

# TĚŽBA LESNÍHO POROSTU OVLIVŇUJE FENOTYP ŽIVOČICHŮ: PŘÍPADOVÁ STUDIE FLUKTUUJÍCÍ ASYMETRIE U STŘEVLÍKA *NOTIOPHILUS RUFIPES* (COLEOPTERA: CARABIDAE)

THE EFFECT OF LOGGING ON ANIMAL PHENOTYPES: A CASE STUDY OF FLUCTUATING ASYMMETRY OF GROUND BEETLE *NOTIOPHILUS RUFIPES* (COLEOPTERA: CARABIDAE)

DOMINIK STOČES  - JAN ŠIPOŠ

Mendelova univerzita v Brně, Agronomická fakulta, Ústav zoologie, rybářství, hydrobiologie a včelařství, Zemědělská 1/1665, 613 00 Brno, Czech Republic

 e-mail: [xstoces@mendelu.cz](mailto:xstoces@mendelu.cz)

ORCID: [D. Stočes](#) 0000-0002-1867-5327

[J. Šipoš](#) 0000-0001-7814-7561

## ABSTRACT

We compared the rate of variability in the size of different body parts among three different treatments created by forest management (i.e. clearing, pole-stage stand, ecotone) in the Podyjí National Park (Czech Republic). In order to describe changes, we used bioindicative values of the Carabidae (Coleoptera) with the example of *Notiophilus rufipes* (Curtis, 1829). We conducted fluctuating asymmetry (FA) of ten important metrical traits (e.g. antennal segments, length and width of third palpomer of the labial palpus). We found that specimens have sex specific association to FA of second antennal segment. The interaction of sex and treatment negatively affects the distribution of FA in pole-stage stand. We revealed that males had higher level of FA in pole-stage stand than females. Ecotones are zones where individuals from diverse habitats interact. Model of FA, with sex as random effect, have positive association to litter and negative association to Collembola. This research contributes to forest management strategies by demonstrating how human-induced interventions influence eco-evolutionary link between stress and disturbance. The research suggests that for forest management, forest openings in thermophilic oak stands could support phenotypic variation in rare epigeic species.

[For more information see Summary at the end of the article.](#)

**Klíčová slova:** environmentální stres; těžba porostu; indikátor disturbance; ekologická nika; Bayesovský zobecněný lineární model

**Key words:** environmental stress; forest harvesting; disturbance indicator; ecological niche; Bayesian generalized linear model

## ÚVOD

V době probíhající globální změny klimatu je důležité porozumět dopadu různých typů výchovných zásahů a hospodářských způsobů na společenstva bezobratlých v lesních ekosystémech (ERNANDE, DIECKMANN 2004). Jednou z důležitých charakteristik společenstev je variabilita nebo diverzita vyjádřená jako  $\alpha$  nebo  $\beta$ -diverzita. Zatímco druhové složení společenstev je často primárním měřítkem používaným pro hodnocení kvality stanoviště, nebere v úvahu, že druhy společenstev nejsou homogenní entity a každý z nich přispívá jedinečným způsobem k celkové diverzitě společenstev (WAGNER et al. 2000). Jiným přístupem k hodnocení společenstev je například využití tzv. fluktuující asymetrie (dále v textu jen FA). Tento přístup je založen na předpokladu, kdy se morfometricky hodnotí levá a pravá strana bilaterálně souměrných orgánů, které slouží pro výpočet variability

vývojové stability jakožto měřítka odchylky od ideálu bilaterální symetrie (PALMER et al. 1994). Náhodnou variabilitu FA v tělním orgánu je možné odlišit od ostatních typů tvarových symetrií, zejména časté antisymetrie a direkční asymetrie (ELEK et al. 2014). Antisymetrie je spojena s vývojovým mechanismem tělního orgánu nezávisle na pohlaví a prostředí (PALMER 2005). Direkční asymetrie je případ v rámci pohlaví, kdy jedna ze stran je vždy větší než druhá, v ojedinělých případech je těžké ji odlišit od FA (BUDEČEVÍČ et al. 2022), proto je vhodné ji začlenit do výpočtu korekce FA a otestovat její vliv (WHALEN et al. 2022).

Podstatně méně studií bylo věnováno morfologickým změnám jedinců v reakci na fragmentaci prostředí a vlivu predace (RIBERA et al. 2001; MORRETI et al. 2017). Každý druh má určitou míru fenotypové plasticity a variability, která je důležitá v evolučním procesu adaptace

na rychlé změny podmínek stanoviště a dostupnosti zdrojů (např. potrava, úkryt, vývoj larev) (Fox et al. 2019). Změna pozorovatelná jako FA vzniká u odchycených dospělců při homeostáze posledního instaru vývoje larvy, která nestačí kompenzovat genetický a environmentální stres (HOFFMANN, WOODS 2001). FA má tak potenciál kvantifikovat a určit kvalitu vývojového procesu larvy na stanovišti s vazbou na stres, avšak zůstává i přes pozitivní ohlasy (ELEK et al. 2017; PAPP et al. 2020) kontroverzním měřítkem kvality prostředí (ELEK et al. 2014). Lesní hospodaření (zahrnující např. těžbu porostů) má potenciál vyvolat stres u epigeických živočichů. Ten se projevuje ve formě morfologické variability, která doprovází adaptační procesy jedince. Tématem vlivu lesního hospodaření a fenotypové variability střevlíků konkrétně řešili LANGRAF et al. (2018, 2019), kdy zjistili pokles průměrné velikosti těla s rostoucí distorbancí v lesním prostředí. Z hlediska interakce prostředí a FA jsou k dispozici studie, které se zabývaly vlivem urbanizace, avšak obsahují výsledky s eurytopními a adaptabilními druhy, jež nedostatečně reagují na změny prostředí (ELEK et al. 2014, 2017; PAPP et al. 2020). Z výsledků CODA et al. (2016) plyne potřeba studia FA u druhů s úzkou ekologickou valencí.

Pro sledování vlivu změn prostředí jsou používány bioindikačně významné taxony, např. střevlíkovití (KOIVULA 2011; SKŁODOWSKI 2014). V rámci výzkumu mimoprodukční funkce lesa ve zvláště chráněných územích jsme si vybrali jako modelový druh střevlíka *Notiophilus rufipes* (Curtis, 1829). Cílem výzkumu indikátoru biotického a abiotického stresu je i) kvantifikovat stres v morfologických strukturách druhu *Notiophilus rufipes* (Curtis, 1829) ve sledovaných typech stanovišť (světlna, tyčovina, ekoton), ii) určit vazbu mezi pohlavím, vyvinutím křídel (typ pterie) a typem stanovišť a iii) zjistit, jaký efekt má těžba lesních porostů na FA populace studovaného druhu.

## MATERIÁL A METODIKA

### Oblast studie a design sběru vzorků

Výzkum byl proveden v národním parku Podyjí (jižní Morava, Česká republika) v pufruční zóně u obce Lukov (48°87'34" N, 15°88'94" E) s nadmořskou výškou 385–435 m. Experimentální plocha porostů s rozlohou 95,1 ha má pracovní název Pyramida (VRŠKA et al. 2016). Od roku 1992 zde probíhá cílená přestavba nepůvodních stejnorodých porostů borovice lesní na skladbu místně původních habrových doubrav s přechodem do sušších bukových doubrav. Převládajícím půdním typem je kambizem mesobazická a kambizem dystrická s přechodem do rendziny kambické (VAVRÍČEK, ŠIMKOVÁ 2013). Zjištěnými převládajícími travinami acidofilních borových doubrav jsou *Carex pilulifera* (L.), *Melica nutans* (L.) spolu s *Melica uniflora* (Retz.). Na světlině se hojně tvořily skupiny *Calamagrostis arundinacea* (L.) Roth a *Luzula luzuloides* (Lam.) Dandy et Wilmott. Vzácně se vyskytovaly druhy *Carex digitata* (L.) a *Carex spicata* (Huds.).

Sběr epigeické fauny probíhal ve třech typech stanovišť: světlna (s výstavky *Quercus petraea* L. se zakmeněním 0,1; horní výškou 27 m; průměrem 54 cm a věkem 123 let), tyčovina (*Quercus petraea* L. s příměsí *Carpinus betulus* L., *Tilia* spp. a *Pinus sylvestris* L. se zakmeněním 1,0; horní výškou 12 m; průměrem 20 cm a věkem 32 let) a ekoton (hrana mezi světlinou a tyčovinou). Každý typ stanoviště je založen v páru pro omezení náhodných jevů v 6 opakovaných (tzn. 48 replikací pro 1 typ stanoviště). Ve světlině byl poslední zásah na první ploše situován na podzim roku 2019 (0,89 ha; zakmenění z 0,6 na 0,1) a na druhé v zimě roku 2021 (0,7 ha; zakmenění z 0,4 na 0,1). V ekotonu a tyčovinně žádný významný zásah neproběhl. Sběr epigeonu proběhl pomocí zemních pastí bez návnady a se stříškou. Konzervačním činidlem byl ředěný 50% propylenglykol. Pastí byly umístěny v transektech po 4 ve vzdálenosti 10–12 m od sebe (KULA 2009) a minimálně 15 m od okrajů pro omezení vlivu okrajového efektu (ve smyslu NIEMELÄ, SPENCE

1999; KAŠÁK et al. 2017). Zakopané pastí byly mírně vyvýšené nad zemí, aby byl eliminován diggin-in efekt (DIGWEED et al. 1995). Sběr epigeonu probíhal v roce 2023 od poloviny dubna do poloviny října s frekvencí odběru vzorků každých 24 dní, vycházející z metodiky SAPIA et al. (2006). V oblasti je zvýšená aktivita mravence druhu *Formica aquilonia* (Yarrow, 1955), který asociuje hnízda na nepůvodní dřeviny *Picea abies* (L.) a *Pinus sylvestris* (L.). Distribuce mravenišť byla přepočítána na 18 ks/ha. Druh působí jako lokální zdroj potravní konkurence a je také možný predáční tlak na střevlíky (IAKOVLEV et al. 2017).

Sběr údajů o potravní nabídce a potravní konkurenci probíhal v rámci sběru epigeonu, kdy proxy potravy jsme nastavili jako aktivitu chvostoskoků (Collembola) a perturbation byla nastavena jako aktivita dělnic druhu *Formica aquilonia*. Pro zhodnocení vlivu lesního hospodaření byly zvoleny následující environmentální proměnné: % pokrývnost travin na ploše 25 m<sup>2</sup> se středem fytoecologického snímku v zemní pasti (hodnoceno 13. 07. 2023); % otevřenosti korunového patra nad a mezi pastmi (celkem 8 snímků na transekt) (CHIANUCCI, MACEK 2023); množství hrabanky z plochy 10 × 10 cm (kg/m<sup>2</sup>) (PALÁN et al. 2018) a kontinuální sběr teploty vzduchu nad zemí měřená v 15 cm (průměr pro každý odběrový měsíc) a vlhkosti půdy měřená v 6 cm podzemí (suma srážek za odběrový měsíc) pomocí TMS-4 dataloggeru (WILD et al. 2019).

### Modelový druh

K častým bioindikačním druhům v oblasti výzkumu patří střevlík *Notiophilus rufipes* (Curtis, 1829). Celkem bylo odchyceno 44 jedinců, z toho 8 na světlině, 19 v tyčovinně a 17 na ekotonu. Všichni jedinci byli odchyceni během května až července. Jedná se o predátora, který je řazen mezi reliktní druhy (HŮRKA et al. 1996; SEJÁK et al. 2003) s úzkou ekologickou vazbou na acidofilní světlé teplomilné lesy (SEJÁK, DEJMAL 2003; TRAUTNER 2017) s proporci denní aktivity v rozmezí 15–30 % (THIELE 1977). Jeho přítomnost indikuje charakter rozvolněných lesních ekosystémů (MAGURA et al. 2008). U jedinců druhu byly hodnoceny údaje o pohlaví (samci n = 23; samice n = 21), typu vyvinutí křídel (tj. typ pterie) a morfologických znacích. Typ pterie byl klasifikován podle vývoje do skupiny (ve smyslu DEN BOER 1977) s polymorfismem křídel (VENN 2007). Skupina se dělí na: i) makropterní (morfa s dlouhými křídly), ii) brachypterní (krátkokřídlá morfa) a iii) apterní jedince, kteří mají aberantní křídla (přechod k bezkřídlému monomorfismu) (SCHWANDER, LEIMAR 2011). Po sběru v terénu byli jedinci uloženi při pokojové teplotě do mikrozkuumavek se 100% propylenglykolem. Před samotným měřením byli jedinci umístěni na filtrační papír a vysušeni opět při pokojové teplotě.

### Měření tělních orgánů

U sledovaného druhu výběr tělních orgánů vycházel ze studie PAPP et al. (2020). Zaměřili jsme se na levou a pravou část: stehna a holeně předních končetin; zadního stehna a trochanteru; 2, 3, 4 tykadlového článku (= a2, a3, a4); délky druhého článku čelistního makadla (pm2); délky a šířky třetího článku čelistního makadla (pm3d, pm3š). Měřené struktury byly vyfotografovány dle standardizované metodiky (SEIFERT 2002). Každá část jedince byla umístěna horizontálně v Petriho misce s malými skleněnými kulíčkami průměru 0,008 mm a tělní části byly dvakrát vyfotografovány. Fotografie byly pořízeny pomocí digitálního fotoaparátu Nikon EOS 250D s adaptérem DSLRCC a C MOUNT\_1X\_SZ umístěným na stereomikroskopu Olympus SZ 61TR (0,67×–4×) v maximálním rozlišení (3 840 × 2 160 pixelů ve formátu JPEG). Fotografie byly spolu s kalibrováním měřítkem (ABU ELELA ALI ABU ELELA, MAHMOUD ELSAYED 2022) měřeny v programu ImageJ (RASBAND 2003).

## Statistické zpracování dat

### Odstranění orgánů s výskytem velké chyby měření nebo genetického stresu

Analýzy dat se řídily doporučeními předchozích studií (PALMER 1994; ELEK et al. 2014; WHALEN et al. 2022) a všechny proběhly v prostředí programu R (v4.3.2; R Development Core Team 2023). Na začátku celkového hodnocení FA bylo zapotřebí omezit efekt odlehklých hodnot pomocí funkce *boxplot.stats*, které vznikají při chybě měření, genetickém stresu, náhodných jevech, direkční nebo antisymetrické odchylky. Protokol byl použit na primárních datech (P vs. L) a na průměrných hodnotách ((P - L)/2) měřeného orgánu. Když byla objevena konzistence odlehklých hodnot u primárních dat a průměrných hodnot, byl jedinec v obou případech odstraněn. Tím jsme vyloučili možný vliv odchylek.

Abychom vyloučili vliv direkční asymetrie (tj. L je konzistentně větší než P), pomocí faktorové ANOVy jsme testovali, zda je průměrná velikost orgánu naměřeného na všech jedincích signifikantně větší nebo menší mezi L a P stranou. Pro finální testování vlivu studovaných environmentálních proměnných na pravou asymetrii je nutné také odstranit tělní orgány, u kterých je vysoká chyba měření (CHM). Vysoká CHM znamená, že pozorovaná asymetrie nemusí odrážet skutečnou vývojovou nestabilitu, ale spíše variabilitu měření.

Chybu vzniklou při měření jsme kvantifikovali pomocí analýzy variance (ANOVA) se stranou těla jako fixní faktor (strana) [Side] a replikací měření uvnitř každého jedince (replikace měření) [Group] jako náhodný faktor. Pokud CHM (tj. poměr střední kvadratické chyby fixního faktoru a střední kvadratické chyby párových měření) překročila 15 %, byl tělní orgán odstraněn z dalších statistických analýz (PALMER 1994). Pro vyloučení antisymetrie jsme balíčkem *moments* (KOMSTA 2022) ověřili distribuci měřených stran na šikmost (tj. extrém na jedné straně histogramu) a na tvar distribuce měřených hodnot (tj. platykurtóza; histogram má ploché konce distribuce). Skutečná a ničím neovlivněná asymetrie znaku byla potvrzena Shapirovým testem normality.

### Test vlivu velikosti těla

Závislost asymetrie u daného orgánu na velikosti těla byla testována vůči proxy velikosti těla nastavená jako nezávislé měření pravé krovky. Vliv velikosti těla na asymetrii tělních orgánů byl testován pomocí ANOVy, kde absolutní hodnota rozdílů orgánů (|P - L|) byla v modelu vysvětlena pomocí proměnné velikosti pravé krovky. Při signifikantním vztahu s tělním orgánem byla hodnota proxy velikosti těla uvedena v lineárním smíšeném modelu jako kovariáta.

### Kvantifikace upraveného FA indexu

Připravená databáze byla přepočtena na upravenou hodnotu FA podle korekce direkční asymetrie (tj. DA) uvedené ve studii WHALEN et al. (2022):

$$FA_{\text{upravená}} = \sqrt{\left[ \frac{P - L}{0,5 * (L + P)} \right] - \left[ \frac{\sum \left( \frac{P - L}{0,5 * (L + P)} \right)}{N} \right]^2}$$

kde do výpočtu prvního komponentu rovnice vchází měření jedinců a do druhého komponentu rovnice vchází přepočet průměru rozdílů tělního orgánu se znaménkem upraveným o velikost měřeného jedince. Do vzorce vstupují měřené hodnoty z levé a pravé strany. Hodnota „N“ značí celkovou sumu měřených hodnot pro daný tělní orgán.

Velikost rozdílů mezi dvěma komponenty byla normalizována podle kvadratické transformace. Významnost DA jsme testovali jednovýbě-

rovým t-testem, abychom zjistili, zda se průměr významně liší od nuly. V případě, že se lišil, byl tělní orgán považován za zatížený DA a nebyl dále hodnocen na FA.

### Vyhodnocení vlivu typu stanoviště na FA jednotlivých tělních orgánů

Abychom otestovali, které tělní orgány vykazují průkaznou reakci prostřednictvím FA na typ stanoviště (tj. světlina, ekoton, tyčovina), byl použit lineární smíšený model prostřednictvím funkce *lme* knihovny *lme4* (BATES et al. 2015). Na základě experimentálního designu (na každé ploše byly opakovaně v čase odebírány vzorky) byl sestaven smíšený model, ve kterém jako samostatné proměnné s náhodným efektem [crossed random effect] figurovaly měsíc sběru (tj. 3×) a replikace měření uvnitř každého jedince (replikace měření) [Group] a jako proměnná s pevným efektem vystupovaly faktory stanoviště. Průkaznost jednotlivých vysvětlujících faktorů se analyzovala pomocí analýzy variance [Wald Chi-Squared Analysis of Variance] funkce *Anova* z balíčku *car* (FOX, WEISBERG 2019). Pro popis výstupů odhadů průměrů a rozdílů ze smíšeného modelu byla použita funkce *lsmeans* s Tukeyovou korekcí p-hodnot z balíčku *emmeans* (RUSSEL et al. 2024). V dalším kroku byly použity pouze tělní orgány, které vykazovaly průkaznou FA.

### Kvantifikace vlivu pterie, pohlaví a typu stanoviště

V kroku kvantifikace vnitřních procesů a vlivu prostředí bylo třeba otestovat vliv pterie a pohlaví na distribuci FA mezi typy stanoviště z důvodu, že asymetrie může odrážet jejich vliv místo vlivu stanoviště. Vytvoření vhodného modelu probíhalo v těchto krocích: i) vliv typu pterie na velikost FA mezi pohlavím byl nastaven jako interakce pterie\*poohlaví; ii) vliv typu pterie na velikost FA na stanovišti byl nastaven jako interakce typ stanoviště\*pterie a iii) finální model, který obsahoval zmíněné interakce a testoval vztah distribuce FA mezi pohlavím a typem stanoviště. K testování homogenity variancí mezi skupinami byl použit Leveneho test. Jeho účelem je zjistit, zda jsou varianční rozptyly v různých skupinách srovnatelné, což je důležité pro správnost interpretace výsledků analýzy rozptylu (ANOVA). Výsledné tělní orgány byly zobrazeny krabicovým grafem s párovým porovnáním pohlaví upraveným pomocí funkce *tukey\_hsd* balíčku *ggplot2* (WICKHAM 2016).

Pokud u více než dvou tělních orgánů byla prokázána skutečná FA, byl proveden test na shodu trendu výskytu hodnot FA pomocí Kendallovy konkordanční analýzy s Bonferroniho korekcí p-hodnot pomocí funkce *kendall.global* z balíčku *vegan* (OKSANEN et al. 2017). Při pozitivní asociaci byly výsledné hodnoty FA mezi sebou korelované. Výsledné grafy vztahů jsou vytvořeny pomocí balíčků *ggplot2* (WICKHAM 2016) a *ggpubr* (KASSAMBARA 2023).

### Finální test korelace mezi FA indexem a parametry prostředí

Znak splňující výše popsaná kritéria FA byl modelován bayesovským zobecněným lineárním modelem funkce *brm* balíčku *brms* s fixními efekty prostředí (tj. *Formica aquilonia*, *Collembola*, hrabanka, otevřenost zápoje, pokryvnost travin, teplota, půdní vlhkost) a jako samostatné proměnné s náhodným efektem [crossed random effect] figurovaly měsíc, replikace měření uvnitř každého jedince a pohlaví (BÜRKNER 2021). V modelu jsme jako apriorní distribuci k modelování nejistoty v parametrech nastavili Gaussovské rozdělení dat. Pro dosažení konvergence a dobrého mísení napříč více řetězci jsme v modelu nastavili 4 řetězce, každý se 4 000 iteracemi pomocí Markova řetězce Monte Carlo (tj. MCMC). Robustnost simulací MCMC zajišťující konvergenci byla hodnocena pomocí R-hat statistiky, která byla pod prahovou hodnotou 1,2 indikující dobrou konvergenci modelu. Posteriorní intervaly spolehlivosti odhadů byly zobrazeny funkcí *mcmc\_intervals* balíčku *bayesplot* (GABRY, MAHR 2022).

## VÝSLEDKY

Jeden z deseti znaků prokazatelně vykazoval pravou asymetrii FA (tab. 1). Jedná se o druhý tykadlový článek (a2). Ostatní znaky nejsou vhodné pro pozorování FA, protože jsou zatíženy genetickým stresem (a3, a4, přední stehno), antisymetrii ( $P < L$ ; zadní stehno, zadní trochanter, pm2, pm3d) a směrní asymetrii (tab. 1). Při testování FA a2 bylo zjištěno, že interakce typu stanoviště na FA se liší v závislosti na pohlaví (analýza deviance interakce:  $P = 0,0275$ ), a to zejména u samců (tab. 2). Fixní efekty typu pterie a proxy velikosti těla v lineárním smíšeném modelu (AIC = -178,17; BIC -152,25 s marginální  $R^2 = 0,26$  a kondicionální  $R^2 = 0,93$ ) nevykazují významné účinky na velikosti FA, přičemž pseudo- $R^2$  naznačuje, že část variability modelu je vysvětlena náhodnými efekty (tab. 2). Z odhadnutých kontrastů plyne, že na

světlině ( $P = 0,0494$ ) a částečně v tyčovině ( $P = 0,0766$ ) je pozorovaný podobný trend FA mezi samci a samicemi. Nejvyšší zaznamenané hodnoty FA jsou u samců v ekotonu a na světlině, přičemž dosahují hodnot v rozmezí 0,02–0,4, kdežto v tyčovině je u samců výskyt hodnot užší (0,15–0,35) (obr. 1).

Výsledky Paretových diagnostických  $k$ -hodnot potvrzují spolehlivost odhadovaných posteriorních rozdělení parametrů modelu na 87,2 % (tab. 3). Z 95% intervalů spolehlivosti [95% credible intervals] (tj. CI) fixních efektů jsme zjistili významnou zápornou asociaci Collembola (CI: -0,16–0,01) a pozitivní asociaci hrabanky (CI: 0,01–0,96) na distribuci FA a2 (tab. 4). Ostatní efekty, jako je aktivita dělnic *Formica aquilonia* (Yarrow, 1955), teplota vzduchu a vlhkost půdy, nemají prokazatelně významný vztah k FA a2 (tab. 4).

Tab. 1.

Sumarizované výsledky nejvýznamnějších tělních orgánů střevlíka *Notiophilus rufipes* (Curtis, 1829) vykazující epigenetický stres  
Summary results of the most important morphological traits of the ground beetle *Notiophilus rufipes* (Curtis, 1829) with traits showing epigenetic stress

Typ testu/Type of analysis	Tělní orgán/Morphological trait					
	2tykadlový článek/2-antennal segment	Přední holeň/ Frontal tibia	Zadní stehno/ Hind femur	Zadní trochanter/ Hind trochanter	pm2 <sup>1</sup>	pm3d <sup>2</sup>
Počet odlehých hodnot/Number of outliers	4×	0×	5×	0×	1×	3×
Šikmost/Skewness	0,041	0,174	-0,240	0,176	0,497	-0,094
Kurtóza/Kurtosis	3,171	-0,540	0,508	-0,634	0,181	0,060
Faktorová ANOVA/Factorial ANOVA [F]	0,000217	0	0,000043	0,000012	0,0000503	0,0005928
p-hodnota/p-value	0,194	0,997	0,946	0,964	0,733	0,438
Chyba měření/Measurement error [%]	3,61	5,96	7,15	13,44	4,45	1,26
Smišený model ANOVA/ Mixed-model ANOVA [F]	8,76E-05	1,204e-04	1,33E-04	1,47E-04	1,204e-04	2,22E-04
p-hodnota/p-value	< 2e-16 ***	< 2e-16 ***	< 2e-16 ***	< 2e-16 ***	< 2e-16 ***	< 2e-16 ***
Závislost na velikost krovky/ Size dependence to elytra	0,029 *	0,288	0,505	0,041 *	0,512	0,177
Lineární smíšený model/ Linear mixed-effect model						
Pohlaví*Pterie/Sex*Wing morph	0,400	0,095 .	0,615	0,914	0,169	0,072 .
Typ stanoviště*pterie/ Treatment*Wing morph	Tyčovina/Pole- stage stand	Tyčovina/Pole- stage stand	Tyčovina/Pole- stage stand	Tyčovina/Pole- stage stand	Tyčovina/Pole- stage stand	Tyčovina/Pole- stage stand
p-hodnota/p-value	0,042 *	0,786	0,837	0,789	0,428	0,880
Typ stanoviště*pohlaví/ Treatment*Sex	Ekoton/ECotone	Tyčovina/Pole- stage stand	Tyčovina/Pole- stage stand	Tyčovina/Pole- stage stand	Tyčovina/Pole- stage stand	Tyčovina/Pole- stage stand
p-hodnota/p-value	0,015	0,928	0,825	0,242	0,456	0,052
Jednovýběrový t-test/One-sample t-test	0,028	0,923	0,413	0,484	0,431	0,019
Shapirův test/Shapiro test	0,147	0,923	0,000	0,001	0,001	0,023
Leveneho test/Levene test	0,194	0,153	0,165	0,076	0,213	0,968
Typ asymetrie/Type of asymmetry	Pravá asymetrie/ True asymmetry	Direkční asymetrie/ Directional asymmetry	Antisymetrie/ Antisymmetry	Antisymetrie/ Antisymmetry	Antisymetrie/ Antisymmetry	Antisymetrie/ Antisymmetry

<sup>1</sup>Délka druhého článku čelistního makadla/Length of second palpomer of the maxillary palpus<sup>2</sup>Délka třetího článku čelistního makadla/Length of third palpomer of the maxillary palpus

## DISKUSE

Morfometrické měření vývojové stability (tj. fluktuující asymetrie) má schopnost určit odlišné podmínky prostředí (CACHADA et al. 2013; MORRETI et al. 2017) ve smyslu evolučního přizpůsobení (ELEK et al. 2017). Fluktuující asymetrie (FA) může být zaměněna s chybou měření, antisymetrií nebo direkční asymetrií, proto je důležité její vliv odlišit od všech forem zdrojů chyb a typů genetického nebo aditivního stresu (ELEK et al. 2017; RAISA et al. 2019). Naše práce se shoduje s přesvědčením, že FA je pozorovatelná u méně funkčně významných znaků (např. GUMMER, BRIGHAM 1995; MARYAŇSKY et al. 2002; PAPP et al. 2020). Potvrdili jsme možnost využití druhého tykadlového člán-

ku (a2) k výzkumu eko-evoluční vazby stresu na disturbance v lesních stanovištích. Představujeme princip studia vztahu mezi fenotypovou variabilitou a projevy asymetrie tím, že se zaměřujeme na vliv křídelního polymorfismu na rozložení FA mezi pohlavím, což bylo opomíjeno (ELEK et al. 2014; WHALEN et al. 2022). U tělních orgánů jsme dokázali odlišit pravou FA od antisymetrie (pm3d, pm2, zadní trochanter) a direkční asymetrie (přední holeň) a domníváme se, že tyto typy tvarové symetrie mají zřejmě genetický podtext (např. ELEK et al. 2014). U pm3d, pm2 a zadního trochanteru je antisymetrie spojena s vývojovým mechanismem tělního znaku nezávisle na pohlaví a disturbance (PALMER 2005). U přední holeně jsme rozeznali direkční asymetrii od FA u interakce pohlaví s křídelním polymorfismem pomocí vypočtené korekce (WHALEN et al. 2022).

**Tab. 2.**

Výsledky zobecněného lineárního smíšeného modelu testujícího významnost vlivu vysvětlujících proměnných (tj. morfologie, pohlaví a typ stanoviště) na fluktuující asymetrii druhého tykadlového článku Results of a generalized linear mixed model testing the significance of the influence of explanatory variables (i.e., morphogenesis, sex and habitat type) on the fluctuating asymmetry of the second antennal segment

Fixní efekty/Fixed effects:	Odhad/Estimate	Standardizovaná chyba/Standardised error	t-hodnota/t-values	Stupně volnosti/Degrees of freedom (d.f.)	p-hodnoty/p-values <sup>1</sup>
Výchozí hodnota/Intercept	-0,01	0,60	-0,01	31,00	0,99
Pterie/Wing morphology	-0,03	0,03	-1,07	31,00	0,29
Pravá krovka/Right elytra	0,22	0,98	0,23	31,00	0,82
Tyčovina/Pole-stage stand	0,11	0,07	1,62	31,00	0,12
Ekoton/Ecotone	0,12	0,07	1,67	31,00	0,11
Pohlaví (samec)/Sex (male)	0,23	0,07	3,11	31,00	0,00
Tyčovina (samec)/Pole-stage stand (male)	-0,16	0,09	-1,91	31,00	0,06
Ekoton (samec)/Ecotone (male)	-0,23	0,09	-2,68	31,00	0,01

<sup>1</sup>p-hodnoty vypočteny podle Satterthwaitova stupně volnosti  
p-values calculated using Satterthwaite d.f.

**Tab. 3.**

Procentuální zhodnocení spolehlivosti odhadů Bayesovského modelu Percentage evaluation of the reliability of estimations in the Bayesian model

Paretovy diagnostické k hodnoty/Pareto k diagnostic values:			
	Počet/Count	%	Min_ESS <sup>1</sup>
(-Inf; 0,5] (Dobré/Good)	30	38,5	1249
(0,5; 0,7] OK	38	48,7	263
(0,7; 1] (Špatné/Bad)	8	10,3	36
(1; Inf) (Velmi špatné/Very bad)	2	2,6	6

<sup>1</sup>Minimální efektivní velikost vzorku/Minimum effective sample size

**Tab. 4.**

Intervaly spolehlivosti závislé proměnné fluktuující asymetrie druhého tykadlového článku s účinky fixních a náhodných efektů Bayesovského modelu

Credible intervals of dependent variable fluctuating asymmetry of second antennal segment with population- and group-level effects of the Bayesian model

Účinky na úrovni fixních efektů/Population-level effects					
	Odhad/Estimate	Odhadnutá chyba/Estimated error	I-95% CI	u-95% CI	Rhat
Výchozí hodnota/Intercept	0,33	0,73	-0,98	1,94	1,00
<i>Formica aquilonia</i>	0,00	0,02	-0,05	0,04	1,00
<b>Hrabanka/Litter</b>	<b>0,47</b>	<b>0,24</b>	<b>0,01</b>	<b>0,96</b>	<b>1,00</b>
<b>Collembola</b>	<b>-0,08</b>	<b>0,04</b>	<b>-0,16</b>	<b>0,01</b>	<b>1,00</b>
Otevřenost zápoje/Openness	-0,18	0,18	-0,54	0,16	1,00
Traviny/Herbs	0,08	0,07	-0,05	0,21	1,00
Teplota/Temperature	-0,02	0,03	-0,08	0,02	1,00
Půdní vlhkost/Soil moisture	0,26	0,18	-0,10	0,61	1,00
Účinky na úrovni náhodných efektů/Group-level effects					
sd (Výchozí hodnota/Intercept)	0,09	0,01	0,07	0,12	1,00
Měsíc/Month	0,07	0,09	0,00	0,31	1,00
Pohlaví/Sex	0,26	0,29	0,01	1,08	1,01
Replikace měření/Group	0,09	0,01	0,07	0,12	1,00

ní kondice vázaná na fyziologický stav jedinců, což vyplývá z pouhé potřeby předat genetickou informaci (FLEGR 2009; PALESTRINI et al. 2012; Fox et al. 2019; BENÍTEZ et al. 2021). Ve společenstvu ekotonu je nápadně vysoká heterogenita FA a2 jak u samců, tak i samic. Tato variabilita v asymetrii znaku indikuje možný odlišný původ jedinců (HOFFMANN, WOODS 2001), což potvrzuje teorii okrajového efektu (MAGURA 2002). Okrajový efekt umožňuje u druhu *Notiophilus rufipes* (Curtis, 1829) tok genů, a zabraňuje tak izolaci populací (NĚVE et al. 2008).

Morfo-ekologický znak (a2) ukazuje na aktivitu chvostoskoků (tj. potravní nabídka larev) a množství hrabanky (tj. místo vývoje larev) jako významných faktorů prostředí. Potravní nabídka larev zmírňuje environmentální stres jedince (GOULD 1991), kdežto vlhkost a mocnost hrabanky negativně ovlivňuje vývoj posledního instaru larvy, která nesouvisí s teplotou vzduchu a vlhkostí půdy (EVANS et al. 2018). Ostatní faktory prostředí včetně zvýšené aktivity mravenců druhu *Formica aquilonia* (Yarrow, 1955) (tzn. potravní konkurence) nemají významný vliv na vývojovou stabilitu larev jedinců populace, což je ve shodě s naším výzkumem.

## ZÁVĚR

Naše studie využívá příkladu dopadu těžby lesního porostu na morfo-ekologickou variabilitu a vývojovou stabilitu reliktního druhu – střevlíka *Notiophilus rufipes* (Curtis, 1829). Jako druh s úzkou ekologickou nikou do určité míry reprezentuje nároky epigeických druhů otevřených teplomilných společenstev. Zjistili jsme, že fluktuující asymetrie (FA), zejména u druhého tykadlového článku (a2), může sloužit jako indikátor změn prostředí způsobených lidskou činností (tj. lesním hospodařením). Naše zjištění podporují FA jako možného ukazatele pro hodnocení kvality životního prostředí a přizpůsobivosti organismů modifikovaným podmínkám (tj. vztah k disturbanci a perturbanci).

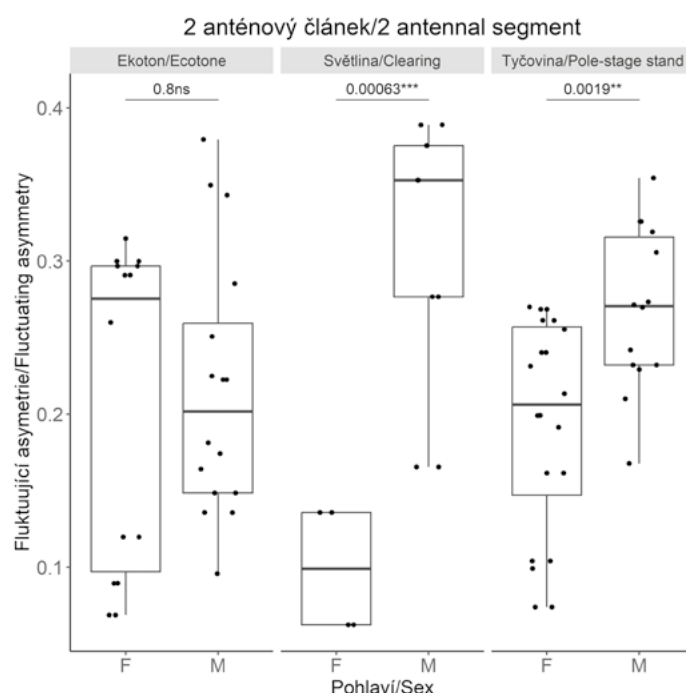
Konkrétní faktory, jako je dostupnost potravy a prostorová struktura lesního prostředí vyjádřená jako množství hrabanky, hrají roli ve výsledné kondici subpopulace. Studie poukazuje na roli lesního hospodaření jako regulátoru eko-evolučních procesů u termofilních druhů epigeické fauny světlých habrových doubrav.

## Poděkování:

Děkujeme dvěma anonymním recenzentům za jejich cenné připomínky a recenze. Děkujeme také Správě národního parku Podyjí za umožnění výzkumu a Dominice Golasové za pomoc při sběru dat. Výzkum byl podpořen Interní grantovou agenturou IGA Agronomické fakulty Mendelovy univerzity v Brně, evidovanou pod číslem AF-I-GA2023-IP-042.

## LITERATURA

- ABU ELELA ALI ABU ELELA S., MAMOUD ELSAYED W., KOJI N. 2022. Elucidation of some ecological traits of Carabids (Coleoptera: Carabidae) inhabiting Kakuma Campus Grassland, Kanazawa City, Japan. In: Hufnagel L. (ed.): Biodiversity of ecosystem. IntechOpen. DOI: <https://doi.org/10.5772/intechopen.101658>
- BATES D., MÄCHLER M., BOLKER B., WALKER S. 2015. Fitting linear mixed-effects models using lme4. *Journal of Statistical Software*, 67 (1): 1–48, <https://doi.org/10.18637/jss.v067.i01>
- BENÍTEZ H.A., SUKHODOLSKAYA R.A., ÓRDENES-CLAVERIA R., VAVILOV D.N., ANANINA T. 2021. Assessing the shape plasticity between Russian biotopes in *Pterostichus dilutipes* (Motschulsky, 1844) (Coleoptera: Carabidae) a geometric morphometric approach. *Zoologischer Anzeiger*, 293: 163–167, <https://doi.org/10.1016/j.jcz.2021.06.008>



Obr. 1.

Fluktuující asymetrie druhého tykadlového článku mezi pohlavími (F: samice; M: samec) v typech stanovišť

Fig. 1.

Fluctuating asymmetry of second antennal segment between sexes (F: female; M: male) in the observed treatments

- BUDEČEVIĆ S., JOVANOVIĆ S.M., VULETA A., TUCIĆ B., KLINGENBERG C.P. 2022. Directional asymmetry and direction-giving factors: Lessons from flowers with complex symmetry. *Evolution and Development*, 24: 92–108, <https://doi.org/10.1111/ede.12402>
- BÜRKNER P. 2021. Bayesian item response modeling in R with brms and stan. *Journal of Statistical Software*, 100 (5): 1–54, <https://doi.org/10.18637/jss.v100.i05>
- CACHADA A., DIAS A.C., PATO P., MIEIRO C., ROCHA-SANTOS T., PEREIRA M.E., FERREIRA DA SILVA E., DUARTE A.C. 2013. Major inputs and mobility of potentially toxic elements contamination in urban areas. *Environmental Monitoring and Assessment*, 185: 279–294. DOI: 10.1007/s10661-012-2553-9
- CODA J., GOMEZ D., MARTÍNEZ J.J., STEINMANN A., PRIOTTO J. 2016. The use of fluctuating asymmetry as a measure of farming practice effects in rodents: A species-specific response. *Ecological Indicators*, 70: 269–275, <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2016.06.018>
- DEN BOER P.J. 1977. Dispersal power and survival. Carabids in a cultivated countryside. Wageningen, Veenman & Zonen: 190 s. Miscellaneous papers / Landbouwhogeschool Wageningen 14.
- DIGWEED S., CURRIE C.R., CARCAMO H.A., SPENCE J. 1995. Digging out the “digging-in effect” of pitfall traps: influences of depletion and disturbance on catches of ground beetles (Coleoptera: Carabidae). *Pedobiologia*, 39 (6): 561–576. DOI: 10.1016/s0031-4056(24)00225-7
- ELEK Z., LÖVEI G.L., BÁTKEI M. 2014. No increase in fluctuating asymmetry in ground beetles (Carabidae) as urbanisation progresses. *Community Ecology*, 15 (2): 131–138, <https://doi.org/10.1556/ComEc.15.2014.2.1>
- ELEK Z., LÖVEI G.L., BÁTKEI M. 2017. Sex-specific interaction of body condition and asymmetry in carabids in distinct urbanisation stages. *Community Ecology*, 18 (3): 253–259, <https://doi.org/10.1556/168.2017.18.3.4>
- ERNANDE B., DIECKMANN U. 2004. The evolution of phenotypic plasticity in spatially structured environments: implications of intraspecific competition, plasticity costs and environmental characteristics. *Journal of Evolutionary Biology*, 17 (3): 613–628, <https://doi.org/10.1111/j.1420-9101.2004.00691.x>
- EVANS M.J., BANKS S.C., BARTON P.S., DAVIES K.F., DRISCOLL DON A. 2018. A long-term habitat fragmentation experiment leads to morphological change in a species of carabid beetle. *Ecological Entomology*, 43 (3): 282–293. DOI: 10.1111/een.12498
- FLEGR J. 2009. *Evoluční biologie*. Praha, Academia: 569 s. ISBN 978-80-200-1767-3
- FOX J., WEISBERG S. 2019. *An R Companion to Applied Regression*. Third edition. Sage, Thousand Oaks CA. Dostupné na/Available on: <https://socialsciences.mcmaster.ca/jfox/Books/Companion/>.
- FOX R., DONELSON J.M., SCHUNTER C., RAVASI T., GAITÁN-ESPITIA J.D. 2019. Beyond buying time: the role of plasticity in phenotypic adaptation to rapid environmental change. *Philosophical Transactions of the Royal Society B, Biological Sciences*, 374 (1768): <https://doi.org/10.1098/rstb.2018.0174>
- GABRY J., MAHR T. 2022. bayesplot: Plotting for Bayesian Models. R package version 1.10.0. [online] [cit. 2024-02-22]. Dostupné na/Available on: <https://mc-stan.org/bayesplot/>
- GOULD S.J. 1991. The disparity of the Burgess Shale arthropod fauna and the limits of cladistic analysis: why we must strive to quantify morphospace. *Paleobiology*, 17 (4): 411–423. DOI: 10.1017/S0094837300010745
- GUMMER D., BRIGHAM R. 1995. Does fluctuating asymmetry reflect the importance of traits in little brown bats (*Myotis lucifugus*). *Canadian Journal of Zoology*, 73: 990–992, <https://doi.org/10.1139/Z95-116>
- HENDRICKX F., MAELFAIT J-P., LENS L. 2003. Relationship between fluctuating asymmetry and fitness within and between stressed and unstressed populations of the wolf spider *Pirata piraticus*. *Journal of Evolutionary Biology*, 16: 1270–1279, <https://doi.org/10.1046/j.1420-9101.2003.00633.x>
- HOFFMANN A.A., WOODS R. 2001. Trait variability and stress: canalization, developmental stability and the need for a broad approach. *Ecology Letters*, 4 (2): 97–101, <https://doi.org/10.1046/j.1461-0248.2001.00205.x>
- HŮRKA K., VESELÝ P., FARKAČ J. 1996. Využití střevlíkovitých (Coleoptera: Carabidae) k indikaci kvality prostředí. Die Nutzung Laufkäfer (Coleoptera: Carabidae) zur Indikation der Umweltqualität. *Klapalekiana*, 32: 15–26. ISSN 1210–6100.
- CHIANUCCI F., MACEK M. 2023. Hemispher: an R package for fisheye canopy image analysis. *Agricultural and Forest Meteorology*, 336: 109470, <https://doi.org/10.1101/2022.04.01.486683>
- IAKOVLEV I., NOVGORODOVA T., TIUNOV A., REZNIKOVA Z. 2017. Trophic position and seasonal changes in the diet of the red wood ant *Formica aquilonia* as indicated by stable isotope analysis. *Ecological Entomology*, 42 (3): 263–272, <https://doi.org/10.1111/een.12384>
- KASSAMBARA A. 2023. ggpubr: ‘ggplot2’ Based Publication Ready Plots. R package version 0.6.0. [online] [cit. 2024-02-15]. Dostupné na/Available on: <https://rpkgs.datanovia.com/ggpubr/>
- KAŠÁK J., FOIT J., HUČÍN M. 2017. Succession of ground beetle (Coleoptera: Carabidae) communities after windthrow disturbance in a montane Norway spruce forest in the Hrubý Jeseník Mts. (Czech Republic). *Central European Forestry Journal*, 63 (4): 180–187, <https://doi.org/10.1515/forj-2017-0016>
- KOIVULA M.J. 2011. Useful model organisms, indicators, or both? Ground beetles (Coleoptera, Carabidae) reflecting environmental conditions. *Zookeys*, 100: 287–317. DOI: 10.3897/zookeys.100.1533
- KOMSTA L. 2022. Moments, Cumulants, Skewness, Kurtosis and Related Tests [online] [cit. 2024-02-15]. Dostupné na/Available on: <http://www.komsta.net/>, <https://cran.r-project.org/web/packages/moments/moments.pdf>
- KULA E. 2009. Půdní a epigeická fauna stanovišť ovlivněných vápněním a její dynamika. Hradec Králové, LČR: 438 s. Edice Grantové služby LČR, č. 6. ISBN 978-80-86945-15-6
- LANGRAF V., PETROVIČOVÁ K., DAVID S., KANSKÁ M., NOZDROVICKÁ J., SCHLARMANNOVÁ J. 2018. Change phenotypic traits in ground beetles (Carabidae) reflects biotope disturbance in central Europe. *Journal of the Entomological Research Society*, 20 (2): 119–129.
- LANGRAF V., PETROVIČOVÁ K., DAVID S., NOZDROVICKÁ J., PETROVIČ F., SCHLARMANNOVÁ J. 2019. The bioindication evaluation of ground beetles (Coleoptera: Carabidae) in three forest biotopes in the southern part of central Slovakia. *Ekológia (Bratislava)*, 38 (1): 25–36, <https://doi.org/10.2478/eko-2019-0003>
- MAGURA T. 2002. Carabids and forest edge: spatial pattern and edge effect. *Forest Ecology and Management*, 157 (1–3): 23–27, [https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(00\)00654-X](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(00)00654-X)
- MAGURA T., TÓTHMÉRÉSZ B., MOLNÁR T. 2008. A species-level comparison of occurrence patterns in carabids along an

- urbanisation gradient. *Landscape and Urban Planning*, 86 (2): 134–140, <https://doi.org/10.1016/j.landurbplan.2008.01.005>
- MARYAŃSKI M., KRAMARZ P., LASKOWSKI R., NIKLIŃSKA M. 2002. Decreased energetic reserves, morphological changes and accumulation of metals in carabid beetles (*Poecilus cupreus* L.) exposed to zinc- or cadmium-contaminated food. *Ecotoxicology*, 11: 127–139, <https://doi.org/10.1023/A:1014425113481>
- MORETTI M., DIAS A.T.C., DE BELLO F., ALTERMATT F., CHOWN S.L., AZCÁRATE F.M., BELL J.R., FOURNIER B., HEDDE M., HORTALJ., IBANEZ S., ÖCKINGER E., SOUSA J.P., ELLERS J., BERG M.P. 2017. Handbook of protocols for standardized measurement of terrestrial invertebrate functional traits. *Functional Ecology*, 31: 558–567, <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12776>
- NÈVE G., BARASCUD B., DESCIMON H., BAGUETTE M. 2008. Gene flow rise with habitat fragmentation in the bog fritillary butterfly (Lepidoptera: Nymphalidae). *BMC Evolutionary Biology*, 8: 84, <https://doi.org/10.1186/1471-2148-8-84>
- NIEMELÄ J., SPENCE J. 1999. Dynamics of local expansion by an introduced species: *Pterostichus melanarius* Ill. (Coleoptera, Carabidae) in Alberta, Canada. *Divers Distribution*, 5 (4): 121–127, <https://www.jstor.org/stable/2673404>
- OKSANEN F.J. et al. 2017. *Vegan: Community Ecology Package*. R package Version 2.4-3. [online] [cit. 2024-01-18]. Dostupné na/ Available on: <https://CRAN.R-project.org/package=vegan>
- PALÁN L., KŘEČEK J., SATO Y. 2018. Leaf area index in a forested mountain catchment. *Hungarian Geographical Bulletin*, 67 (1): 3–11, <https://doi.org/10.15201/hungeobull.67.1.1>
- PALESTRINI C., ROGGERO A., HERNÁNDEZ NOVA L.K., GIACHINO P.M., ROLANDO A. 2012. On the evolution of shape and size divergence in *Nebria* (Nebriola) ground beetles (Coleoptera, Carabidae). *Systematics and Biodiversity*, 10: 147–157, <https://doi.org/10.1080/14772000.2012.685775>
- PALMER A.R. 1994. Fluctuating asymmetry analyses: a primer. In: Markow T.A. (ed.): *Developmental instability: its origins and evolutionary implications*. Proceedings of the International Conference. Tempe, Arizona, 14–15 June 1993. Dordrecht, Kluwer Academic Publishers: 335–364.
- PALMER A.R. 2005. Antisymmetry. In: Hallgrímsson B., Hall B.K. (eds.): *Variation: a central concept in biology*. Amsterdam, Elsevier: 359–397.
- PAPP D., MIZSER S., NAGY L., VIDIC A., SIMON E., TÓTHMÉRÉZ B. 2020. Changes in morphometric traits of ground beetles along urbanization gradients. *Journal of Insect Science*, 20 (1): 1–9. DOI: 10.1093/jisesa/iez127/
- R Development Core Team 2023. *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0, <http://www.R-project.org/>
- RAISA S., ANATOLIY S., TIMUR M., NATALIA E. 2019. Fluctuating asymmetry in ground beetles (Coleoptera, Carabidae) and conditions of its manifestation. *Symmetry*, 11 (12): 1475. DOI: 10.3390/sym11121475
- RASBAND W. 2003. *ImageJ Image Processing and Analysis in Java*. National Institutes of Health, USA, <http://rsb.info.nih.gov/ij/>
- RIBERA I., DOLÉDEC S., DOWNIE I.S., FOSTER G.N. 2001. Effect of land disturbance and stress on species traits of ground beetle assemblages. *Ecology*, 82: 1112–1129. DOI: 10.1890/0012-9658(2001)082[1112:EOLDAS]2.0.CO;2
- RUSSEL V.L., BOLKER B., BUERKNER P., GINÉ-VÁZQUEZ I., HERVE M., JUNG M., LOVE J., MIGUEZ F., RIEBL H., SINGMANN H. 2024. emmeans: Estimated Marginal Means, aka Least-Squares Means [online] [cit. 2024-02-15]. Dostupné na/Available on <https://github.com/rvleneth/emmeans>
- SAPIA M., LÖVEI G. L., ELEK Z. 2006. Effects of varying sampling effort on the observed diversity of carabid (Coleoptera: Carabidae) assemblages in the Dangle Project, Denmark. *Entomologica Fennica*, 17: 345–350.
- SEIFERT B. 2002. How to distinguish most similar insect species – improving the stereomicroscopic and mathematical evaluation of external characters by example of ants. *Journal of Applied Entomology*, 126 (9): 445–454. DOI: 10.1046/j.1439-0418.2002.00693.x
- SEJÁK J., DEJMAL I. et al. 2003. *Hodnocení a oceňování biotopů České republiky*. Praha, Český ekologický ústav: 422 s. ISBN 80-85087-54-5
- SCHWANDER T., LEIMAR O. 2011. Genes as leaders and followers in evolution. *Trends in Ecology and Evolution*, 26 (3): 143–151. DOI: 10.1016/j.tree.2010.12.010/
- SKŁODOWSKI J. 2014. Consequence of the transformation of a primeval forest into a managed forest for carabid beetles (Coleoptera: Carabidae) – a case study from Białowieża (Poland). *European Journal of Entomology*, 111 (5): 639–648. DOI: 10.14411/eje.2014.088
- THIELE H.U. 1977. *Carabid beetles in their environment. A study on habitat selection by adaptations in physiology and behavior*. Berlin, Springer: 369 s.
- TRAUTNER J. 2017. *Die Laufkäfer Baden-Württembergs*. 2 Bände. Stuttgart, Ulmer: 416 s., 422–848 s. ISBN: 380010380X
- UETZ G.W., PAPKE R., KILINC B. 2002. Influence of feeding regime on body size, body condition and a male secondary sexual character in *Schizocosa ocreata* wolf spider (Araneae, Lycosidae): condition-dependence in a visual signaling trait. *The Journal of Arachnology*, 30: 461–469.
- VAVŘÍČEK D., ŠIMKOVÁ P.P. 2013. *Taxonomický systém lesních půd – základ lesního ekosystému*. Brno, Mendelova univerzita v Brně, Lesnická a dřevařská fakulta: 210 s.
- VENN S. 2007. Morphological responses to disturbance in wing-polymorphic carabid species (Coleoptera: Carabidae) of managed urban grasslands. *Baltic Journal of Coleopterology*, 7 (1): 51–59.
- VRŠKA T., PONIKELSKÝ J., PAVLICOVÁ P., JANÍK D., ADAM D. 2016. Twenty years of conversion: from Scots pine plantations to oak dominated multifunctional forests. *iForest*, 10: 75–82, <https://doi.org/10.3832/ifer1967-009>
- WAGNER H., WILDI O., EWALD K. 2000. Additive partitioning of plant species diversity in an agricultural mosaic landscape. *Landscape Ecology*, 15: 219–227. DOI: 10.1023/A:1008114117913
- WHALEN M.R., CHANG K.J., JONES A.B., RIVERA G., WORTHINGTON A.M. 2022. Fluctuating asymmetry in the polymorphic sand cricket (*Gryllus firmus*): are more functionally important structures always more symmetric? *Insects*, 13: 640. DOI: 10.3390/insects13070640
- WICKHAM H. 2016. *ggplot2: Elegant Graphics for Data Analysis*. Cham, Springer-Verlag New York. ISBN 978-3-319-24277-4, <https://ggplot2.tidyverse.org>
- WILD J., KOPECKÝ M., MACEK M., ŠANDA M., JANKOVEC J., HAASE T. 2019. Climate at ecologically relevant scales: A new temperature and soil moisture logger for long-term microclimate measurement. *Agricultural and Forest Meteorology*, 268: 40–47. DOI: 10.1016/j.agrformet.2018.12.018



## THE EFFECT OF LOGGING ON ANIMAL PHENOTYPES: A CASE STUDY OF FLUCTUATING ASYMMETRY OF GROUND BEETLE *NOTIOPHILUS RUFIPES* (COLEOPTERA: CARABIDAE)

### SUMMARY

We aimed to assess the effects of human-induced habitat alterations on the morphological variation and developmental stability of ground-dwelling fauna, focusing on example of the specialist species *Notiophilus rufipes* (Curtis, 1829) in the Podyjí National Park (Czech Republic). This study utilized fluctuating asymmetry (FA) in ten morphological traits to measure environmental stress, disturbances, and perturbations from three distinct treatments: clearing, pole-stage stand, and ecotone. The study's goals were to: i) document morphological variations in *Notiophilus rufipes* (Curtis, 1829) across treatments; ii) explore the correlation between sex, wing morphology and treatments, and iii) evaluate the impact of forest openings on forest ecosystems.

Species collection employed pitfall traps, executed every 24 days from mid-April to mid-October in three specific treatments: clearing (a sparsely populated old-growth oak area), pole-stage stand (oak with a mixture of hornbeam and lime), and ecotone (the transitional zone between pole-stage stand and clearing). This method allowed for the assessment of Collembola (as a food availability indicator) and *Formica aquilonia* (Yarrow, 1955) ant worker activity levels (as a source of food competition). Data collected included several environmental parameters such as litter cover, canopy openness, herb coverage (evaluated on July 13, 2023, for grass coverage within a 25 m<sup>2</sup> area centered around the pitfall trap), ground temperature and moisture levels from a datalogger (TMS-4). The study meticulously detailed the area (VRŠKA et al. 2016) and sampling design (SAPIA et al. 2006) to accurately reflect habitat conditions. Statistical analysis followed ELEK et al. (2014) for FA processing, with adjustments for directional asymmetry and square root transformation as per WHALEN et al. (2022). Traits meeting FA criteria were analysed using a model incorporating fixed environmental variable effects and random effects (i.e., month, sex, and group = replicated measurement of specimen) through a Bayesian analysis.

Results indicated that out of ten morphological traits, only the second antennal segment (a2) exhibited significant FA (Tab. 1), suggesting its effectiveness as an environmental stress and disturbance indicator. The study identified sex-specific FA associations, particularly in the pole-stage stand, where males showed higher FA levels than females (Fig. 1). The ecotone treatment revealed a diverse mix of origins, indicating a complex interaction of genetic and environmental factors on morphological variability (Fig. 1). The FA a2 analysis showed treatment effects varying by sex, notably among males (Fig. 1). Fixed effects of wing morphology types and body size proxy in a linear mixed model (AIC = -178.17; BIC -152.25; with marginal R<sup>2</sup> = 0.26 and conditional R<sup>2</sup> = 0.93) did not significantly influence FA (Tab. 2). Bayesian analysis identified significant environmental associations with FA a2 (Tab. 3 and 4), especially litter and Collembola activity, underscoring food availability and the role of habitat structure in developmental stability of *Notiophilus rufipes* (Curtis, 1829) (Tab. 4).

The study concludes that forest management practices have a significant impact on the morphological and developmental stability of ground beetles. FA, particularly in the second antennal segment, proves to be a quantitative bioindicator for environmental stress and disturbance effects. Collembola availability as a larval food source appears to buffer environmental stress, while increased litter density negatively affects development. The study highlights the crucial role of forest harvestings as an important driver, suggesting that litter quality is essential for the development of thermophilic epigeic invertebrates.

Zasláno/Received: 14. 02. 2024

Přijato do tisku/Accepted: 07. 05. 2024