests [11]. However, the effect of other geographical factors, such as elevation above sea level on the patterns of arthropod vertical stratification, has never been studied.

Insects associated with the wood of dead or live trees (i.e. saproxylic insects), especially beetles, constitute a substantial portion of forest biodiversity. Owing to their ability to weaken or kill trees and start the decomposition process, many beetles are considered essential components of forest dynamics in the natural forest and serious pests in production forests [17,18]. The recent decrease in the amount of dead wood and old trees in forests has caused serious decline of numerous species [19,20]. Saproxylic beetles are thus intensively studied due to their status as pests or target species of nature conservation [21,22,23]. They also serve as model organisms for identifying sustainable forest management practices [19,24,25].

Despite numerous studies on the ecology of saproxylic beetles, very little is known about their response to altitude. One study [26] reported a decrease in species richness of bark beetles and their associates with altitude, while another [27] reported shifts in community composition of bark beetles between lowland and montane forests. Patterns of diversity and guild structure between lowland and montane forests thus remain largely unknown for the group.

Although the distribution of saproxylic beetles along the vertical gradient in temperate forests has received much attention, a number of issues remain to be solved. Saproxylic beetles are generally considered more abundant and diverse in the understorey of temperate forests, they show a clear vertical stratification and the canopy fauna is not a simple subset of the understorey fauna [28,29,14,30,31,32]. Although several authors [33,11] emphasised the importance of sampling insects along genuine vertical transects, most studies on the vertical distribution of saproxylic beetles have compared two sampling heights only (*cf.* [31]). Limited numbers, or a lack of replicates, limit the information value of studies investigating stratification on a finer scale [33,13,14]. One particular study [16] used an experimental design that was practically identical to ours (see Method section) but studied the entire arthropod community. As such, we still lack authoritative information on the distribution patterns of saproxylic beetles along genuine vertical gradients in temperate forests.

To address the above issues, we sampled saproxylic beetles along a fine-scale vertical gradient in temperate montane and lowland forests. We investigated patterns of assemblage composition, diversity, and feeding guild distribution along a vertical gradient in lowland and montane forests and compare their patterns between the two habitats. Specifically, we aimed to answer the following questions: (i) Is there a difference in the overall diversity and/or guild structure of the beetle assemblages between montane and lowland forests? (ii) Do the patterns of vertical stratification differ between montane and lowland forests? (iii) Is the change in composition of beetle assemblages between understorey and canopy gradual or rather sudden? (iv) How are the feeding guilds distributed among the sampling heights and are the distribution patterns identical in both forest types?

Methods

Study sites

The sampling was performed in one lowland area and one mountain range in the Czech Republic. Both forest areas are characterized by diverse and near-to-natural tree species composition with a high volume of dead wood, many veteran trees and a rich, nearly complete saproxylic fauna. The lowland part of the study was conducted in alluvial woodlands along the lower Dyje (Thaya) and Morava (March) rivers in southern Moravia (48°37' - 53' N, 16°36' - 17°05' E; 150–153 m a.s.l., mean annual temperature 9°C, average annual precipitation 524 mm). The terrain was flat, the prevailing trees were pedunculate oak (*Quercus robur*), narrowleaf ash (*Fraxinus angustifolia*), hornbeam (*Carpinus betulus*), field maple (*Acer campestre*), interspersed with limes (*Tilia cordata*, *T. platyphyllos*), European white elm (*Ulmus laevis*), poplars (*Populus alba*, *P. nigra*), and black alder (*Alnus glutinosa*). Historically, the forests were managed as coppice with standards or pasture woodland. These practices were abandoned 60–150 years ago [34]. Sampling was conducted in reserves and stands that had escaped the intensification of forestry, but nevertheless turned from oak-dominated sparse woodland to closed-canopy forest dominated by shade-tolerant species [35,36]. Five sites within the four largest remaining fragments of such stands in the area were included in the study (see below & Fig 1). The entire area is a regional biodiversity hotspot and important refuge of saproxylic fauna [36,37]. For an impression of the forest structure at the sampling sites see Fig 2.

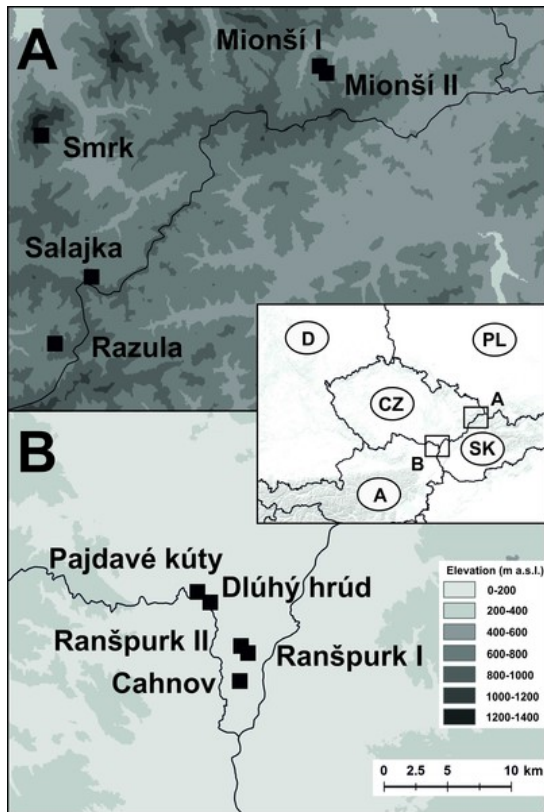


Fig 1. Location of the study areas in Central Europe and positions of sampling sites in the A) mountain forest and the B) lowland floodplain forest.



Fig 2. Photo of the sampling sites Mionší (top) in the montane forest and Ranšpurk in the lowland forest (below).

The montane part of the study was conducted in the Moravian-Silesian Beskids (Beskydy)—a mountain range belonging to the Western Carpathians, situated in north-eastern Moravia, Czech Republic (49°10'–39' N, 17°59'–18°44' E, mean annual temperature 7°C, average annual precipitation 816 mm). The sampling sites had an elevational range of 715–1035 m a.s.l. (mean 814 m). Sampling was performed in reserves, historically partly managed as pasture forests, that have been left unmanaged for several decades [38]. The forest stands at the sites were dominated by European beech (*Fagus sylvatica*), interspersed with silver fir (*Abies alba*), Norway spruce (*Picea abies*), sycamore maple (*Acer pseudoplatanus*), European ash (*Fraxinus excelsior*) and Scotch elm (*Ulmus glabra*). The reserves are among the most important refuges of montane saproxylic biodiversity in the Czech Republic [39,40]. Five sites within four reserves were selected to match the situation in the lowland area (Fig 1). For an impression of the forest structure at the sampling sites see Fig 2.

The research in the lowland sites was conducted under the permit 8375/04-620/1377/04 issued by the Ministry of Environment of the Czech Republic. At the montane sites, the research was conducted under the exemption included in the Resolution of the Government of the Czech Republic No. 302. The research was performed on state owned land. The above permits grant access to the protected areas involved in the research, and allowed for sampling of insect species explicitly protected under national law.

Sampling design and technique

The sampling design was identical in the lowlands and the mountains. Five sampling sites were selected in each of the two study areas (Fig 1). At each sampling site, three vertical transects were installed. Each vertical transect consisted of five traps exposed at 0.4, 1.2, 7, 14, and 21 meters above the ground (height at the middle of the interception panels). Hereafter the first two of these trap heights will be referred to as “understorey” and the other three as “canopy”. A total of 150 unbaited flight intercept traps were used, with 75 traps in lowland and 75 traps in montane forest. Sampling was carried out in 2007 in the lowland and in 2008 in the mountains. Due to the difference in the length of the vegetation season, traps at the lowland sites were operated from the end of March (after ceasing of inundation) until the end of September, whereas traps at the montane sites were operated from the end of April (ceasing of snow cover) until the end of September. The sampling thus covered virtually the whole period of beetle activity in both sampling areas.

In the lowland, vertical transects were installed at four sites, including Ranšpurk (two triplets, 48°40'42.946"N, 16°56'55.018"E and 48°40'40.446"N, 16°56'47.875"E), Cahnov (48°39'20.132"N, 16°56'26.013"E), Dlůhý hrúd (48°42'44.484"N, 16°54'15.171"E), and Pajdové Kúty (48°43'4.638"N, 16°53'35.404"E). In the mountains, vertical transects were installed at four sites, including Mionší (two triplets, 49°32'15.947"N, 18°39'34.435"E and 49°32'4.330"N, 18°39'37.149"E), Salajka (49°24'8.243"N, 18°25'6.036"E), Razula (49°21'38.648"N, 18°22'43.441"E), and Smrk (49°29'38.484"N, 18°22'16.705"E).

The distance between the study areas was 150 km. The distances between transects within individual triplets (sites) was between 45 and 314 m (mean 103 m).

The flight intercept traps used were of the cross vane type (the two perpendicular transparent plastic panes were 50 cm high and 25 cm wide) with a roof, and a funnel connected to a collecting bottle with preservative (saturated salt solution with a drop of detergent

to eliminate surface tension). The traps were emptied fortnightly. Relative cover of tree crowns (%) above the trap transect was recorded by a camera with fish-eye lens (16 mm focal length) and analysed using the software GapLightAnalyzer [41].

Beetles (Coleoptera) associated with dead wood (i.e. saproxylic and xylophagous ones) were used as the model group in order to avoid contamination of the dataset by species not associated with woodland habitats. All trapped beetle individuals were sorted and identified to family level; saproxylic groups were identified to species level. Species identity was revised by experienced specialists. Staphylinidae were omitted from the dataset due to difficulties with their identification. This is a common approach, unlikely to affect our results [42,43]. Every saproxylic species was assigned to a feeding guild as either mycetophagous, xylophagous, zoophagous, or saprophagous based on the most authoritative information available [44]. All species in any way associated with fungi were considered as mycetophagous. Species were classified as threatened according to the Red List of threatened species in the Czech Republic Invertebrates [45]. Furthermore, species were classified as “primeval forest” species (stenotopic, and dispersal-limited species with close association to high quality forests habitats) according to [46]. The data are deposited in Dryad, a publicly accessible digital repository: <http://dx.doi.org/10.5061/dryad.39k32>

Data Analysis

Species richness and distribution.

For the purpose of the following analyses the data collected fortnightly were pooled per trap across the sampling period. To compare the overall species richness between mountains and lowland as well as among the sampled heights, the expected numbers of species with confidence intervals were computed using sample-based rarefaction using EstimateS 9.1.0 [47]. These analyses were conducted with the whole species data set for all samples of the two forest areas (N = 75) and for the individual sampling heights (N = 15). The total number of species was estimated using the classic Chao1 richness estimator with 100 runs for each of the two sampling areas [48]. Furthermore, the number of shared species between the pooled samples from each of the two elevations was estimated using the Chao shared species estimator [49].

Multivariate analyses.

The relations among sample composition and explanatory variables were investigated using Redundancy Analysis (RDA), a linearly constrained ordination method that relates the species composition of samples to external predictors. RDA was chosen as a Detrended Correspondence Analysis conducted in a pre-analysis showed a gradient length of less than 3.0 SD units [50]. Separate ordinations were computed for the lowland and montane datasets. Trap height acted as the explanatory variable while sampling plot and canopy openness (as a surrogate for insolation) acted as covariables. All species with five or more individuals in the respective dataset were included in the analyses. Axes were tested with a Monte Carlo permutation test with 499 permutations. The same ordination was also used to carry out a variation partitioning analysis for the montane and lowland datasets. Sampling plot, trap height, and canopy openness were selected as explanatory variables in this analysis. Ordinations were carried out using Canoco 5 [51]. Traps represented samples characterised by captures of beetle species, and explanatory variables. The species abundance data acting as the response variable was log-transformed and centred by species. Trap height acted as a categorical variable. For constructing the ordination diagram scaling was focused on inter-sample distances and species scores were divided by standard deviations.

Dissimilarity patterns.

Similarity between assemblages of the five sampling heights in terms of species composition was analysed by computing a Sorensen distance measure on all possible height pairings. For this purpose the data of each sampling height in a given elevation were pooled and then turned into presence-absence-data. Furthermore a measure of partitioning of the dissimilarity between sampling heights into its two components was applied: Dissimilarity reflects two phenomena—species turnover and nestedness. The first stands for replacement of species by others while the latter reflects species loss. Biotas with a smaller number of species that are only subsets of biotas at richer sites are considered nested [52]. To quantify the rate of change in assemblage composition along the vertical gradient, the Sorensen dissimilarity was standardised per 1 m of vertical distance between traps by dividing the values of dissimilarity between assemblages from two sampling heights by vertical distance (in m) between them. The Sorensen index (β_{sor}), the Simpson dissimilarity index (β_{sim}) describing spatial turnover and the nestedness-resultant dissimilarity (β_{nes}) were computed with the *betapart* package [53] in R [54]. Species with less than five individuals were omitted from the analysis.

Feeding guilds.

Species indicator values (IndVal) quantify the fidelity and specificity of species to groups of sites [55]. These values were computed for the montane and lowland assemblages to identify beetle species characteristic for the individual trap heights, using the *labdsv* package [56] in R [54]. Only species with five and more individuals were used for computing the IndVal and only those with an IndVal above 0.15 were selected as characteristic. A goodness-of-fit test was performed to test whether the characteristic species were evenly distributed across the heights. This test was applied to each of the four feeding guilds as well as to the sum of all characteristic species. Furthermore, a Chi-Square Test of probabilities was computed for each feeding guild to test if its distribution across the heights was identical with the distribution of all characteristic species, other guilds at the same elevation, or the same guild in the other elevation. The same test was also performed to test if the distribution of feeding guilds was different between the two elevations when all species were taken into account. The p-value was computed using a Monte Carlo simulation with 999 replicates, and Bonferroni correction was applied.

Results

Species richness and distribution

A total of 16,368 individuals of 512 saproxylic beetle species were caught (see species list in S1 Table). 7,429 beetle specimens were caught in the lowlands and 8,939 in the mountains. However, with 381 species trapped in the lowland and 236 in the mountains, the assemblage of the former was substantially richer. Only 105 species (21% of total species richness) were collected at both elevations; the number of shared species was estimated to be 169 (30%) using the Chao shared species estimator. The total number of species was estimated to be 463 (95% CI 428–519) in the lowlands and 319 (95% CI 276–380) in the mountains using the Chao1 species richness estimator. Of the species trapped in the lowland, 94 (25%) were red-listed and 67 (18%) were classified as “primeval forest” species; whereas of those trapped in the mountains, 32 (14%) were red-listed and 17 (7%) classified as “primeval forest” species.

The number of species collected at a particular height was lower in the mountains for each of the sampled heights, and the difference in species richness was lowest near the ground and highest in the upper sampling heights. In both areas species richness peaked at 1.2 m. In the lowland, the assemblage at 0.4 m was the poorest, and there were no major differences

in species richness among the three sampled heights in the canopy (7, 14, and 21 m; Fig 3). In the mountains, the higher canopy heights (14 and 21 m) were the poorest. There were more species collected at 0.4 and 7 m heights than higher in the canopy, but less than at 1.2 m height.

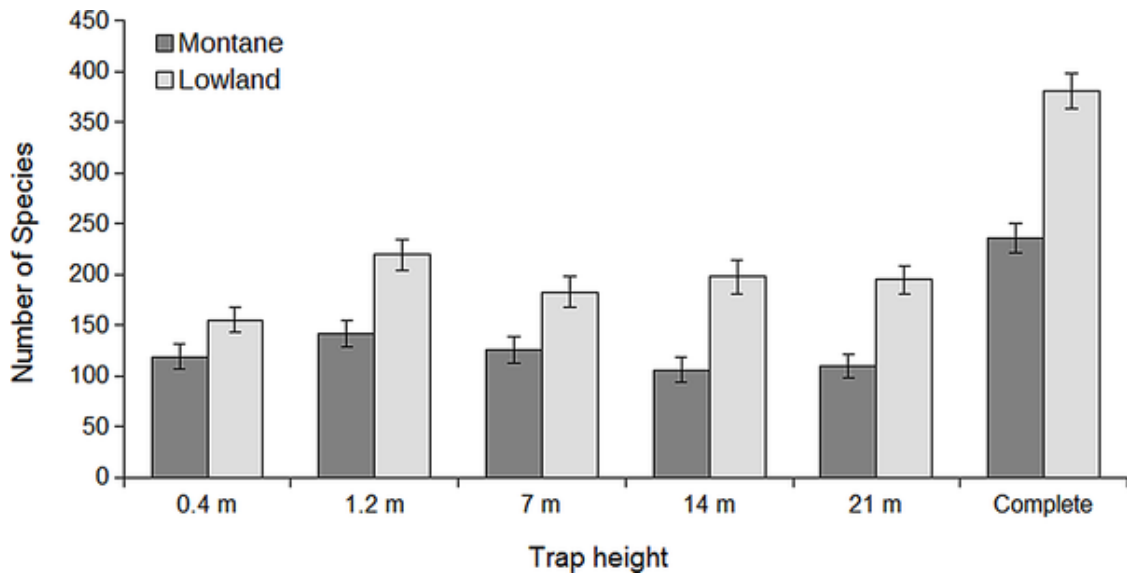


Fig 3. Species richness at the different height levels. Number of species (with 95% CI) of saproxylic beetles along the vertical gradient and overall species richness in the montane and lowland temperate forests as computed by sample-based rarefaction.

Multivariate analyses

The Redundancy Analysis of the montane dataset revealed a clear difference between the species composition of the two understorey heights (0.4 and 1.2 m), as well as between the understorey and canopy heights, whereas the distinctions between the three canopy heights were minimal (eigenvalue 1st axis = 0.1513, eigenvalue 2nd axis = 0.0478; $F = 15.5$, $p < 0.01$) (Fig 4A). The same analysis of the lowland dataset (eigenvalue 1st axis = 0.2036, eigenvalue 2nd axis = 0.0448; $F = 20.4$, $p < 0.01$) yielded a very similar pattern (Fig 4B).

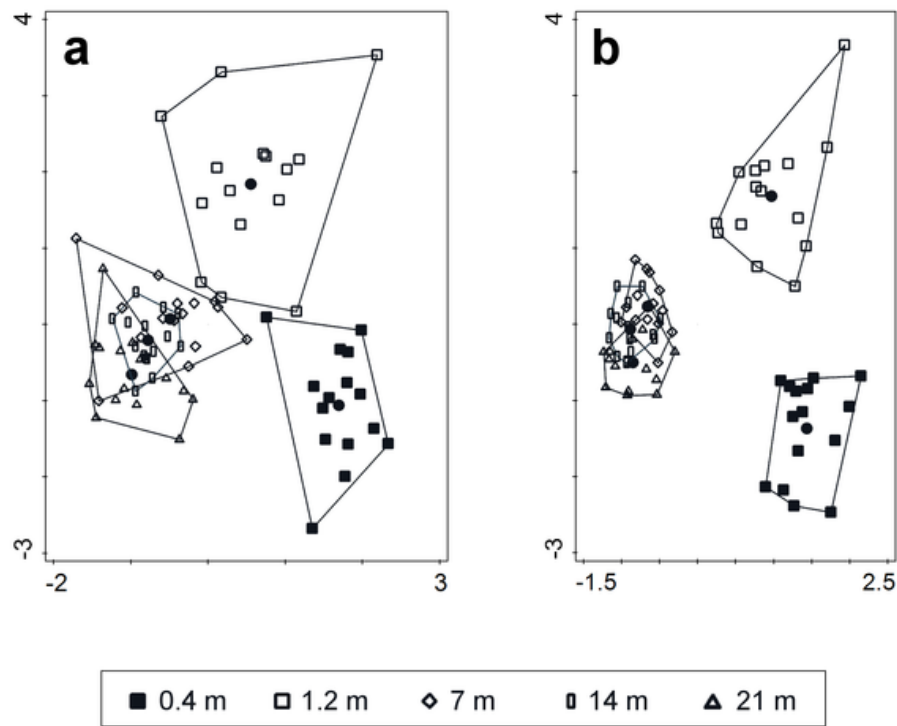


Fig 4. Redundancy Analysis ordination diagram of saproxylic beetle assemblages. The pooled assemblages from individual traps in the montane (a) and lowland (b) forests acted as samples (depicted), trap height acted as the explanatory variable and site and openness acted as covariables. The samples from the understorey (0.4 m, 1.2 m) are clearly separated from the canopy samples (7 m, 14 m, 21 m) along the 1st axis in both the montane (eigenvalue 1st axis = 0.1533) and the lowland datasets (eigenvalue 1st axis = 0.2162). The samples of the two understorey heights are separated along the 2nd axis in the mountains (eigenvalue 2nd axis = 0.0474) and lowlands (eigenvalue 2nd axis = 0.0505).

Variation partitioning showed that trap height accounted for 25.3% of the total variation (73.9% of the variation explained by all combined variables) in the lowland and for 19.6% (55.2% of explained variation) in the mountains, while the study site explained 7.3% (21.4% of explained variation) and 14% (39.5% of explained variation) in the lowland and in the mountains, respectively. Canopy openness explained < 2% of total variation (< 5% of explained variation) in both datasets. The three environmental variables and their combinations altogether explained 34.2% of the total variation in the lowlands and 35.5% in the mountains (Table 1). The permutation test on all ordination axes gave significant results for both montane ($F = 6.1, p < 0.01$) and lowland ($F = 5.8, p < 0.01$) data.

Table 1. Effect of environmental variables on composition of saproxylic beetle assemblages sampled along a vertical gradient in montane and lowland temperate forests. Computed by variation

partitioning of Redundancy Analysis to show the amounts of variation explained by individual variables and their combinations.

Environmental Variables	Montane		Lowland	
	% of Explained Variation	% of Total Variation	% of Explained Variation	% of Total Variation
Study Site	39.5	14	21.4	7.3
Trap Height	55.2	19.6	73.9	25.3
% Canopy Openness	4.8	1.7	2	0.7
Study Site + Trap Height	- 4.4	- 1.6	- 3.9	- 1.3
Trap Height + % Canopy Openness	- 1.2	- 0.4	0	0
% Canopy Openness + Study Site	6.4	2.3	7.3	2.5
Study Site + Trap Height + % Canopy Openness	- 0.3	- 0.1	- 0.6	- 0.2
	100	35.5	100	34.2

doi:10.1371/journal.pone.0149506.t001

Species dissimilarity patterns

The Sorensen dissimilarity of beetle assemblages generally increased with the vertical distance between sampling heights in both datasets. It was, however, higher when comparing assemblages between canopy (7–21 m) and understorey (0.4–1.2 m) than within these layers regardless of the vertical distance (Fig 5A). The rate of change in beetle assemblage composition was highest near the ground and rapidly decreased with height in both elevations. The pattern was nearly identical for both elevations. When comparing assemblages of particular heights, the dissimilarity was always higher in the lowland than in the mountains (Fig 5B).

The amount of dissimilarity attributed to nestedness was generally low; it was mostly higher in the mountains than in the lowland. In the latter, the nestedness was highest for the two understorey assemblages, and then mostly decreased with the vertical distance between the respective heights. In the mountains, the nestedness was mostly high among the three canopy heights, while the differences in species composition between the two understorey heights were almost completely attributed to species turnover (Table 2).

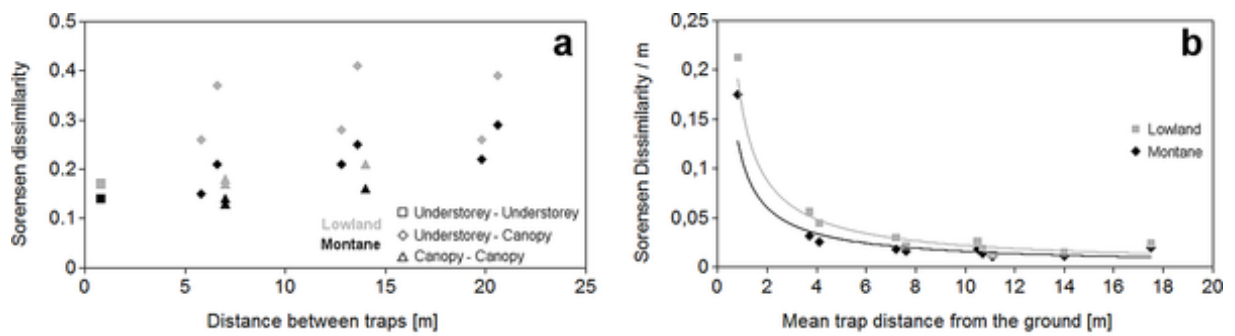


Fig 5. Dissimilarity of saproxylic beetle assemblages along a vertical forest gradient.

(a) In both the lowland and montane forests Sorensen dissimilarity within the understorey (0.4 and 1.2 m heights above ground) and within the canopy (7, 14 and 21 m heights), was always lower than between samples from the two forest vertical strata. (b) The rate of change in assemblage composition decreased with distance from the ground along the vertical gradient. To standardize the Sorensen dissimilarity per 1 m of vertical distance between traps, the values of dissimilarity between assemblages from two trap heights were divided by vertical distance (in m) between them. These values are plotted against the mean height of the compared traps.

Table 2. Results of Dissimilarity Partitioning showing what portion of the Sorensen Dissimilarity (β_{SOR}) is accounted for by turnover (β_{SIM}) and nestedness (β_{NES}) for comparison of the beetle assemblages of all strata in montane (bold) and lowland (normal) forest. The dissimilarity was generally higher in the lowland and could mostly be attributed to turnover in both areas.

	0.4 m	1.2 m	7 m	14 m	21 m
0.4 m		$\beta_{SOR} = 0.17$	$\beta_{SOR} = 0.37$	$\beta_{SOR} = 0.41$	$\beta_{SOR} = 0.39$
		$\beta_{SIM} = 0.04$ (23%)	$\beta_{SIM} = 0.31$ (84%)	$\beta_{SIM} = 0.35$ (85%)	$\beta_{SIM} = 0.32$ (82%)
		$\beta_{NES} = 0.13$ (77%)	$\beta_{NES} = 0.06$ (16%)	$\beta_{NES} = 0.06$ (15%)	$\beta_{NES} = 0.07$ (18%)
1.2 m	$\beta_{SOR} = 0.14$		$\beta_{SOR} = 0.26$	$\beta_{SOR} = 0.28$	$\beta_{SOR} = 0.26$
	$\beta_{SIM} = 0.11$ (79%)		$\beta_{SIM} = 0.22$ (85%)	$\beta_{SIM} = 0.24$ (86%)	$\beta_{SIM} = 0.23$ (88%)
	$\beta_{NES} = 0.03$ (21%)		$\beta_{NES} = 0.04$ (15%)	$\beta_{NES} = 0.04$ (14%)	$\beta_{NES} = 0.03$ (12%)
7 m	$\beta_{SOR} = 0.21$	$\beta_{SOR} = 0.15$		$\beta_{SOR} = 0.18$	$\beta_{SOR} = 0.21$
	$\beta_{SIM} = 0.19$ (90%)	$\beta_{SIM} = 0.13$ (87%)		$\beta_{SIM} = 0.17$ (94%)	$\beta_{SIM} = 0.20$ (95%)
	$\beta_{NES} = 0.02$ (10%)	$\beta_{NES} = 0.02$ (13%)		$\beta_{NES} = 0.01$ (6%)	$\beta_{NES} = 0.01$ (5%)
14 m	$\beta_{SOR} = 0.25$	$\beta_{SOR} = 0.21$	$\beta_{SOR} = 0.13$		$\beta_{SOR} = 0.17$
	$\beta_{SIM} = 0.23$ (92%)	$\beta_{SIM} = 0.16$ (76%)	$\beta_{SIM} = 0.09$ (69%)		$\beta_{SIM} = 0.16$ (94%)
	$\beta_{NES} = 0.02$ (8%)	$\beta_{NES} = 0.05$ (24%)	$\beta_{NES} = 0.04$ (31%)		$\beta_{NES} = 0.01$ (6%)
21 m	$\beta_{SOR} = 0.29$	$\beta_{SOR} = 0.22$	$\beta_{SOR} = 0.16$	$\beta_{SOR} = 0.14$	
	$\beta_{SIM} = 0.25$ (86%)	$\beta_{SIM} = 0.15$ (68%)	$\beta_{SIM} = 0.10$ (60%)	$\beta_{SIM} = 0.12$ (86%)	
	$\beta_{NES} = 0.04$ (14%)	$\beta_{NES} = 0.07$ (32%)	$\beta_{NES} = 0.06$ (40%)	$\beta_{NES} = 0.02$ (14%)	

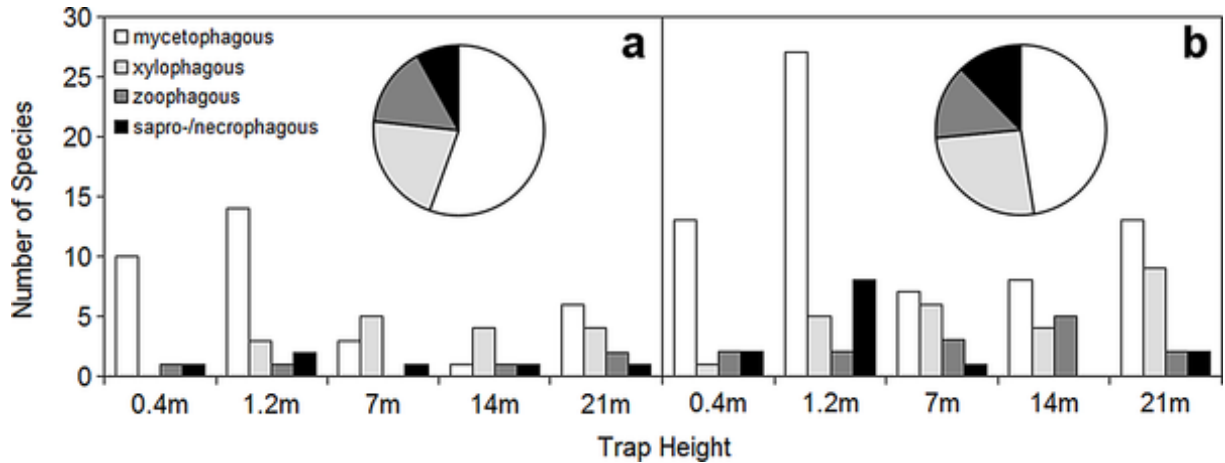
doi:10.1371/journal.pone.0149506.t002

Feeding guilds

Of the height-characteristic species identified by IndVal in the mountains, most of the mycetophages were associated with the understorey (0.4 & 1.2 m), whereas the xylophages were mostly associated with the canopy (7, 14 & 21 m). In the lowland the mycetophages were associated with the understorey, but also with the canopy at 21 m. The xylophages peaked at 21 m, followed by 7 m (see Fig 6). The goodness-of-fit test on all the characteristic species showed that in the mountains only the mycetophages were significantly unevenly distributed among the sampled heights ($\chi^2 = 16.294$, $p < 0.01$), while the result for all characteristic species was marginally insignificant ($\chi^2 = 8.098$, $p = 0.086$). The Chi-Square Test of probabilities showed that in the mountains the distribution of xylophages differed from that of all the characteristic species ($\chi^2 = 9.712$, $p < 0.05$) and that of the mycetophages ($\chi^2 = 63.523$, $p < 0.01$). The distribution of the mycetophages also differed from that of the predators ($\chi^2 = 14.162$, $p < 0.01$). In the lowland, neither all the characteristic species ($\chi^2 = 19.25$, $p < 0.001$) nor the mycetophages ($\chi^2 = 18.765$, $p < 0.001$) and saprophages ($\chi^2 = 15.076$, $p < 0.01$) were evenly distributed among the sampled heights. The distribution of the mycetophages differed from that of the xylophages ($\chi^2 = 63.523$, $p < 0.01$) and the predators ($\chi^2 = 47.836$, $p < 0.01$). Likewise, the distribution of the saprophages differed from that of the xylophages ($\chi^2 = 20.482$, $p < 0.01$) and the predators ($\chi^2 = 26.128$, $p < 0.01$). Furthermore, the distributions of the xylophages and predators differed marginally ($\chi^2 = 13.472$, $p < 0.05$).

None of the guilds, however, showed a significantly different distribution between the mountain and lowland forest. The overall distribution of feeding guilds differed only marginally ($\chi^2 = 8.979$, $p < 0.05$) between the two sampling areas. The overall representation of the feeding guilds was rather similar between mountains and lowland: In both areas mycetophages made up the largest share of beetle species. The share of predators was roughly the same in both elevations, while that of xylophages and saprophages was slightly higher in the lowlands.

Fig 6. Guild structure of saproxylic beetle assemblages in montane (a) and lowland (b) temperate forests (pie charts), and along a vertical gradient in both forest types (barplots). The overall guild structure includes all recorded species. The barplots depict guild identity of species identified by indicator value analysis as characteristic for the given sampling height.



Discussion

Study outcome and limitations

Our results bring novel information on diversity and guild structure of saproxylic beetle assemblages along fine-scale vertical gradient in temperate lowland and montane forests. Sampling only two forest areas partly limits the validity of our observations. On the other hand, both of the sampling areas are diversity hot-spots of saproxylic fauna and refuges of the last populations of many highly endangered saproxylic species in the wider region [39,40,36]. Their fauna is thus representative of the habitat. It would be difficult to find other suitable lowland sites due to the high human pressure on lowland forests of Central Europe [57]; inclusion of impoverished sites would lead rather to underestimation of lowland diversity than to more precise results. Further, the higher amount of variability explained by the sampling site in the mountains (reflecting the distances among and the wider altitudinal range of the sites) shows that the sampling covered higher habitat diversity in the mountains, thus potentially leading rather to overestimation than underestimation of beetle diversity there.

The sampling sites spread over many square kilometres within each sampling area, the sampled areas are representative of habitat types common in Europe and elsewhere, but biologically as diverse as possible. The sampling was intensive and its design followed an identical protocol in both sampling areas. We therefore believe the resulting data are comparable and the results are relevant to the wider region.

Diversity and conservation value of lowland and montane assemblages

The lowland forest accommodated substantially (61%) more species of saproxylic beetles than the montane forest. The turnover of saproxylic beetles between lowland and mountains was substantial, as only about 21% of all sampled species were estimated to occur at both elevations. The lowlands thus hosted a much larger share of species present also in the mountains, than vice versa. Further, the lowland hosted a substantially higher portion of red-listed [45] and “primeval forest” species [46].

Although mountains are an important refuge, our results underline the high importance of lowland forests for conservation of saproxylic biodiversity. Although based on the sampling of only two forest areas (*see above*), our results are fully in line with the findings of other studies (e.g. [58]) and clearly indicate that the conservation of saproxylic beetles in Europe would benefit from focusing more on lowlands. This is, however, not meant to downplay the value of the montane habitats for the preservation of saproxylic beetles since both forests hosted rather distinct communities.

Saproxylic beetle diversity along the vertical gradient

In both study areas the saproxylic beetle fauna displayed clear signs of stratification along the vertical gradient. There were considerable differences in the assemblage composition between the heights sampled in the canopy (7, 14, 21 m) and the understorey (0.4, 1.2 m). This is in accordance with other studies reporting stratification of saproxylic beetles between canopy and understorey of temperate forests (e.g. [14,30,31,59,32]).

Our results also show differences within both the canopy and the understorey strata. While the differences, as shown by the multivariate analysis, among the three heights sampled in the canopy were rather small, the differences between the two heights sampled in the understorey were substantial at both elevations. The dissimilarity was nearly identical between the two sampling heights in the understorey (0.8 m vertical distance) as among the three sampling heights within the canopy (vertical distance 7 and 14 m). It was also higher

when comparing samples between understorey and canopy than within them. In comparison to dissimilarity measures, the multivariate analyses showed even more difference between the two understorey heights. This is, most likely, owing to the fact that the former is based on species presence/absence data, while the latter accounts also for abundances.

We may thus conclude that there is neither a sudden change in assemblage composition along the vertical gradient, nor is there a clear boundary between understorey and canopy in the sampled forests. The rate of change in assemblage composition, however, rapidly decreases with the distance from the ground. The high diversity of dead wood microhabitats and generally high availability of dead wood close to the ground in combination with the rapid change of microclimate near the forest floor are likely the reasons for the observed pattern. Their effects on beetle assemblages are gradually fading somewhere between 1.2 and 7 m above ground in the habitats studied here. This indicates that despite a gradual change, the transition between canopy and understorey occurs somewhere between these two heights in a temperate forest. The high diversity at the 1.2 m height could, perhaps, be partly explained by the overlap between canopy and understorey fauna. Since predation pressure is high on the ground [60] and herbs and shrubs are concentrated near the ground, the 1.2 m height level might also represent a relatively enemy-free and obstacle-free space frequented even by species exploiting resources found below this height [27].

Although we found high accordance in vertical stratification of saproxylic beetles between the two elevations, there were also notable differences. Firstly, the multivariate analyses as well as the dissimilarity partitioning indicated that the beetle assemblages were more stratified in the lowland. Secondly, the patterns of species richness along the vertical gradient differed between the two elevations. While the number of species declined with height in the canopy of the montane forest, there was no difference among the three sampled heights in the canopy of lowland forest, and the data even suggested an opposite pattern. All of this might be explained by the more complex vertical structure of the lowland forest, which shows more specific tree layers and therefore a higher variability of habitats [61]. In the same way, the stronger vertical stratification in tropical forests in comparison temperate forests has been attributed to their more complex vertical structure [11]. Further, the lowest height was the poorest in the lowland, but not in the mountains. The denser undergrowth and the occasional floods at the lowland sites might be responsible for the low beetle numbers at the lowest sampling height.

Many studies concerning vertical stratification are focused on the question of whether the canopy is richer than understorey, or vice versa. Our results from the lowland demonstrate that the outcome of such comparisons may give contrasting results depending on the exact height sampled in the understorey. This, together with the effect of local environmental conditions on vertical stratification of insects [62,14,63,59] offers another explanation for the inconsistent and often contrasting outcomes of studies dealing with vertical stratification of insects in forests (cf. [64,65,66,31]).

We did not sample the upper canopy, thus missing a potentially important part of the stratum. However, the similarity of the assemblages across the three canopy heights sampled in this study, together with the results of [14], makes it unlikely that the addition of another sampling height in the canopy would have caused a substantial change of the study outcome. The documented within-strata differences are highly similar to the results of a study of comparable design, that showed a significant decrease of species similarity along their vertical gradient. This illustrates that sampling on a finer scale is indeed crucial for a better understanding of insect vertical distribution in forests [11]. Our results show that the knowledge of vertical stratification would benefit from finer sampling of those parts of the vertical forest gradient where the change of abiotic factors is most pronounced, i.e. near the ground and, possibly, also in the upper canopy.

Distribution of feeding guilds

Despite the differences in species richness and assemblage composition, guild structure was surprisingly similar between lowland and mountains. The largest share of assemblages consisted of the mycetophages, followed by the xylophages and the zoophages. The saprophages constituted the lowest share in both elevations. The main difference was the higher share of xylophages in the lowland compared to the mountains. This is explainable by the fact that lowlands are generally warmer and drier. The climate thus likely favours the xylophages and allows them to exploit a larger share of the available resource [67]. The cooler and more humid montane climate is likely to favour wood-decaying fungi, as also suggested by the higher diversity of fungal communities found at higher elevations [68,2,3]. This is also supported by higher diversity of fungi-associated beetles in moist forests [69].

The distribution of feeding guilds along the vertical gradient was mostly similar between lowland and mountains. Mycetophages were mostly concentrated in the understorey, probably owing to the fact that higher humidity near the ground provides better conditions for fungi

[70,32]. While there were almost no fungi feeders characteristic of the canopy in the montane forest, such species showed a notable presence in the lowland. Predators did not show a clear preference for any specific height or stratum, a finding similar to the results a recent study [32]. The saprophages were concentrated in the understory in the lowland but not in the montane forest. Despite the above-mentioned differences the patterns of the guild stratification are rather similar in the two forest types. The lack of a clear trend in guilds of lower species richness (predators and saprophages) may reflect an insufficient amount of indicator species rather than reality.

Conclusions

We conclude that temperate lowland forests hosts a substantially more diverse and threatened saproxylic beetle fauna than montane forests. Therefore, while conservation efforts should concern both types of habitats, the attention on lowland forests must be increased to preserve saproxylic species richness in Central Europe. Saproxylic beetles are stratified not only between the understory and the canopy of temperate forests, but also within the understory. The rate of change of the beetle community along vertical gradients decreases with distance from the ground. The comparisons of beetle richness between canopy and understory may thus give contrasting results depending on the exact height sampled in the latter. Despite the fact that species composition differed substantially between montane and lowland forests, most patterns of feeding guild representation and vertical distribution were rather similar in the two forest types.

Acknowledgments

We would like to thank Jon Cooter, Luboš Dembický, Milada Holecová, Jan Horák, Josef Jelínek, Miloš Knížek, Vítězslav Kubáň, Pavel Průdek, Tomáš Sitek, Vladimír Švihla (†), Jiří Vávra, and Petr Zahradník, for assistance with material identification or sorting, and David Hauck, Stanislav Němejc, Petr Bejdák, Lukáš Bureš, Jan Čížek, Petr Čechovský jr., and Lenka Petráková for help with trap installation and operation. The editor and two anonymous reviewers helped to substantially improve the manuscript. The Ministry of the Environment of the Czech Republic, and the Forests of the Czech Republic, a state enterprise, permitted us to work in the forests under their direction. The study and its authors were funded from the Grant Agency of the Czech Academy of Sciences (grant No. KJB600960705), Grant Agency of the University of South Bohemia (04-168/2013/P), the Czech Science Foundation (P504/12/1952), the Ministry of Education, Youth and Sports of the Czech Republic (Research Plan MSM 0021622416) and the project Biodiversity of Forest Ecosystems (CZ.1.07/2.3.00/20.0064) cofinanced by the European Social Fund and the state budget of the Czech Republic.

References

1. Rahbek C. The elevational gradient of species richness: a uniform pattern? *Ecography*. 1995; 18: 200–205.
2. Meng H, Li K, Nie M, Wan J, Quan Z, Fang C, et al. Responses of bacterial and fungal communities to an elevation gradient in a subtropical montane forest of China. *Appl Microbiol Biot*. 2013; 97: 2219–2230.
3. Geml J, Pastor N, Fernandez L, Pacheco S, Semenova TA, Becerra AG, et al. Large-scale fungal diversity assessment in the Andean Yungas forests reveals strong community turnover along an altitudinal gradient. *Mol Ecol*. 2014; 23: 2452–2472. pmid:24762095
4. Jung J, Kim S, Lee S, Park C, Park J, Lee J. Community structure of ground beetles (Coleoptera: Carabidae) along an altitudinal gradient on Mt. Sobaeksan, Korea. *J Asia-Pacific Entomol*. 2012; 15: 487–494.
5. Wu J, Pan H, Yang S, Niu X. Tree species and elevation influence the assemblage composition of saproxylic beetles in subtropical forest of east China. *Forest Ecol Manag*. 2013; 292: 29–38.

6. Zou Y, Sang W, Zhou H, Huang L, Axmacher JC. Altitudinal diversity patterns of ground beetles (Coleoptera: Carabidae) in the forests of Changbai Mountain, Northeast China. *Insect Conserv Diver.* 2014; 7: 161–171.
7. Robertson HG. Comparison of leaf litter ant communities in woodlands, lowland forests and montane forests of north-eastern Tanzania. *Biodivers Conserv.* 2002; 11: 1637–1652.
8. Escobar F, Halffter G, Arellano L. From forest to pasture: an elevation of the influence of environment and biogeography on the structure of dung beetle (Sarabaeinae) assemblages along three altitudinal gradients in the Neotropical region. *Ecography.* 2007; 30: 192–208.
9. Davis ALV, Scholtz CH, Chown SL. Species turnover, community boundaries and biogeographical composition of dung beetle assemblages across an altitudinal gradient in South Africa. *J Biogeogr.* 1999; 26: 1039–1055.
10. Yu X, Lü L, Luo T, Zhou H. Elevational gradient in species richness pattern of epigeaic beetles and underlying mechanisms at east slope of Balang mountain in southwestern China. *PLOS One.* 2013; 8(7), e69177. pmid:23874906
11. Basset Y, Hammond PM, Barrios H, Holloway JD, Miller SE. Vertical stratification of arthropod assemblages. In: Basset Y, Novotny V, Miller SE, Kitching RL, editors. *Arthropods of Tropical Forests.* Cambridge University Press; 2003. pp 4–7
12. Tanabe S. Between-forest variation in vertical stratification of drosophilid populations. *Ecol Entomol.* 2002; 27: 720–731.
13. Leksono AS, Takada K, Shinsaku K, Nobukazu N, Anggraeni T, Nakamura K. Vertical and seasonal distribution of flying beetles in a suburban deciduous temperate forest collected by water pan traps. *Insect Sci.* 2005; 12: 199–206.
14. Wermelinger B, Flückiger PF, Obrist MK, Duelli P. Horizontal and vertical distribution of saproxylic beetles (Col., Buprestidae, Cerambycidae, Scolytinae) across sections of forest edges. *J Appl Entomol.* 2007; 131(2): 104–114.
15. Maguire DY, Robert K, Brochu K, Larrivé M, Buddle CM, Wheeler TA. Vertical stratification of beetles (Coleoptera) and flies (Diptera) in temperate forest canopies. *Environ Entomol.* 2014; 43: 9–17. pmid:24472199
16. Basset Y, Cizek L, Cuénoud P, Didham RK, Novotny V, Ødegaard F, et al. Arthropod distribution in a tropical rainforest: Tackling a four dimensional puzzle. *PLOS One.* 2015;
17. Wermelinger B. Ecology and management of the spruce bark beetle *Ips typographus*—a review of recent research. *Forest Ecol Manag.* 2004; 202: 67–82.

18. Müller J, Bussler H, Gossner M, Rettelbach T, Duelli P. The European spruce bark beetle *Ips typographus* in a national park: from pest to keystone species. *Biodivers Conserv.* 2008; 17: 2979–3001.
19. Siitonen J, Martikainen P, Punttila P, Rauh J. Coarse woody debris and stand characteristics in mature managed and old-growth boreal mesic forests in southern Finland. *Forest Ecol Manag.* 2000; 128: 211–225.
20. Floren A, Schmidl J. Introduction: Canopy arthropod research in Europe. In: Floren A, Schmidl J, editors. *Canopy Arthropod Research in Europe: Basic and applied studies from the high frontier.* Bioform Entomology; 2008. pp 13–20.
21. Stokland JN, Tomter SM, Söderberg GU. Development of dead wood indicators for biodiversity monitoring: experiences from Scandinavia. In: Marchetti M editor. *Monitoring and indicators of forest biodiversity in Europe—from ideas to operationality.* European Forest Institute, EFI Proceedings 51; 2004. pp. 207–226.
22. Stokland JN, Siitonen J, Jonsson BG. *Biodiversity in dead wood.* Cambridge University Press, Cambridge; 2012. 521 pp.
23. Bouget C, Larrieu L, Parmain G, Nusillard B. In search of the best local habitat drivers for saproxylic beetle diversity in temperate deciduous forests. *Biodivers Conserv.* 2013; 22: 2111–2130.
24. Martikainen P. Conservation of threatened saproxylic beetles: significance of retained aspen *Populus tremula* on clearcut areas. *Ecol Bull.* 2001; 49: 205–218.
25. Grove SJ. Saproxylic insect ecology and the sustainable management of forests. In: Futuyama DJ editor. *Annu Rev Ecol Syst* 33; 2002. pp 1–23.
26. Tykarski P. Beetles associated with scolytids (Coleoptera, Scolytidae) and the elevational gradient: Diversity and dynamics in the Tatra National Park, Poland. *Forest Ecol Manag.* 2006; 225: 146–159.
27. Procházka J, Schlaghamerský J, Cizek L. Assemblage composition and vertical stratification of bark beetles (Coleoptera: Curculionidae: Scolytinae) in temperate lowland and montane forests. *Mit Sch Ges Ent.* 2015; 88(1–2): 62.
28. Jonsell M, Weslien J. Felled or standing retained wood—it makes a difference for saproxylic beetles. *Forest Ecol Manag.* 2003; 175: 425–435.
29. Hjältén J, Johansson T, Alinvi O, Danell K, Ball JP, Petterson R, et al. The importance of substrate type, shading and scorching for the attractiveness of dead wood to saproxylic beetles. *Basic Appl Ecol.* 2007; 8: 364–376.

30. Ulyshen MD, Hanula JL. Habitat associations of saproxylic beetles in the southeastern United States: A comparison of forest types, tree species and wood postures. *Forest Ecol Manag.* 2009; 257: 653–664.
31. Bouget C, Brin A, Brustel H. Exploring the “last biotic frontier”: Are temperate forest canopies special for saproxylic beetles? *Forest Ecol Manag.* 2011; 261: 211–220.
32. Floren A, Mueller T, Dittrich M, Weiss M, Linsenmair KE. The influence of tree species, stratum and forest management on beetle assemblages responding to dead wood enrichment. *Forest Ecol Manag.* 2014; 323: 57–64.
33. Su JC, Woods SA. Importance of sampling along a vertical gradient to compare the insect fauna in managed forests. *Environ Entomol.* 2001; 30(2): 400–408.
34. Vrška T, Hort L, Adam D, Odehnalová P, Král K, Horal D. Dynamika vývoje pralesovitých rezervací v České republice II—Lužní lesy—Cahnov-Soutok, Ranšpurk, Jiřina. [Developmental dynamics of virgin forest reserves in the Czech Republic. Volume II, Floodplain forests—Cahnov-Soutok, Ranšpurk, Jiřina] Academia, Praha; 2006. 214 pp. (in Czech)
35. Miklín J, Čížek L. Erasing a European biodiversity hot-spot: Open woodlands, veteran trees and mature forests succumb to forestry intensification, logging, and succession in a UNESCO Biosphere Reserve. *J Nat Conserv.* 2014; 22(1): 35–41.
36. Rozkošný R, Vaňhara J. Terrestrial Invertebrates of the Pálava Biosphere Reserve of UNESCO, I–III. *Folia Fac Sci Nat Un Biol* 1995–1996; 92: 1–208, 93: 209–408, 94: 409–630.
37. Schlaghamerský J. The saproxylic beetles (Coleoptera) and ants (Formicidae) of central European hardwood floodplain forests. *Folia Fac Sci Nat Un Biol.* 2000; 103: 1–168.
38. Vrška T, Adam D, Hort L, Kolář T, Janík D. European beech (*Fagus sylvatica* L.) and silver fir (*Abies alba* Mill.) rotation in the Carpathians—a developmental cycle or a linear trend induced by man? *Forest Ecol Manag.* 2009; 258: 347–356.
39. Horák J, Mertlik J, Chobot K, Kubáň V. Distribution of a rare saproxylic beetle *Cucujus haematodes* (Coleoptera: Cucujidae) in the Czech Republic with notes to occurrence in central Europe. *Klapalekiana.* 2009; 45: 191–197.
40. Vávra JC and Stanovský J. Brouci (Coleoptera). In: Roháček J, Ševčík J, Vlk P editors. *Příroda Slezska. Slezské zemské muzeum. Opava; 2013. 480 pp.*
41. Frazer GW, Canham CD, Lertzman KP. Gap Light Analyzer (GLA): Imaging software to extract canopy structure and gap light transmission indices from true colour fisheye

- photographs. Users manual and program documentation. Burnaby, Simon Fraser University; Millbrook–New York, Institute of Ecosystem Studies: 1999; 36. Available at <http://www.rem.sfu.ca/forestry/downloads/Files/GLAV2UsersManual.pdf>
42. Sebek P, Barnouin T, Brin A, Brustel H, Dufrêne M, Gosselin F, et al. A test for assessment of saproxylic beetle biodiversity using subsets of “monitoring species”. *Ecol Indic.* 2012; 20: 304–315.
 43. Parmain G, Bouget C, Müller J, Horak J, Gossner MM, Lachat T, et al. Can rove beetles (Staphylinidae) be excluded in studies focusing on saproxylic beetles in central European beech forests? *B Entomol Res.* 2015; 105: 101–109.
 44. Leschen RAB, Beutel RG, Lawrence JF. Coleoptera, Beetles. In: Kristensen NP, Beutel RG, editors. *Handbook of Zoology, Arthropoda: Insecta*. De Gruyter, Berlin/New York. 2010
 45. Farkač J, Král D, Škorpík M. Cervený seznam ohrožených druhů České Republiky Bezobratlí [Red List of threatened species in the Czech Republic Invertebrates]. Praha; 2005
 46. Schmidl J, Bussler H. Ökologische Gilden xylobionter Käfer Deutschlands und ihr Einsatz in der landschaftsökologischen Praxis—ein Bearbeitungsstandard. *Nat.schutz Landsch.plan.* 2004; 36: 202–218.
 47. Colwell, RK. EstimateS: Statistical estimation of species richness and shared species from samples. Version 9. 2013. User's Guide and application published at: <http://purl.oclc.org/estimates>
 48. Chao A. Non-parametric estimation of the number of classes in a population. *Scand J Stat.* 1984; 11: 265–270.
 49. Chen YC, Hwang WH, Chao A, Kuo CY. Estimating the number of common species. Analysis of the number of common bird species in Ke-Yar Stream and Chung-Kang Stream. (In Chinese with English abstract.) *J Chin Stat Assoc.* 1995; 33: 373–393.
 50. Šmilauer P, Lepš J. *Multivariate analysis of ecological data using CANOCO*, second edition. Cambridge University Press, Cambridge; 2014
 51. Ter Braak CJF, Šmilauer P. *Canoco reference manual and user's guide: software for ordination*, version 5.0. Microcomputer Power. Ithaca, USA; 2012. 496 pp.
 52. Baselga A. Partitioning the turnover and nestedness components of beta diversity. *Global Ecol Biogeogr.* 2010; 19: 134–143.

53. Baselga A, Orme CDL. Betapart: an R package for the study of beta diversity. *Methods Ecol Evol.* 2012; 3: 808–812.
54. R Core Team. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. 2014.
55. Dufrière M, Legendre P. Species assemblages and indicator species: the need for a flexible asymmetrical approach. *Ecol Monogr.* 1997; 67(3): 345–366.
56. Roberts DW. (2012). labdsv: ordination and multivariate analysis for ecology, R Package Version 1.5–0 edn.
57. Bail JG, Schmidl J. Xylobiontic beetles (Insecta: Coleoptera) on oak canopies of the central European Danube Floodplain: species composition, ecological guilds and the impact of flooding and forestry. In: Floren A, Schmidl J, editors. *Canopy Arthropod Research in Europe. Basic and applied studies from the high frontier.* Bioform Entomology; 2008. pp 327–338.
58. Seibold S, Brandl R, Buse J, Hothorn T, Schmidl J, Thorn S, et al. Association of extinction risk of saproxylic beetles with ecological degradation in forests of Europe. *Conserv Biol.* 2014; 29: 382–390. pmid:25429849
59. Vodka Š, Cizek L. The effects of edge-interior and understorey-canopy gradients on the distribution of saproxylic beetles in a temperate lowland forest. *Forest Ecol Manag.* 2013; 304: 33–41.
60. Šipoš J, Drozdová M, Drozd P. Assessment of trends in predation pressure on insects across temperate forest microhabitats. *Agr Forest Entomol.* 2013; 15: 255–261.
61. Janik D, Adam D, Hort L, Král K, Šamonil P, Unar P, et al. Spatiotemporal differences in tree spatial patterns between alluvial hardwood and mountain beech-fir forests: do characteristic patterns exist? *J Veg Sci.* 2013; 24: 1141–1153.
62. Duelli P, Obrist MK, Fluckinger PF. Forest edges are biodiversity hotspots: also for Neuroptera. *Acta Zool. Acad. Sci. Hung.* 2002; 48, 75–87 (Suppl. 2).
63. Gossner MM. Light intensity affects spatial distribution of Heteroptera in deciduous forests. *Eur J Entomol.* 2009; 106: 241–252.
64. Vance CC, Kirby KR, Malcolm JR, Smith SM. Community composition of longhorned beetles (Coleoptera: Cerambycidae) in the canopy and understorey of sugar maple and white pine stands in south-central Ontario. *Environ Entomol.* 2003. 32: 1066–1074.

65. Hirao T, Murakami M, Kashizaki A. Importance of the understory stratum to entomofaunal diversity in temperate deciduous forest. *Eco Res.* 2009; 24: 263–272.
66. Schroeder B, Buddle CM, Saint-Germain M. Activity of flying beetles (Coleoptera) at two heights in canopy gaps and intact forests in a hardwood forest in Quebec. *Can Entomol.* 2009 141 (5): 515–520.
67. Müller J, Brustel H, Brin A, Bussler H, Bouget C, Obermeier E, et al. Increasing temperature may compensate for lower amounts of dead wood in driving richness of saproxylic beetles. *Ecography.* 2014; 37: 1–11.
68. Gómez-Hernández M, Williams-Linera G, Guevara R, Lodge DJ. Patterns of macromycete community assemblage along an elevational gradient: options for fungal gradient and metacommunity analyses. *Biodivers Conserv.* 2012; 21: 2247–2268.
69. Hulcr J, Beaver RA, Puranasakul W, Dole SA, Sonthichai S. A Comparison of Bark and Ambrosia Beetle Communities in Two Forest Types in Northern Thailand (Coleoptera: Curculionidae: Scolytinae and Platypodinae) *Environ Entomol.* 2008; 37(6): 461–470.
70. Ulyshen MD. Arthropod vertical stratification in temperate deciduous forests: Implications for conservation oriented management. *Forest Ecol Manag.* 2011; 261: 1479–1489.

Článek II

Procházka, J., Schlaghamerský, J. & Cizek, L. (2018) **Vertical stratification of scolytine beetles in temperate forests.** *Insect Conservation and Diversity*, doi: 10.1111/icad.12301

Vertical stratification of scolytine beetles in temperate forests

Running title: Scolytine beetle vertical stratification

Authors: Jiří Procházka^{1,*}, Lukas Cizek^{2,3}, Jiří Schlaghamerský¹

Author details: ¹ Masaryk University, Faculty of Science, Department of Botany and Zoology, Kotlářská 2, 611 37 Brno, Czech Republic, ² Biology Centre ASCR, Institute of Entomology, České Budějovice, Czech Republic and ³ University of South Bohemia, Faculty of Science, Branišovská 31, 370 05 České Budějovice, Czech Republic

*Corresponding author at: Masaryk University, Faculty of Science, Department of Botany and Zoology, Kotlářská 2, 611 37 Brno, Czech Republic.

E-mail addresses: jiri.prochazka@mail.muni.cz (J. Procházka), cizek@entu.cas.cz (L. Cizek), jiris@sci.muni.cz (J. Schlaghamerský).

Abstract

1. Whereas most studies exploring the vertical distribution of arthropods in forests have been limited to discrete comparisons between understorey and canopy, few have sampled across multiple heights.
2. We studied vertical distribution of scolytine beetle flight activity in temperate lowland broadleaf and montane beech-fir forests using flight interception traps arranged in vertical transects with traps placed 0.4, 1.2, 7, 14, and 21 m above ground. In each forest type 15 vertical transects (75 traps) were used.
3. The assemblages sampled at 0.4 and 1.2 m above ground (undergrowth) clearly differed from those at 7, 14 and 21 m (midstorey and canopy).
4. Ambrosia-fungi feeder abundance peaked at 1.2 m in the mountains, whereas in the lowland they were almost evenly distributed from 1.2 to 21 m. Phloem feeders were significantly more abundant in the midstorey and canopy than in the undergrowth.
5. Height preferences of eleven species were identified. Four species were associated with traps exposed at 7, 14 or 21 m, whereas seven species were associated with the height of 1.2 m. No species was associated with the 0.4 m height.
6. To cover entire scolytine assemblages of forest stands, sampling should thus not be restricted to the usually sampled understorey level, but also cover the canopy.

Keywords

Scolytinae, bark beetles, ambrosia beetles, flight interception trap, lowland oak-ash forest, montane beech-fir forest

Introduction

Saproxyllic beetles often serve as a model group for identifying sustainable forest management practices (Grove, 2002; Martikainen, 2001; Siitonen et al., 2000) or as a target group in biodiversity conservation (Bouget et al., 2013; Stokland et al., 2004; Stokland et al., 2012). Usually, scolytine bark and ambrosia beetles (Coleoptera: Curculionidae: Scolytinae) are included in studies on saproxyllic beetle assemblages (Bouget et al., 2013; Ulyshen & Hanula, 2009; Vodka & Cizek, 2013; Wermelinger et al., 2007), though many species attack live and sometimes even healthy trees. Scolytine beetles are among the most abundant and ecologically important invertebrates in forests (Martikainen et al., 1999; Toivanen et al., 2009). Their ability to kill trees and initiate the decomposition of wood makes them an essential component of forest dynamics (Wermelinger, 2004), considered either economically important pests or keystone species maintaining forest biodiversity (Müller et al., 2008a; Schowalter et al., 1981). As the term ambrosia beetles is an ecological one, including also members of the Platypodinae (Curculionidae), whereas the term bark beetles is sometimes used as a taxonomical term for all scolytines but often as an ecological one only for those feeding on phloem (Hulcr et al., 2015), we will use scolytine beetles or scolytines for the taxon and phloem and ambrosia feeders for the two ecological groups (guilds).

In this study, we look at the vertical stratification of scolytine beetle flight activity. The number of studies on arthropod vertical stratification in temperate forests is still rather limited and most have compared two sampling heights only (e.g. Bouget et al., 2011; Hirao et al., 2009; Müller et al., 2007; Ulyshen & Hanula, 2007; Ulyshen et al., 2010; Vance et al., 2003). A low number or lack of replications mostly limits the information value of studies investigating stratification on a finer scale (Leksono et al., 2005; Su & Woods, 2001; Wermelinger et al., 2007), but see Weiss et al. (2016). Information on presence and abundance of species and the structure of their assemblages can be easily biased when relying on data not taking into account vertical stratification. According to Safranyik et al. (2000) and Wermelinger et al. (2007) scolytines in general do not show any preferences for a particular vertical stratum. In contrast, Ulyshen & Hanula (2007), Müller et al. (2008a) and Hardersen et al. (2014) showed that scolytines in general or several scolytine species fly mostly in the undergrowth. Some ambrosia feeders are known to occur mostly in the undergrowth (Reding et al., 2010; Roling & Kearby, 1975; Ulyshen et al., 2012;

Ulyshen & Sheehan, 2017). It is therefore noteworthy that classic literature on scolytines and forest entomology, such as Pfeffer (1955) and Szujewski (1987) explicitly mention vertical stratification of scolytines developing in different tree parts, including species specialized on tree tops, branches and twigs. Most studies reporting on scolytines and saproxylic beetles in general are based on collecting or trapping at heights below two metres above ground. Should a substantial number of species actually prefer to fly at greater heights, our idea of their community (assemblage) composition and structure could be severely biased. Such a finding should result in a modification of collecting methods.

Recent studies have shown that vertical stratification of insect assemblages in temperate forests is highly variable and can be influenced by spatial structure, tree species composition and stand age (Birtele & Hardersen, 2012; Gossner, 2009; Ulyshen, 2011; Vodka & Cizek, 2013). One important factor that affects the composition of scolytine assemblages is elevation above sea level (Tykarski, 2006). Therefore, we sampled in two areas, one in a lowland and one in the mountains, differing in elevation, tree species composition and thus insect assemblages. The two main feeding guilds of scolytine beetles of the temperate zone are ambrosia feeders, feeding on symbiotic ascomycete fungi, and phloem feeders, exploiting the phloem of host trees (Harrington, 2005; Knížek & Beaver, 2007). Paying attention to just one of these two guilds (e.g. biased sampling) may provide results that should not be generalized for the whole subfamily, as each of these guilds prefers different conditions (Hulcr et al. 2008).

The aim of this study was to answer the following questions: (1) Does the composition of scolytine assemblages differ between different trap heights? (2) Does the height of flight differ between the two guilds (ambrosia and phloem feeders) of scolytine beetles? (3) Do patterns of vertical stratification differ between the studied montane and lowland forests?

Material and methods

Study sites

Study sites were located in two study areas in the east of the Czech Republic, one in the lowlands and one in the mountains, ca. 150 km apart. The lowland study area covered the alluvial woodlands of South Moravia, at the confluence of the Dyje (Thaya) and Morava (March) rivers (48°37'–53' N, 16°36'–17°05' E; 152–156 m a.s.l., mean annual temperature 9 °C, mean annual precipitation 524 mm). The dominant trees at the study sites were pedunculate oak (*Quercus robur*), narrowleaf ash (*Fraxinus angustifolia*), hornbeam (*Carpinus betulus*), field maple (*Acer campestre*), limes (*Tilia cordata*, *T. platyphyllos*),

European white elm (*Ulmus laevis*), poplars (*Populus alba*, *P. nigra*), and black alder (*Alnus glutinosa*). Historically, the forests were managed as coppices with standards or wooded pasture. These practices were abandoned 60–150 years ago (Vrška et al., 2006). Sampling was conducted in four forest stands: Ranšpurk (two sites, 48°40'43"N, 16°56'55"E and 48°40'40"N, 16°56'48"E), Cahnov (48°39'20"N, 16°56'26"E), Dlúhý Hrúd (48°42'45"N, 16°54'15"E), and Pajdové Kúty (48°43'5"N, 16°53'35"E). These forest stands were nature reserves and smaller but very similar stands that had escaped forestry intensification (in the latter case due to frequent flooding and their location on the border with Austria, which was part of the “iron curtain” of the Czechoslovak border zone between 1948 and 1989) (Table 1). All these stands have developed from oak-dominated sparse woodland to closed-canopy forest with increasing dominance of shade-tolerant species (Miklín & Čížek, 2014). The entire area is a regional biodiversity hotspot and important refuge for saproxylic fauna (Rozkošný & Vaňhara, 1996; Schlaghamerský, 2000).

The montane study area was in the Moravian-Silesian Beskids (Moravsko-slezské Beskydy) and Javorníky Mountains, mountain ranges belonging to the Western Carpathians, situated in north-eastern Moravia (49°10'–39' N, 17°59'–18°44' E, mean annual temperature 7 °C, average annual precipitation 816 mm). Traps were installed in four forest stands: Mionší (two sites, 49°32'16"N, 18°39'34"E and 49°32'4"N, 18°39'37"E), Salajka (49°24'8"N, 18°25'6"E), Razula (49°21'38"N, 18°22'43"E), and Smrk (49°29'38"N, 18°22'17"E). Site elevations ranged from 715 to 1035 m a.s.l. (Table 1). All stands were protected as nature reserves. Historically three of them (Mionší, Salajka and Razula) had been grazed by sheep and cattle, which ceased several decades ago (Vrška et al., 2009). All sites were dominated by European beech (*Fagus sylvatica*), interspersed with silver fir (*Abies alba*), Norway spruce (*Picea abies*), sycamore maple (*Acer pseudoplatanus*), European ash (*Fraxinus excelsior*), and Scotch elm (*Ulmus glabra*). These reserves are among the most important refuges of montane saproxylic biodiversity in Czechia (e.g. Horák et al., 2009; Procházka et al., 2014; Weissmannová, 2004).

Sampling design, technique and focal group

The sampling protocol was identical in the lowland and the mountains. In both areas sampling was conducted at a total of five sites divided among four forest stands. Three trap assemblies were installed at each site, in a distance of 45 to 314 m from each other (mean distance 103 m). Each assembly consisted of a vertical transect of five traps placed in one vertical line at 0.4, 1.2, 7, 14 and 21 m above ground (values represent the approximate centre of the panes intercepting flying insects, see below). The lowest trap (0.4 m) was attached

to the ground, the trap at 1.2 m was hanging on a bamboo pole and supported by the lowest one, and the midstorey and canopy traps (at 7, 14 and 21 m) were attached to a rope hanging from a major tree branch in the lower part of the canopy. Two triplets of vertical transects were installed in the largest reserve of each study area (Ranšpurk and Mionší), being 230 m and 430 m apart, respectively. The average distance between sites was 4.2 km in the lowland and 17.8 km in the mountains. A total of 75 traps were used in each of the two study areas. Sampling was carried out from the end of March till the end of September 2007 at the lowland sites and from the end of April till the end of September 2008 at the montane sites.

We used unbaited flight interception traps of a cross vane type with two perpendicular transparent plastic panes (50 cm x 25 cm), a roof, and a funnel connected to a collecting bottle with preservative (saturated salt solution with a drop of detergent to reduce surface tension). In the case of the lowest trap of each vertical transect, the collecting bottle and part of the funnel were placed below ground level. The traps were emptied on April 11 and 24, May 9 and 22, June 12 and 27, July 17 and 31, August 14 and 28, September 11 and 24, 2007 in the lowland and May 6–7 and 19–20, June 3–4 and 18–19, July 2–3, 15–16 and 29–31, August 12–13, September 2–3 and 25–26, 2008 in the mountains. All trapped scolytine beetles were sorted and identified to species level by the first author. Species identification was checked by M. Knížek, a senior scolytine specialist. Species-specific information on the trophic group (phloem or ambrosia feeder) and preference for tree parts were taken from Pfeffer (1955).

Data analysis

To compare species richness among the sampled heights, sample-size-based rarefaction and extrapolation curves based on Hill numbers ($q = 0$) were created (Chao et al., 2014) using iNEXT package (Hsieh et al., 2016) in R software (R Development Core Team, 2008). A Generalized Linear Mixed Model (GLMM) with Poisson distribution was applied to test the differences in scolytine activity among sampling heights. Trap height was used as fixed effect, site and transect as random effects. The analysis was carried out using the R software (R Development Core Team, 2008) and the lme4 package (Bates et al., 2015), for multiple comparisons the function “glht” in the multcomp package (Hothorn et al., 2008) was used.

The relationships between sample composition and flight heights were depicted using Correspondence Analysis (CA), a unimodal unconstrained ordination method. We performed separate analyses for lowland and montane datasets, using CANOCO v. 4.51 (Ter Braak & Šmilauer, 2002). Catches of individual traps, pooled for the entire trapping period,

represented samples. For constructing the ordination diagrams, scaling was focused on inter-sample distances; species scores were divided by standard deviations, species counts were log-transformed and centred, samples were neither centred nor standardised. All ordination analyses were conducted following the CANOCO manual (Ter Braak & Šmilauer, 2012). All species were included in the analyses, rare species were down-weighted using the standard CANOCO function. Trap height was used as a categorical supplementary environmental variable, site and transect were used as covariates.

Indicator species values (IndVal) (Dufřene & Legendre, 1997) were used to identify species associated with particular trap heights. Permutation tests (500 randomizations, $p < 0.05$) were performed to find significant indicators for particular trap heights. All other species with an indicator value exceeding 0.20 are also reported to illustrate differences in the scolytine catch between trap heights.

Table 1. Site characteristics, including size, elevation, forest structure, age, year of last logging (occasional selective logging after the given date indicated by *), timber volume, dead wood volume, and flood exposure.

area	site	size [ha ⁻¹]	altitudinal range of vertical transect positions at ground level [m a.s.l.]	dominant tree	most common interspersed trees	age [years]	last logging	timber volume [m ³ ha ⁻¹]	dead wood volume [m ³ ha ⁻¹]	flood exposure
Lowland	Ranšpurk	21.75	152-153	oak and ash	field maple	220 (oaks 400-450)	1930	581	156	low since river regulation in the 1980s
	Cahnov	17.57	152-153	oak and ash	field maple	220 (oaks 400-450)	1930	549	133	medium since river regulation in the 1980s
	Dlúhý Hrúd	8.98	154-155	oak and ash	field maple	> 100 (oaks 400-450)	1950 *	N/A	N/A	high, due to location along the Dyje river
	Pajdové Kúty	17.48	155-156	oak and ash	field maple and poplar	> 100 (oaks 400-450)	1950 *	N/A	N/A	high, due to location along the Dyje river
Mountains	Mionší	152.97	750-850	beech	fir and sycamore	180-320	1935	606.1	186	none
	Salajka	22.87	750-770	beech	fir	220-350	1937	477	246	none
	Smrk	340.31	991-1035	beech	fir and spruce	200-230	2000	N/A	N/A	none
	Razula	22.77	715-740	beech	fir	300-350	1935	568	346	none

Results

In the lowland a total of 1,427 individuals of 30 scolytine beetle species were collected (Table 2). The lowest number of species was recorded just above the ground, with marked increase towards 1.2 m and further towards the midstorey (7 m), where the highest absolute number of species was recorded, and species richness was second highest in the canopy (21 m, Fig. 1 a). Looking at the two guilds, ambrosia and phloem feeders, a significant interaction was found between trap height and the number of individuals and also species of phloem feeders (GLMM, Table 4, Fig. 2 b, d). Significantly fewer phloem feeder individuals were trapped at 0.4 m than at all other heights, and at 1.2 m compared with 21 m. Also the species richness of phloem feeders was significantly lowest at 0.4 meters. Ambrosia feeder abundance (Table 4, Fig. 2 a) was significantly lower at 0.4 m than at all other heights and significantly less ambrosia-feeding species were trapped at 0.4 m than at 1.2 m, 7 m and 14 m. In the CA diagram for the lowland (Fig. 3 a) midstorey and canopy samples (traps) were clearly distinguished from the understorey ones (0.4 and 1.2 m). These two groups of samples were separated by the first ordination axis. The centroids of samples from 0.4 m were positioned between the centroids of samples from 1.2 m and those of the upper three trap heights. The cumulative variation explained by the first and the second ordination axes was 14% and 28%. Of the six species associated with one particular trap height (IndVal, see Table 2), one (*Hylesinus toranio*) was associated with the canopy (21 m), two (*Scolytus carpini*, *Xyleborinus saxesenii*) with the midstorey (7 m) and three (*Taphrorychus villifrons*, *Trypodendron signatum*, *Xyleborus dryographus*) with the understorey (1.2 m). No species was associated with the 0.4 m height. Four additional species reached high indicator values (IndVal ≥ 0.20), but did not pass the permutation test. These were included in the table to illustrate the assemblages' vertical structure.

Table 2. List of collected bark beetle species in the lowland with total abundances, abundances at particular trapping heights and information on feeding guilds (p = phloem feeders, a = ambrosia feeders). Symbols after the beetle names: ! = non-indigenous, § = regionally threatened (Knížek, 2005). Height preferences of particular species were computed using Indicator Species Analysis. Species with an indicator value ≥ 0.20 are shown (exact values given in brackets). Indicator values significantly different from values obtained by chance (500 randomizations, $p < 0.05$) are highlighted (bold).

Species	N	0.4 m	1.2 m	7 m	14 m	21 m	Height preference (IndVal)	p	Guild
<i>Crypturgus pusillus</i> (Gyllenhal, 1813)	1	-	-	-	1	-	-	-	p
<i>Dryocoetes villosus</i> (Fabricius, 1792)	6	-	4	-	1	1	-	-	p
<i>Ernoporus tiliae</i> (Panzer, 1793)	3	-	-	1	-	2	-	-	p
<i>Hylastes opacus</i> Erichson, 1836	1	-	-	1	-	-	-	-	p
<i>Hylesinus crenatus</i> (Fabricius, 1787)	43	-	9	12	10	12	-	-	p
<i>Hylesinus fraxini</i> (Panzer, 1779)	545	12	144	147	116	126	7 m(0.25)	0.35	p
<i>Hylesinus toranio</i> (Danthoine, 1788)	202	7	23	30	47	95	21 m(0.41)	0.025	p
<i>Hylesinus wachtli</i> Reitter, 1887	32	3	10	6	3	10	-	-	p
<i>Lymantria coryli</i> (Perris, 1853)	1	-	-	1	-	-	-	-	p
<i>Phloeotribus caucasicus</i> Reitter, 1891 !	2	-	-	-	-	2	-	-	p
<i>Pityogenes chalcographus</i> (Linnaeus, 1761)	1	-	-	-	1	-	-	-	p
<i>Pteleobius vittatus</i> (Fabricius, 1787) §	4	-	-	-	1	3	-	-	p
<i>Scolytus carpini</i> (Ratzeburg, 1837)	47	2	14	18	10	3	7 m(0.28)	0.02	p
<i>Scolytus ensifer</i> Eichhof, 1881 §	17	-	-	8	6	3	-	-	p
<i>Scolytus intricatus</i> (Ratzeburg, 1837)	6	-	3	1	-	2	-	-	p
<i>Scolytus kirschii</i> Skalitzky, 1876 §	2	-	-	1	-	1	-	-	p
<i>Scolytus multistriatus</i> (Marsham, 1802) §	116	1	16	39	40	20	14 m(0.25)	0.09	p
<i>Scolytus pygmaeus</i> (Fabricius, 1787) §	1	-	-	-	-	1	-	-	p
<i>Scolytus ratzeburgii</i> Janson, 1856	2	-	-	1	1	-	-	-	p
<i>Scolytus rugulosus</i> (P. W. J. Müller, 1818)	5	-	2	1	2	-	-	-	p
<i>Scolytus scolytus</i> (Fabricius, 1775) §	3	-	-	2	-	1	-	-	p
<i>Taphrorychus villifrons</i> (Dufour, 1843) !	5	-	5	-	-	-	1.2 m(0.27)	0.002	p
<i>Trypodendron signatum</i> (Fabricius, 1787)	7	1	5	1	-	-	1.2 m(0.24)	0.01	a
<i>Trypophloeus granulatus</i> (Ratzeburg, 1837)	91	-	-	2	1	88	-	-	p
<i>Xyleborinus attenuatus</i> (Blandford, 1894) !	22	-	-	4	7	11	-	-	a
<i>Xyleborinus saxesenii</i> (Ratzeburg, 1837)	82	2	20	31	18	11	7 m(0.28)	0.03	a
<i>Xyleborus cryptographus</i> (Ratzeburg, 1837)	2	-	-	2	-	-	-	-	a
<i>Xyleborus dispar</i> (Fabricius, 1792)	29	-	19	5	3	2	1.2 m(0.21)	0.07	a
<i>Xyleborus dryographus</i> (Ratzeburg, 1837)	16	2	10	1	1	2	1.2 m(0.29)	0.003	a
<i>Xyleborus monographus</i> (Fabricius, 1792)	134	1	5	12	49	67	21 m(0.30)	0.20	a

Fig. 1. Sample-size-based rarefaction (solid lines) and extrapolation (dashed lines) of bark beetle species based on Hill numbers ($q = 0$) and with 95% confidence intervals (Chao et al., 2014) at particular heights above ground, in temperate lowland broadleaf (A) and montane beech-fir (B) forests in Central Europe (Czechia), sampled with flight interception traps.

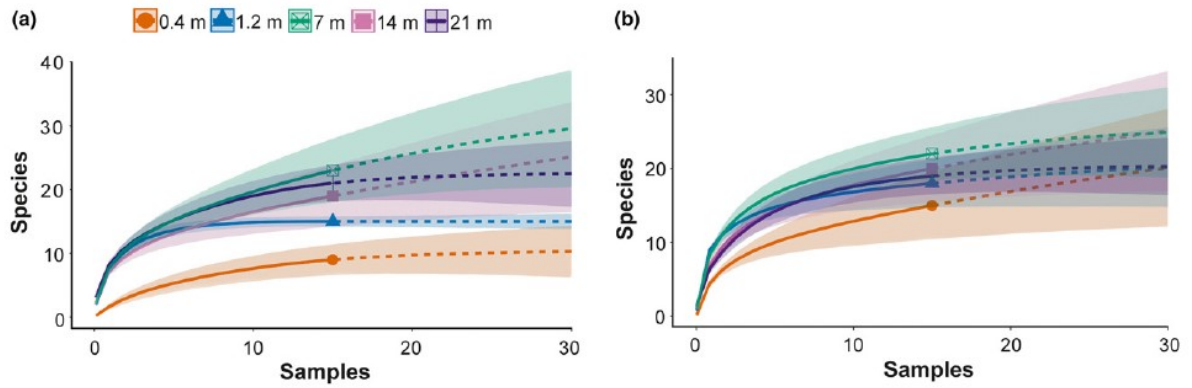


Fig. 2. Vertical distribution of bark beetle individuals (a, b) and species (c, d), broken down to ambrosia (a, c) and phloem feeders (b, d), as sampled by flight interception traps in lowland (empty boxes) and montane (grey boxes) forests. Median values, boxes indicate 25–75% of the data, whiskers indicate non-outlier ranges.

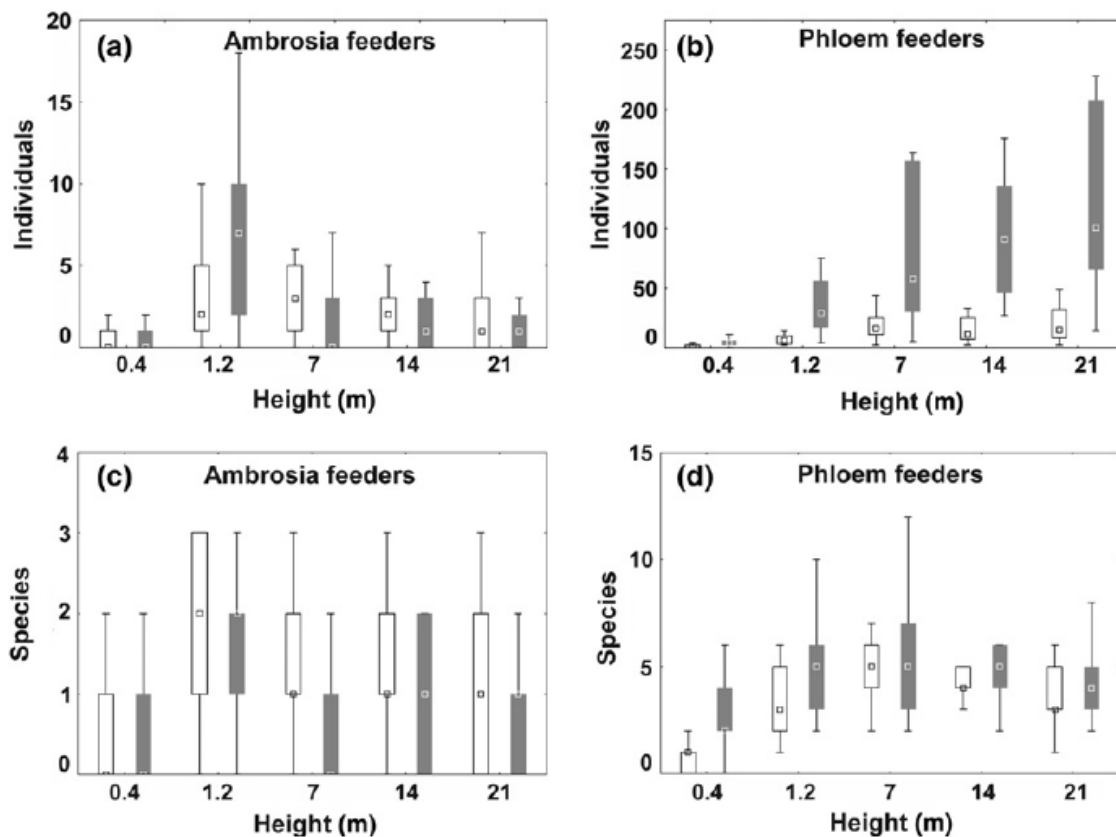


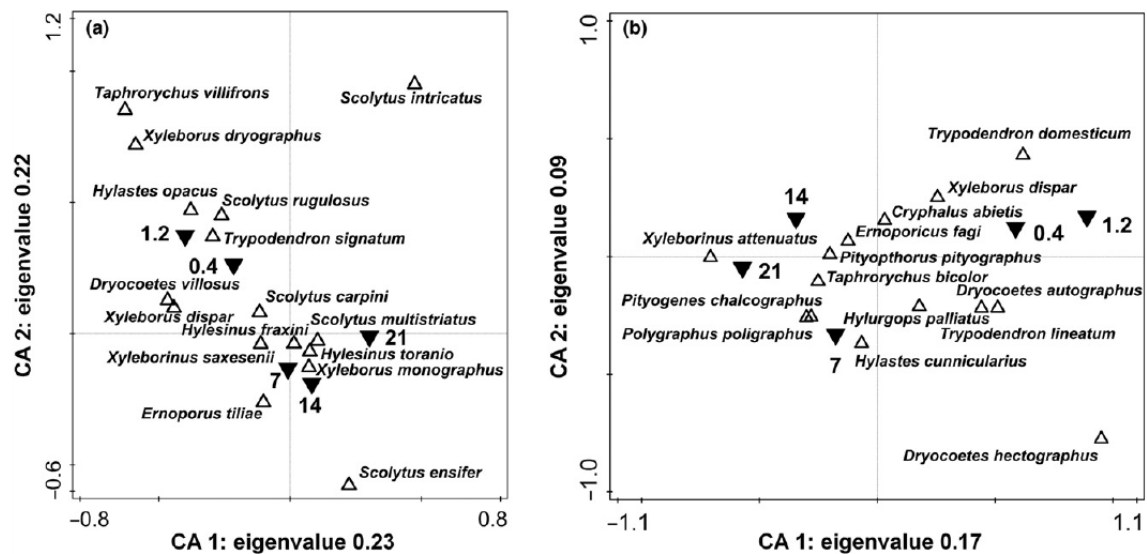
Table 3. List of collected bark beetle species in the mountains with total abundances, abundances at particular trapping heights and information on feeding guilds (p = phloem-feeders, a = ambrosia-feeders). Symbols after the beetle names: ! = non-indigenous, § = regionally threatened (Knížek, 2005). Height preferences of particular species were computed using Indicator Species Analysis. Species with an indicator value ≥ 0.20 are shown (exact values given in brackets). Indicator values significantly different from values obtained by chance (500 randomizations, $p < 0.05$) are highlighted (bold).

Species	N	0.4 m	1.2 m	7 m	14 m	21 m	Height preference (IndVal)	p	Guild
<i>Cryphalus abietis</i> (Ratzeburg, 1837)	932	96	274	197	165	200	1.2 m(0.27)	0.51	p
<i>Cryphalus piceae</i> (Ratzeburg, 1837)	3	-	1	-	2	-	-	-	p
<i>Crypturgus hispidulus</i> Thomson, 1870	16	1	6	4	3	2	-	-	p
<i>Crypturgus subcribrosus</i> Eggers, 1933	24	4	2	10	1	7	-	-	p
<i>Dryocoetes alni</i> (Georg, 1856)	1	-	-	1	-	-	-	-	p
<i>Dryocoetes autographus</i> (Ratzeburg, 1837)	49	5	25	10	4	5	1.2 m (0.31)	0.003	p
<i>Dryocoetes hectographus</i> Reitter, 1913	18	1	12	5	-	-	1.2 m (0.35)	0.002	p
<i>Ernoporicus fagi</i> (Fabricius, 1798)	3183	25	452	933	786	987	21 m(0.31)	0.17	p
<i>Ernoporus tiliae</i> (Panzer, 1793)	2	-	-	1	1	-	-	-	p
<i>Hylastes cunicularius</i> Erichson, 1836	17	-	4	8	3	2	-	-	p
<i>Hylesinus fraxini</i> (Panzer, 1779)	2	-	-	1	-	1	-	-	p
<i>Hylesinus toranio</i> (Danthoine, 1788)	1	1	-	-	-	-	-	-	p
<i>Hylurgops palliatus</i> (Gyllenhal, 1813)	55	4	27	14	6	4	-	-	p
<i>Ips typographus</i> (Linnaeus, 1758)	22	-	3	6	8	5	-	-	p
<i>Phloeotribus spinulosus</i> (Rey, 1883)	7	-	1	2	3	1	-	-	p
<i>Pityogenes chalcographus</i> (Linnaeus, 1761)	60	2	8	18	15	17	-	-	p
<i>Pityophthorus pityographus</i> (Ratzeburg, 1837)	31	1	5	6	9	10	-	-	p
<i>Polygraphus poligraphus</i> (Linnaeus, 1758)	5	-	-	2	1	2	-	-	p
<i>Scolytus multistriatus</i> (Marsham, 1802) §	2	1	-	-	-	1	-	-	p
<i>Taphrorychus bicolor</i> (Herbst, 1793)	1847	11	43	440	529	824	21 m(0.42)	0.22	p
<i>Trypodendron domesticum</i> (Linnaeus, 1758)	100	9	68	5	15	3	1.2 m (0.64)	0.001	a
<i>Trypodendron laeve</i> Eggers, 1939	1	-	-	1	-	-	-	-	a
<i>Trypodendron lineatum</i> (Olivier, 1795)	296	18	202	54	17	5	1.2 m (0.46)	0.03	a
<i>Xyleborinus attenuatus</i> (Blandford, 1894) !	3	-	-	-	-	3	21 m (0.20)	0.046	a
<i>Xyleborinus saxesenii</i> (Ratzeburg, 1837)	1	-	-	-	1	-	-	-	a
<i>Xyleborus dispar</i> (Fabricius, 1792)	16	-	9	2	1	4	-	-	a
<i>Xylechinus pilosus</i> (Ratzeburg, 1837)	4	1	1	1	1	-	-	-	p

Table 4. Results of the Generalized Linear Mixed Model (GLMM) with height as fixed effect and site and transect as random effects showing differences in abundances and species counts of phloem feeders and ambrosia feeders between particular trap heights.

N of ambrosia feeders - lowland						
	0.4 m	1.2 m	7 m	14 m	21 m	
0.4 m	0	< 0.001	< 0.001	0.002	0.006	
1.2 m		0	0.92	0.08	0.07	
7 m			0	0.39	0.19	
14 m				0	0.99	
21 m					0	
N of ambrosia feeders - mountains						
	0.4 m	1.2 m	7 m	14 m	21 m	
0.4 m	0	< 0.001	0.12	0.89	0.33	
1.2 m		0	< 0.001	< 0.001	< 0.001	
7 m			0	0.23	0.16	
14 m				0	0.11	
21 m					0	
N of phloem feeders - lowland						
	0.4 m	1.2 m	7 m	14 m	21 m	
0.4 m	0	< 0.001	< 0.001	< 0.001	< 0.001	
1.2 m		0	0.31	0.99	< 0.001	
7 m			0	0.60	0.36	
14 m				0	0.22	
21 m					0	
N of phloem feeders - mountains						
	0.4 m	1.2 m	7 m	14 m	21 m	
0.4 m	0	< 0.001	< 0.001	< 0.001	< 0.001	
1.2 m		0	< 0.001	< 0.001	< 0.001	
7 m			0	0.17	0.34	
14 m				0	0.28	
21 m					0	
S of ambrosia feeders - lowland						
	0.4 m	1.2 m	7 m	14 m	21 m	
0.4 m	0	0.006	0.02	0.04	0.15	
1.2 m		0	0.92	0.08	0.07	
7 m			0	0.39	0.19	
14 m				0	0.99	
21 m					0	
S of ambrosia feeders - mountains						
	0.4 m	1.2 m	7 m	14 m	21 m	
0.4 m	0	0.03	0.97	0.97	0.91	
1.2 m		0	0.02	0.13	0.18	
7 m			0	1.00	0.99	
14 m				0	0.99	
21 m					0	
S of phloem feeders - lowland						
	0.4 m	1.2 m	7 m	14 m	21 m	
0.4 m	0	< 0.001	< 0.001	< 0.001	< 0.001	
1.2 m		0	0.26	0.68	0.94	
7 m			0	0.96	0.72	
14 m				0	0.98	
21 m					0	
S of phloem feeders - mountains						
	0.4 m	1.2 m	7 m	14 m	21 m	
0.4 m	0	0.009	< 0.001	0.005	0.04	
1.2 m		0	0.88	0.99	0.99	
7 m			0	0.93	0.60	
14 m				0	0.96	
21 m					0	

Fig. 3. Bark beetle assemblages sampled by flight interception traps in temperate lowland broadleaf (a) and montane beech-fir (b) forests in Central Europe (Czechia). Correspondence Analysis ordination biplot with trap height as a supplementary environmental variable and site and transect as covariates.



In the mountains a total of 6,705 individuals belonging to 27 species were collected (Table 3). The lowest number of species was recorded just above the ground, with increase towards 1.2 m and further towards the midstorey (7 m), where the highest absolute number of species was recorded; species richness was second highest at 14 m (Fig. 1b). Significantly fewer phloem feeder individuals were trapped at 0.4 and 1.2 m above ground than at other trapping heights and significantly fewer species were caught at 0.4 m than at 1.2, 7 and 14 m (GLMM, Table 4, Fig. 2b, d). The abundance of ambrosia feeders peaked significantly at 1.2 m. Also significantly more ambrosia-feeding species were trapped at 1.2 m than at 0.4 m and 7 m (Table 4, Fig. 2c). In the CA diagram for the mountains (Fig. 3 b) midstorey and canopy samples (traps) were clearly distinguished from the understorey ones (0.4 and 1.2 m). These two groups of samples were separated by the second ordination axis. The centroids of samples from the 0.4 m height were positioned between the centroids of samples from 1.2 m and those of the upper three trap heights. The cumulative variation explained by the first and the second ordination axes was 22% and 34%. Of the five species associated with one particular trap height in the montane forests (IndVal, see Table 3), four (*Dryocoetes autographus*, *D. hectographus*, *Trypodendron domesticum*, *T. lineatum*) were associated with the understorey (1.2 m) and one (*Xyleborinus attenuatus*) with the canopy (21 m). Three additional species, included in the table to illustrate the assemblages' vertical structure, reached high indicator values (IndVal \geq 0.20), but did not pass the permutation test.

Discussion

Most studies investigating arthropod vertical stratification in forests have compared only canopy and understorey, the former usually meaning anything exceeding 5 m above ground, and the latter anything below (Bouget et al., 2011; Hirao et al., 2009; Ulyshen & Hanula, 2007). Vertical stratification on a finer scale has been studied, e.g., by Leksono et al. (2005), Su & Woods (2001) and Wermelinger et al. (2007), but the low number or lack of replicates limits the information value of these studies. Weiss et al. (2016) reported on the fine scale vertical stratification of the whole saproxylic beetle community in temperate lowland and montane forests. We extend the results of this paper by focusing in detail on scolytine beetles, due to their high abundance in the samples and their importance in forest ecology. Our study thus provides a fine-scale insight into vertical stratification of scolytine beetles within the understorey (0.4 and 1.2 m), as well as across a range of midstorey and canopy levels (7, 14 and 21 m).

In this paper, we differentiate (in line with the stand structure in both study areas) between the understorey (herb and shrub zone), midstorey (trunk zone with only scattered occurrence of leaves) and canopy (zone of tree crowns). The understorey was represented by the catch of traps positioned at 0.4 and 1.2 m, the midstorey by traps at 7 and 14 m and the canopy by those at 21 m. At both elevations, the overall diversity was lowest near the ground (0.4 m), and no species were associated with this trap height. High density of undergrowth (e.g. nettle stands) and other obstacles likely prevented those species exploiting resources situated near the ground from flying at the lowest sampled height. According to the ordination analyses presented in this study, the scolytine assemblages at 7, 14 and 21 m were distinct from the understorey ones but similar to each other. Despite its high diversity, the midstorey assemblage of the montane forests lacked species exclusively associated with this stratum. The observed peak of scolytine diversity at 7 m thus was the result of overlap between the understorey and canopy fauna, rather than of the existence of a unique midstorey fauna. Safranyik et al. (2000) reported that scolytines do not show any preferences for a particular vertical stratum. Similarly Wermelinger et al. (2007) showed that most of the scolytine beetles are quite evenly distributed among strata with slight preference for the middle level. In contrast, Ulyshen & Hanula (2007) found a strong preference of scolytines for the understorey. Our results suggest that the stratification of scolytine beetles in temperate forests is most pronounced near the ground, and that the main change in assemblage composition occurs between the understorey and the midstorey levels. Almost five times more individuals of phloem feeders were caught in the

mountains than in the lowland. This was caused mostly by high abundances of the beech-dwelling species *Ernoporicus fagi* and *Taphrorychus bicolor*, which represented 75% of all scolytines captured in the montane forests. Ambrosia feeders were mostly associated with lower heights above ground than phloem feeders, which corroborates with results and predictions of Bussler et al. (2011), Ulyshen et al. (2012) and Ulyshen & Sheehan (2017), who suggested that ambrosia feeders should prefer the understorey due to the microclimatic conditions favouring their symbiotic fungi. Similarly, Weiss et al. (2016) showed that mycetophagous beetles in general are more concentrated near the ground and phloeophagous ones are more abundant in the canopy. Whereas the patterns of vertical distribution of phloem feeders in the montane and lowland forests were very similar, there were apparent differences in the distribution of ambrosia beetles between the two forest types. The even distribution of ambrosia feeders found in the lowland differed from the observations of Ulyshen et al. (2012), who reported that ambrosia feeders prefer the shady forest floor compared to the sun-exposed canopy. In our study, spring inundation in the lowland (a flood plain) could have considerably contributed to the low numbers, especially of those species preferring the understorey. However, in line with the predictions of Ulyshen et al. (2012) and results of Ulyshen & Sheehan (2017), the recorded species richness of ambrosia feeders was slightly higher (though not significantly) in the understorey of the lowland forests, and the abundance of ambrosia feeders was significantly higher in the understorey of the montane forests.

Looking at the vertical distribution of individual species, the ambrosia feeders *Trypodendron lineatum* and *Xyleborus dryographus* occurred mostly in the undergrowth similarly to the results of Müller et al. (2008a) and Hardersen et al. (2014). According to Hardersen et al. (2014) and Ulyshen & Sheehan (2017) *Xyleborinus saxesenii* occurs mostly in the undergrowth, but in our study this species was more abundant in the canopy. This difference might be of particular interest as the species has been introduced to the area where it was studied by Ulyshen & Sheehan (2017), whereas it is native in our study area. *Xyleborinus attenuatus*, alien in Europe, showed a similar pattern as *X. saxesenii* in our study area. The case of *X. monographus* shows that the vertical distribution of flight activity in a species can differ also within its native distribution area: Hardersen et al. (2014) recorded this species mostly in the undergrowth, but in our study it was more abundant in the canopy. Of the phloem feeders, *Dryocoetes autographus* occurred in our study mostly in the undergrowth similarly as reported by Müller et al. (2008a). *Hylesinus toranio*, *Scolytus carpini*, *Taphrorychus bicolor*, and *Ernoporicus fagi* were captured mostly in the canopy, which shows that sampling in the canopy is important, especially when assemblages of phloem and wood feeding beetles are to be studied as also shown by Weiss et al. (2016)

and Ulyshen & Sheehan (2017). Similarly to our data, Ulyshen & Sheehan (2017) found that traps placed at an intermediate height (5-7 m) are catching well both phloem feeders and fungi feeders. Therefore, sampling in the midstorey may replace sampling at multiple heights, if trap numbers and work load are to be kept low.

Preferences of scolytines for vertical strata could be due to their feeding on and development in particular tree parts. Species developing mostly in woody debris and stumps (*Trypodendron domesticum*, *T. lineatum*, *Dryocoetes autographus*, and *D. hectographus*) preferred the understorey (1.2 m). *Trypodendron* species are ambrosia feeders, *Dryocoetes* species phloem feeders. Species developing in twigs, branches or the upper part of trunks (*Hylesinus toranio*, *Scolytus carpini*, *Xyleborinus saxesenii*, and *X. attenuatus*) preferred the midstorey or canopy. *Xyleborus* and *Xyleborinus* species are ambrosia feeders, *Hylesinus* and *Scolytus* species phloem feeders. Thus not all ambrosia-feeding species showed the general preference of ambrosia feeders for the understorey, and among the phloem feeders a few species preferred the understorey. Comparing the scolytine assemblages recorded in our two study areas with those reported by Bussler et al. (2011) from several forest types in Central and Western Europe, Hardersen et al. (2014) from a lowland and by Wermelinger et al. (2007) and Müller et al. (2008b) from montane forests, the assemblages found in the present study included alien species in very low numbers. This can be explained by the absence of *Xylosandrus germanus* at our study sites. This invasive species, typical for the undergrowth (Wermelinger et al., 2008; Reding et al., 2010; Ulyshen & Sheehan, 2017), was recorded in Czechia for the first time in 2007 (Knížek, 2009) and has been spreading since. Our data thus provide a valuable record of scolytine assemblages before the expected invasion.

Conclusions

Scolytine assemblages in the understorey clearly differed from those of the midstorey and canopy. The preference of a particular species or guild for a given height (stratum) may differ considerably from patterns of the entire group, as shown by the ambrosia beetles, which mostly, but not exclusively, preferred the undergrowth level. Height preferences of eleven species were identified, and no species was associated with the 0.4 m height. Our study confirms that there are both understorey and canopy species among the scolytines. Sampling should cover both of these strata to provide a more accurate picture of scolytine assemblage composition in a given forest. Some recommendations can be made if such extensive sampling is not feasible. As traps close above ground (0.4 m) yielded lowest numbers of individuals and species, we recommend trapping at a height of approximately 1.2 m

when focusing on the undergrowth level only or when sampling at two heights, the other representing the canopy. However, we found highest scolytine species richness at 7 m above ground, corresponding to the midstorey of both studied forest types. Therefore, to obtain the most complete data on the scolytine species composition of a forest using traps installed only at a single height, a trapping height of about 7 m seems better than the commonly used trapping height between 1 and 2 m.

References

- Bates, D., Maechler, M., Bolker, B. & Walker, S. (2015) Fitting Linear Mixed-Effects Models Using lme4. *Journal of Statistical Software*, **67**, 1–48.
- Birtele, D. & Hardersen, S. (2012) Analysis of vertical stratification of Syrphidae (Diptera) in an oak-hornbeam forest in northern Italy. *Ecological Research*, **27**, 755–763.
- Bouget, C., Brin, A. & Brustel, H. (2011) Exploring the "last biotic frontier": are temperate forest canopies special for saproxylic beetles? *Forest Ecology and Management*, **261**, 211–220.
- Bouget, C., Larrieu, L., Parmain, G. & Nusillard, B. (2013) In search of the best local habitat drivers for saproxylic beetle diversity in temperate deciduous forests. *Biodiversity and Conservation*, **22**, 2111–2130.
- Bussler, H., Bouget, C., Brustel, H., Brändle, M., Riedinger, V., Brandl, R. & Müller, J. (2011) Abundance and pest classification of scolytid species (Coleoptera: Curculionidae, Scolytinae) follow different patterns. *Forest Ecology and Management*, **262**, 1887–1894.
- Dufrêne, M. & Legendre, P. (1997) Species assemblages and indicator species: The need for a flexible asymmetrical approach. *Ecological Monographs*, **67**, 345–366.
- Gossner, M.M. (2009) Light intensity affects spatial distribution of Heteroptera in deciduous forests. *European Journal of Entomology*, **106**, 241–252.
- Grove, S.J. (2002) Saproxylic insect ecology and the sustainable management of forests. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **33**, 1–23.
- Hardersen S., Curletti G., Leseigneur L., Platia G., Liberti G., Leo P., Cornacchia P. & Gatti E. (2014) Spatio-temporal analysis of beetles from the canopy and ground layer in an Italian lowland forest. *Bulletin of Insectology* **67** (1): 87-97.

- Harrington, T.C. (2005) Ecology and evolution of mycophagous bark beetles and their fungal partners, in: Vega, F.E., Blackwell, M. (Eds.), *Ecological and Evolutionary Advances in Insect-Fungal Associations*. Oxford University Press, pp. 257–291.
- Hirao, T., Murakami, M. & Kashizaki, A. (2009) Importance of the understory stratum to entomofaunal diversity in a temperate deciduous forest. *Ecological Research*, **24**, 263–272.
- Horák, J., Mertlík, J., Chobot, K. & Kubáň, V. (2009) Distribution of a rare saproxylic beetle *Cucujus haematodes* (Coleoptera: Cucujidae) in the Czech Republic with notes to occurrence in central Europe. *Klapalekiana* **45**, 191–197.
- Hothorn, T., Bretz F. & Westfall P. (2008) Simultaneous inference in general parametric models. *Biometrical Journal*, **50**(3), 346–363.
- Hsieh, T.C., Ma, K.H. & Chao, A. (2016) iNEXT: iNterpolation and EXTrapolation for species diversity. R package version 2.0.12 URL: <http://chao.stat.nthu.edu.tw/blog/software-download/>.
- Hulcr, J., Beaver, R.A., Paranasakul, W., Dole, S.A. & Sonthichai, S. (2008) A comparison of bark and ambrosia beetle communities in two forest types in Northern Thailand (Coleoptera: Curculionidae: Scolytinae and Platypodinae). *Environmental Entomology*, **37**, 1461–1470.
- Hulcr, J., Atkinson, T.H., Cognato, A.I., Jordal J.H. & McKenna D.D. (2015) Morphology, Taxonomy, and Phylogenetics of Bark Beetles, in: Vega, F.E. & Hofstetter, R.W., *Bark Beetles – Biology and Ecology of Native and Invasive Species*. Academic Press, Amsterdam and Boston, 640 pp.
- Chao, A., Gotelli, N.J., Hsieh, T.C., Sander, E., Ma, K.H., et al. (2014) Rarefaction and extrapolation with Hill numbers: a framework for sampling and estimation in species diversity studies. *Ecological Monographs*, **84**, 45–67
- Knížek, M. (2005) Scolytidae (kůrovcovití), in: Farkač, J., Král, D., Škorpík, M. (Eds.), *Red list of threatened species in the Czech Republic. Invertebrates*. Nature Conservation Agency of the Czech Republic, Praha, pp. 556–558.
- Knížek, M. (2009) Faunistic records from Czech Republic – 272. Coleoptera: Curculionidae: Scolytinae. *Klapalekiana*, **45**: 22.

- Knížek, M. & Beaver, R. (2007) Taxonomy and systematics of bark and ambrosia beetles, in: Lieutier, F., et al. (Eds.), *Bark and Wood Boring Insects in Living Trees in Europe, A Synthesis*. Springer, pp 41–54.
- Leksono, A.S., Takada, K., Koji, S., Nakagoshi, N., Angraeni, T. & Nakamura, K. (2005) Vertical and seasonal distribution of flying beetles in a suburban temperate deciduous forest collected by water pan trap. *Insect Science*, **12**, 199–206.
- Martikainen, P., Siitonen, J., Kaila, L., Punttila, P. & Rauh, J. (1999) Bark beetles (Coleoptera, Scolytidae) and associated beetle species in mature managed and old-growth boreal forests in southern Finland. *Forest Ecology and Management*, **116**, 233–45.
- Martikainen, P. (2001) Conservation of threatened saproxylic beetles: significance of retained aspen *Populus tremula* on clearcut areas. *Ecological Bulletins*, **49**, 205–18.
- Miklín, J. & Čížek, L. (2014) Erasing a European biodiversity hot-spot: Open woodlands, veteran trees and mature forests succumb to forestry intensification, logging, and succession in a UNESCO Biosphere Reserve. *Journal for Nature Conservation*, **22**, 35–41.
- Müller, J., Bussler, H., Gossner, M., Gruppe, A., Jarzabek-Müller, A., Preis, M. & Rettelbach, T. (2007) Forest edges in the mixed-montane zone of the Bavarian Forest National Park—hot spots of biodiversity. *Silva Gabreta* **13**, 121–148.
- Müller, J., Bussler, H., Gossner, M., Rettelbach, T. & Duelli, P. (2008a) The European spruce bark beetle *Ips typographus* in a national park: from pest to keystone species. *Biodiversity and Conservation*, **17**, 2979–3001.
- Müller, J., Bussler, H. & Kneib, T. (2008b) Saproxylic beetle assemblages related to silvicultural management intensity and stand structures in a beech forest in Southern Germany. *Journal of Insect Conservation*, **12**: 107–124.
- Pfeffer, A. (1955) *Kůrovci – Scolytoidea [Bark beetles – Scolytoidea]*. Fauna ČSR, svazek 6. Academia, Praha, 324 pp (in Czech).
- Procházka, J., Schlaghamerský, J. & Knížek, M. (2014) Bark beetles (Coleoptera: Curculionidae: Scolytinae) in beech-fir forests of the Beskydy Protected Landscape Area, Czech Republic. *Zprávy lesnického výzkumu*, **59**, 126–132.
- Reding M., Oliver J., Schultz P. & Ranger C. (2010) Monitoring flight activity of ambrosia beetles in ornamental nurseries with ethanol-baited traps: influence of trap height on captures. *Journal of Environmental Horticulture*, **28**: 85-90.

- R Development Core Team (2008) R: a language and environment for statistical computing. R foundation for statistical computing, Vienna, Austria, www.r-project.org.
- Rozkošný, R. & Vaňhara, J. (Eds.) (1996) *Terrestrial Invertebrates of the Pálava Biosphere Reserve of UNESCO III*. Folia Facultatis scientiarum naturalium Universitatis Masarykianae Brunensis, Biologia, 94, Brno: Masaryk University Brno, 224 pp.
- Safranyik, L., Linton, D.A. & Shor T.L. (2000) Temporal and vertical distribution of bark beetles (Coleoptera: Scolytidae) captured in barrier traps at baited and unbaited lodgepole pines the year following attack by the mountain pine beetle. *The Canadian Entomologist*, **132**, 799-810.
- Schlaghamerský, J. (2000) *The saproxylic beetles (Coleoptera) and ants (Formicidae) of Central European hardwood floodplain forests*. Folia Facultatis scientiarum naturalium Universitatis Masarykianae Brunensis, Biologia. 103, Brno: Masaryk University Brno, 205 pp.
- Schowalter, T.D., Coulson, R.N. & Crossley, D.A. (1981) Role of southern pine beetle and fire in maintenance of structure and function of the southeastern coniferous forest. *Environmental Entomology*, **10**, 821–825.
- Siitonen J., Martikainen P., Punttilä P. & Rauh J. (2000) Coarse woody debris and stand characteristics in mature managed and old-growth boreal mesic forests in southern Finland. *Forest Ecology and Management*, **128**, 211–225.
- Stokland, J.N., Tomter, S.M. & Söderberg, G.U. (2004) Development of deadwood indicators for biodiversity monitoring: experiences from Scandinavia, in: Marchetti, M. (Ed.), *Monitoring and indicators of forest biodiversity in Europe—from ideas to operationality*. European Forest Institute, EFI Proceedings 51, pp. 207–226.
- Stokland, J.N., Siitonen, J. & Jonsson, B.G. (2012) *Biodiversity in Dead Wood*. Cambridge University Press, Cambridge, 521 pp.
- Su, J.C. & Woods, S.A. (2001) Importance of sampling along a vertical gradient to compare the insect fauna in managed forests. *Environmental Entomology*, **30**, 400–408.
- Szujecki, A. (1987) *Ecology of Forest Insects*. Państwowe Wydawnictwo Naukowe, Warszawa, 601 pp.
- Ter Braak, C.J.F. & Šmilauer, P. (2002) CANOCO, version 4.51. Centre for Biometry, Wageningen.

- Ter Braak, C.J.F. & Šmilauer P. (2012) *Canoco reference manual and user's guide: software for ordination, version 5.0*. Microcomputer Power. Ithaca, USA, 496 pp.
- Toivanen, T., Liikanen, V. & Kotiaho, J.S. (2009) Effects of forest restoration treatments on the abundance of bark beetles in Norway spruce forests of southern Finland. *Forest Ecology and Management*, **257**, 117–125.
- TykarSKI, P. (2006) Beetles associated with scolytids (Coleoptera, Scolytidae) and the elevational gradient: Diversity and dynamics of the community in the Tatra National Park, Poland. *Forest Ecology and Management*, **225**, 146–159.
- Ulyshen, M.D. & Hanula, J.L. (2007) A comparison of the beetle (Coleoptera) fauna captured at two heights above ground in a North American temperate deciduous forest. *American Midland Naturalist*, **158**, 260–278.
- Ulyshen, M.D. & Hanula, J.L. (2009) Habitat associations of saproxylic beetles in the southeastern United States: A comparison of forest types, tree species and wood postures. *Forest Ecology and Management*, **257**, 653–664.
- Ulyshen, M.D., Soon, V. & Hanula, J.L. (2010) On the vertical distribution of bees in a temperate deciduous forest. *Insect Conservation and Diversity*, **3**, 222–228.
- Ulyshen, M.D. (2011) Arthropod vertical stratification in temperate deciduous forests, implications for conservation-oriented management. *Forest Ecology and Management*, **261**, 1479–1489.
- Ulyshen, M.D., Barrington, W.T., Hoebeke, E.R. & Herms, D.A. (2012) Vertically stratified ash-limb beetle fauna in northern Ohio. *Psyche*, 2012, 1–5.
- Ulyshen, M.D., Sheehan & T.N. (2017) Trap height considerations for detecting two economically important forest beetle guilds in southeastern US forests. *Journal of Pest Science*, 1–13. <http://dx.doi.org/10.1007/s10340-017-0883-7>
- Vance, C.C., Kirby, K.R., Malcolm, J.R. & Smith, S.M. (2003) Community composition of longhorned beetles (Coleoptera: Cerambycidae) in the canopy and understorey of sugar maple and white pine stands in south-central Ontario. *Environmental Entomology*, **32**, 1066–1074.
- Vodka, S. & Cizek, L. (2013) The effects of edge-interior and understorey-canopy gradients on the distribution of saproxylic beetles in a temperate lowland forest. *Forest Ecology and Management*, **304**, 33–41.

- Vrška, T., Hort, L., Adam, D., Odehnalová, P., Král, K. & Horal, D. (2006) *Developmental dynamics of virgin forest reserves in the Czech Republic. Volume II, Floodplain forests - Cahnov-Soutok, Ranšpurk, Jiřina*. Academia, Praha, 214 pp.
- Vrška, T., Adam, D., Hort, L., Kolář, T. & Janík, D. (2009) European beech (*Fagus sylvatica* L.) and silver fir (*Abies alba* Mill.) rotation in the Carpathians – a developmental cycle or a linear trend induced by man? *Forest Ecology and Management*, **258**, 347–356.
- Weiss, M., Procházka, J., Schlaghamerský, J. & Cizek, L. (2016) Fine-Scale vertical stratification and guild composition of saproxylic beetles in lowland and montane forests: Similar patterns despite low faunal overlap. *PLoS ONE*, **11**, e0149506. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0149506>
- Weissmannová, H. (2004). Ostravsko [Ostrava region], in: Mackovčín, P., Sedláček, M. (Eds.), *Chráněná území ČR, svazek X [Protected areas of the Czech Republic, volume X]*. Brno, Praha: AOPK ČR, EkoCentrum, 454 pp (in Czech).
- Wermelinger, B. (2004) Ecology and management of the spruce bark beetle *Ips typographus* – a review of recent research. *Forest Ecology and Management*, **202**, 67–82.
- Wermelinger, B., Flückiger, P.F., Obrist, P.K. & Duelli, P. (2007) Horizontal and vertical distribution of saproxylic beetles (Col., Buprestidae, Cerambycidae, Scolytinae) across sections of forest edges. *Journal of Applied Entomology*, **131**, 104–114.

Acknowledgements

We thank David Hauck, Stanislav Němejc, Jan Čížek, Lenka Petráková, Petr Čechovský, Petr Bejdák, and Lukáš Bureš for assistance with field work, Pavel Průdek for sorting much of the material, Miloš Knížek for help with the identification of bark beetles and Radek Michalko for advice in statistical analyses. We thank Raphael Didham, Yves Basset and four anonymous reviewers for valuable comments on previous versions of the manuscript. Jeffrey C. Nekola (The University of New Mexico, USA) kindly checked the English. The Ministry of Environment of the Czech Republic, the Administration of the Beskydy Protected Landscape Area and the Forests of the Czech Republic, state enterprise, permitted us to work in the forests and nature reserves under their administration. We obtained funding from the Grant Agency of the Czech Academy of Sciences (KJB600960705), the Czech Science Foundation (P504/12/1952), the Ministry of Education, Youth and Sports of the Czech Republic (Research Plan MSM 0021622416) and from the South Moravian Centre for International Mobility (Brno Ph.D. Talent).

Článek III

Procházka, J. & Schlaghamerský, J. (2018) **Does dead wood volume affect saproxylic beetles in montane beech-fir forests of Central Europe?** (manuskript)

Does dead wood volume affect saproxylic beetles in montane beech-fir forests of Central Europe?

Authors: Jiří Procházka^{1,*}, Jiří Schlaghamerský¹

¹ Masaryk University, Faculty of Science, Department of Botany and Zoology, Kotlářská 2, 611 37 Brno, Czech Republic

*Corresponding author at: Masaryk University, Faculty of Science, Department of Botany and Zoology, Kotlářská 2, 611 37 Brno, Czech Republic

E-mail addresses: jiri.prochazka@mail.muni.cz (J. Procházka), jiris@sci.muni.cz (J. Schlaghamerský)

ORCID: 0000-0002-8016-1992 (J. Procházka)

Abstract

As most European forests are commercially managed for wood production, excluding the disintegration phase of the forest development cycle, a serious decline of numerous species has been observed. The intensity of forest management is critical for biodiversity conservation, especially in regard to saproxylic organisms, as it reduces the abundance of old trees and dead wood. We studied saproxylic beetles in 12 montane beech-fir stands in a Central European mountain range. We used 72 flight interception traps exposed for two vegetation seasons (2012 and 2013) placed at sites characterized by three levels of dead wood volume. In total, 7,990 individuals of 287 species belonging to 41 families were collected. Species richness and abundance of both non-threatened and threatened species showed no significant differences among the three studied forest stand categories. Large diameter dead wood, dead wood in the last decay stage and dead beech wood close to the traps significantly affected the assemblage of threatened beetles. Canopy openness, thin dead wood in the wider trap surroundings and dead wood in the second and third decay stage in the closer trap surroundings affected the assemblage of non-threatened species.

Keywords

Saproxylic beetles; red list; flight interception traps; decaying wood; stand structure

1. Introduction

Saproxylic beetles are often a target group in forest biodiversity conservation but also a group that can provide flagship and umbrella species for conservation efforts concerning entire saproxylic communities (Stokland et al. 2004; Stokland et al. 2012; Bouget et al. 2013). Saproxylic beetles are one of the most threatened components of the biological diversity in forests (Brunet and Isacson 2009; Paillet et al. 2010) and the most diverse insect group occurring on dead wood (Speight 1989). Dead wood characteristics, such as tree species, volume (highly dependent on the diameter of trunks and branches) and stage of decomposition, are crucial for the composition of the community of saproxylic organisms, which are associated with a particular type of the substrate (Dajoz 2000). Coarse woody debris and standing dead trees are an important substrate for maintaining biodiversity and functioning of forest ecosystems (Samuelsson et al. 1994). The presence of certain species indicates long-term continuity of forest stands or even enables us to recognize relict pristine forests with a long continuity of old growth habitat features (Brustel 2004; Eckelt et al. 2018). The structure of a local assemblage is the outcome of the interaction of factors such as the regional species pool, habitats framework, local environmental conditions and biotic interactions (Didham and Springate 2003; Wright 2006; Tschardt and Brandl 2004). According to Milberg et al. (2016) the degree of association with dead wood was also found an important factor driving diversity of saproxylic beetles, as obligate saproxylic species were more clearly differentiated among downed logs than facultative saproxylic species (the latter being feeding generalists or species known to live also apart of dead wood).

Many saproxylic beetle species listed as threatened in Central Europe require habitat structures that have become rare in production forests owing to forest management (Seibold et al. 2015), which substantially reduces the amount of dead wood and old trees (Siitonen et al. 2000; Floren and Schmidl 2008). Several studies recommended leaving at least some dead wood for decay in forests in order to maintain the diversity of saproxylic organisms (e.g. Kirby 2001; Martikainen 2001; Grove et al. 2002). Threshold values for the amount of dead wood needed to maintain high biodiversity have been provided as a rule of thumb, ranging from 20 to 60 m³ ha⁻¹ (Müller and Bütler 2010), but the required dead wood volume is highly temperature dependent and thus affected by topoclimate and elevation (Müller et al. 2015). Saproxylic species living on broadleaf trees, species of large body size, species living in dead wood of large diameter and species living in sunny dead-wood habitats were strongly affected by human-induced forest changes and are thus today considered threatened (Seibold et al. 2015; Eckelt et al. 2018; Kostanjsek et al. 2018).

Given the decline of silver fir (*Abies alba* Mill.) in many European forests, mainly caused by industrial emissions, wind disturbances and absence of traditional management (Vrška et al. 2009), several saproxylic beetles associated with fir, e.g. the longhorn beetles *Acanthocinus reticulatus* (Razoumovsky, 1789) and *Pogonocherus ovatus* (Goeze, 1777), became threatened in Central Europe (Binot et al. 1998; Hejda et al. 2017). The jewel beetle *Eurythyrea austriaca* (Linnaeus, 1767) became extinct in several countries due to the lack of primeval fir-beech forests (Škorpík et al. 2011). A few scolytine beetles are thought to accelerate the decline of silver fir (Podlaski and Borkowski 2009), but even these pest species may become scarce when fir is declining (Procházka et al. 2014). Several species, preferring conifers, e.g. *Peltis grossa* (Linnaeus, 1758) or *Ceruchus chrysomelinus* (Hochenwarth, 1785), have thus become rare, as fir dead wood is lacking and removal of recently dead and weakened spruce trees became an essential part of 'forest hygiene' in managed forests (Schimitschek 1969). Remnants of beech-fir forests in Central Europe deserve protection, as they host not only a unique fauna associated with fir, but also several relict species of primeval forests, e.g. *Cucujus haematodes* Erichson, 1845, *Phryganophilus ruficollis* (Fabricius, 1798) and *Rhysodes sulcatus* (Fabricius, 1787). These species have become extinct or extremely rare in most parts of their distribution area due to strong negative effects of increasing forest management intensity (Eckelt et al. 2018; Horák et al. 2011).

Our objectives were to answer the following questions: (1) Do abundance and species composition of saproxylic beetle assemblages differ between beech-fir forests with different dead wood volumes, considering non-threatened and threatened species? (2) Does the diversity of dead wood affect the species richness of the studied assemblage? (3) Is the catch of the flight interception traps affected by dead wood in their immediate and wider surroundings, and if so, how? (4) What is the minimum amount of dead wood for maintaining species richness of threatened species in the studied forest type?

2. Methods

2.1. Sampling design

The study area was the Moravian-Silesian Beskids (Moravsko-slezské Beskydy), a mountain range within the Western Carpathians, situated in north-eastern Moravia, Czech Republic (49°10'–39' N, 17°59'–18°44' E; mean annual temperature 7 °C, mean annual precipitation 816 mm; Jaskula et al. 2004). The sampling sites had an elevation range of 470–930 m a.s.l. All study sites were placed in beech-fir forests with interspersed Norway spruce (*Picea abies*), sycamore maple (*Acer pseudoplatanus*) and European ash (*Fraxinus excelsior*). Forest stands were divided into three categories according to volumes of dead wood present on site.

The first category included stands protected as nature reserves for more than 20 years and with a large amount of dead wood (mean: 300 m³/ha). The second category were forests protected for less than 20 years and with a medium amount of dead wood (mean: 100 m³/ha). The last category included commercial forest stands with a low amount of dead wood (mean: 40 m³/ha). Each category was represented by four stands (see Table 1 for their names and geographic coordinates). Stand size ranged between 1.6 and 10.5 ha (mean \pm SE: 4.2 \pm 0.7 ha, similar stand sizes in all categories, no significant difference between categories: ANOVA, $F = 1.78$ $df = 11$ $p = 0.22$) and the distance between individual sites ranged between 0.7 and 19 km (mean \pm SE: 8.6 \pm 1.8 km). In total, we used 72 unbaited flight interception traps (six per site) of cross vane type with two perpendicular transparent plastic panes (50 cm x 25 cm), a roof above, and a funnel below, which was connected to a collecting bottle with preservative (saturated salt solution with a drop of detergent to eliminate surface tension). Traps were placed along a transect across the site, with ca 25 m distance between adjacent traps, hanging at a height of 1.2 m above ground on bamboo poles stuck into the ground. Such a trap height is commonly used in studies on saproxylic beetles and has been shown to cover well saproxylic beetle assemblages of beech-fir forest stands (Weiss et al. 2016). Sampling was carried out during two vegetation seasons, i.e. from the end of April until the end of September of 2012 and 2013, with catch retrieval once per month. Environmental variables were measured during June and July of the first trapping season (2012). No noticeable changes in dead wood volumes (e.g. fall of large branches or even trees) were observed during the study period. All obtained saproxylic beetles were used in the analyses except Staphylinidae and Leiodidae (due to their difficult identification and lack of available experts). Individual beetle species were considered saproxylic following Köhler (2000) and recommendations of experts on particular families. Species were considered as threatened if they were classified in the Czech red list (Hejda et al. 2017) as vulnerable, endangered or critically endangered. Several environmental variables were measured around each trap, using nested octagonal areas (easier to establish than the ideal circular ones) of 100 m² and 400 m² with the trap in their centre (corresponding to an approximate radius of 5.6 m and 11.3 m, respectively, around each trap). In these areas, all dead wood of a diameter above 2 cm was measured, recording its stage of decomposition, type (lying or standing), diameter and tree species (if still apparent). We used five classes to describe the stage of decomposition, following Siitonen et al. (2000): (I) freshly dead; (II) bark partly loose, but > 50% remaining, wood hard; (III) < 50 % of the bark remaining, wood hard or soft on the surface; (IV) wood soft on the surface or throughout, trunk partly covered by epixylic mosses; (V) wood soft throughout or with a hard core only, the outer surface hard

to distinguish, completely overgrown with forest floor mosses. The relative cover of tree crowns (%) above the trap was recorded by a camera with fish-eye objective (16 mm focal length) and analysed using the software Gap Light Analyzer (Frazer et al. 1999).

2.2. Data analysis

To compare species richness among the three sampled stand categories, sample-size-based rarefaction and extrapolation curves based on Hill numbers ($q = 0$) were created (Chao et al. 2014) using the iNEXT package (Hsieh et al. 2016) in R software (R Development Core Team 2008). A Generalized Linear Mixed Model (GLMM) with Poisson distribution and subsequent pairwise comparisons was applied to test the differences in abundances and species richness of beetles among stand categories. Analyses were carried out using the R software (R Development Core Team 2008) and the lme4 package (Bates et al. 2015), for multiple comparisons the multcomp package (Hothorn et al. 2008) was used.

The abundance-based Bray-Curtis index of dissimilarity (d_{BC}) was used to compare the diversity of saproxylic beetles among the three levels of dead wood volume. Additionally, dissimilarity partitioning was used to find out whether the dissimilarity was caused by balanced variation in species abundances (d_{BC-bal}) or by unidirectional abundance gradients (d_{BC-gra}), following Baselga (2013). In the case of a balanced variation in species abundances, the individuals of a species present at one site are substituted by the same number of individuals of a different species at another site. This is analogous to species replacement in incidence-based patterns. In the case of unidirectional abundance gradients, some individuals are lost from a site without any substitution and this is equivalent to species nestedness in incidence-based patterns (Baselga 2013). Analyses of dissimilarity were carried out using the R software (R Development Core Team 2008) with the betapart package (Baselga and Orme 2012).

The relationships between sample composition and explanatory variables were investigated using Redundancy Analysis (RDA), a linear constrained ordination method that relates the species composition of samples to external predictors. Forward selection was applied to identify variables affecting sample composition. Significance was tested using the Monte Carlo test with 9,999 permutations. Variation partitioning was used to quantify variance explained by particular environmental variables. The relationships between beetles, dead wood volume and other significant variables were depicted using Correspondence Analysis (CA), a unimodal unconstrained ordination method, following the CANOCO manual (Ter Braak and Šmilauer 2012). Sample units were the single traps with their beetle catch pooled for the entire trapping period. Scaling was focused on inter-sample distances; species

scores were divided by standard deviations, species counts were log-transformed and centred, samples were standardised using Hellinger standardization. Supplementary environmental variables were used for explaining the species data. Site was used as covariate, filtering out the effect of the data structure. Ordinations were carried out using CANOCO 5 (Ter Braak and Šmilauer 2012).

3. Results

A total of 7,990 individuals of 287 species (only those classified as saproxylic) belonging to 41 families were collected in the studied beech-fir forest stands (Table 1). Of those 286 individuals belonged to 35 species classified as vulnerable, endangered or critically endangered on the Czech red list. Most abundant red-listed species were *Hylis foveicollis* (Melasidae), *Cis dentatus* (Ciidae) and *Rabocerus foveolatus* (Salpingidae). One species, *Ceruchus chrysomelinus* (Lucanidae), was further protected by national law in the highest category (critically endangered). Three fir-dwelling specialists were found: *Cryphalus piceae*, *Pityokteines curvidens* (both Scolytinae) and *Pogonocherus ovatus* (Cerambycidae). The last one is listed as near-threatened in the Czech Red list. Numbers of saproxylic beetle species were slightly lower in stands with a large volume of dead wood than in stands of medium and low dead wood volumes (Fig. 1).

Table 1 – List of trapped beetle species ordered by families (both in alphabetic order). Information on family, total abundances in three beech-fir forest stand categories based on dead wood volume (dwv; low, medium and large), and red list category (Hejda et al. 2017) are given. Species were considered as obligate (1), facultative (2) or potential (3) saproxylics following Köhler (2000) and recommendations of experts on particular families.

Species	Family	Low DWV	Medium DWV	Large DWV	Red list	Saproxylic status
<i>Dorcatoma dresdensis</i>	Anobiidae	0	0	1		1
<i>Dorcatoma punctulata</i>	Anobiidae	0	1	1		1
<i>Dryophilus pusillus</i>	Anobiidae	0	2	0		1
<i>Episernus granulatus</i>	Anobiidae	1	1	1		1
<i>Ernobius abietis</i>	Anobiidae	3	9	0		1
<i>Hadrobregmus pertinax</i>	Anobiidae	1	3	4		1
<i>Hemicoelus canaliculatus</i>	Anobiidae	0	3	2		1
<i>Hemicoelus costatus</i>	Anobiidae	5	46	39		1
<i>Microbregma emarginatum</i>	Anobiidae	2	2	23		1
<i>Ptilinus pectinicornis</i>	Anobiidae	82	199	98		1
<i>Ptinomorphus imperialis</i>	Anobiidae	15	7	23		1
<i>Xestobium plumbeum</i>	Anobiidae	38	53	23		1
<i>Xestobium rufovillosum</i>	Anobiidae	0	1	0		1
<i>Anthribus nebulosus</i>	Anthribidae	7	3	1		3
<i>Enedreytes sepicola</i>	Anthribidae	0	1	0	NT	1
<i>Platystomos albinus</i>	Anthribidae	0	1	0		1
<i>Anthaxia helvetica</i>	Buprestidae	1	0	1		2
<i>Alosterna tabacicolor</i>	Cerambycidae	10	3	3		1
<i>Anaglyptus mysticus</i>	Cerambycidae	1	1	2		1
<i>Anastrangalia reyi</i>	Cerambycidae	3	0	0		1
<i>Anastrangalia sanguinolenta</i>	Cerambycidae	0	0	1		1
<i>Carilia virginea</i>	Cerambycidae	1	0	0		1
<i>Clytus arietis</i>	Cerambycidae	2	1	0		1
<i>Clytus lama</i>	Cerambycidae	0	0	1		1
<i>Dinoptera colaris</i>	Cerambycidae	1	0	0		1
<i>Evodinus clathratus</i>	Cerambycidae	1	3	3		1
<i>Leiopus nebulosus</i>	Cerambycidae	1	3	1		1
<i>Leptura quadrifasciata</i>	Cerambycidae	0	3	2		1
<i>Leptura rubra</i>	Cerambycidae	8	20	5		1
<i>Molorchus minor</i>	Cerambycidae	6	0	0		1
<i>Obrium brunneum</i>	Cerambycidae	2	0	0		1
<i>Oxymirus cursor</i>	Cerambycidae	11	3	9		1
<i>Pachytodes cerambyciformis</i>	Cerambycidae	0	1	0		1
<i>Phymatodes testaceus</i>	Cerambycidae	0	2	0		1
<i>Pidonia lurida</i>	Cerambycidae	0	1	0		1
<i>Pogonocherus fasciculatus</i>	Cerambycidae	0	0	1		1
<i>Pogonocherus ovatus</i>	Cerambycidae	0	0	1	NT	1

Species	Family	Low DWV	Medium DWV	Large DWV	Red list	Saproxyllic status
<i>Rhagium bifasciatum</i>	Cerambycidae	30	9	33		1
<i>Rhagium inquisitor</i>	Cerambycidae	1	0	0		1
<i>Rhagium mordax</i>	Cerambycidae	8	2	4		1
<i>Rutpela maculata</i>	Cerambycidae	5	1	3		1
<i>Stenurella melanura</i>	Cerambycidae	2	2	0		1
<i>Tetropium castaneum</i>	Cerambycidae	0	0	1		1
<i>Cerophytum elateroides</i>	Cerophytidae	0	1	0	CR	1
<i>Cerylon fagi</i>	Cerylonidae	2	0	1		1
<i>Cerylon ferrugineum</i>	Cerylonidae	12	31	8		1
<i>Cerylon histerooides</i>	Ciidae	19	15	7		1
<i>Cis dentatus</i>	Ciidae	18	6	19	VU	1
<i>Cis festivus</i>	Ciidae	1	2	0		1
<i>Cis glabratus</i>	Ciidae	7	4	10		1
<i>Cis jacquemartii</i>	Ciidae	1	0	0		1
<i>Cis lineatocribratus</i>	Ciidae	2	2	0	VU	1
<i>Cis micans</i>	Ciidae	9	5	2		1
<i>Cis punctulatus</i>	Ciidae	2	2	0		1
<i>Cis rugulosus</i>	Ciidae	244	54	59		1
<i>Cis submicans</i>	Ciidae	2	0	0		1
<i>Cis vestitus</i>	Ciidae	0	1	0		1
<i>Cis villosulus</i>	Ciidae	1	1	1		1
<i>Ennearthron cornutum</i>	Ciidae	7	6	1		1
<i>Octotemnus glabriculus</i>	Ciidae	0	1	0		1
<i>Orthocis alni</i>	Ciidae	3	9	1		1
<i>Ropalodontus femoratus</i>	Ciidae	8	0	0		1
<i>Sulcacis nitidus</i>	Ciidae	3	2	0		1
<i>Thanasimus formicarius</i>	Cleridae	3	8	2		1
<i>Tillus elongatus</i>	Cleridae	1	4	1		1
<i>Antherophagus pallens</i>	Cryptophagidae	5	1	0		2
<i>Antherophagus similis</i>	Cryptophagidae	1	0	0		2
<i>Atomaria affinis</i>	Cryptophagidae	0	0	3		3
<i>Atomaria alpina</i>	Cryptophagidae	0	1	5		2
<i>Atomaria badia</i>	Cryptophagidae	0	0	2		1
<i>Atomaria bella</i>	Cryptophagidae	0	1	1		1
<i>Atomaria diluta</i>	Cryptophagidae	0	1	0		1
<i>Atomaria elongatula</i>	Cryptophagidae	1	0	0		1
<i>Atomaria fuscata</i>	Cryptophagidae	0	3	0		2
<i>Atomaria ihsseni</i>	Cryptophagidae	0	1	1		1
<i>Atomaria lewisi</i>	Cryptophagidae	0	8	0		2
<i>Atomaria longicornis</i>	Cryptophagidae	1	0	0		2
<i>Atomaria ornata</i>	Cryptophagidae	0	12	1		1
<i>Atomaria testacea</i>	Cryptophagidae	0	5	0		2
<i>Atomaria turgida</i>	Cryptophagidae	3	11	0		1
<i>Atomaria umbrina</i>	Cryptophagidae	0	0	1		1

Species	Family	Low DWV	Medium DWV	Large DWV	Red list	Saproxyllic status
<i>Atomaria vespertina</i>	Cryptophagidae	2	3	3		1
<i>Caenoscelis subdeplanata</i>	Cryptophagidae	0	1	0		2
<i>Cryptophagus cylindrellus</i>	Cryptophagidae	0	3	1		2
<i>Cryptophagus dentatus</i>	Cryptophagidae	15	10	26		2
<i>Cryptophagus falcozi</i>	Cryptophagidae	0	1	0		2
<i>Cryptophagus fuscicornis</i>	Cryptophagidae	0	0	3		1
<i>Cryptophagus labilis</i>	Cryptophagidae	1	1	4		1
<i>Cryptophagus lycoperdi</i>	Cryptophagidae	0	1	0		3
<i>Cryptophagus micaceus</i>	Cryptophagidae	1	1	0		3
<i>Cryptophagus pubescens</i>	Cryptophagidae	5	6	9		2
<i>Cryptophagus punctipennis</i>	Cryptophagidae	9	10	9		3
<i>Cryptophagus reflexus</i>	Cryptophagidae	1	1	2		2
<i>Micrambe abietis</i>	Cryptophagidae	8	48	12		1
<i>Pteryngium crenatum</i>	Cryptophagidae	3	6	2		1
<i>Leptophloeus alternans</i>	Cucujidae	0	5	0		1
<i>Acalles camelus</i>	Curculionidae	1	0	0	NT	1
<i>Acalles fallax</i>	Curculionidae	3	6	8	NT	1
<i>Acallocrates colonnellii</i>	Curculionidae	0	2	0	NT	1
<i>Cryphalus abietis</i>	Curculionidae	57	178	59		1
<i>Cryphalus piceae</i>	Curculionidae	2	22	1		1
<i>Crypturgus hispidulus</i>	Curculionidae	9	384	3		1
<i>Crypturgus subcribrosus</i>	Curculionidae	0	7	0		1
<i>Dryocoetes autographus</i>	Curculionidae	76	154	68		1
<i>Dryocoetes hectographus</i>	Curculionidae	22	33	22		1
<i>Echinodera hypocrita</i>	Curculionidae	1	1	3		1
<i>Ernoporicus fagi</i>	Curculionidae	22	30	25		1
<i>Ernoporus tiliae</i>	Curculionidae	0	0	1		1
<i>Hylastes cunicularius</i>	Curculionidae	48	98	23		1
<i>Hylesinus fraxini</i>	Curculionidae	69	200	13		1
<i>Hylesinus toranio</i>	Curculionidae	0	1	0		1
<i>Hylurgops palliatus</i>	Curculionidae	74	601	56		1
<i>Ips typographus</i>	Curculionidae	9	104	0		1
<i>Onyxacalles pyrenaeus</i>	Curculionidae	1	0	0	NT	1
<i>Otiorhynchus niger</i>	Curculionidae	2	0	1		3
<i>Phloeotribus spinulosus</i>	Curculionidae	3	0	1		1
<i>Pissodes piceae</i>	Curculionidae	0	1	0		3
<i>Pityogenes chalcographus</i>	Curculionidae	70	229	9		1
<i>Pityokteines curvidens</i>	Curculionidae	1	0	0		1
<i>Pityophthorus pityographus</i>	Curculionidae	6	18	2		1
<i>Polygraphus poligraphus</i>	Curculionidae	4	0	0		1
<i>Scolytus mali</i>	Curculionidae	0	1	0		1
<i>Scolytus multistriatus</i>	Curculionidae	0	0	1	VU	1
<i>Taphrorychus bicolor</i>	Curculionidae	89	105	23		1

Species	Family	Low DWV	Medium DWV	Large DWV	Red list	Saproxyllic status
<i>Trypodendron domesticum</i>	Curculionidae	100	134	90		1
<i>Trypodendron lineatum</i>	Curculionidae	30	412	22		1
<i>Xyleborinus saxesenii</i>	Curculionidae	2	0	0		1
<i>Xyleborus dispar</i>	Curculionidae	6	3	1		1
<i>Xylechinus pilosus</i>	Curculionidae	0	2	2		1
<i>Attagenus smirnovi</i>	Dermestidae	1	0	0		3
<i>Megatoma undata</i>	Dermestidae	0	2	0		3
<i>Derodontus macularis</i>	Derodontidae	0	0	1		1
<i>Ampedus aethiops</i>	Elateridae	10	0	0		1
<i>Ampedus auripes</i>	Elateridae	0	0	1	CR	1
<i>Ampedus balteatus</i>	Elateridae	8	2	0		1
<i>Ampedus erythrogonus</i>	Elateridae	16	28	26		1
<i>Ampedus nigrinus</i>	Elateridae	16	22	31		1
<i>Ampedus pomorum</i>	Elateridae	19	9	0		1
<i>Ampedus sanguineus</i>	Elateridae	2	1	0		1
<i>Anostirus castaneus</i>	Elateridae	2	0	0		2
<i>Anostirus purpureus</i>	Elateridae	7	5	2		1
<i>Dalopius marginatus</i>	Elateridae	22	12	4		2
<i>Denticollis interpositus</i>	Elateridae	0	1	4	EN	1
<i>Denticollis linearis</i>	Elateridae	9	13	14		1
<i>Denticollis rubens</i>	Elateridae	16	5	8	EN	1
<i>Diacanthous undulatus</i>	Elateridae	0	1	0	EN	1
<i>Hemicrepidius hirtus</i>	Elateridae	1	0	0		2
<i>Hemicrepidius niger</i>	Elateridae	1	0	0		2
<i>Liotrichus affinis</i>	Elateridae	0	1	0	VU	2
<i>Melanotus castanipes</i>	Elateridae	85	141	55		1
<i>Paraphotistus impressus</i>	Elateridae	0	0	1	VU	2
<i>Pheletes aeneoniger</i>	Elateridae	24	18	0		1
<i>Endomychus coccineus</i>	Endomychidae	6	5	5	VU	1
<i>Mycetina cruciata</i>	Endomychidae	52	21	27		1
<i>Dacne bipustulata</i>	Erotylidae	1	2	0		1
<i>Triplax aenea</i>	Erotylidae	0	6	5		1
<i>Triplax rufipes</i>	Erotylidae	0	2	0		1
<i>Triplax russica</i>	Erotylidae	45	74	34		1
<i>Tritoma bipustulata</i>	Erotylidae	10	5	1		1
<i>Abraeus granulum</i>	Histeridae	0	1	0	VU	1
<i>Dendrophilus punctatus punctatus</i>	Histeridae	0	1	0		2
<i>Margarinotus striola succicola</i>	Histeridae	1	0	1		2
<i>Cartodere (Aridius) nodifer</i>	Latridiidae	7	13	3		2
<i>Corticaria elongata</i>	Latridiidae	0	1	0		2
<i>Corticaria fulva</i>	Latridiidae	0	1	0		2
<i>Corticaria lateritia</i>	Latridiidae	0	1	0		1
<i>Corticaria longicornis</i>	Latridiidae	6	2	0		2

Species	Family	Low DWV	Medium DWV	Large DWV	Red list	Saproxylic status
<i>Corticaria serrata</i>	Latridiidae	1	0	1		2
<i>Corticarina minuta</i>	Latridiidae	0	0	1		2
<i>Corticarina parvula</i>	Latridiidae	4	12	11		2
<i>Corticarina similata</i>	Latridiidae	1	3	0		2
<i>Corticinara gibbosa</i>	Latridiidae	0	4	0		3
<i>Dienerella costulata</i>	Latridiidae	0	1	0		3
<i>Enicmus atriceps</i>	Latridiidae	1	4	0		1
<i>Enicmus fungicola</i>	Latridiidae	8	6	15		1
<i>Enicmus histrio</i>	Latridiidae	0	1	0		2
<i>Enicmus rugosus</i>	Latridiidae	14	13	8		1
<i>Enicmus transversus</i>	Latridiidae	0	0	1		2
<i>Latridius consimilis</i>	Latridiidae	2	0	2		2
<i>Latridius hirtus</i>	Latridiidae	1	5	2		1
<i>Latridius minutus</i>	Latridiidae	0	0	1		3
<i>Latridius porcatus</i>	Latridiidae	1	0	0		3
<i>Stephostethus alternans</i>	Latridiidae	14	24	35		3
<i>Stephostethus angusticollis</i>	Latridiidae	0	1	0		2
<i>Stephostethus rugicollis</i>	Latridiidae	7	19	1		2
<i>Agathidium nigripenne</i>	Leiodidae	2	3	1		1
<i>Amphicyllis globiformis</i>	Leiodidae	4	5	2		2
<i>Amphicyllis globus</i>	Leiodidae	1	0	1		2
<i>Anisotoma castanea</i>	Leiodidae	18	11	27		1
<i>Anisotoma glabra</i>	Leiodidae	0	0	1	NT	1
<i>Anisotoma humeralis</i>	Leiodidae	12	16	25		1
<i>Anisotoma orbicularis</i>	Leiodidae	4	3	4		1
<i>Liodopria serricornis</i>	Leiodidae	6	2	3	VU	2
<i>Nemadus colonoides</i>	Leiodidae	1	0	0	NT	2
<i>Ceruchus chrysomelinus</i>	Lucanidae	2	2	4	CR	1
<i>Platycerus caprea</i>	Lucanidae	42	25	26		1
<i>Platycerus caraboides</i>	Lucanidae	4	1	1		1
<i>Sinodendron cylindricum</i>	Lucanidae	10	6	7		1
<i>Dictyoptera aurora</i>	Lycidae	17	13	46		1
<i>Platycis cosnardi</i>	Lycidae	1	0	1		1
<i>Platycis minutus</i>	Lycidae	1	0	1		1
<i>Pyropterus nigroruber</i>	Lycidae	7	2	12		1
<i>Hylecoetus dermestoides</i>	Lymexylidae	15	9	5		1
<i>Hylecoetus flabellicornis</i>	Lymexylidae	1	1	0	CR	1
<i>Abdera flexuosa</i>	Melandryidae	1	3	4		1
<i>Melandrya barbata</i>	Melandryidae	1	0	3	EN	1
<i>Melandrya dubia</i>	Melandryidae	2	0	1	EN	1
<i>Orchesia micans</i>	Melandryidae	3	5	2		1
<i>Orchesia minor</i>	Melandryidae	3	2	1		1
<i>Orchesia undulata</i>	Melandryidae	4	7	6		1
<i>Phloiotrya rufipes</i>	Melandryidae	6	8	1		1

Species	Family	Low DWV	Medium DWV	Large DWV	Red list	Saproxyllic status
<i>Scotochroa livida</i>	Melandryidae	1	6	1		1
<i>Serropalpus barbatus</i>	Melandryidae	4	10	5	VU	1
<i>Zilora obscura</i>	Melandryidae	1	0	0	CR	1
<i>Hylis cariniceps</i>	Melasidae	3	5	1	CR	1
<i>Hylis foveicollis</i>	Melasidae	38	18	5	EN	1
<i>Melasis buprestoides</i>	Melasidae	13	8	6		1
<i>Microrhagus lepidus</i>	Melasidae	3	2	0	EN	1
<i>Aplocnemus nigricornis</i>	Melyridae	0	1	0		1
<i>Monotoma longicollis</i>	Monotomidae	0	5	0		3
<i>Monotoma picipes</i>	Monotomidae	0	2	0		3
<i>Rhizophagus bipustulatus</i>	Monotomidae	3	3	1		2
<i>Rhizophagus cribratus</i>	Monotomidae	0	3	1	VU	1
<i>Rhizophagus depressus</i>	Monotomidae	0	4	0		1
<i>Rhizophagus dispar</i>	Monotomidae	8	17	7		1
<i>Rhizophagus fenestralis</i>	Monotomidae	1	2	0		1
<i>Rhizophagus nitidulus</i>	Monotomidae	4	9	7		1
<i>Rhizophagus perforatus</i>	Monotomidae	6	4	1		1
<i>Litargus connexus</i>	Mycetophagidae	0	1	0		1
<i>Mycetophagus atomarius</i>	Mycetophagidae	11	9	16		1
<i>Mycetophagus fulvicollis</i>	Mycetophagidae	1	8	0	VU	1
<i>Mycetophagus populi</i>	Mycetophagidae	0	1	1	VU	1
<i>Triphyllus bicolor</i>	Mycetophagidae	2	1	1	VU	1
<i>Cychramus luteus</i>	Nitidulidae	1	1	1		2
<i>Cychramus variegatus</i>	Nitidulidae	0	0	4		1
<i>Cyllodes ater</i>	Nitidulidae	1	6	1	VU	1
<i>Eपुरaea aestiva</i>	Nitidulidae	9	3	0		3
<i>Eपुरaea binotata</i>	Nitidulidae	0	1	0		1
<i>Eपुरaea longula</i>	Nitidulidae	0	8	6		2
<i>Eपुरaea marseuli</i>	Nitidulidae	5	8	1		1
<i>Eपुरaea melanocephala</i>	Nitidulidae	5	11	9		2
<i>Eपुरaea muehli</i>	Nitidulidae	2	1	1		1
<i>Eपुरaea neglecta</i>	Nitidulidae	2	1	2		2
<i>Eपुरaea pallescens</i>	Nitidulidae	0	1	1		2
<i>Eपुरaea pygmaea</i>	Nitidulidae	6	15	1		2
<i>Eपुरaea terminalis</i>	Nitidulidae	1	3	0		2
<i>Eपुरaea unicolor</i>	Nitidulidae	0	2	0		3
<i>Eपुरaea variegata</i>	Nitidulidae	4	3	2		2
<i>Glischrochilus quadriguttatus</i>	Nitidulidae	0	0	1		1
<i>Glischrochilus quadripunctatus</i>	Nitidulidae	0	1	0		3
<i>Glischrochilus quadrisignatus</i>	Nitidulidae	0	1	0		3
<i>Ipidia binotata</i>	Nitidulidae	1	0	0	VU	1
<i>Omosita discoidea</i>	Nitidulidae	0	1	0		3
<i>Pityophagus ferrugineus</i>	Nitidulidae	3	5	3		1

Species	Family	Low DWV	Medium DWV	Large DWV	Red list	Saproxyllic status
<i>Pocadius adustus</i>	Nitidulidae	2	3	0		3
<i>Pocadius ferrugineus</i>	Nitidulidae	3	3	3		3
<i>Thalycra fervida</i>	Nitidulidae	3	2	1		3
<i>Calopus serraticornis</i>	Oedemeridae	1	1	1		1
<i>Omalisus fontisbellaquaei</i>	Omalisidae	2	4	14		3
<i>Phloeostichus denticollis</i>	Phloeostichidae	0	0	1	EN	3
<i>Schizotus pectinicornis</i>	Pyrochroidae	6	0	1		1
<i>Rabocerus foveolatus</i>	Salpingidae	16	4	4	VU	1
<i>Salpingus planirostris</i>	Salpingidae	1	0	0		1
<i>Salpingus ruficollis</i>	Salpingidae	11	25	10		1
<i>Vincenzellus ruficollis</i>	Salpingidae	19	23	1		1
<i>Serica brunnea</i>	Scarabaeidae	30	11	1		1
<i>Dendrophagus crenatus</i>	Silvanidae	0	0	0	EN	1
<i>Silvanoprus fagi</i>	Silvanidae	0	0	0	VU	1
<i>Sphaerites glabratus</i>	Sphaeritidae	0	0	0		3
<i>Aspidiphorus orbiculatus</i>	Sphindidae	0	0	0		1
<i>Allecula morio</i>	Tenebrionidae	0	0	0		1
<i>Allecula rhenana</i>	Tenebrionidae	0	0	0	EN	1
<i>Bolitophagus reticulatus</i>	Tenebrionidae	0	0	0		1
<i>Corticeus unicolor</i>	Tenebrionidae	0	0	0		1
<i>Mycetochara maura</i>	Tenebrionidae	0	0	0		1
<i>Stenomax aeneus</i>	Tenebrionidae	0	0	0		1
<i>Hallomenus axillaris</i>	Tetratomidae	0	0	0		1
<i>Hallomenus binotatus</i>	Tetratomidae	0	0	0		1
<i>Mycetoma suturale</i>	Tetratomidae	0	0	0	CR	1
<i>Tetratoma ancora</i>	Tetratomidae	0	0	0		1
<i>Aulonothroscus brevicollis</i>	Throscidae	0	0	0		3
<i>Trixagus dermestoides</i>	Throscidae	0	0	0		2
<i>Trixagus meybohmi</i>	Throscidae	0	0	0		3
<i>Trixagus obtusus</i>	Throscidae	0	0	0		3
<i>Nemozoma elongatum</i>	Trogossitidae	0	0	0		1
<i>Peltis ferruginea</i>	Trogossitidae	0	0	0		1
<i>Bitoma crenata</i>	Zopheridae	0	0	0		1
<i>Coxelus pictus</i>	Zopheridae	0	0	0		1
<i>Synchita variegata</i>	Zopheridae	0	0	0	EN	1

Figure 1 - Sample-size-based rarefaction (solid lines) and extrapolation (dashed lines) of saproxylic beetles based on Hill numbers ($q = 0$) and with 95% confidence intervals (Chao et al., 2014) in beech-fir forests with three levels of dead wood volume, sampled with flight interception traps.

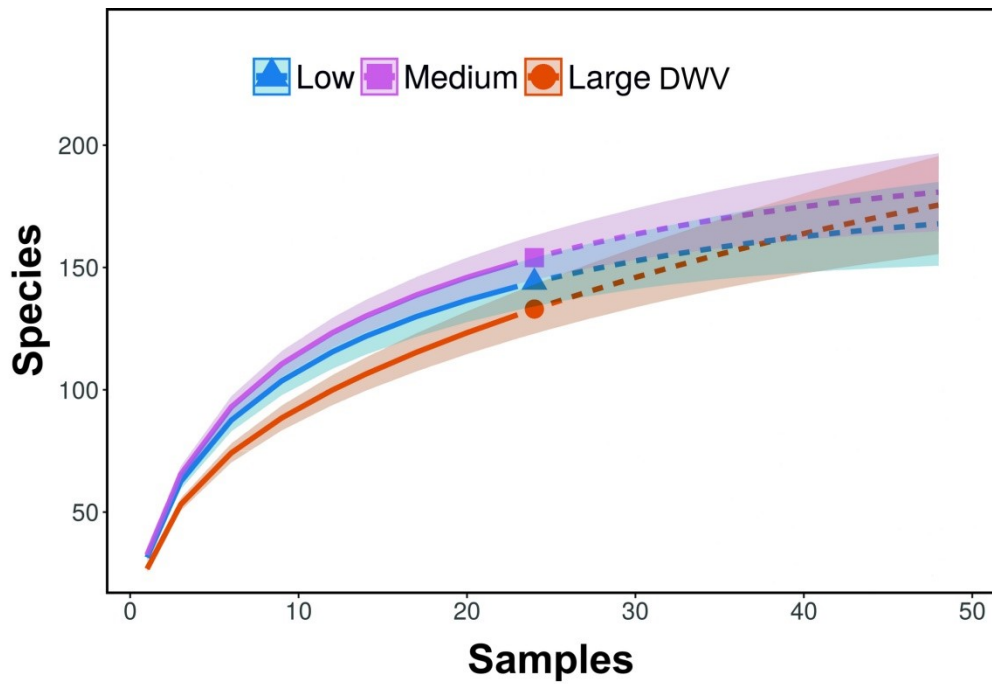
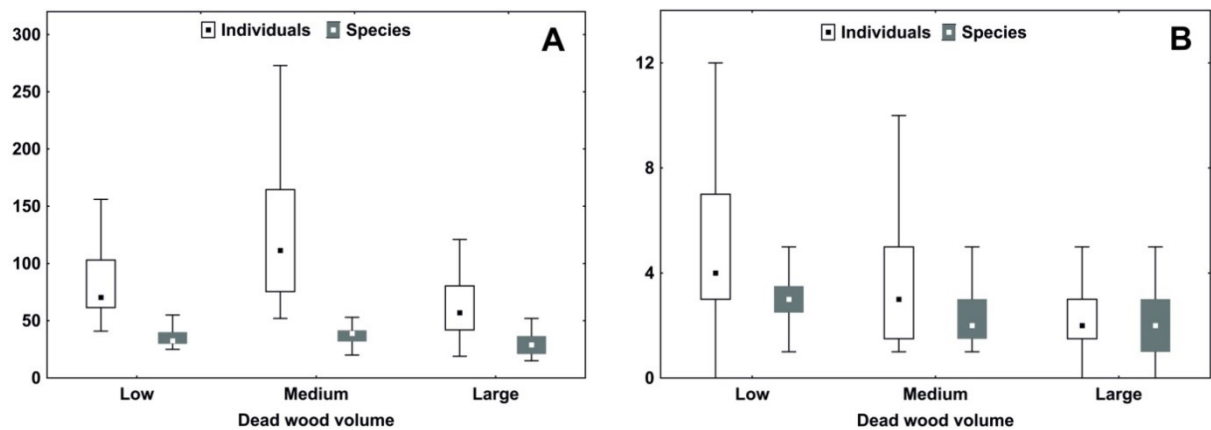


Figure 2 - Abundances and species counts of common beetle species (A) and red-listed species (B), as sampled by flight interception traps placed in beech-fir forests with three levels of dead wood volume. Median values, boxes indicate 25–75% of the data, whiskers indicate non-outlier ranges. No significant differences in flight activity were found (Generalized Linear Mixed Model with forest stand category, based on dead wood volume, as fixed effect and site as random effect).



Abundances of non-threatened species were slightly higher in forest stands with medium dead wood volumes, but no significant differences were found among the three studied forest stand categories considering both abundances and species counts for the non-threatened and threatened species (Fig. 2) (Generalized Linear Mixed Model with stand category as fixed effect and site as random effect, $p > 0.05$).

Table 2 - Results of Dissimilarity Partitioning, showing what portion of the Bray-Curtis Dissimilarity (d_{BC}) is accounted for by balanced variation in abundances (d_{BC-bal}) and by unidirectional abundance gradients (d_{BC-gra}) comparing the non-threatened beetle assemblages in beech-fir forests of three levels of dead wood volume (dvw); proportions of d_{BC-bal} and d_{BC-gra} to the total d_{BC} are given in parentheses.

β -diversity	low/ medium dwv	low/ large dwv	medium/ large dwv
β_{BC}	0.28	0.27	0.30
β_{bal}	0.25 (89%)	0.22 (82%)	0.21 (70%)
β_{gra}	0.03 (11%)	0.05 (18%)	0.09 (30%)

Table 3 - Results of Dissimilarity Partitioning, showing what portion of the Bray-Curtis Dissimilarity (d_{BC}) is accounted for by balanced variation in abundances (d_{BC-bal}) and by unidirectional abundance gradients (d_{BC-gra}) comparing the assemblages of threatened beetles in beech-fir forests of three levels of dead wood volume (dvw); proportions of d_{BC-bal} and d_{BC-gra} to the total d_{BC} are given in parentheses.

β -diversity	low/ medium dwv	low/ large dwv	medium/ large dwv
β_{BC}	0.33	0.4	0.39
β_{bal}	0.22 (67%)	0.33 (83%)	0.36 (92%)
β_{gra}	0.11 (33%)	0.07 (17%)	0.03 (8%)

Table 4 – Environmental variables with a significant effect on threatened species, non-threatened species, obligate, facultative and potential saproxylics, computed by forward selection in Redundancy Analysis. Separate effects of particular environmental variables were counted using variation partitioning. $> 70\text{ cm } 100\text{ m}^2$ = presence of dead wood of a diameter larger than 70 cm in a 100 m^2 area around the trap; V DW 100 m^2 = presence of dead wood in the fifth stage of decay in a 100 m^2 area around the trap; beech 100 m^2 = presence of beech dead wood in a 100 m^2 area around the trap; $< 15\text{ cm } 400\text{ m}^2$ = presence of dead wood with a diameter of less than 15 cm in a 400 m^2 area around the trap; III DW 100 m^2 = presence of dead wood in the third stage of decay in a 100 m^2 area around the trap; II DW 100 m^2 = presence of dead wood in the second stage of decay in a 100 m^2 area around the trap; V DW 400 m^2 = presence of dead wood in the fifth stage of decay in a 400 m^2 area around

the trap; 15–34 cm 400 m² = presence of dead wood with a diameter between 15 and 34 cm in a 400 m² area around the trap; III DW 400 m² = presence of dead wood in the third stage of decay in a 400 m² area around the trap; I DW 400 m² = presence of dead wood in the first stage of decay in a 400 m² area around the trap; I DW 100 m² = presence of dead wood in the first stage of decay in a 100 m² area around the trap; 35–70 cm 400 m² = presence of dead wood with a diameter between 15 and 34 cm in a 400 m² area around the trap; Snags/stumps 400 m² = presence of snags and stumps higher than 50 cm in a 400 m² area around the trap.

category	environmental variable	% of total variance	F	p
threatened	>70 cm 100 m ²	9.8	3.3	0.01
	V DW 100 m ²	6.5	2.2	0.03
	Beech 100 m ²	6	2.1	0.04
non-threatened	Canopy openness	8.6	3.1	0.03
	<15 cm 400 m ²	5.5	2.1	0.04
	III DW 100 m ²	4	1.5	0.04
	II DW 100 m ²	3.9	1.5	0.01
obligate saproxylics	Canopy openness	10.6	3.3	0.0001
	V DW 400 m ²	5.8	1.9	0.002
	<15 cm 400 m ²	5.8	1.9	0.003
	15–34 cm 400 m ²	5.4	1.7	0.006
	III DW 400 m ²	4.8	1.6	0.02
facultative saproxylics	I DW 400 m ²	9.1	2.8	0.004
	I DW 100 m ²	7.6	2.4	0.0007
	15–34 cm 400 m ²	5.2	1.7	0.007
	35–70 cm 400 m ²	4.9	1.6	0.02
	V DW 100 m ²	4.9	1.6	0.03
potential saproxylics	Snags/stumps 400 m ²	7.5	2.2	0.008
	<15 cm 400 m ²	6.1	1.8	0.01
	Canopy openness	5.3	1.6	0.03

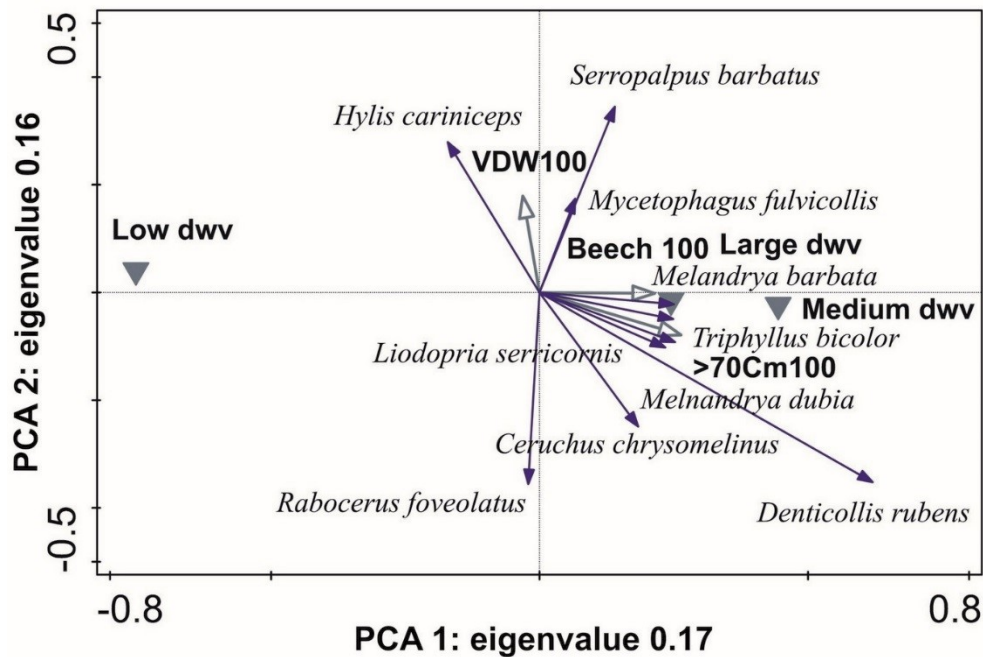
For non-threatened species, the Bray-Curtis index of dissimilarity between the three levels of dead wood volume ranged between 27 and 30%, with highest dissimilarity between sites with medium and large volumes of dead wood (Table 2). Most of the dissimilarity between all stand categories was caused by balanced variation in abundances (equivalent to species replacement in incidence-based patterns). Highest unidirectional abundance gradients (equivalent to species nestedness in incidence-based patterns) were found between stands with a medium and a large dead wood volume. The Bray-Curtis index of dissimilarity in threatened species ranged between 33 and 40%, with highest dissimilarity between sites with low and large volumes of dead wood (Table 3). As in non-threatened species, balanced variation in abundances caused most of the dissimilarity between all stand categories. Highest unidirectional abundance gradients (33%) were found between stands with a low and a medium dead wood volume.

Forward selection and variation partitioning in RDA was used to identify the most important environmental variables and their separate effects (Table 4). In the case of threatened species the highest percentage of total variance was explained by presence of the high-diameter category of dead wood (diameter > 70 cm), followed by presence of dead wood in the last decay stage and by presence of beech trees, all in the closer trap surroundings (100 m²). Environmental variables that significantly affected non-threatened species were canopy openness, presence of thin dead wood (diameter < 15 cm) in the wider trap surroundings (400 m²) and presence of dead wood in the second and third stage of decay in the closer trap surroundings (100 m²). For obligate saproxylic species, the most important environmental variables were canopy openness, dead wood in the last decay stage, presence of thin dead wood (diameter < 15 cm), presence of wood of diameters between 15 and 34 cm and presence of dead wood in the third stage of decay, all in the wider trap surroundings (400 m²). Environmental variables that significantly affected facultative saproxylic species were the presence of dead wood in the first stage of decay on both spatial scales (100 and 400 m²), presence of dead wood of the diameter classes 15–34 cm and 35–70 cm in the wider trap surroundings (400 m²) and the presence of dead wood in the last decay stage in the closer trap surroundings (100 m²). In the case of potentially saproxylic species, the highest percentage of total variance was explained by the presence of snags and stumps higher than 50 cm, followed by the presence of thin dead wood (diameter < 15 cm), both for the wider trap surroundings (400 m²), and by canopy openness.

To visualise relationships of the most important threatened species with the supplementary environmental variables obtained by RDA we carried out a PCA (Fig. 3). The first axis explained 17% and the second 16% of variability. The first axis was

positively correlated with the presence of dead beech wood in closer trap surroundings (100 m²), the presence of the largest category of dead wood and high abundances of several threatened saproxylic species. The second axis was negatively correlated with the abundance of *Rabocerus foveolatus* (Salpingidae). The centroid of stands of low dead wood volume (left part of the diagram) was separated by the second ordination axis from the centroids of stands with medium and large dead wood volumes, positioned in the right part of the diagram (Fig.3).

Figure 3 - Assemblages of threatened saproxylic beetles sampled by flight interception traps in beech-fir forests with three levels of dead wood volume. Principal Component Analysis ordination biplot with supplementary environmental variables. >70 cm 100 = presence of dead wood of a diameter larger than 70 cm in a 100 m² area around the trap; beech 100 = presence of beech dead wood in a 100 m² area around the trap; V DW 100 = presence of dead wood in the fifth stage of decay in a 100 m² area around the trap.



4. Discussion

Several studies have shown that species richness of saproxylic beetles is positively correlated with dead wood volume and diversity (Blasi et al. 2010; Bouget et al. 2013; Brin et al. 2009; Brin et al. 2011; Djupström et al. 2010; Lachat et al. 2012; Müller et al. 2008). Juutinen et al. (2006) found that the abundance and quality of decaying wood in boreal forest stands was a good indicator of saproxylic beetle species richness (but naturally not that much of overall species richness of the stands). Similä et al. (2005) reported that the number of species of wood inhabiting fungi correlated with the amount and diversity of dead wood, whereas correlations among dead wood and other taxa, including saproxylic beetles, were low. Chumak et al. (2015) found that the diversity of saproxylic beetles in pristine beech forests of the Ukrainian Carpathians was not generally higher than that in managed beech forests and that the much higher amount of dead wood in pristine forests provided a source habitat for saproxylic species spreading into managed forest plots in the region. We have confirmed in the present study, that the amount of dead wood (all categories pooled) is not a good predictor of overall species richness of saproxylic beetles, as we have found a slightly lower species richness of the studied assemblage in stands with large dead wood volume than in stands with low or medium dead wood volumes.

We have also found no significant differences in abundances and species counts of threatened species between the studied stand categories. Our results contrast with findings of Müller et al. (2010), who showed that increasing amounts of dead wood had positive effects on the abundance of red-listed saproxylic beetles. The different outcome of both studies might be explained by the relatively high amount of dead wood (mean $40 \pm 20 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1}$) even in the stands with the lowest dead wood volumes included in our study. Our results from montane beech-fir forests can be thus interpreted as supporting the findings of Müller and Bütler (2010) and Müller et al. (2015), who concluded that the minimum amount of dead wood for maintaining species richness of threatened species is about 20 to $60 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1}$. We found that the dissimilarity between assemblages of threatened species in our stands with the low and the large dead wood volumes was 40% and more than 80% of this difference was caused by species turnover. The rest of dissimilarity was caused by different abundances of the same species (equivalent to species nestedness in incidence-based patterns).

According to Martikainen et al. (2000), when considering the whole assemblage of saproxylic beetles, the highest increase in species richness would be obtained in situations where the amount of decaying wood was initially very low. They showed that increase in the general amount of decaying wood at generally low levels, e.g. from 3 to $13 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1}$, would increase the species richness considerably, perhaps by about 50%, but a further

increase from 13 to 23 m³ ha⁻¹ would bring only ca 10±20% additional species. Our results confirm that stands with an amount of dead wood about 40 m³ ha⁻¹ host similar numbers of individuals and species of non-threatened species as stands with nearly eight times higher dead wood volumes. The overlap in assemblages of non-threatened species in stands with the low and the large dead wood volumes in our study was 10% higher than in threatened species. Most of the dissimilarity between these stand categories was caused by species turnover and only about 20% by different abundances of the same species.

Not only the amount of dead wood, but also its diversity was found to be crucial for assemblages of saproxylic beetles (Bouget et al. 2013; Brin et al. 2009; Brin et al. 2011; Djupeström et al. 2010). Brin et al. (2011) and Bouget et al. (2013) showed the importance of large decaying logs for the assemblages of saproxylic beetles. In our study, the presence of large diameter dead wood (> 70 cm) was the most important factor affecting assemblages of the threatened species, whereas for non-threatened species and obligate saproxylics in general the presence of thin dead wood (diameter <15 cm) was a keyfactor. Diameters of dead wood between 15 and 70 cm were found to be most important for facultative saproxylics. Similarly to the results of Lindhe et al. (2005), we showed that the presence of dead wood of different diameters should be maintained to preserve saproxylic beetle diversity. Several studies have shown that not only lying, but also standing dead trees are important substrate for saproxylic assemblages (Bouget et al. 2012; Franc 2007; Jonsell and Weslien 2003, Lindhe et al. 2005). In our study, the presence of snags and stumps significantly affected species considered as possible saproxylics, but for the other groups lying dead wood was found more important. This could be explained by the relatively small amount of standing dead wood at our sites, even in stands with large volumes of dead wood.

It is known that the availability of large-diameter trunks in advanced stages of decay especially affects many rare and specialized species with strict habitat requirements (Jonsell et al. 1998). Also in our study, presence of dead wood in the last decay stage significantly affected assemblages of the threatened species. Considering non-threatened species, the presence of the second and third stages of decay were most important. Obligate saproxylics were mostly affected by the presence of dead wood in the last and the third decay stage and facultative saproxylics by the presence of fresh dead wood. We have confirmed that the stage of wood decay is important for beetle species composition, as was found by Jacobs et al. (2007). Brunet and Isacson (2009) found the decay stage of snags to be even more important for saproxylic beetles than the sun exposure of the snags.

Considering the tree species represented by dead wood, the most abundant and only significant one in our study was beech, which affected the assemblages of threatened species.

Few fir specialists were found in the studied beech-fir stands and their abundances were too low to affect the studied assemblages noticeably. Due to the lack of traditional ways of forest exploitation, such as litter raking and grazing of domestic animals and due to high stocks of hoofed game together with the scarceness of top predators, only limited regeneration of fir was reported from the studied area (Vrška et al. 2009). As several species found in our study (e.g. *Ampedus erythrogonus*, *Ceruchus chrysomelinus* or *Pogonocherus ovatus*) are exclusively or predominantly dwelling in fir, continuity of dead fir wood should be provided at least in the area's forest reserves to maintain the diversity of saproxylic species.

Not only the diversity of dead wood, but also sun exposure was found an important factor affecting saproxylic species richness and composition (Bouget et al. 2013; Lindhe et al. 2005; Vodka and Cizek 2013). In our study sun exposure, measured by canopy openness, was a significant factor affecting non-threatened species, obligate saproxylics and potential saproxylics. As all the traps in our study were placed in close-canopy stands, the effect of sun exposure might have been even higher, if sampling would have covered forest gaps and clear-cuts.

Sverdrup-Thygeson and Birkemoe (2009) showed that trap surroundings strongly correlate with the beetle catch of window traps. In our study, dead wood variables were measured on two scales (100 m² and 400 m²). In our work, the immediate surroundings were found significant for threatened species, whereas both immediate and wider surroundings were affecting non-threatened species. Wider surroundings were affecting obligate and potential saproxylics, whereas facultative saproxylics were affected by both immediate and wider surroundings. Our results confirmed a strong relation of the trap catch of saproxylic beetles with the trap surroundings, especially for endangered species. This indicates a strong association with specific microhabitats.

In conclusion, our results from montane beech-fir forests showed that stands with an amount of dead wood about 40 m³ ha⁻¹ host similar numbers of individuals and species of both non-threatened and threatened species of saproxylic beetles as strict forest reserves. The management of beech-fir production forests in the study area (the Beskids Protected Landscape Area) thus does not seem detrimental to overall conservation objectives. Whereas a broad range of decay stages, low diameter dead wood and snags benefit total saproxylic diversity, dead wood of large diameters and of the last decay stage should be provided to support populations of threatened saproxylic beetle species. These dead wood categories are concentrated in the area's more strictly protected reserves, increasingly with their age.

References

- Baselga A, Orme CDL (2012) Betapart: an R package for the study of beta diversity. *Methods Ecol Evol* 3: 808–812.
- Baselga A (2013) Separating the two components of abundance-based dissimilarity: balanced changes in abundance vs. abundance gradients. *Methods Ecol Evol* 4: 552–557.
- Bates D, Maechler M, Bolker B, Walker S (2015) Fitting Linear Mixed-Effects Models using lme4. *J Stat Softw* 67: 1–48.
- Binot M, Bless R, Boye P, Gruttke H, Pretschner P (eds.) (1998) Rote Liste gefährdeter Tiere Deutschlands. Schriftenreihe für Landschaftspflege und Naturschutz 55. Bonn-Bad Godesberg.
- Blasi C, Marchetti M, Chiavetta U, Aleffi M, Audisio P, Azzella MM, Brunialti G, Capotorti G, Del Vico E, Lattanzi E, Persiani AM, Ravera S, Tilia A, Burrascano S. (2010) Multi-taxon and forest structure sampling for identification of indicators and monitoring of old-growth forest. *Plant Biosyst* 144 (1): 160–170.
- Bouget C, Nusillard B, Pineau X, Ricou C (2011) Effect of deadwood position on saproxylic beetles in temperate forests and conservation interests of oak snags. *Insect Conserv Divers* 5: 264–278.
- Bouget C, Larrieu L, Parmain G, Nusillard B (2013) In search of the best local habitat drivers for saproxylic beetle diversity in temperate deciduous forests. *Biodivers Conserv* 22: 2111–2130.
- Brin A, Bouget C, Brustel H, Jactel H (2011) Diameter of downed woody debris does matter for saproxylic beetle assemblages in temperate oak and pine forests. *J Insect Conserv* 15 (5): 653–669.
- Brin A, Brustel H, Jactel H (2009) Species variables or environmental variables as indicators of forest biodiversity: a case study using saproxylic beetles in Maritime pine plantations. *Ann For Sci* 66 (3): 306.
- Brunet J, Isacson G (2009) Influence of snag characteristics on saproxylic beetle assemblages in a south Swedish beech forest. *J Insect Conserv* 13: 515–528.
- Brustel PH (2004) Coléoptères saproxyliques et valeur biologique des forêts françaises. *Collection Les dossiers forestiers* 13: 1–297.
- Dajoz R (2000) *Insects and Forests: The Role and Diversity of Insects in the Forest Environment*. Intercept, Andover.

- Didham RK, Springate ND (2003) Determinants of temporal variation in community structure. In: Basset Y, Kitching R, Miller S, Novotny V. (eds) *Arthropods of Tropical Forests: Spatio Temporal Dynamics and Resource Use in the Canopy*. pp 28–39.
- Djupström LB, Perhans K, Weslien J, Schroeder LM, Gustafsson L, Wikberg S (2010) Covariation of lichens, bryophytes, saproxylic beetles and dead wood in Swedish boreal forests. *Syst Biodivers* 8 (2): 247–256.
- Eckelt A, Müller J, Bense U, Brustel H, Bußler H, Chittaro Y, Cizek L, Frey A, Holzer E, Kadej M, Kahlen M, Köhler F, Möller G, Mühle H, Sanchez A, Schaffrath U, Schmidl J, Smolis A, Szallies A, Németh T, Wurst C, Thorn S, Christensen RHB, Seibold S (2018) “Primeval forest relict beetles” of Central Europe - a set of 168 umbrella species for the protection of primeval forest remnants. *J Insect Conserv* 22: 15–28.
- Floren A, Schmidl J (2008) Introduction: Canopy arthropod research in Europe. In: Floren A, Schmidl J (eds) *Canopy Arthropod Research in Europe: Basic and applied studies from the high frontier*. Bioform Entomology, Nürnberg, pp 13–20.
- Franc N (2007) Standing or downed dead trees – does it matter for saproxylic beetles in temperate oak-rich forests? *Can J For Res* 37: 2494–2507.
- Frazer GW, Canham CD, Lertzman KP (1999) *Gap Light Analyzer (GLA), Version 2.0: Imaging software to extract canopy structure and gap light transmission indices from true-colour fisheye photographs, user's manual and program documentation*. Simon Fraser University, Burnaby, British Columbia, and the Institute of Ecosystem Studies, USA.
- Grove SJ, Meggs J, Goodwin A (2002) A review of biodiversity conservation issues relating to coarse woody debris management in the wet eucalypt production forests of Tasmania. Hobart. *Forestry Tasmania* 22: 1–72.
- Hejda R, Farkač J, Chobot K (eds.) (2017) *Red List of threatened species of the Czech Republic. Invertebrates. Příroda* 36, 1–612.
- Horák J, Zaitsev A, Vavrova E (2011) Ecological requirements of a rare saproxylic beetle *Cucujus haematodes*—the beetles stronghold on the edge of its distribution area. *Insect Conserv Divers* 4: 81–88.
- Hothorn T, Bretz F, Westfall P (2008) Simultaneous inference in general parametric models. *Biom J* 50(3): 346–363.

- Hsieh TC, Ma KH, Chao A. (2016) iNEXT: iNterpolation and EXTrapolation for species diversity. R package version 2.0.12 [online 15 May 2018] URL: <http://chao.stat.nthu.edu.tw/blog/software-download/>.
- Chao A, Gotelli NJ, Hsieh TC, Sander E, Ma KH, Colwell RK, Ellison AM (2014) Rarefaction and extrapolation with Hill numbers: a framework for sampling and estimation in species diversity studies. *Ecol Monograph* 84: 45–67.
- Chumak V, Obrist MK, Moretti M, Duelli P (2015) Arthropod diversity in pristine vs. managed beech forests in Transcarpathia (Western Ukraine). *Glob Ecol Conserv* 3: 72–82.
- Jacobs JM, Spence JR, Langor DW (2007) Influence of boreal forest succession and dead wood qualities on saproxylic beetles. *Agric Forest Entomol* 9: 3–16.
- Jaskula F et al (2004) Chráněná krajinná oblast Beskydy [Beskydy Protected Landscape Area]. In: Weissmanová H et al.: Chráněná území ČR – Ostravsko, svazek X [Protected areas of the Czech Republic – Ostrava region, volume X]. Nature Conservation Agency of the Czech Republic and EkoCentrum Brno, Czech Republic (in Czech).
- Jonsell M, Weslien J, Ehnström B (1998) Substrate requirements of red-listed saproxylic invertebrates in Sweden. *Biodivers Conserv* 7: 749–764.
- Jonsell M, Weslien J (2003) Felled or standing retained wood – it makes a difference for saproxylic beetles. *For Ecol Manage* 175: 425–435.
- Juutinen A, Mönkkönen M, Sippola A-L (2006) Cost-efficiency of decaying wood as a surrogate for overall species richness in boreal forests. *Conserv Biol* 20 (1): 74–84.
- Kirby P (2001) *Habitat Management for Invertebrates: A Practical Handbook*. 2nd Edition. The Royal Society for the Protection of Birds, Sandy.
- Kostanjsek F, Sebek P, Baranova B, Seric Jelaska L, Riedl V, Cizek L, Didham R, Müller J (2018) Size matters! Habitat preferences of the wrinkled bark beetle, *Rhysodes sulcatus*, the relict species of European primeval forests. *Insect Conserv Divers* doi:10.1111/icad.12295
- Köhler F (2000) *Totholzkäfer in Naturwaldzellen des nördlichen Rheinlands*. LÖBF Schriftenreihe, Band 18, Recklinghausen.
- Lachat T, Wermelinger B, Gossner MM, Bussler H, Isacson G, Müller J (2012) Saproxylic beetles as indicator species for dead-wood amount and temperature in European beech forests. *Ecol Indic* 23: 323–331.

- Lindhe A, Lindelöw Å, Åsenblad N (2005) Saproxylic beetles in standing dead wood density in relation to substrate sun-exposure and diameter. *Biodivers Conserv* 14: 3033–3053.
- Martikainen P, Siitonen J, Punttila P, Kaila L, Rauh J (2000) Species richness of Coleoptera in mature managed and old-growth boreal forests in southern Finland. *Biol Cons* 94: 199–209.
- Martikainen P (2001) Conservation of threatened saproxylic beetles: significance of retained aspen *Populus tremula* on clearcut areas. *Ecological Bulletins*, 49: 205–18.
- Milberg P, Bergman K, Sancak K, Jansson N (2016) Assemblages of saproxylic beetles on large downed trunks of oak. *Ecology and Evolution*, 6(6): 1614–1625.
- Müller J, Bußler H, Kneib T (2008) Saproxylic beetle assemblages related to silvicultural management intensity and stand structures in a beech forest in Southern Germany. *J Insect Conserv* 12: 107–124.
- Müller J, Noss RF, Bussler H, Brandl R (2010) Learning from a benign neglect strategy in a national park: response of saproxylic beetles to dead wood accumulation. *Biol Cons* 143 (11): 2559–2569.
- Müller J, Bütler R (2010) A review of habitat thresholds for dead wood: a baseline for management recommendations. *Eur J For Res* 129: 981–992.
- Müller J, Brustel H, Brin A, Bussler H, Bouget C, Obermaier E, Heidinger IMM, Lachat T, Förster B, Horak J, Procházka J, Köhler F, Larrieu L, Bense U, Isacson G, Zapponi L, Gossner MM (2015) Increasing temperature may compensate for lower amounts of dead wood in driving richness of saproxylic beetles. *Ecography* 38: 499–509.
- Paillet Y, Berges L, Hjalten J, Odor P, Avon C, Bernhardt-Römermann M, Bijlsma R-J, de Bruyn L, Fuhr M, Grandin U, Kanka R, Lundin L, Luque S, Magura T, Matesanz S, Meszaro I, Sebastia M-T, Schmidt W, Standovar T, Tothmeresz B, Uotila A, Valladares V, Vellak K, Virtanen R (2010) Biodiversity differences between managed and unmanaged forests: meta-analysis of species richness in Europe. *Conserv Biol* 24: 101–112.
- Procházka J, Schlaghamerský J, Knížek M (2014) Bark beetles (Coleoptera: Curculionidae: Scolytinae) in beech-fir forests of the Beskydy Protected Landscape Area, Czech Republic. *Zprávy lesnického výzkumu* 59: 126–132 (in Czech, English summary).
- Podlaski R, Borkowski A (2009) Method for estimating density of *Cryphalus piceae* (Ratz.) brood galleries using a regression model. *J Appl Entomol* 133: 402–409.

- R Development Core Team (2008) R: a language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria [online 25 September 2016] URL: www.r-project.org
- Samuelsson J, Gustafsson L, Ingelög T (1994) Dying and Dead Trees: A Review of Their Importance for Biodiversity, Swedish Threatened Species Unit, Uppsala.
- Schimitschek E (1969) Grundzüge der Waldhygiene [Principles of Forest Hygiene]. Paul Parey, Hamburg and Berlin (in German).
- Seibold S, Brandl R, Buse J, Hothorn T, Schmidl J, Thorn S, Müller J. (2015) Association of extinction risk of saproxylic beetles with ecological degradation of forests in Europe. *Conserv Biol* 29: 382–390.
- Siitonen J, Martikainen P, Punttila P, Rauh J (2000) Coarse woody debris and stand characteristics in mature managed and old-growth boreal mesic forests in southern Finland. *For Ecol Manage* 128: 211–225.
- Similä M, Kouki J, Mönkkönen M, Sippola A-L, Huhta E (2006) Co-variation and indicators of species diversity: Can richness of forest-dwelling species be predicted in northern boreal forests? *Ecol Indic* 6: 686–700.
- Speight MCD (1989) Saproxylic Invertebrates and their Conservation. Council of Europe, Nature and Environment Series 42, Strasbourg.
- Stokland J, Tompter S, Söderberg U (2004) Development of dead wood indicators for biodiversity monitoring: experiences from Scandinavia. In: Marchetti M (ed) *Monitoring and indicators of forest biodiversity in Europe - From ideas to operationality*. EFI workshop, November 12th-15th 2003, Firenze, Italy, Vol. 51, pp 207–226.
- Stokland JN, Siitonen J, Jonsson BG (2012) *Biodiversity in dead wood*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Sverdrup-Thygeson A, Birkemoe T (2009) What window traps can tell us: Effect of placement, forest openness and beetle reproduction in retention trees. *J Insect Conserv* 13: 183–191.
- Škorpík M, Krivan V, Kraus Z (2011) Faunistics of jewel-beetles (Coleoptera: Buprestidae) of the Znojmo region, notes to their distribution, biology and protection. *Thayensia* 8: 109–291.
- Ter Braak CJF, Šmilauer P (2012) *CANOCO Reference Manual and User's Guide: Software for Ordination, version 5.0*, Microcomputer Power, Ithaca.

- Tscharntke T, Brandl R (2004) Plant-insect interactions in fragmented landscapes. *Annu Rev Entomol* 49: 405–430.
- Vodka S, Cizek L (2013) The effects of edge-interior and understory-canopy gradients on the distribution of saproxylic beetles in a temperate lowland forest. *For Ecol Manage* 304: 33–41.
- Vrška T, Adam D, Hort L, Kolář T, Janík D (2009) European beech (*Fagus sylvatica* L.) and silver fir (*Abies alba* Mill.) rotation in the Carpathians – a developmental cycle or a linear trend induced by man? *For Ecol Manage* 258, 347–356.
- Weiss M, Procházka J, Schlaghamerský J, Cizek L (2016) Fine-scale vertical stratification and guild composition of saproxylic beetles in lowland and montane forests: Similar patterns despite low faunal overlap. *PLoS ONE* 11(3): e0149506.
- Wright SJ (2006) The future of tropical forest species. *Biotropica* 38: 287–301.

Ethical Statement

The Administration of the Beskydy Protected Landscape Area and the Forests of the Czech Republic, state enterprise, permitted us to collect beetles and measure environmental variables in the forests and nature reserves under their direction.

Acknowledgements

We thank Jana Procházková, Zuzana Pusztaiová, Martin Pusztai, Zuzana Budková, and Jan Budka for assistance with field work and Radek Michalko for advice in statistical analyses. We thank Miloš Knížek, Pavel Průdek, Tomáš Sitek, Filip Trnka, Robert Stejskal, and Jiří Vávra for help with beetle identification. The study received funding from the Ministry of Education, Youth and Sports of the Czech Republic (Research Plan MSM 0021622416) and from the South Moravian Centre for International Mobility (Brno Ph.D. Talent).

Článek IV

Procházka, J. & Schlaghamerský, J. (2018) **Effects of dead wood volume and quality on a community of bark beetles and their predators in montane beech-fir forests.**
(manuskript)

Effects of dead wood volume and quality on a community of scolytine beetles and their predators in montane beech-fir forests

Running title: Dead wood, scolytine beetles and their predators

Authors: Jiří Procházka^{1,*}, Jiří Schlaghamerský¹

¹ Masaryk University, Faculty of Science, Department of Botany and Zoology, Kotlářská 2, 611 37 Brno, Czech Republic

*Corresponding author at: Masaryk University, Faculty of Science, Department of Botany and Zoology, Kotlářská 2, 611 37 Brno, Czech Republic.

E-mail addresses: jiri.prochazka@mail.muni.cz (J. Procházka), jiris@sci.muni.cz (J. Schlaghamerský).

Abstract

The intensity of forest management, affecting the abundance of old trees and dead wood, is critical for the conservation of saproxylic beetles and associated biodiversity. We studied scolytine beetles (Curculionidae: Scolytinae) and their predators from 9 beetle families using 72 flight interception traps placed at sites characterized according to three levels of dead wood volume, to explore the effect of dead wood accumulation from the point of view of the biodiversity conservation and the protection of forests against scolytine beetle outbreaks. Sampling in forest stands with different dead wood volumes enabled us to find out patterns of the diversity of scolytines and their predators and to compare their abundance and species composition on a gradient of dead wood accumulation.

Abundances of scolytines and their natural enemies were significantly lower at sites with large volumes of dead wood than at sites with medium dead wood volumes. Several environmental variables significantly affected the beetle catch at both scales that were considered (100 m² and 400 m² around each trap). The most important factors affecting the studied beetle assemblages were thin dead wood and dead wood of spruce. Although scolytine beetles considered forest pests were most common at sites with medium and low volumes of dead wood, their populations were not large enough to present a risk from the forestry point of view. According to our results a long-term non-intervention management in beech-fir stands with only few interspersed spruce trees does not present a risk for the surrounding forests.

Keywords

Scolytine beetles, Salpingidae, flight interception traps, decaying wood, stand structure

1. Introduction

Scolytine beetles can be considered an important part of the saproxylic complex sensu Speight (1989), as most of them develop prevalently in dead trees and branches (Sauvard, 2004). On the other hand, some species can attack live and sometimes even healthy trees (Schowalter et al., 1981; Wermelinger, 2004). Dead wood characteristics, such as tree species, volume (e.g. trunk diameter) and stage of decomposition, determine the composition of saproxylic communities (Dajoz, 2000). Knowledge of these associations can be useful for evaluating risks and benefits of particular forest management practices in the context of forest protection and nature conservation (Sverdrup-Thygeson & Birkemoe, 2009).

Our study deals with scolytine beetles and their predators in beech-fir forests with different volumes of dead wood. Given the decline of silver fir (*Abies alba* Mill.) in many European forests, mainly caused by industrial emissions, wind disturbances and absence of traditional management (Vrška et al., 2009), several saproxylic beetles specializing in fir are threatened. On the other hand, other scolytine species, such as *Cryphalus piceae* (Ratzeburg, 1837) and several species of *Pityokteines* are thought to accelerate the decline of silver fir (Podlaski & Borkowski, 2009). Saproxylic species using Scots elm (*Ulmus glabra* Huds.), interspersed in the studied montane beech-fir stands, present a similar situation. For example, populations of the scolytine beetles *Scolytus scolytus* (Fabricius, 1775) and *S. multistriatus* (Marsham, 1802), species acting as vectors of Dutch elm disease, also suffer from the reduction of suitable host trees.

Various studies have shown that natural enemies can strongly reduce scolytine abundance (Miller, 1986; Weslien & Regnander, 1992; Nicolai, 1995). Positive reproductive responses to increased prey density have also been demonstrated for some of these predator species (e.g. Schroeder & Weslien, 1994; Schroeder 1999a). However, interactions between natural enemies and scolytines on a spatial scale larger than the tree level (e.g. stand and landscape levels) are poorly understood (Schroeder 1999b). Given the importance of scolytines and their predators to forest dynamics and protection, they have received considerable attention by researchers (e.g. Kenis et al., 2004; Horák & Nakládal, 2009). Effects of windstorm disturbance (Bouget, 2005), elevation gradient (Tykarski, 2006) and management practices (Schlyter & Lundgren, 1993; Martikainen et al., 1999, Johansson

et al., 2007) considering assemblages of scolytines and their predators have been extensively studied in spruce and pine forests.

Several studies have recommended leaving at least some dead wood for decay in forests in order to maintain the diversity of saproxylic organisms (e.g. Kirby, 2001; Martikainen, 2001; Grove et al., 2002). However, removal of recently dead and weakened trees is recommended to limit the numbers of scolytine beetles and some other forest pests as an essential part of 'forest hygiene' (Schimitschek, 1969). Commercial forestry, aimed at maximizing wood production, creates landscapes with dense and predominantly young forests. The current growing stock of European forests has a mean volume three times higher than in 1950 (Nilsson et al., 2002), but large, old trees which are necessary for maintaining the diversity of saproxylic species, are rare (Speight, 1989). In conservation areas scolytines can create dead wood habitats and help promoting biodiversity of saproxylic species and preserving other important ecosystem services (Müller et al., 2008a; Kulakowski, 2016). On the other hand, non-intervention management in spruce-dominated and also mixed forests can increase the risk of *Ips typographus* (Linnaeus, 1758) outbreaks. This leads to frequent controversies about management interventions against scolytine beetles in protected areas (Jonášová & Prach, 2004; Müller et al., 2008a; Schiermeier, 2016).

Our objectives were to answer the following questions: (1) Do amount, diameter, decay class and species of dead wood affect the species richness of scolytines and their predators? (2) Do the abundances of scolytines increase with increases in total volumes of dead wood and with volumes of fresh dead wood? (3) Does the catch of flight interception traps vary with the amount and quality of dead wood and does such an effect differ between the two scales of dead wood assessment?? (4) Does long-term non-intervention management of beech-fir stands with interspersed spruce trees present a pest damage risk for surrounding production forests?

2. Methods

2.1. Sampling design

The study area was the Moravian-Silesian Beskids (Moravsko-slezské Beskydy), a mountain range within the Western Carpathians, situated in north-eastern Moravia, Czech Republic (49°10'–39' N, 17°59'–18°44' E; mean annual temperature 7 °C, mean annual precipitation 816 mm; Jaskula et al., 2004). All study sites were in beech-fir forests with interspersed Norway spruce (*Picea abies* (L.) H. Karst), sycamore maple (*Acer pseudoplatanus* L.) and European ash (*Fraxinus excelsior* L.) located at 470–930 m a.s.l.

In the last decades the proportion of silver fir decreased significantly in the study area, especially due to the lack of traditional ways of forest usage (Vrška et al., 2009).

Study sites were selected to cover the present range of dead wood volumes, resulting in three categories (Table 1): 1) stands protected as nature reserves for > 20 years and having much dead wood (mean: 300 m³/ha, SE = 41,3); 2) forests protected for < 20 years and with a medium amount of dead wood (mean: 100 m³/ha, SE = 22,7); and 3) commercial forest stands with low amounts of dead wood (mean: 40 m³/ha, SE = 9,5). Each category was represented by four stands, with a size range of 1.6–10.5 ha (mean 4.2 ha, SE = 0.7, no significant difference between categories: ANOVA, F = 1.78 df = 11 p = 0.22). The distance between individual sites ranged from 0.7 to 19 km (mean: 8.6 km, SE = 1.8). All stands were mature forests more than 80 years old, with dense canopy (canopy openness 12–22%, see Table 1). The minimal distance from any forest edges was about 100 m. Main differences between stands were in amounts and diameters of dead wood, which we believe caused main differences in activity of studied taxa between stands.

Table 1 – Characteristics of the study sites. Dead wood volume in total (tot DW), canopy openness, stand size and geographic coordinates are presented.

site	DWV Category	tot DW [m ³ ha ⁻¹]	canopy openness [%]	stand size [ha]	coordinates
PR 1	Low	17.6	16.6	2.3	49°37'57"N, 18°29'24"E
PR 2	Low	30.2	14.2	2.3	49°37'59"N, 18°29'11"E
GR1	Low	50.2	21.8	3.1	49°36'35"N, 18°33'31"E
SM	Low	59.5	15.1	4.2	49°36'53"N, 18°29'35"E
DR	Medium	75.6	11.5	1.6	49°31'16"N, 18°27'40"E
KR	Medium	85.5	11.8	3.4	49°31'13"N, 18°26'43"E
GR2	Medium	90.9	15.6	6.6	49°31'32"N, 18°26'37"E
KO1	Medium	174.1	22	3.8	49°31'46"N, 18°26'2"E
ST	Large	238.1	19.1	4.1	49°29'11"N, 18°28'14"E
RO	Large	251.3	13.6	4.4	49°30'13"N, 18°23'20"E
KO2	Large	314.4	14.6	4.43	49°31'31"N, 18°27'13"E
MG	Large	419	13.3	10.5	49°29'24"N, 18°22'22"E

We sampled each stand using six flight interception traps of the cross vane type with two perpendicular transparent plastic panes (50 cm x 25 cm), a roof above, and a funnel below, which was connected to a collecting bottle with preservative (saturated NaCl solution with a drop of detergent to eliminate surface tension). Each trap was placed 1.2 m above

ground measured at the middle of the trap panes. This trap height is commonly used in studies of saproxylic beetles (Weiss et al., 2016) and provides good assessment of scolytine beetle assemblages in beech-fir forest stands (Procházka et al., 2018). Sampling was conducted over two vegetation seasons, with traps emptied once per month from the end of April until the end of September of 2012 and 2013. At each site traps were arranged into linear transects with ca 25 m distance between adjacent traps. Environmental variables were measured during June and July of the first trapping season (2012). No noticeable changes in dead wood volumes (e.g. fall of large branches or even trees) were observed during the study period.

Scolytine beetle predators (Table 3) were identified following Bouget (2005) for Colydiidae, Tykarski (2006) for Cerylonidae, Kenis et al. (2004) and Kolibáč et al. (2005) for Cleridae, Bouget (2005) and Johansson et al. (2007) for Monotomidae, Bouget (2005) for Mycetophagidae, Pfeffer (1955), Bouget (2005) and Johansson et al. (2007) for Nitidulidae, Pfeffer (1955) and Bouget (2005) for Salpingidae, Bouget (2005) for Tenebrionidae and Kolibáč et al. (2005) for Trogossitidae. All coleopteran predators of scolytines were included in this study with exception of Staphylinidae (due to their difficult identification). There are also other important scolytine predators among insects, e.g. *Medetera* flies from the family Dolichopodidae (Nicolai, 1995), but these were not considered in our study.

Environmental variables were measured around each trap in nested octagonal areas of 100 m² and 400 m² with the trap in their centre (distances correspond to a radius of ca 5.6 m and 11.3 m, respectively, around each trap). In these areas, all dead wood > 2 cm in diameter was measured (Table 2), recording stage of decomposition, type (lying or standing), diameter and tree species (if still apparent). We distinguished five decay classes, following Siitonen et al. (2000): (1) freshly dead; (2) bark partly loose, but > 50% remaining, wood hard; (3) < 50 % of the bark remaining, wood hard or soft on the surface; (4) wood soft on the surface or throughout, trunk partly covered by epixylic mosses; (5) wood soft throughout or with a hard core only, the outer surface hard to distinguish, completely overgrown with forest floor mosses (Table 2). The canopy cover above each trap was measured from photographs taken from the middle of a trap site using a camera with fish-eye lens (16 mm focal length) using the software Gap Light Analyzer (Frazer et al., 1999).

Table 2 – Characteristics of the study sites. Dead wood volume in particular decay stages (I-V DW), in particular diameters (< 15 cm, 15–34 cm, 35–70 cm, > 70 cm), presence of snags, beech, fir and spruce dead wood in closer (100 m²) and wider (400 m²) surroundings are presented.

site	I DW [m ³ /100 m ²]	II DW [m ³ /100 m ²]	III DW [m ³ /100 m ²]	IV DW [m ³ /100 m ²]	V DW [m ³ /100 m ²]	<15 cm DW [m ³ /100 m ²]	15-34 cm DW [m ³ /100 m ²]	35-70 cm DW [m ³ /100 m ²]	>70 cm DW [m ³ /100 m ²]	Snags [m ³ /100 m ²]	Beech DW [m ³ /100 m ²]	Fir DW [m ³ /100 m ²]	Spruce DW [m ³ /100 m ²]
PR 1	0.01	0.01	0.02	0.06	0.02	0.04	0.06	0.02	0	0.03	0.02	0	0
PR 2	0.02	0.02	0.02	0.14	0.04	0.04	0.09	0.1	0	0.11	0.01	0.02	0
GR1	0.03	0.55	0.05	0.02	0	0.13	0.28	0.24	0	0.13	0.49	0	0.09
SM	0.03	0.61	0.03	0.04	0.03	0.06	0.11	0.57	0	0.56	0.16	0.51	0
DR	0.33	0.05	0.05	0.09	0.06	0.21	0.25	0.1	0	0.18	0.1	0.12	0.14
KR	0.02	0.09	0.73	0.33	0.02	0.08	0.4	0.72	0	0.81	0.04	0.79	0
GR2	0.44	0.02	0.54	0.26	0.05	0.08	0.06	0.74	0.44	0.63	0.47	0.5	0
KO1	0.2	0.08	0.17	0.67	0.32	0.12	0.56	0.52	0.25	0.38	0.12	0.47	0
ST	0.21	0.53	0.47	1.02	0.17	0.11	0.23	1.66	0.4	0.99	0.28	1.02	0
RO	1.89	0.09	0.09	0.61	0.09	0.08	0.12	1.12	1.45	1.97	0.5	1.45	0.02
KO2	0.01	0.18	0.34	2.11	0.38	0.16	0.46	2.34	0.05	0.39	0.19	0.7	0
MG	0.04	0.22	1.97	1.2	0.21	0.12	0.58	2.73	0.22	1.07	1	0.99	0

site	I DW [m ³ /400 m ²]	II DW [m ³ /400 m ²]	III DW [m ³ /400 m ²]	IV DW [m ³ /400 m ²]	V DW [m ³ /400 m ²]	<15 cm DW [m ³ /400 m ²]	15-34 cm DW [m ³ /400 m ²]	35-70 cm DW [m ³ /400 m ²]	>70 cm DW [m ³ /400 m ²]	Snags [m ³ /400 m ²]	Beech DW [m ³ /400 m ²]	Fir DW [m ³ /400 m ²]	Spruce DW [m ³ /400 m ²]
PR 1	0.04	0.27	0.07	0.21	0.11	1.16	0.43	0.11	0	0.28	0.11	0.2	0.05
PR 2	0.24	0.34	0.09	0.43	0.11	1.16	0.81	0.24	0	0.62	0.1	0.06	0.42
GR1	0.45	0.95	0.53	0.08	0	0.67	0.55	0.79	0	0.6	1.34	0.03	0.17
SM	1.18	0.71	0.14	0.29	0.06	0.47	0.58	1.33	0	1.15	0.81	1.26	0
DR	1.78	0.28	0.34	0.46	0.16	0.97	0.1	0.81	0.25	1.13	0.54	0.88	0.74
KR	0.11	0.78	1.07	1.29	0.16	0.28	1.74	1.4	0	1.82	1.15	1.42	0.33
GR2	0.67	0.08	1.4	1.05	0.43	0.25	0.6	1.94	0.85	1.21	0.87	1.12	0
KO1	1.62	0.94	1.19	1.71	1.5	0.44	1.85	2.89	1.78	2.74	0.47	3.29	0
ST	0.29	0.71	4.01	3.49	1.03	0.37	0.87	4.9	3.39	3.26	0.72	1.42	2.04
RO	5.2	1.09	1.13	2.26	0.37	0.51	0.47	4.48	4.59	6.41	2.42	4.39	0.17
KO2	0.29	0.77	2.33	6.49	2.69	0.67	1.97	9.09	0.84	1.71	1.41	1.46	0
MG	0.63	2.24	4.46	5.38	4.05	0.48	1.59	10.11	4.57	3.48	1.47	4.77	0.09

2.2. Data analysis

A Linear Mixed-Effects Model was applied to test for relationships between catches of scolytine beetles and their predators, using the abundances or species numbers as fixed effects, and site as a random effect. Conditional R^2 , describing the proportion of variance explained by both fixed and random factors, was calculated following Nakagawa & Schielzeth (2013). The analysis was carried out using the nlme package (Pinheiro et al. 2015) in the R software platform (R Development Core Team 2008). A Generalized Linear Mixed Model (GLMM) with error modelled as a Poisson distribution and subsequent pairwise comparisons was applied to test for the differences in abundances and species richness of scolytine beetles and their predators among stand categories.

Indicator species values (IndVal) (Duf rene & Legendre, 1997) were used to identify species associated with particular levels of dead wood volume. When IndVals differed significantly from values obtained by chance (500 randomizations, $p < 0.05$), and $N > 4$, species were considered indicators for those site traits. Analysis was carried out using the labdsv package (Roberts, 2008) in R software platform (R Development Core Team, 2008). The dissimilarity in species composition between two assemblages is a basic parameter for the assessment of biodiversity patterns (Legendre & Legendre 1998). The abundance-based Bray-Curtis index of dissimilarity (d_{BC}) was used to compare the diversity of scolytines and their predators among the three levels of dead wood volume. Following Baselga (2013), we used dissimilarity partitioning to determine whether dissimilarity in species composition among three stand categories was caused by balanced variation in species abundances (d_{BC-bal}) or by unidirectional abundance gradients (d_{BC-gra}). In the case of a balanced variation in species abundances, the individuals of a species present at one site are substituted by the same number of individuals of a different species at another site. This is analogous to species replacement in incidence-based patterns. In the case of unidirectional abundance gradients, some individuals are lost from a site without any substitution and this is equivalent to species nestedness in incidence-based patterns (Baselga 2013). The analysis was carried out using the betapart package (Baselga & Orme, 2012) in the R software platform (R Development Core Team, 2008).

Relationships between sample composition and explanatory variables were investigated using Redundancy Analysis (RDA), a linear constrained ordination method that relates the species composition of samples to external predictors. Forward selection was applied to identify variables affecting sample composition and we tested significance using a Monte Carlo test with 9,999 permutations. Variables, identified as redundant by forward selection, were not used in further analyses. We used variation partitioning to quantify

variance explained by particular environmental variables following the CANOCO manual (Ter Braak & Šmilauer, 2012).

The relationships between beetles, dead wood volume and other significant variables were depicted using Principal Component Analysis (PCA), a linear unconstrained ordination method. Beetle catches from single traps were pooled for the entire trapping period to provide the sample units. Scaling was focused on inter-sample distances; species scores were divided by standard deviations, species counts were log-transformed and centred and samples were standardised using Hellinger standardization. We tried to explain the species data using supplementary environmental variables. Site was used as covariate, filtering out the effect of the possible difference between sites in variables which were not measured in this study, to highlight the effect of different dead wood volumes among sampled sites. Ordinations were carried out using CANOCO 5 following the CANOCO manual Ter Braak & Šmilauer (2012).

3. Results

A total of 3,843 individuals representing 26 species of bark beetles and 312 individuals comprising 25 species of their predators belonging to 9 beetle families were collected in beech-fir stands (Table 3). Numbers of predatory species significantly increased with the number of bark beetle species collected in a stand (LME, $R^2 = 0.66$, $F_{(1,57)} = 6.82$, $p < 0.01$). A similar pattern was also apparent for the number of individuals (LME, $R^2 = 0.71$, $F_{(1,57)} = 70.85$, $p < 0.001$). Significantly fewer individuals of both bark beetles and their predators were collected in forest stands with the greatest volume of dead wood, as compared to those classified as having a medium volume of dead wood (Fig. 1). Obtained numbers of both scolytines and predatory species were lowest in stands with the largest volume of dead wood, but these catches did not differ significantly from those from other stands with lower volumes (based on a GLMM using volume of dead wood as a fixed effect and site as a random effect).

Table 3 – List of trapped bark beetle species and their predators. Information on family, total abundances in 12 beech-fir forest stands assigned to three forest stand categories based on dead wood volume (dwv; low, medium and large), trophic guild (m: mycetophagous; x: xylophagous; z: zoophagous), and main host tree genera are given.

Species	(Sub)Family	PR1 Low dwv	PR2 Low dwv	GR1 Low dwv	SM Low dwv	KO1 Mediu m dwv	GR2 Medium dwv	KR Medium dwv	DR Medium dwv	KO2 Large dwv	ST Large dwv	MG Large dwv	RO Large dwv	Trophic Guild	Main host tree genera
<i>Cryphalus abietis</i> (Ratzeburg, 1837)	Scolytinae	14	26	15	8	37	4	1	136	8	13	29	9	x	<i>Picea, Abies, Pinus</i>
<i>Cryphalus piceae</i> (Ratzeburg, 1837)	Scolytinae	0	1	0	1	0	0	0	22	0	0	0	1	x	<i>Abies</i>
<i>Crypturgus hispidulus</i> Thomson, 1870	Scolytinae	3	6	0	0	1	0	0	383	0	0	3	0	x	<i>Picea</i>
<i>Crypturgus subcristosus</i> Eggers, 1933	Scolytinae	0	0	0	0	0	1	0	6	0	0	0	0	x	<i>Picea, Pinus</i>
<i>Dryocoetes autographus</i> (Ratzeburg, 1837)	Scolytinae	9	27	18	22	42	24	5	83	9	29	25	5	x	<i>Picea, Pinus</i>
<i>Dryocoetes hectographus</i> Reitter, 1913	Scolytinae	7	1	10	4	8	3	1	21	4	12	5	1	x	<i>Picea</i>
<i>Ernoporicus fagi</i> (Fabricius, 1798)	Scolytinae	6	7	7	2	3	8	18	1	8	8	4	5	x	<i>Fagus</i>
<i>Ernoporus tiliae</i> (Panzer, 1793)	Scolytinae	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	x	<i>Tilia</i>
<i>Hylastes cunicularius</i> Erichson, 1836	Scolytinae	9	14	21	4	39	4	4	51	0	11	7	5	x	<i>Picea</i>
<i>Hylesinus fraxini</i> (Panzer, 1779)	Scolytinae	15	19	35	0	27	6	163	4	2	0	6	5	x	<i>Fraxinus, Syringa</i>
<i>Hylesinus toranio</i> (Danthoine, 1788)	Scolytinae	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	x	<i>Fraxinus</i>
<i>Hylurgops palliatus</i> (Gyllenhal, 1813)	Scolytinae	10	9	53	2	23	10	11	557	8	24	22	2	x	<i>Picea</i>
<i>Ips typographus</i> (Linnaeus, 1758)	Scolytinae	2	5	2	0	0	0	3	101	0	0	0	0	x	<i>Picea</i>
<i>Phloeotribus spinulosus</i> (Rey, 1883)	Scolytinae	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	x	<i>Picea</i>
<i>Pityogenes chalcographus</i> (Linnaeus, 1761)	Scolytinae	9	40	18	3	10	1	1	217	1	2	6	0	x	<i>Picea</i>
<i>Pityoketes curvidens</i> (Germar, 1824)	Scolytinae	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	x	<i>Abies</i>
<i>Pityophthorus pityographus</i> (Ratzeburg, 1837)	Scolytinae	1	1	2	2	1	0	0	17	0	0	2	0	x	<i>Abies, Picea, Pinus</i>
<i>Polygraphus poligraphus</i> (Linnaeus, 1758)	Scolytinae	3	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	x	<i>Picea, Pirus, Prunus, Sorbus</i>
<i>Scolytus mali</i> (Bechstein, 1805)	Scolytinae	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	x	<i>Ulmus</i>
<i>Scolytus multistriatus</i> (Marshall, 1802)	Scolytinae	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	x	<i>Broadleaves</i>
<i>Taphrorychus bicolor</i> (Herbst, 1793)	Scolytinae	19	26	40	4	8	7	88	2	4	8	4	7	x	<i>Broadleaves</i>
<i>Trypodendron domesticum</i> (Linnaeus, 1758)	Scolytinae	9	21	62	8	24	21	6	83	11	47	24	8	m	<i>Broadleaves</i>
<i>Trypodendron lineatum</i> (Olivier, 1795)	Scolytinae	1	5	16	8	16	6	1	389	1	14	4	3	m	<i>Picea, Abies Conifers & Broadleaves</i>
<i>Xyleborinus saxesenii</i> (Ratzeburg, 1837)	Scolytinae	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	m	<i>Broadleaves</i>
<i>Xyleborus dispar</i> (Fabricius, 1792)	Scolytinae	1	1	3	1	1	1	1	0	0	0	1	0	m	<i>Broadleaves</i>
<i>Xylechinus pilosus</i> (Ratzeburg, 1837)	Scolytinae	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	2	0	x	<i>Picea</i>
<i>Bitoma crenata</i> (Fabricius, 1775)	Colydiidae	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	z	-
<i>Cerylon fagi</i> Brisout Ch.N.F., 1867	Cerylonidae	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	1	0	z	-
<i>Cerylon histeroideus</i> (Fabricius, 1792)	Cerylonidae	3	3	9	4	1	6	2	6	2	1	4	0	z	-
<i>Thanasimus formicarius</i> (Linnaeus, 1758)	Cleridae	0	0	2	1	2	0	0	6	0	0	2	0	z	-
<i>Rhizophagus bipustulatus</i> (Fabricius, 1792)	Monotomidae	0	1	2	0	0	0	3	0	0	0	1	0	z	-
<i>Rhizophagus cribratus</i> Gyllenhal, 1827	Monotomidae	0	0	0	0	0	2	1	0	1	0	0	0	z	-
<i>Rhizophagus depressus</i> (Fabricius, 1792)	Monotomidae	0	0	0	0	0	0	0	4	0	0	0	0	z	-
<i>Rhizophagus dispar</i> (Paykull, 1800)	Monotomidae	2	1	4	1	4	3	0	10	0	5	2	0	z	-
<i>Rhizophagus fenestralis</i> (Linnaeus, 1758)	Monotomidae	1	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	z	-
<i>Rhizophagus nitidulus</i> (Fabricius, 1798)	Monotomidae	0	1	3	0	2	1	1	5	1	2	4	0	z	-
<i>Litargus connexus</i> (Geoffroy in Fourcroy, 1785)	Mycetophagidae	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	z	-
<i>Epuraea binotata</i> Reitter, 1873	Nitidulidae	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	z	-
<i>Epuraea marseuli</i> Reitter, 1873	Nitidulidae	1	1	3	0	2	1	1	4	0	1	0	0	z	-
<i>Epuraea muehli</i> Reitter, 1908	Nitidulidae	0	1	0	1	0	0	0	1	0	0	1	0	z	-
<i>Epuraea pygmaea</i> (Gyllenhal, 1808)	Nitidulidae	0	1	5	0	4	0	0	11	0	0	1	0	z	-
<i>Epuraea unicolor</i> (Olivier, 1790)	Nitidulidae	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	z	-
<i>Glischrochilus quadripunctatus</i> (Linnaeus, 1758)	Nitidulidae	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	z	-
<i>Ipidia binotata</i> Reitter, 1875	Nitidulidae	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	z	-
<i>Pityophagus ferrugineus</i> (Linnaeus, 1761)	Nitidulidae	0	1	2	0	1	1	0	3	0	2	1	0	z	-
<i>Rabocerus foveolatus</i> (Ljungh, 1823)	Salpingidae	2	2	10	2	2	1	0	1	1	0	2	1	z	-
<i>Salpingus planirostris</i> (Fabricius, 1787)	Salpingidae	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	z	-
<i>Salpingus ruficollis</i> (Linnaeus, 1761)	Salpingidae	1	20	4	2	7	3	28	6	2	1	4	3	z	-
<i>Vincenzellus ruficollis</i> (Panzer, 1794)	Salpingidae	0	0	0	0	0	1	0	0	0	6	1	0	z	-
<i>Corticeus unicolor</i> Piller et Mitterpacher, 1783	Tenebrionidae	0	0	1	0	1	0	0	0	2	0	0	0	z	-
<i>Nemozoma elongatum</i> (Linnaeus, 1761)	Trogossitidae	0	0	0	0	0	1	1	5	0	1	0	0	z	-

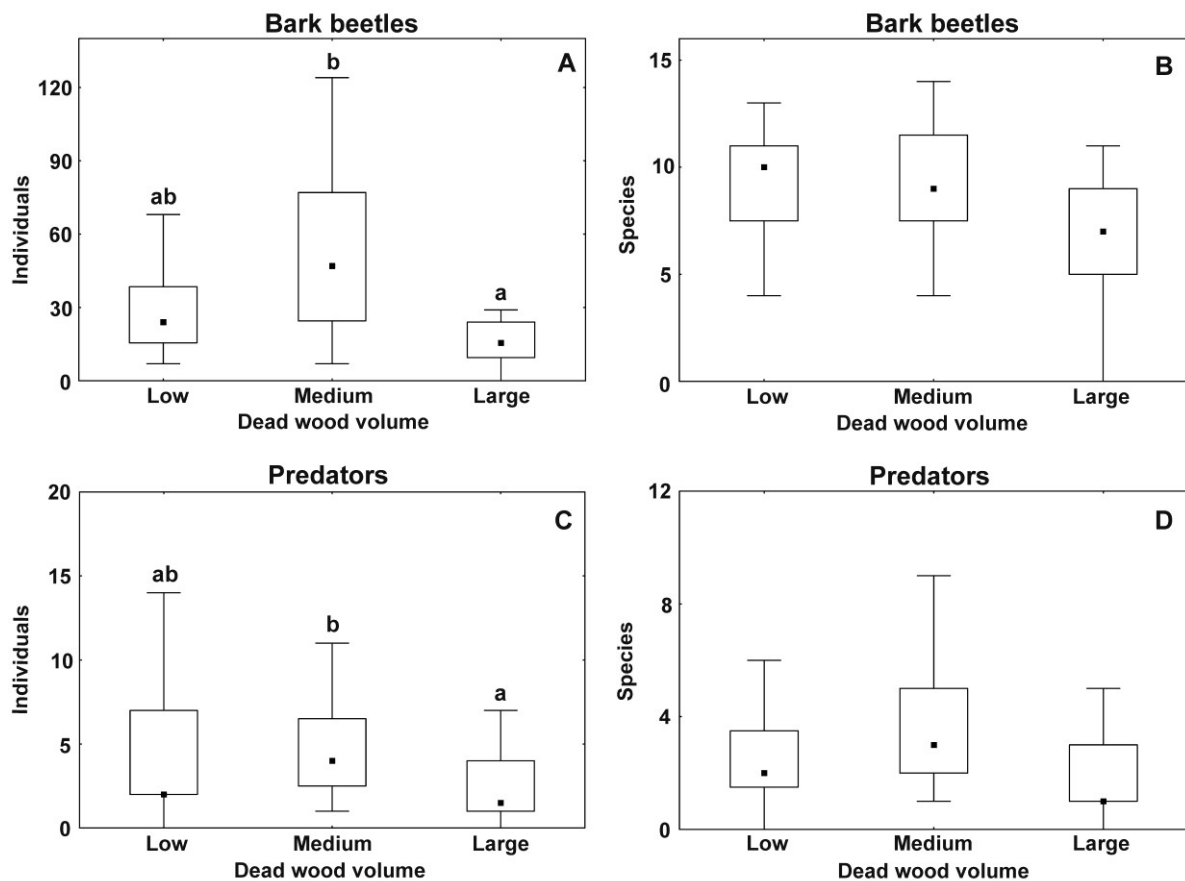


Figure 1 - Mean numbers of bark beetle individuals (A) and species (B), and mean numbers of individuals (C) and species (D) of their antagonists per trap as sampled by flight interception traps placed in beech-fir forests with three levels of dead wood volume. Median values, boxes indicate 25–75% of the data, whiskers indicate non-outlier ranges. Letters above whiskers indicate significant differences in flight activity (Generalized Linear Mixed Model with forest stand category, based on dead wood volume, as fixed effect and site as random effect).

Indicator species analysis (Dufrêne & Legendre 1997) was performed to find characteristic species for each category of dead wood volume. *Vincenzellus ruficollis* (Panzer, 1794) (Salpingidae) was identified as an indicator for sites with large volume of dead wood. Six scolytine species indicated sites with medium volumes of dead wood: *Hylurgops palliatus*, *Dryocoetes autographus* (Ratzeburg, 1837), *Hylastes cunicularius* Erichson, 1836, *Trypodendron lineatum* (Olivier, 1795), *Cryphalus abietis* (Ratzeburg, 1837), and *Cryphalus piceae*. The last one is a monophagous, species developing exclusively in fir, while the others develop in several conifers, mostly in spruce or spruce and fir. Three scolytine species indicated sites with low volume of dead wood: *Taphrorychus bicolor* (Herbst, 1793) and *Ernoporicus fagi* (Fabricius, 1798), both developing in beech, and *Hylesinus fraxini* (Panzer, 1779), developing in ash. *Salpingus ruficollis* (Linnaeus, 1761) (Salpingidae) was also identified as an indicator of sites with low volume of dead wood.

The Bray-Curtis index of dissimilarity of assemblages between dead wood volume classes was 15–24%, with highest dissimilarity between sites with low and medium volumes of dead wood (Table 4). Nearly one half of the dissimilarity between stands with large volumes of dead wood and those with either a medium or low volume of dead wood was caused by unidirectional abundance gradients, whereas the dissimilarity between stands with a medium and a low dead wood volume was mainly caused by balanced variation in abundances.

Table 4 - Results of Dissimilarity Partitioning, showing what portion of the Bray-Curtis Dissimilarity (d_{BC}) is accounted for by balanced variation in abundances (d_{BC-bal}) and by unidirectional abundance gradients (d_{BC-gra}) comparing the beetle assemblages in beech-fir forests of three levels of dead wood volume (dvw); proportions of d_{BC-bal} and d_{BC-gra} to the total d_{BC} are given in parentheses.

β -diversity	low/ medium dvw	low/ large dvw	medium/ large dvw
d_{BC}	0.24	0.18	0.15
d_{BC-bal}	0.23 (96%)	0.11 (61%)	0.08 (53%)
d_{BC-gra}	0.01 (4%)	0.07 (39%)	0.06 (47%)

Table 5 - Separate effects of environmental variables based on variation partitioning in Redundancy Analysis. <15cm 400 m² = presence of dead wood with a diameter of less than 15 cm in a 400 m² area around the trap; spruce 100 m² = presence of spruce dead wood in a 100 m² area around the trap; total dwv 400 m² = total volume of dead wood in a 400 m² area around the trap; spruce 100 m² = <15cm 100 m² = presence of dead wood with a diameter of less than 15 cm in a 100 m² area around the trap; II DW 100 m² = presence of dead wood in the second stage of decay in a 100 m² area around the trap.

environmental variable	% of total variance	F	p
<15 cm 400 m ²	5	3.3	0.001
spruce 100 m ²	4.8	2.6	0.005
total dwv 400 m ²	2.5	2.4	0.01
canopy openness	1.5	2.1	0.02
<15 cm 100 m ²	1.4	2	0.02
II DW 100 m ²	0.7	1.8	0.03

Forward selection in RDA was used to identify the most important environmental variables and separate effects of particular environmental variables were assessed by variation partitioning in RDA (Table 5). There were no strong predictors, with only about 5% of total variance in assemblages explained by the abundance of the smallest category of dead wood measured (diameter 2–15 cm) in the wider trap surroundings (400 m²) or by the abundance of dead spruce wood in the immediate trap surroundings (100 m²). Some additional variance (ca 4.5%) was also explained collectively by the total volume of dead wood in the wider trap surroundings (400 m²), canopy openness and the abundance of the smallest category of dead wood (diameter 2–15 cm) in the immediate trap surroundings (100 m²). We found few effects of wood decay stages, with the amount of dead wood in the second stage explaining a minor but significant amount of the overall variance (Table 5).

PCA was carried out to visualise the relationships of the most important species with the supplementary environmental variables identified by RDA (Fig. 2), with axes 1 and 2 explaining, respectively, 10% and 3% of the variability. The first axis was positively correlated with the abundance of the smallest category of dead wood, dead wood of spruce and high abundances of *Trypodendron lineatum* and *Dryocoetes autographus*. Abundance of *Salpingus ruficollis* and total volume of dead wood contributed most to the second ordination axis. The PCA also showed that abundances of several scolytine beetle species, e.g. *Ips typographus* and *Pityogenes chalcographus* (Linnaeus, 1761), were negatively correlated with canopy openness (Fig. 2).

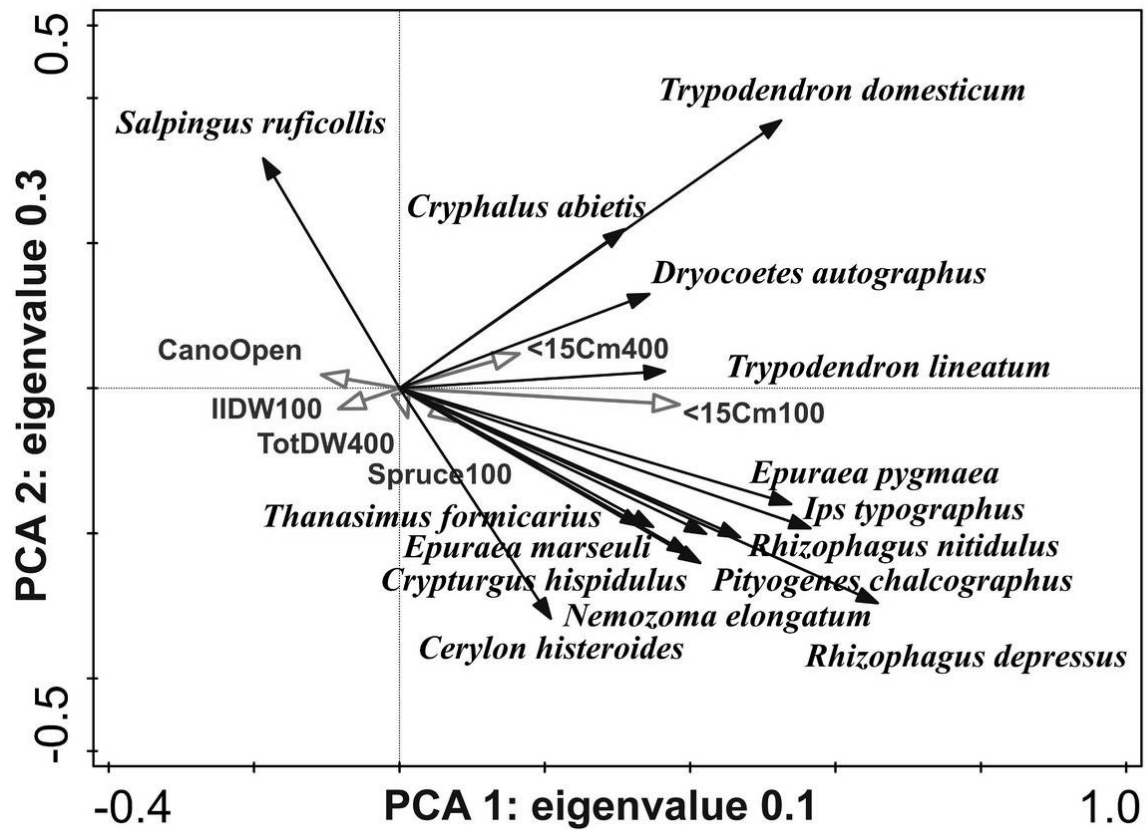


Figure 2 - Assemblages of bark beetles and their antagonists sampled by flight interception traps in beech-fir forests of three levels of dead wood volume. Principal Component Analysis ordination biplot with supplementary environmental variables. Presented environmental variables are the result of forward selection in Redundancy Analysis. CanOpen = canopy openness; TotDW400 = total volume of dead wood in a 400 m² area around the trap; <15cm 400 m² = presence of dead wood with a diameter of less than 15 cm in a 400 m² area around the trap; spruce 100 m² = presence of spruce dead wood in a 100 m² area around the trap; <15cm 100 m² = presence of dead wood with a diameter of less than 15 cm in a 100 m² area around the trap; II DW 100 m² = presence of dead wood in the second stage of decay in a 100 m² area around the trap.

4. Discussion

The presence of nature reserves established at different times supported comparison of assemblages among stands with different volumes of dead wood. Significantly fewer individual scolytines and their predators were trapped in forest stands classified as having a large volume of dead wood than in stands classified as having a medium volume, despite the fact that average dead wood volumes in the first category of stands were about three times higher. Not only the total dead wood volume, which reflects the long-term management history and intensity, but also the volumes of recent dead wood (decay stage II), significantly affected our assemblages. Studies from beech forests (Müller et al., 2008b), oak forests (Bußler & Müller, 2004) and boreal spruce forests (Väisänen et al., 1993) showed that saproxylic species developing in recent dead wood were more abundant in intensively managed forests than in forest reserves with high dead-wood accumulation, perhaps because higher amounts of recent dead wood are produced by regular thinning. Another explanation for this pattern could be the presence of dead branches in canopies, which was found crucial for saproxylic assemblages in experimental studies by Gossner et al. (2013) and Seibold et al. (2018). Procházka et al. (2018) also showed the importance of the canopy stratum for scolytine beetle assemblages. In our study, predators showed a pattern of abundance and diversity similar to scolytines, likely because of the trophic association between predators and their prey (Martikainen et al., 1999).

Beta diversity of the studied assemblage was compared between the three studied stand categories. Assemblages were most dissimilar between stands classified as having low and medium volumes of dead wood. Differences mainly reflected the full replacement of some species by others. Balanced variation in abundances (equivalent to species nestedness in incidence-based patterns) contributed only marginally to the differences between the studied assemblages (see Table 4). The absence of forest management (i.e. the implementation of “non-intervention management” as a conservation strategy) led in our study temporarily to increased numbers of the conifer-dwelling scolytines *Trypodendron lineatum*, *Hylastes cunicularius* and *Hylurgops palliatus*. The first two are considered to be forest pests, though they are typically secondary species, *H. cunicularius* is also known to feed on spruce seedlings (Pfeffer, 1955; Grégoire & Evans, 2004). However, only a few spruce trees were interspersed in the studied stands. Among scolytines that are considered pests in broadleaf trees, *Hylesinus fraxini* was the most important species in our study and was found mostly in forest stands with low and medium volumes of dead wood. Similarly to *Ips typographus*, this species was captured in low abundance in stands with large volumes of dead wood. Though several pest species were most abundant in forest

stands classified as having a medium volume of dead wood (where high volumes of dead spruce wood were found, see Table 2), their abundances in such stands did not exceed tens of individuals per trap/year. Such abundances can be considered low. High trap catches do not necessarily correlate with high infestations, but low catches usually mean low risk (Weslien & Regnander, 1992; Lindelöw & Schroeder, 2001). As a higher proportion of spruce trees in a stand was found to enhance scolytine beetle attacks (Becker & Schröter, 2000), the results of non-intervention management in spruce-dominated forest reserves might be different. Except after major stand disturbance, spruce bark beetle densities in such forest reserves are generally similar or even lower than in surrounding managed forests (Schlyter & Lundgren, 1993; Wermelinger, 2004; Müller et al., 2008a). This might change after disturbances, such as windthrows or forest fires, when the populations of *Ips typographus* in unmanaged forests can rapidly increase to epidemic levels (Schlyter & Lundgren, 1993). Extensive spruce dieback can be a chance for creating suitable habitat for many endangered saproxylic species, but this dramatic and rapid change to the forest can induce a controversial discussion on policy throughout the region (Müller et al., 2008a). Our data from beech-fir forest stands with only few interspersed spruce trees show that non-intervention management in such stands does not represent a risk for the surrounding forests.

Abundances of several scolytine beetles were negatively influenced by canopy openness in our study, as has been reported for scolytines, which were in general classified as forest interior specialists (Peltonen & Heliövaara, 1998; Wermelinger et al., 2002). In contrast, other saproxylic beetles, e.g. Cerambycidae and Buprestidae, are found disproportionately in habitats with high exposure to the sun (Wermelinger et al., 2002; Vodka et al., 2009). Several environmental variables significantly affected the studied beetle assemblage. This indicates that a substantial part of the trap catch consisted of species with an affinity to the given site compared with vagrant species with no such affinity, which is in line with the findings of Sverdrup-Thygeson & Birkemoe (2009), who found that trap catches strongly correlate with the surroundings.

Over the last few decades tree species composition of forests in the study area has changed, especially as a result of changing forest use. For example, grazing of domestic animals and litter raking were abandoned around the end of the 19th century (Vrška et al., 2009). According to Pfeffer (1955) scolytine beetles that were monophagous on silver fir were formerly common in this area, but, among these, we found only few *Pityokteines curvidens* (Germar, 1824) and *Cryphalus piceae*. Their frequency was very low in our study, although these species have been sometimes considered serious forest pests (Ząbecki, 1990; Serin et al., 2005). Fir-dwelling scolytines are apparently now uncommon in the studied

montane range, as was also found by Procházka et al. (2014) on another set of sites in the same area as in our study. Historical practices of forest exploitation (woodland grazing or litter raking) might be added to the management regimes of some forest reserves to reverse the conspicuous decline of silver-fir fauna, caused apparently by the change to non-intervention management in our study area.

In conclusion, the most important factors affecting scolytines and their coleopteran predators were the amounts of the smallest category of dead wood and spruce dead wood. Highest numbers of scolytine beetle species considered as forest pests were found in forest stands after a relatively short period (ca 8–16 years) of non-intervention management and with a medium volume of dead wood. Numbers of scolytines and their predators were low in reserves with the greatest volumes of dead wood that were established ca 25–63 years ago. We conclude that the present non-intervention approach to management of fir-beech forest in reserves does not increase the long-term risk of pest outbreaks in the surrounding production forests.

References

- Baselga, A. & Orme, C.D.L. (2012) Betapart: an R package for the study of beta diversity. *Methods in Ecology and Evolution*, **3**, 808–812.
- Baselga, A. (2013) Separating the two components of abundance-based dissimilarity: balanced changes in abundance vs. abundance gradients. *Methods in Ecology and Evolution*, **4**, 552–557.
- Becker, T. & Schröter, H., (2000) Ausbreitung von rindenbrütenden Borkenkäfern nach Sturmschäden. *Allgemeine Forst- und Jagdzeitung*, **55**, 280–282.
- Bouget, C. (2005) Short-term effect of windstorm disturbance on saproxylic beetles in broadleaved temperate forests: Part I: Do environmental changes induce a gap effect? *Forest Ecology and Management*, **216**, 1–14.
- Bußler, H. & Müller, J. (2004) Borkenkäferzönosen in wärmegetönten Eichenmischwäldern Nordbayerns – Bark beetle Communities in Oak-Mixed-Forests on Warm Stands in Northern Bavaria. *Forst und Holz*, **59** (4), 175–178.
- Dajoz, R. (2000) *Insects and Forests: The Role and Diversity of Insects in the Forest Environment*, pp. 680. Intercept, Andover.

- Dufrêne, M. & Legendre, P. (1997) Species assemblages and indicator species: The need for a flexible asymmetrical approach. *Ecological Monographs*, **67**, 345–366.
- Frazer, G.W., Canham, C.D. & Lertzman, K.P. (1999) *Gap Light Analyzer (GLA), Version 2.0: Imaging software to extract canopy structure and gap light transmission indices from true-colour fisheye photographs, user's manual and program documentation*, pp. 36. Simon Fraser University, Burnaby, British Columbia, and the Institute of Ecosystem Studies, New York.
- Gossner, M.M., Floren, A., Weisser, W.W. & Linsenmair, K.E. (2013) Effect of dead wood enrichment in the canopy and on the forest floor on beetle guild composition. *Forest Ecology and Management*, **302**, 404–413.
- Grégoire, J.-C. & Evans, H.F. (2004) Damage and control of BAWBILT organisms – an overview. *Bark and Wood Boring Insects in Living Trees in Europe, A Synthesis* (Eds by Lieutier, F., Day, K.R., Battisti, A., Grégoire, J.-C. & Evans, H.F.), pp. 19–37. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht (Netherlands).
- Grove, S.J., Meggs, J. & Goodwin, A. (2002) A review of biodiversity conservation issues relating to coarse woody debris management in the wet eucalypt production forests of Tasmania. Hobart, *Forestry Tasmania*, **22**, 1–72.
- Horák, J. & Nakládal, O. (2009) Beetles associated with trees and predation between them: Part III – Annotated checklist of beetles with predation potential. Discussion paper. *Lesnícky Časopis – Forestry Journal*, **55**(2): 181–193 (in Czech).
- Jaskula, F. et al (2004) Chráněná krajinná oblast Beskydy [Beskydy Protected Landscape Area]. *Chráněná území ČR – Ostravsko, svazek X [Protected areas of the Czech Republic – Ostrava region, volume X]*, (Eds by Weissmanová, H. et al.), pp. 88. Nature Conservation Agency of the Czech Republic and EkoCentrum Brno, Praha (in Czech).
- Johansson, T., Gibb, H., Hjältén, J., Pettersson, R.B., Hilaszczański, J., Alinvi, O., Ball, J.P. & Danell, K. (2007) The effects of substrate manipulations and forest management on predators of saproxylic beetles. *Forest Ecology and Management*, **242**, 518–529.
- Jonášová, M. & Prach, K. (2004) Central-European mountain spruce (*Picea abies* (L.) Karst.) forests: regeneration of tree species after a bark beetle outbreak. *Ecological Engineering*, **23**, 15–27.
- Kenis, M., Wermelinger, B. & Grégoire, J.-C. (2004) Research on parasitoids and predators of Scolytidae in living trees in Europe – a review. *Bark and Wood Boring Insects in Living*

- Trees in Europe, A Synthesis* (Eds by Lieutier, F., Day, K.R., Battisti, A., Grégoire, J.-C. & Evans, H.F.), pp. 475–498. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht (Netherlands).
- Kirby, P. (2001) *Habitat Management for Invertebrates: A Practical Handbook*. 2nd Edition. pp. 150. The Royal Society for the Protection of Birds, Sandy.
- Kolibáč, J., Majer, K. & Švihla, V. (2005) *Beetles of the superfamily Cleroidea in the Czech and Slovak Republics and neighbouring areas*, pp. 186, Clarion Production, Praha.
- Kulakowski, D. (2016) Managing bark beetle outbreaks (*Ips typographus*, *Dendroctonus* spp.) in conservation areas in the 21st century. *Leśne Prace Badawcze / Forest Research Papers*, **77** (4), 352–357.
- Legendre, P. & Legendre, L. (1998) *Numerical Ecology*, pp. 853. Elsevier, Amsterdam, second edition.
- Lindelöw, A. & Schroeder, M. (2001) Spruce bark beetle, *Ips typographus* (L.), in Sweden: monitoring and risk assessment. *Journal of Forest Science*, **47**, 40–42.
- Martikainen, P., Siitonen, J., Kaila, L., Punttila, P. & Rauh, J. (1999) Bark beetles (Coleoptera, Scolytidae) and associated beetle species in mature managed and old-growth boreal forests in southern Finland. *Forest Ecology and Management*, **116**, 233–245.
- Martikainen, P. (2001) Conservation of threatened saproxylic beetles: significance of retained aspen *Populus tremula* on clearcut areas. *Ecological Bulletins*, **49**, 205–18.
- Miller, M.C. (1986) Survival of within-tree *Ips calligraphus* (Col.:Scolytidae): effect of insect associates. *Entomophaga*, **31**, 39–48
- Müller, J., Bussler, H., Goßner, M., Rettelbach, T. & Duelli, P. (2008a) The European spruce bark beetle *Ips typographus* in a national park: from pest to keystone species. *Biodiversity and Conservation*, **17**, 2979–3001.
- Müller, J., Bußler, H. & Kneib, T. (2008b). Saproxylic beetle assemblages related to silvicultural management intensity and stand structures in a beech forest in Southern Germany. *Journal of Insect Conservation*, **12**, 107–124.
- Nakagawa, S. & Schielzeth, H. (2013) A general and simple method for obtaining R² from generalized linear mixed-effects models. *Methods in Ecology and Evolution*, **4**, 133–142.
- Nicolai, V. (1995) The impact of *Medetera dendrobaena* Kowarz (Dipt. Dolichopodidae) on bark beetles. *Journal of Applied Entomology*, **119**, 161–166.

- Nilsson, S.G., Niklason, M., Hedin, J., Aronsson, G., Gutowski, J.M., Linder, P., Ljungberg, H., Mikusinski, G. & Ranius, T. (2002) Densities of large living and dead trees in old-growth temperate and boreal forests. *Forest Ecology and Management*, **161**, 189-204.
- Peltonen, M. & Heliövaara, K. (1998) Incidence of *Xylechinus pilosus* and *Cryphalus saltuarius* (Scolytidae) in forest-clearcut edges. *Forest Ecology and Management*, **103**, 141–147.
- Pfeffer, A. (1955) *Kůrovci – Scolytoidea [Bark beetles – Scolytoidea]*. Fauna ČSR [Fauna of the Czechoslovak Republic], vol. 6, pp. 324. Academia, Praha (in Czech).
- Pinheiro, J., Bates, D., DebRoy, S., Sarkar, D. & R Core Team (2015) nlme: Linear and Nonlinear Mixed Effects Models. R package version 3.1-120 [accessed on 3 December 2016] URL: <http://CRAN.R-project.org/package=nlme>
- Podlaski, R. & Borkowski, A. (2009) Method for estimating density of *Cryphalus piceae* (Ratz.) brood galleries using a regression model. *Journal of Applied Entomology*, **133**, 402–409.
- Procházka, J., Schlaghamerský, J. & Knížek, M. (2014) Bark beetles (Coleoptera: Curculionidae: Scolytinae) in beech-fir forests of the Beskydy Protected Landscape Area, Czech Republic. *Zprávy lesnického výzkumu*, **59**, 126–132 (in Czech, English summary).
- Procházka, J., Cizek, L. & Schlaghamerský, J. (2018) Vertical stratification of scolytine beetles in temperate forests. *Insect Conservation and Diversity*, in press, doi: 10.1111/icad.12301.
- R Development Core Team (2008) R: a language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria [accessed on 25 September 2016] URL: www.r-project.org
- Roberts, D.W. (2008) Labdsv: ordination and multivariate analysis for ecology. [accessed on 3 December 2016] URL: <http://cran.rproject.org/web/packages/labdsv/>
- Sauvard, D. (2004) General biology of bark beetles. *Bark and wood boring insects in living trees in Europe, a synthesis* (Eds by Lieutier, F., Day, K.R., Battisti, A., Grégoire, J.-C. & Evans, H.F.), pp. 63–88. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht (Netherlands).
- Seibold, S., Hagge, J., Müller, J., Gruppe, A., Brandl, R., Bässler, C., & Thorn, S. (2018) Experiments with dead wood reveal the importance of dead branches in the canopy for saproxylic beetle conservation. *Forest Ecology and Management*, **409**, 564–570.

- Serin, M., Erdem, M., Yüksel, B. & Akbulut, S. (2005) Determination of the life cycle of effective bark beetles at Bolu and Aladağ Fir (*Abies bornmülleriana* Mattf.) stands and their possible preventive measurements. *Technical Bulletin*, **12**, 1–84.
- Schiermeier, Q. (2016) Polish scientists protest over plan to log in Białowieża Forest. *Nature*, **530**, 393.
- Schimitschek, E. (1969) Grundzüge der Waldhygiene [Principles of Forest Hygiene], pp. 167. Paul Parey, Hamburg and Berlin (in German).
- Schlyter, F. & Lundgren, U. (1993) Distribution of a bark beetle and its predator within and outside old growth forest reserves: no increase of hazard near reserves. *Scandinavian Journal of Forest Research*, **8**, 246–256.
- Schowalter, T.D., Coulson, R.N. & Crossley, D.A. (1981) Role of southern pine beetle and fire in maintenance of structure and function of the southeastern coniferous forest. *Environmental Entomology*, **10**, 821–825.
- Schroeder, L.M. & Weslien, J. (1994) Interactions between the phloem-feeding species *Tomicus piniperda* (Col.: Scolytidae) and *Acanthocinus aedilis* (Col.: Cerambycidae), and the predator *Thanasimus formicarius* (Col.: Cleridae) with special reference to brood production. *Entomophaga*, **39**, 149–157.
- Schroeder, L.M. (1999a) Prolonged development time of the bark beetle predator *Thanasimus formicarius* (Col.: Cleridae) in relation to its prey species *Tomicus piniperda* and *Ips typographus* (L.). *Agricultural and Forest Entomology*, **1**, 127–135.
- Schroeder, L.M. (1999b) Populations levels and flight phenology of bark beetle predators in stands with and without previous infestations of the bark beetle *Tomicus piniperda*. *Forest Ecology and Management*, **123**, 31–40.
- Siitonen, J., Martikainen, P., Punttila, P. & Rauh, J. (2000) Coarse woody debris and stand characteristics in mature managed and old-growth boreal mesic forests in southern Finland. *Forest Ecology and Management*, **128**, 211–225.
- Speight, M.C.D. (1989) *Saproxyllic Invertebrates and their Conservation*, pp. 79. Council of Europe, Nature and Environment Series 42, Strasbourg.
- Sverdrup-Thygeson, A. & Birkemoe, T. (2009) What window traps can tell us: Effect of placement, forest openness and beetle reproduction in retention trees. *Journal of Insect Conservation*, **13**, 183–191.

- Ter Braak, C.J.F. & Šmilauer, P. (2012) *CANOCO Reference Manual and User's Guide: Software for Ordination, version 5.0*, pp. 496. Microcomputer Power, Ithaca.
- Tykowski, P. (2006) Beetles associated with scolytids (Coleoptera, Scolytidae) and the elevation gradient: Diversity and dynamics of the community in the Tatra National Park, Poland. *Forest Ecology and Management*, **225**, 146–159.
- Väisänen, R.A., Biström, O. & Heliövaara, K. (1993) Sub-cortical Coleoptera in dead pines and spruces: is primeval species composition maintained in managed forests? *Biodiversity and Conservation*, **3**, 95–113.
- Vodka, S., Konvicka M. & Cizek, L. (2009) Habitat preferences of oak-feeding xylophagous beetles in a temperate woodland: implications for forest history and management. *Journal of Insect Conservation*, **13**, 553–562.
- Vrška, T., Adam, D., Hort, L., Kolář, T. & Janík, D. (2009) European beech (*Fagus sylvatica* L.) and silver fir (*Abies alba* Mill.) rotation in the Carpathians – a developmental cycle or a linear trend induced by man? *Forest Ecology and Management*, **258**, 347–356.
- Wermelinger, B., Duelli, P. & Obrist, M.K. (2002) Dynamics of saproxylic beetles (Coleoptera) in windthrow areas in alpine spruce forest. *Forest Snow and Landscape Research*, **77**, 133–148.
- Wermelinger, B. (2004) Ecology and management of the spruce bark beetle *Ips typographus* - a review of recent research. *Forest Ecology and Management*, **202**, 67–82.
- Weslien, J. & Regnander, J. (1992) The influence of natural enemies on brood production in *Ips typographus* (Col. Scolytidae) with special reference to egg-laying and predation by *Thanasimus formicarius* (Col.: Cleridae). *Entomophaga*, **37**, 333–342.
- Weiss, M., Procházka, J., Schlaghamerský, J. & Cizek, L. (2016) Fine-scale vertical stratification and guild composition of saproxylic beetles in lowland and montane forests: Similar patterns despite low faunal overlap. *PLoS ONE* **11**(3): e0149506.
- Ząbecki, W. (1990) Reakcje kambio—i ksylofagicznych owadów na imisje przemysłowe w drzewostanach jodłowych Ojcowskiego Parku Narodowego [Reaction of cambio- and xylophagous insects to industrial emissions in fir stands of Ojcow National Park]. *Prądnik*, **1**, 167–174 (in Polish).

Acknowledgements

We thank Jana Procházková, Zuzana Pusztaiová, Martin Pusztai, Zuzana Budková, and Jan Budka for assistance with field work and Radek Michalko for advice in statistical analyses. The Administration of the Beskydy Protected Landscape Area and the Forests of the Czech Republic, state enterprise, permitted us to work in the forests and nature reserves under their direction. The study received funding from the Ministry of Education, Youth and Sports of the Czech Republic (Research Plan MSM 0021622416) and from the South Moravian Centre for International Mobility (Brno Ph.D. Talent).

Curriculum Vitae

Osobní údaje:

Jméno: Jiří Procházka
Datum narození: 28. 7. 1987
Adresa: Kozlovská 13, 750 02
Přerov
Tel. číslo: 723 944 536
E-mail: jiri.prochazka@mail.muni.cz



Studium:

2011 – současnost doktorské studium na Masarykově univerzitě v Brně v oboru Ekologie
2011 magisterský titul v oboru Systematická zoologie a ekologie
2009 bakalářský titul v oboru Systematická biologie a ekologie
2006–2011 Masarykova univerzita v Brně, Přírodovědecká fakulta, Kotlářská 2,
611 37 Brno
2006 maturita z biologie, zeměpisu, angličtiny a českého jazyka
1998–2006 Gymnázium Jakuba Škody, Komenského 29, 750 11 Přerov

Odborné stáže, stipendia:

2014 tříměsíční stáž ve výzkumném oddělení Národního parku Bavorský les,
Německo, hostitel Dr. Jörg Müller
2010 třítydenní odborná praxe na správě CHKO Beskydy
2011–2013 doktorské studium bylo podpořeno stipendiem Jihomoravského centra
pro mezinárodní mobilitu, Z.S.P.O. v programu Ph.D. talent

Pracovní zkušenosti:

2016 – současnost zaměstnán na částečný úvazek jako výzkumný pracovník
na Výzkumném ústavu Silva Taroucy pro krajinu a okrasné
zahradnictví v Brně
2016 – současnost zaměstnán na částečný úvazek jako odborný pracovník na Masarykově
univerzitě (Ústav botaniky a zoologie)

2016 – současnost zaměstnán na poloviční úvazek jako kurátor sbírky brouků
v Entomologickém oddělení Moravského zemského muzea,
Hviezdoslavova 29a, 627 00 Brno

Studium:

2011 – současnost doktorské studium na Masarykově univerzitě v Brně v oboru Ekologie
2011 magisterský titul v oboru Systematická zoologie a ekologie
2009 bakalářský titul v oboru Systematická biologie a ekologie
2006–2011 Masarykova univerzita v Brně, Přírodovědecká fakulta, Kotlářská 2,
611 37 Brno
2006 maturita z biologie, zeměpisu, angličtiny a českého jazyka
1998–2006 Gymnázium Jakuba Škody, Komenského 29, 750 11 Přerov

Odborné stáže, stipendia:

2014 tříměsíční stáž ve výzkumném oddělení Národního parku Bavorský les,
Německo, hostitel Dr. Jörg Müller
2010 třítydenní odborná praxe na správě CHKO Beskydy
2011–2013 doktorské studium bylo podpořeno stipendiem Jihomoravského centra
pro mezinárodní mobilitu, Z.S.P.O. v programu Ph.D. talent

Pracovní zkušenosti:

2016 – současnost zaměstnán na částečný úvazek jako výzkumný pracovník
na Výzkumném ústavu Silva Taroucy pro krajinu a okrasné
zahradnictví v Brně
2016 – současnost zaměstnán na částečný úvazek jako odborný pracovník na Masarykově
univerzitě (Ústav botaniky a zoologie)
2016 – současnost zaměstnán na poloviční úvazek jako kurátor sbírky brouků
v Entomologickém oddělení Moravského zemského muzea,
Hviezdoslavova 29a, 627 00 Brno
2015 – současnost DPP - determinace kůrovců pro Entomologický ústav AV ČR
2015–2016 DPP na Výzkumném ústavu Silva Taroucy pro krajinu a okrasné
zahradnictví; monitoring přirozených lesů ČR

- 2015 DPP na ÚBZ PřF MU - determinace saproxylických brouků z NP Podyjí
- 2015 smlouva o dílo - monitoring saproxylických brouků v NPR Zahrady pod Hájem pro CHKO Bílé Karpaty
- 2015 monitoring střevlíka uherského (*Carabus hungaricus*) na Pouzdřanské stepi pro AOPK ČR
- 2011 – současnost výuka předmětu Terénní cvičení z botaniky a zoologie na PřF MU
- 2007 – současnost příležitostné DPP na Ústavu botaniky a zoologie Masarykovy univerzity

Dobrovolnická činnost:

- 2016 – současnost vedoucí přírodovědného kroužku v Přírodovědné stanici Kamenáčky, Brno
- 2012 – současnost lektor na přírodovědných expedicích do jižní Evropy pro studenty opavských středních škol s organizací Natura Opava
- 2008 – současnost dobrovolnická práce pro Hnutí Brontosaurus (management vybraných MZCHÚ v CHKO Beskydy, zejména PP Kudlačena)
- 2012–2014 pomoc s organizací Týdne pro les a divočinu na Smrku v Beskydech, ve spolupráci s Hnutím Duha a ČSOP Cieszynianka
- 2007 a 2008 dobrovolnická práce v záchranné stanici pro handicapované živočichy
- 2004–2011 dobrovolnická práce pro Hnutí Duha – vlčí hlídky (monitoring šelem, přednášky na školách)

Aktivity:

- člen České společnosti pro ekologii
- člen České společnosti entomologické
- strážce přírody v CHKO Beskydy
- člen Kolovrátku (Základní článek Hnutí Brontosaurus), 2009–2013 předseda

Publikace v impaktovaných časopisech:

Procházka, J., Schlaghamerský, J. & Cizek, L. (2018) Vertical stratification of scolytine beetles in temperate forests. *Insect Conservation and Diversity*, doi: 10.1111/icad.12301

Weiss, M., **Procházka, J.**, Schlaghamerský, J. & Cizek, L. (2016) Fine-Scale vertical stratification and guild composition of saproxylic beetles in lowland and montane forests: Similar patterns despite low faunal overlap. *PLoS ONE*, 11(3), e0149506.

Müller, J., Brustel, H., Brin, A., Bussler, H., Bouget, Ch., Obermaier, E., Heidinger, I., Lachat, T., Förster, B., Horák, J., **Procházka, J.**, Köhler, F., Larrieu, L., Bense, U., Isacson, G., Zapponi, L. & Gossner, M. (2015) Increasing temperature may compensate for lower amounts of dead wood in driving richness of saproxylic beetles. *Ecography*, 38 (5), 499–509.

Publikace v dalších recenzovaných časopisech:

Procházka, J., Stejskal, R., Čížek, L., Hauck, D. & Knížek, M. (2018) *Dryocoetes himalayensis* (Coleoptera: Curculionidae: Scolytinae), a new bark beetle species for Slovakia and Austria, and its occurrence in the Czech Republic. *Klapalekiana* (in press).

Procházka, J. & Schlaghamerský, J. (2018) The first record of the rare beetle *Phloeostichus denticollis* W. Redtenbacher, 1842 (Coleoptera: Phloeostichidae) from the Bohemian Forest with a note on the biology of the species. *Silva Gabreta* (in press).

Kment, P., Horsák, M., **Procházka, J.**, Sychra, J. & Malenovský, I. (2017) Rozšíření podkornice *Aradus obtectus* (Hemiptera: Heteroptera: Aradidae) a kornatce *Peltis grossa* (Coleoptera: Trogossitidae) v České republice a jejich první nálezy v Bílých Karpatech. *Acta Carpathica Occidentalis*, 8, 42–55.

Procházka, J., Kment, P., Németh, T. & Kolibáč, J. (2017) New data on the distribution of *Peltis grossa* and *P. gigantea* (Coleoptera: Trogossitidae). *Acta Musei Moraviae, Scientiae biologicae*, 102(1), 25–33.

Procházka, J., Schlaghamerský, J. & Knížek, M. (2014) Bark beetles (Coleoptera: Curculionidae: Scolytinae) in beech-fir forests of the Beskydy Protected Landscape Area, Czech Republic. *Zprávy lesnického výzkumu*, 59, 126–132.

Ostatní publikace:

Procházka, J. (2018) Tesařík alpský, modrý klenot z lesů. *Opavský zpravodaj* (in press.).

Procházka, J. (2018) Entomolog Jiří Procházka vidí majku jako posla jara. *Opavský zpravodaj*, 2018 (4), 16.

Procházka, J. (2017) Nenápadný spolubydlící břehulí říčních je brouk drabčík *Haploglossa nidicola*. *Opavský zpravodaj*, 2017 (7), 13.

Procházka, J. (2017) Nevšední obyvatel bobří srsti. *Opavský zpravodaj*, 2017 (3), 17.

Procházka, J. & Procházková, J. (2016) Otazníky kolem jedovatosti heterodona nosatého. *Živa*, 2016 (3): 74–75.

Procházka, J. & Schlaghamerský, J. (2015) Ohrožení brouci CHKO Beskydy. *Živa*, 2015 (3): 128–130.

Příspěvky na konferencích:

Procházka, J. & Schlaghamerský, J. Effect of dead wood volume on a community of saproxylic beetles in montane beech-fir forests. 10th Symposium and Workshop on the Conservation of Saproxylic Beetles, St. Oswald (Germany), 8. - 10. 6. 2018 (přednesl J. Schlaghamerský).

Procházka, J., Gossner, M., Brandl, R., Brustel, H., Brin, A., Bussler, H., Bouget, Ch., Obermaier, E., Heidinger, I., Lachat, T., Förster, B., Horák, J., Köhler, F., Larrieu, L., Bense, U., Isacson, G., Zapponi, L. & Müller, J. Size (and red list status) matters – distance decay of saproxylic beetle communities in European beech forests. 9th Symposium and Workshop on the Conservation of Saproxylic Beetles, Genk (Belgium), 22. - 24. 4. 2016 (přednáška).

Procházka, J. & Schlaghamerský, J. Effect of dead wood volume on a community of bark beetles and their predators in montane beech-fir forests. 9th Symposium and Workshop on the Conservation of Saproxylic Beetles, Genk (Belgium), 22. - 24. 4. 2016 (poster).

Procházka, J. & Schlaghamerský, J. Vliv intensity lesního hospodaření na společenstva kůrovců a jejich predátorů v horských jedlobučinách. Zoologické dny, 12. - 13. 2. 2015 (přednáška).

- Procházka, J.** & Schlaghamerský, J. Effect of logging intensity on a community of bark beetles and their predators in montane beech-fir forests. 8th Symposium and Workshop on the Conservation of Saproxylic Beetles, Basel (Switzerland), 13. - 15. 6. 2014 (přednáška).
- Weiss, M., **Procházka, J.**, Schlaghamerský, J. & Čížek, L. Vertical stratification of saproxlic beetle assemblages in a lowland floodplain forest and a mountain forest. In 8th Symposium and Workshop on the Conservation of Saproxylic Beetles, Basel (Switzerland), 13. - 15. 6. 2014, (přednáška).
- Procházka, J.**, Schlaghamerský, J. & Čížek, L. Assemblage composition and vertical stratification of bark beetles (Coleoptera: Curculionidae: Scolytinae) in temperate lowland and montane forests. 8th Symposium and Workshop on the Conservation of Saproxylic Beetles, Basel (Switzerland), 13. - 15. 6. 2014, (poster).
- Procházka, J.**, Schlaghamerský, J. & Čížek, L. Coleopterofauna horských jedlobučin CHKO Beskydy. Zachováme pestrost Beskyd? Frýdek-Místek, 27. 3. 2013 (poster).
- Procházka, J.** & Procházková, J. Ohlédnutí za činností ZČ HB Kolovrátek na PP Kudlačena. Frýdek-Místek, 27. 3. 2013 (poster).
- Procházka, J.**, Schlaghamerský, J. & Čížek, L. Assemblages and vertical stratification of flight activity of bark beetles (Coleoptera: Curculionidae: Scolytinae) in floodplain (oak-dominated) and montane (fir-beech) forests. 7th Symposium and Workshop on the Conservation of Saproxylic Beetles, Granada (Spain), 12. – 14. 5. 2012 (přednáška).
- Procházka, J.**, Schlaghamerský, J. & Čížek, L. Srovnání taxocenóz a vertikální stratifikace letové aktivity kůrovců (Coleoptera: Curculionidae: Scolytinae) v tvrdém luhu a horských jedlobučinách. Zoologické dny, 9. - 10. 2. 2012 (přednáška).
- Schlaghamerský, J., **Procházka, J.** & Čížek, L. 6th European symposium and workshop on the conservation of saproxlyic beetles. Ljubljana (Slovenia), 15. – 17. 6. 2010 (přednesl J. Schlaghamerský).