

ČESKÁ ZEMĚDĚLSKÁ UNIVERZITA V PRAZE
FAKULTA ŽIVOTNÍHO PROSTŘEDÍ

DIPLOMOVÁ PRÁCE

2023

Bc. Ivo Pardus

ČESKÁ ZEMĚDĚLSKÁ UNIVERZITA V PRAZE
FAKULTA ŽIVOTNÍHO PROSTŘEDÍ

Vliv struktury a věku lesa na diverzitu saproxylických brouků
ve smíšených horských pralesích Západních Karpat

DIPLOMOVÁ PRÁCE

Vedoucí práce: Ing. Martin Mikoláš, Ph.D.

Diplomant: Bc. Ivo Pardus

2023

ZADÁNÍ DIPLOMOVÉ PRÁCE

Ivo Pardus

Inženýrská ekologie
Ochrana přírody

Název práce

Vliv struktury a věku lesa na diverzitu saproxylických brouků ve smíšených horských pralesích Západních Karpat

Název anglicky

The effect of forest structure and age on diversity of saproxylic beetles in the mixed beech dominated primary forests of the Western Carpathians

Cíle práce

- 1) Shrnutí znalostí o přirozené dynamice lesa, saproxylických broučích a jejich funkci a faktorech, které je ovlivňují.
- 2) Experimentální část má za cíl prozkoumat vztah mezi saproxylickými brouky a strukturou a věkem smíšených pralesů.

Metodika

První cíl práce bude splněn na základě rozboru literatury (literární rešerše) – bude použita aktuální vědecká literatura. V rámci druhého cíle budou využity trvalé výzkumné plochy v Západních Karpatech. Budou analyzována strukturální data a data o diverzitě a složení společenstev saproxylických brouků ve smíšených horských pralesích Západních Karpat. Výsledky budou použity pro formulaci vhodných opatření pro ochranu a podporu diverzity saproxylických brouků v horských smíšených lesích.

Doporučený rozsah práce

40-50 stran

Klíčová slova

Dynamika lesa, pralesy, mrtvé dřevo, Coleoptera, kontinuita lesa

Doporučené zdroje informací

- Beudert B, Bassler C, Thorn S, Noss R, Schroder B, Dieffenbach, Fries H, Foullois N, Muller J. 2015. Bark beetles increase biodiversity while maintaining drinking water quality. *Conservation Letters* 8(4):272–81.
- Gossner MM, Lachat T, Brunet J, Isacson G, Bouget C, Brustel H, Brandl R, Weisser WW, Müller J. 2013. Current near-to nature forest management effects on functional trait composition of saproxylic beetles in beech forests. *Conservation Biology* 27:605–14.
- Hilmers T, Friess N, Bassler C, Heurich M, Brandl R, Pretzsch H, Muller J. 2018. Biodiversity along temperate forest succession. *Journal of Applied Ecology* 55(6):2756–66.
- Kozák, D., Svitok, M., Wiezik, M., Mikoláš, M., Thorn, S., Buechling, A., ... & Svoboda, M. (2021). Historical disturbances determine current taxonomic, functional and phylogenetic diversity of saproxylic beetle communities in temperate primary forests. *Ecosystems*, 24(1), 37-55.
- Lachat T, Chumak M, Chumak V, Jakoby O, Muller J, Tanadini M, Wermelinger B. 2016. Influence of canopy gaps on saproxylic beetles in primeval beech forests: a case study from the Uholka-Shyrokyi Luh forest. Ukraine. *Insect conservation and diversity* 9(6):559–73.
- Parisi F, Di Febbraro M, Lombardi F, Biscaccianti AB, Campanaro A, Tognetti R, Marchetti M. 2019. Relationships between stand structural attributes and saproxylic beetle abundance in a Mediterranean broadleaved mixed forest. *Forest Ecology Management* 432:957–66.
- Sabatini, F.M., Burrascano, S., Keeton, W.S., Levers, C.H., Lindner, M., Potzchner, F., Verkerk, P.J., Bauhus, J., Buchwald, E., Chaskovsky, O., Debaive, N., Horváth, F., Garbarino, M., Grigoriadis, N., Lombardi, F., Duarte, I.M., Meyer, P., Midteng, R., Mikac, S., Mikoláš, M., Motta, R., Mozgeris, G., Nunes, L., Panayotov, M., Ódor, P., Ruete, A., Simovski, B., Stillhard, J., Svoboda, M., Szwagrzyk, J., Tikkanen, O.P., Volosyanchuk, R., Vrska, T., Zlatanov, T., Kuemmerle, T., 2018. Where are Europe's last primary forests? *Diversity and Distributions* 00, 1–14. <https://doi.org/10.1111/ddi.12778>.
- Seibold S, Bassler C, Brandl R, Buche B, Szallies A, Thorn S, Ulyshen MD, Muller J. 2016a. Microclimate and habitat heterogeneity as the major drivers of beetle diversity in dead wood. *Journal of Applied Ecology* 53(3):934–43.
- Stokland, J. N., Siitonen, J., & Jonsson, B. G. (2012). *Biodiversity in dead wood*. Cambridge university press.
- Ulyshen, M. D., Ulyshen, M. D., & Koerner. (2018). *Saproxylic insects*. Springer.

Předběžný termín obhajoby
2022/23 LS – FŽP

Vedoucí práce
Ing. Martin Mikoláš, Ph.D.

Garantující pracoviště
Katedra ekologie lesa

Konzultant
Daniel Kozák

Elektronicky schváleno dne 23. 6. 2022

prof. Ing. Miroslav Svoboda, Ph.D.
Vedoucí katedry

Elektronicky schváleno dne 29. 7. 2022

prof. RNDr. Vladimír Bejček, CSc.
Děkan

V Praze dne 29. 03. 2023

1906

ČESTNÉ PROHLÁŠENÍ

Prohlašuji, že jsem diplomovou práci na téma: Vliv struktury a věku lesa na diverzitu saproxylických brouků ve smíšených horských pralesích Západních Karpat vypracoval samostatně a citoval jsem všechny informační zdroje, které jsem v práci použil a které jsem rovněž uvedl na konci práce v seznamu použitých informačních zdrojů.

Jsem si vědom, že na moji diplomovou práci se plně vztahuje zákon č. 121/2000 Sb., o právu autorském, o právech souvisejících s právem autorským a o změně některých zákonů, ve znění pozdějších předpisů, především ustanovení § 35 odst. 3 tohoto zákona, tj. o užití tohoto díla.

Jsem si vědom, že odevzdáním diplomové práce souhlasím s jejím zveřejněním podle zákona č. 111/1998 Sb., o vysokých školách a o změně a doplnění dalších zákonů, ve znění pozdějších předpisů, a to i bez ohledu na výsledek její obhajoby.

Svým podpisem rovněž prohlašuji, že elektronická verze práce je totožná s verzí tištěnou a že s údaji uvedenými v práci bylo nakládáno v souvislosti s GDPR.

V Měchenicích, dne 29.3.2023

Bc. Ivo Pardus

Abstrakt

V dnešní intenzivně využívané krajině se pralesy zachovaly na minimální rozloze a jsou posledním útočištěm pro nespočet druhů vázaných na les. Zejména z důvodu malé rozlohy pralesů a jejich nedostupnosti jsou naše vědomosti o porozumění dynamiky společenstev pralesů omezené, ale zároveň klíčové pro nastavení efektivní ochrany lesní biodiverzity.

Saproxyličtí brouci jsou druhově bohatá skupina, která se začala hojně využívat pro bioindikaci. Množství vzácných a ohrožených druhů věrohodně podává informaci o stavu lesního ekosystému. Saproxyličtí brouci jsou proto ideální skupina pro pochopení vztahů mezi dynamikou, strukturou a biodiverzitou přirozeného lesa.

Za tímto účelem bylo založeno 60 výzkumných ploch v osmi nejzachovalejších pralesech v Západních Karpatech. Na každé výzkumné ploše byla sesbírána data o struktuře lesa, dendrochronologická data o věku, a pomocí lapačů získány informace o výskytu saproxylických brouků. Pro pochopení vztahu mezi strukturou lesa a diverzitou saproxylických brouků byly využity charakteristiky, jako je průměr pěti nejstarších stromů, objem mrtvého stojícího dřeva a celkový počet živých stromů s průměrem ve výčetní výšce ≥ 6 cm na výzkumné ploše. Tyto proměnné byly vloženy do zobecněného lineárního modelu s negativně binomickým rozdělením.

Mezi lokalitami pralesů byly významné rozdíly, ale většina stanovišť měla velké množství mrtvého dřeva, v průměru $171 \text{ m}^3 \cdot \text{ha}^{-1}$. Diverzita společenstva saproxylických brouků byla řízena hlavně věkem porostu. Nejvyšší diverzita byla zaznamenána v mladých vývojových stádiích lesa, které jsou vystaveny přirozeným disturbancím.

Výsledky této diplomové práce ukazují, že přísná ochrana lesů a podpora jejich přirozené dynamiky patří k nejdůležitějším faktorům ochrany biodiverzity horských smíšených lesů mírného pásma.

Klíčová slova: dynamika lesa, horský smíšený les, pralesy, kontinuita lesa, saproxyličtí brouci

Abstract

In today's intensively exploited landscapes, primeval forests have been kept to a minimum and represent the last refuge for countless forest-dependent species. In particular, due to the small extent of primeval forests and their inaccessibility, our knowledge of understanding forest community dynamics is limited but crucial for setting up effective conservation of forest biodiversity.

Saproxylic beetles are a species-rich group that have become widely used for the purposes of bioindication. The abundance of rare and endangered species provides reliable information on the condition of the forest ecosystem. Saproxylic beetles are, therefore, an ideal group for understanding the relationships between the dynamics, structure and biodiversity of natural forests.

For this purpose, 60 research plots were established in eight of the best preserved forests in the Western Carpathians. In each research plot, data on forest structure and dendrochronological data was collected together with information on the occurrence of saproxylic beetles, which was collected using traps. Characteristics such as the diameter of the five oldest trees, the volume of standing dead trees, and the total number of live trees with a diameter at height ≥ 6 cm in the study plot were used to understand the relationship between forest structure and saproxylic beetle diversity. These variables were entered into a generalized linear model with a negative binomial distribution.

There was significant variation identified among the individual primeval forest sites, however, most sites had large volumes of dead wood, averaging 171 m³.ha⁻¹. Saproxylic beetle community diversity was mainly affected by stand age. The highest diversity was recorded in forests in young developmental stages, which are exposed to natural disturbances.

The results of this thesis show that strict protection of forests and supporting their natural dynamics are some of the most important factors for biodiversity conservation in montane mixed forests in temperate climate zones.

Key words: forest dynamics, mountains mixed forests, primary forest, forest continuity, saproxylic beetles

Obsah

1. Úvod.....	1
1.1 Stav lesů a pralesy v Evropě.....	1
1.1.1 Dynamika horských smíšených pralesů s dominancí buku.....	4
1.2 Mrtvé dřevo	6
1.3 Stromová mikrostanoviště	9
1.4 Saproxylické organismy	11
1.4.1 Biodiverzita saproxylických brouků	12
2. Cíle práce	17
3. Metodika	17
3.1 Studované lokality	17
3.2 Charakteristika chráněných území	18
3.2.1 Poľana	18
3.2.2 Veporské vrchy	18
3.2.3 Velká Fatra	19
3.2.4 Malá Fatra	21
3.3 Inventarizace lesních ploch	22
3.3.1 Vývrty	22
3.3.2 Mrtvé dřevo	23
3.3.3 Korunový zápoj.....	24
3.4 Odchyt saproxylických brouků.....	24
3.5 Analýza dat.....	25
4. Výsledky	27
5. Diskuse.....	34

6. Závěr	39
7. Citace	40

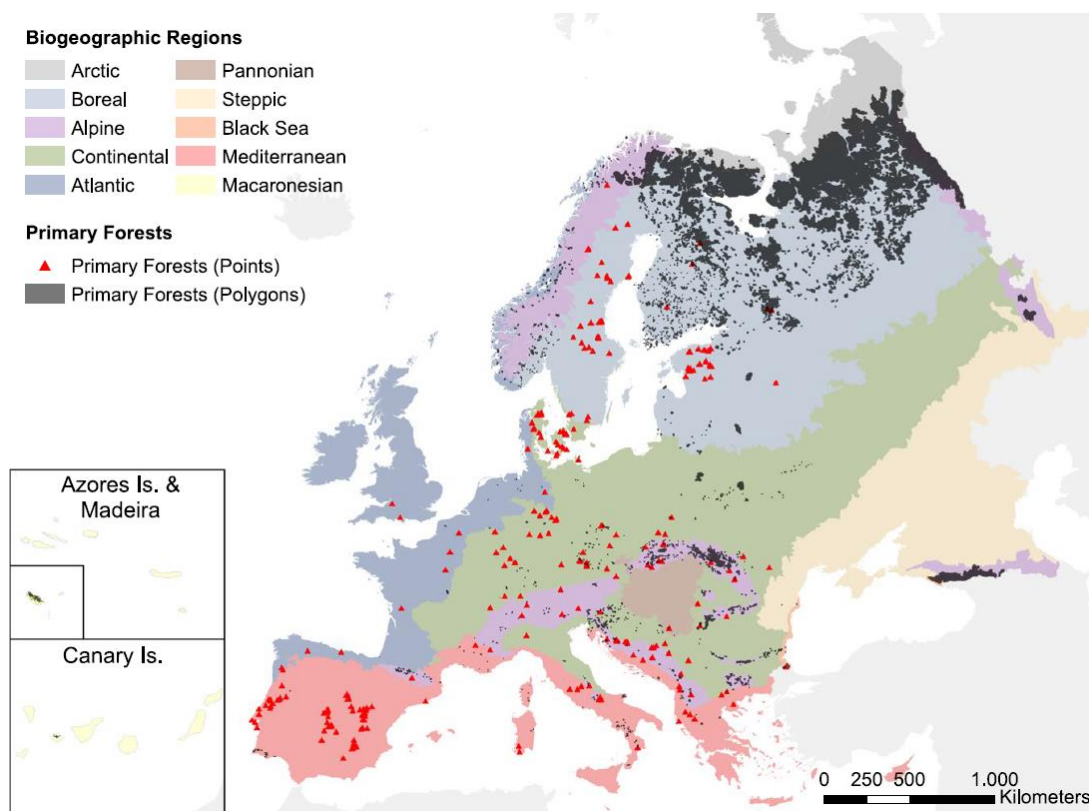
1. Úvod

Les zajišťuje zdroj obživy a paliva pro více než bilion lidí, chrání půdu před erozí a příznivě ovlivňuje chování vody v krajině a zároveň hostí až ¾ světové suchozemské biodiverzity (Anon 2020; Beudert et al. 2015). Pokrývá 31 % rozlohy kontinentů, nejvíce zabírají lesy v tropech (45 %) a dále v boreálním a mírném pásmu, stojí za zmínku, že 73 % lesů patří veřejným institucím (Anon 2020). Z lesních porostů jsou nejcennější pralesy, které mají vysokou ochrannou hodnotu (Sabatini et al. 2018). Pralesem je označován les, kde probíhá přirozená obnova původních dřevin, ekologické procesy nejsou narušeny, a který je bez zásadního vlivu člověka (Anon 2020; Veen et al. 2010). Celkově se na světě nachází přibližně 1,11 bilionů ha pralesů (z toho 61 % se nachází v Brazílii, Kanadě a Rusku), ale od roku 1990 jsme ztratili na světě 81 milionů ha pralesů (Anon 2020). Pralesy jsou stále lokálně hojné v tropech a boreálním pásmu, ale v mírném pásmu jsou velmi vzácné (Ulyshen 2018). Odlesňování, degradace lesa a jeho fragmentace spolu s antropogenním znečištěním a změnou klimatu mají významný negativní vliv a synergicky se podílí na znehodnocení a úbytku pralesů (Food and Agriculture Organization of the United Nations 2015).

1.1 Stav lesů a pralesy v Evropě

Na území Evropy došlo historicky k výrazným úbytkům rozlohy lesa vlivem populačního růstu lidstva (Kaplan, Krumhardt, a Zimmermann 2009) a způsobilo skoro až vymizení pralesů a starých lesů na tomto území (Sabatini et al. 2018). Ve Francii vznikaly pro ochranu nejzachovalejších fragmentů lesa rezervace, ve kterých omezili hospodářský management lesa. I při striktní ochraně nedosahují tyto rezervace kvalit zachovalých pralesů jinde v Evropě (Paillet et al. 2015) a některé změny způsobené historickým managementem mohou být nevratné (Frank, Finckh, a Wirth 2009). Vzhledem k malým rozlohám primárních pralesů jsou často pod vědeckým zájmem i velmi staré lesy, které vykazují vysokou úroveň vývoje bez zásahu člověku, avšak dřívější lidský zásah nelze zcela vyloučit (Sabatini et al. 2018). Ve střední Evropě se dnes vyskytují staré lesy bez managementu jen na méně než 0,2 % rozlohy lesů, převážně v horských oblastech, ačkoliv přesná čísla se liší i podle času vydání a dostupných informací v té době (Frank et al. 2009). Pralesy v Evropě jsou vzácné, hlavně kvůli historickému využívání krajiny, ale mnoho

fragmentů pralesů je stále nezmapovaných a tedy nechráněných, největší pravděpodobnost nezmapovaných pralesů je ve Skandinávii, Karpatech, východních Alpách a Pyrenejích (Sabatini et al. 2018). V Evropě se nachází 1,4 milionů ha pralesů nebo starých lesů, nejvíce 0,9 milionů ha ve Finsku, ale tato data závisí na velikosti zmapovaného území (Sabatini et al. 2018). Při druhém mapování, zveřejněné v roce 2021, byla plocha starých lesů navýšena na 3,7 milionů ha, při započtení starých lesů v evropské části Ruska na 41,1 milionů ha (Sabatini et al. 2021).



Obrázek 1: Mapa výskytu starých lesů a pralesů v Evropě (Sabatini et al. 2021)

Flora i fauna v pralesích i starých zestárých lesích je jedinečná a oproti hospodářským lesům více diverzifikovaná a méně předvídatelná (Frank et al. 2009). Podíl mrtvého dřeva odlišuje obhospodařovaný les od neobhospodařovaného. V hospodářských lesích je výrazně omezeno množství odumírajících, starých stromů a následně i mrtvého dřeva, které během své dekompozice vytváří ekologické niky pro tisíce druhů, mezi které patří ptáci hnízdící v dutinách stromů, dřevokazné houby a saproxyličtí bezobratlí jako jsou například brouci (*Coleoptera*), dvoukřídlí

(*Diptera*), blanokřídílí (*Hymenoptera*), termity (*Dictyoptera*) (Stokland, Siitonen, a Jonsson 2012). Tato diverzifikovaná skupina organismů je z části životního cyklu závislá na mrtvém dřevě, je cenná při rozkladu dřevní hmoty, koloběhu živin a hlavně resilienci lesa (Frank et al. 2009; Stokland et al. 2012).

Navzdory odlesňování ve středověku a intenzivnímu odlesňování v posledních staletích zůstaly pralesy, jako příklady originálních zachovalých a nenahraditelných pralesů mírného pásma, na východě a jihovýchodě Evropy, především v Rumunsku (Veen et al., 2010). Bohužel i v Rumunsku dochází vlivem nedostatečné ochrany a následné těžby k totální destrukci pralesů a starých lesů (Knorn et al. 2013; Sabatini et al. 2021; Veen et al. 2010). Ačkoliv je 80 % starých lesů v Rumunsku v chráněných oblastech (Národní parky, přírodní parky a NATURA 2000), 72 % všech disturbancí se odehrává na chráněných územích s tím, že přírodní disturbance nehrály významnou roli ve zmíněných disturbancích a tím bylo mezi lety 2000 až 2010 ztraceno 2720 ha starých lesů (1,3 % všech starých lesů v Rumunsku) (Knorn et al. 2013).



Obrázek 2: Při výzkumu pralesů v Rumunsku v pohoří Fagaraš společně s univerzitou KU Leuven, zleva: Remi, Karen, Ivo Pardus (autor práce) a Michael

V celé Evropě bylo 89,1 % pralesů nebo starých lesů chráněno, ale jen 46 % bylo pod striktní ochranou, dle Mezinárodního svazu ochrany přírody (IUCN) kategorie I, a 26 % v kategorii II (Sabatini et al. 2018). Smíšené staré lesy s převahou buku *Fagus sylvatica* se nachází i v pohořích v západní Evropě, například v Itálii nebo Španělsku a pro jejich cennost jsou pod ochranou Světového přírodního dědictví (UNESCO) bukové lesy (Hardersen et al. 2020; IUCN 2021; Martin-Benito et al. 2022), ale těžiště výskytu starých lesů a pralesů je, jak již bylo zmíněno, ve Finsku (0,9 milionů ha), Karpatech (0,16 milionů ha) a Balkáně (0,08 milionů ha), bohužel pro tuto studii nedokázali autoři získat data pro Švédsko, kde se také očekává velké množství starých lesů (Sabatini et al. 2018). U nás se nachází nejstarší rezervace Žofín, Hojná Voda a Boubín, první dvě rezervace byly založeny v roce 1838 a Boubín byl založen v roce 1858 (Průša 1990).

1.1.1 Dynamika horských smíšených pralesů s dominancí buku

Přírodní disturbance, jako je vichřice, hmyzí kalamity a oheň, jsou přirozenou součástí dynamiky lesa po celém světě a jsou důležitou částí dynamiky rostlinných společenstev (Šamonil et al. 2009). Změny klimatu mohou ovlivňovat četnost disturbancí – sušší a teplejší klima napomáhá k silnějším projevům sucha, hmyzím kalamitám a častějším požárům, oproti tomu teplejší a vlhčí klima zvyšuje četnost silných větrů a výskytu patogenů (Seidl et al. 2017). Nynější lesy mají vlivem člověka pozměněnou sukcesní dynamiku jednotlivých stádií, a proto by se změny ve společenstvu neměly připisovat jen klimatické změně (Hilmers et al. 2018). Mezi méně časté disturbance patří i povodně, eroze a okus zvěří, která dala za vznik teorii o parkové krajině, známá jako teorie lesní pastvy (Stokland et al. 2012; Vera 2000).



Obrázek 3: Smíšený bukový les na výzkumných plochách (zdroj: remoteforests.org)

Je důležité vnímat dynamiku celé sukcesní řady – od volného zápoje korun přes regeneraci a postupné zestárnutí porostu, až po jeho postupný rozklad (Hilmers et al. 2018). Staré lesy mívají vertikální i horizontální dynamiku distribuce světla a dalších mikroklimatických podmínek (Frank et al. 2009) a disturbance tyto vlastnosti výrazně naruší a dovolí mladší generaci se prosadit (Trotsiuk, Hobi, a Commarmot 2012). Vytváří se tak prostor nejen pro stromy, ale také pro keře, byliny, kapradiny a mechy, tato obnova je také častěji ze semen a spor, dochází tedy i k rozšíření genetické variability (Ulanova 2000). Vlivem vichřice hynou hlavně stromy, které aktivně rostly až do momentu smrti, to znamená, že jejich kambium je plné živin a je pro mnoho organismů atraktivní, navíc vichřice indikuje velké množství mrtvých ležících stromů, které jsou méně náchylné na vysušení oproti volně stojícím mrtvým stromům, lidově nazývaných souše (Stokland et al. 2012). Mrtvé dřevo z kmenů buku lesního je po vichřici přítomné maximálně 50 – 60 let (Šamonil et al. 2009), než se přemění v humus. Při vichřici vznikají vývraty, které významně disturbují i půdu a tím ovlivňují prostorovou distribuci jednotlivých stromů (Ulanova 2000). Dochází také k zpřístupnění živin, větší heterogenitě prostředí, ke změně vodního režimu vlivem nerovností lesní půdy a vliv vývratu přetrvává 200 - 300 let (Ulanova

2000). Napadání smrků lýkožroutem smrkovým se objevují jen při lýkožroutové kalamitě ve vyšších polohách, kde se vyskytuje převážně smrk a následná gradace může zasáhnout i níže položené smíšené lesy (Frankovič et al. 2021). Bukové lesy jsou význačné svým zástinem a charakterizované skupinovitou obnovou (Gossner et al. 2013). Při studiu vývrátů po vichřicích v Karpatských jedlo-bukových lesích zjistili, že vývraty se vyskytují na 15 % porostu (Šamonil et al. 2009; Ulanova 2000). Předpokládá se, že smíšený starý les v západních Karpatech je ovlivněn lokálními úhyny jednotlivých stromů, středně velkými větrnými polomy a nepravidelnými velkoplošnými disturbancemi, které náhle změni strukturu lesa (Frankovič et al. 2021). Největší biologickou biodiverzitu ekosystémy dosahují při středním zatížení disturbancí, ale jen nejstabilnější ekosystémy mohou hostit specialisty (Frank et al. 2009).

1.2 Mrtvé dřevo

Pralesy obsahují různé druhy stromů, rozdílného objemu i stáří a společně s dlouhodobými procesy, vlivem dynamiky lesa a dalších faktorů se za staletí vytvořila bohatá škála typů mrtvého dřeva, která hostí široké spektrum saproxylických organismů (Stokland et al. 2012). Nejčastěji se v pralesích s dominancí buku v Evropě vyskytují malé úhyny jednotlivců nebo menších skupin (Frankovič et al. 2021). Stromy hynou kontinuálně vlivem stáří, stresu nebo poraněním, a právě parazitické houby napadají oslabené stromy a jsou důležitým iniciátorem smrti stromu a tvorby nového prostoru pro další generaci (Stokland et al. 2012). Uvádí se, že v lesích je přibližně 10 – 40 % objemu mrtvého dřeva ku živému, proto je potřeba dostatečně pochopit roli mrtvého dřeva pro biodiverzitu, abychom mohli spravovat lesní porosty efektivně s ohledem na ochranu saproxylických organismů (Stokland et al. 2012). Mrtvé dřevo funguje jako úložiště uhlíku, živin, vody a chrání půdu před erozí (Beudert et al. 2015). Dřevo a lýko může sloužit jako primární zdroj obživy pro saproxylický hmyz, ale je také zdrojem exulátů, nebo substrátem pro houby, kterými se může také saproxylický hmyz živit (Ulyshen 2018). Saproxyličtí brouci jsou primárně závislí na stojícím mrtvém dřevě, oproti houbám a mechům, jejichž životní cyklus je vázaný na ležící mrtvé stromy (Dahlberg a Stokland 2007).

Při porovnání hospodářského lesa v Bavorsku s lesem bez zásahu v posledních 50 letech zjistíme, že v hospodářském lese dominuje pár ekonomicky důležitých dřevin (*Pinus silvestris*, *Picea abies*, *Fagus sylvatica* a *Quercus robur* a *Q. petraea*), chybí stárnoucí a poničené stromy (dutiny, dendrotelmy, odumřelé části stromů, souše, uvolněná kůra, oděrky, zlomy) a tato ochuzená struktura má za následek úbytek ostatní lesní flóry a fauny: více než polovina saproxylických brouků vyskytujících se v Německu je klasifikována jako ohrožená nebo kriticky ohrožená; 25 % hub, které kolonizují mrtvé dřevo v Bavorsku, je také ohrožených (Güthler et al. 2005).

Druhy vázané na speciální substrát často již vyhynuly v hospodářských lesích, jako například tesařík obrovský *Cerambyx cerdo* (Buse, Ranius, a Assmann 2008). Při analýze mrtvého dřeva v hospodářském lese, bezzásahovém lese a pralese, byly objeveny výrazné odlišnosti. V hospodářském lese chybělo mrtvé dřevo vůbec, bezzásahový les měl jen mrtvé dřevo v podobě smrku ztepilého *Picea abies*, ale v pralese bylo mrtvé dřevo pocházející z různých druhů dřevin: *Picea abies*, *Abies alba* a listnatých dřevin (Müller et al. 2010). V hospodářském lese je výrazně méně mrtvého dřeva až na pařezy, těch je méně v pralese (Paillet et al. 2015). V bukovém lese s dlouhodobým uplatněním přírodě blízkého výběrového hospodářství a přirozené obnovy nebyla taková bohatost druhů jako v lese bez hospodářského managementu, hlavně pokud nebylo ponecháváno mrtvé dřevo v lese (Gossner et al. 2013). Výběrným hospodařením se změní struktura lesa a ta může vést ke změně složení saproxylické fauny (Gossner et al. 2013). Nejedná se jen o množství mrtvého dřeva, ale jsou důležité i tyto gradienty a vlastnosti mrtvého dřeva (Krása 2014; Stokland et al. 2012), které jsou uvedeny níže:

- kontinuální přísun mrtvého dřeva o různých dimenzích a stáří zaručuje výskyt všech fází rozkladu dřeva na stanovišti, protože organismy se specializují na určitou míru, typ rozkladu i část stromu:
 - typ pletiva hraje významnou roli a mnoho druhů se na ně specializuje:
 - vnitřní kůra se skládá z živých buněk; je bohatá na cukry, protože transportuje produkty fotosyntézy z koruny;
 - kambium, které obsahuje podobně jako vnitřní kůra cukry, ale je bohatší na bílkoviny, je zdrojem potravy pro mnoho druhů;
 - u dřeva je důležitá jeho hustota;

- specializace obecně s vyšším stádiem rozpadu dřeva klesá, avšak preference listnatých/jehličnatých stromů zůstává;
- dostupné mrtvé dřevo by se mělo vyskytovat v okruhu 50 – 100 m;
- různé důvody úhynu stromů iniciují jiná společenstva organismů ve fázích rozkladu a dochází k rozdílné kaskádě změn. Iniciátorem může být náhlý úhyn kvůli vichřici či požáru, nebo postupně vlivem kompetice, suchem, zamokřením nebo stářím;
- druh přítomné houby;
- větší biodiverzita ve skladbě dřevin, saproxylické organismy se specializují na různé druhy či rody;
- různé mikroklimatické podmínky prostředí, které vykazují větší variabilitu v pralesích (vlhkost, oslunění, stín).

Při hledání minimálního obsahu mrtvého dřeva v lese bylo stanoveno, že v lesích by se mělo udržovat $20 - 50 \text{ m}^3 \cdot \text{ha}^{-1}$ v nejcennějších lokalitách až $70 \text{ m}^3 \cdot \text{ha}^{-1}$, ale neměla by být stanovena jedna minimální hodnota, ale spíše tento rozptyl by měl být udržován napříč porostem (Müller a Bütler 2010). Další studie uvádí minimální hodnotu $20 \text{ m}^3 \cdot \text{ha}^{-1}$ dřeva s tím, že majoritní skupina druhů byla nalezena s obsahem mrtvého dřeva $20 - 60 \text{ m}^3 \cdot \text{ha}^{-1}$ a nejvíce druhů s obsahem mrtvého dřeva nad $60 \text{ m}^3 \cdot \text{ha}^{-1}$ (Gossner et al. 2013). Dále doporučuje vždy obsah mrtvého dřeva větších průměrů, čili nad 50 cm (Gossner et al. 2013). Bylo objeveno, že největší vliv měla přítomnost starých stromů, mrtvého dřeva a jehličnatých dřevin (Gossner et al. 2013). Velmi důležitá se zdá být různá diverzita stanovišť, možná i důležitější, než například diverzita mrtvého dřeva na jednom stanovišti (Hilmers et al. 2018). Při zkoumání biodiverzity mrtvého dřeva v bukových různověkových lesích v Itálii, bylo nalezeno ve dřevěch o malém průměru ($12 \pm 2 \text{ cm}$) 15 % - 22 % všech saproxylických brouků bukových lesů vyskytujících se v Evropě (Hardersen et al. 2020). Je potřeba si uvědomovat, že tyto výsledky jsou silně ovlivněny zemí, kde byl výzkum prováděn a před rozsáhlejší aplikací jinde v Evropě by bylo vhodné tyto předpoklady ověřit v místě realizace (Parisi et al. 2019).

Ochranařský status druhu výrazně ovlivňuje jeho mobilitu většinou se schopností překonat delší vzdálenosti vyvinula u druhů vyžadující efemérní a řídké se vyskytující habitaty, jako je například ohořelé nebo čerstvě mrtvé dřevo, naopak u

druhů obývajících například dutiny stromů, které byly častým mikrostanovištěm ve starých lesích, je přičítána malá mobilita (Krása 2014; Ulyshen 2018). Schopnost osídlit nové lokality a migrovat je klíčová pro tok genů a chrání populace před vymřením (Ulyshen 2018). Při vytváření rezervací pro saproxylické organismy a nedostatku starých a vhodných porostů, by měly být vybrány lokality s největším potenciálem a jejich hodnotu uměle zvýšit vytvořením vhodných biotopů: zvýšit procento obnažených nebo jinak poraněných stromů, zvýšit objem mrtvého dřeva, uvolnit korunový zápoj (Stokland et al. 2012). Tento aktivní management na podporu saproxylického hmyzu je nyní aplikován například v NP Podyjí (Reiterová et al. 2022). Důležité je právě vytvořit vhodné podmínky pro málo mobilní druhy, které jsou na dostatku substrátu a stabilních podmínkách nejvíce závislé (Krása 2014). V NP Podyjí jsou předmětem ochrany strakapoud jižní *Dendrocopos syriacus*, polokrovečník *Necydalis ulmi* a kovařík fialový *Limoniscus violaceus* a pro tyto organismy se provádí tzv. veteranizace stromů, tedy speciální řezy stromů strhávající kůru či vytvářející osluněné i přizemní dutiny (Reiterová et al. 2022). Kovařík fialový *Limoniscus violaceus* má dravou larvu živící se i jen zbytky hmyzu a má specifické potravně-biotopové preference v podobě stromových dutin propojených s terénem (Krása 2014).

1.3 Stromová mikrostanoviště

Stromové mikrobioty označované i za stromovové mikrohabitaty nebo mikrostanoviště, např. dutiny, praskliny a dendrotelmy, jsou klíčové prvky lesního stanoviště pro saproxylický hmyz a mohou vysvětlovat rozdíly v bohatosti hospodářských a nehospodářských lesích (Krása 2014; Kraus et al. 2016; Vuidot et al. 2011). Nejčastěji se vyskytují na starých a mohutných stromech poskytující pestrou škálu mikrostanovišť (tzv. senescentní stromy) a následně budou zdrojem i velkého množství objemného mrtvého dřeva (Krása 2014). Mikrostanoviště se vyznačují dlouhou životností a souvisí i s populační dynamikou, druhy obývající tyto dlouhodobě stabilní stanoviště mají zpravidla méně potomků (Krása 2014). Právě tyto staré stromy jsou managementem v hospodářském lese eliminovány (Vuidot et al. 2011). Vznikají při stárnutí stromu, na kterém se hromadí za jeho život nejrůznější poškození, jako jsou uschlé větve, zlomy, chybějící kůra, dřevní dutiny a výskyt hub (Krása 2014).

Mikrostanoviště, objevující se na stromech, jsou spojená s výskytem devíti taxonomickými skupinami: hmyz, pavoukovci, plži, ptáci, savci, obojživelníci, plazi, mechorosty, houby a lišejníky (Larrieu et al. 2018). Mikrostanoviště vytvořená různými procesy se vyskytují v intenzitě až 330 zjištěných mikrostanovišť na hektar ve starém smíšeném horském výmladkovém lese 60 let bez hospodářského managementu (Parisi et al. 2019). Nejčastějšími mikrohabitaty na těchto zkoumaných plochách byly na mrtvém dřevě: systém kůrovcových galerií, hnilé dřevo nebo pařezy s výletovými otvory, nahnilé dřevo na kmeni vytvářející jamku pro zachytávání vody; a na živých stromech: houbové infekce a ztráty výrazné části koruny, avšak ne více než 50% ztráta (Parisi et al. 2019).

Mikrostanoviště odráží celkový stav lesa a mohla by být v širším měřítku používána pro srovnávání lesních společenstev, proto byla vytvořena metodika sběru dat zaměřených na takzvané stromové mikrostanoviště v originále „Tree related Microhabitat (dále TreM)“ (Larrieu et al. 2018; Rita Büttler et al. 2020). Za TreM jsou označovány zřetelně ohraničené morfologické nadzemní struktury vyskytující se na živých nebo stojících mrtvých stromech, které poskytují organismům alespoň na část jejich životního cyklu zdroj obživy, místo pro rozmnožování, přístřešek nebo se v nich odehrává jejich vývoj (Larrieu et al. 2018). TreM jsou rozlišeny do 7 forem, 15 skupin a 47 typů a každá struktura má uvedeny minimální vlastnosti, například dendrotelmy se zaznamenávají od průměru >15 cm (Larrieu et al. 2018). Podle účelu mapování je možné zvolit jemnozrnnost pozorování a jednotlivé stromové mikrostanoviště rozřazovat jen do 7 forem (pro management), nebo detailně do 15 skupin (inventarizační průzkumy chráněných lokalit), nebo nejdetajněji do 45 typů (pro výzkum) (Larrieu et al. 2018). Ideálně by měli být dva pozorovatelé na každý strom, který by měl být vizuálně kontrolován po dobu 1-3 minut a pozorování by měla být provedena z každého směru nejméně dvakrát (Larrieu et al. 2018). Výzkum by měl být prováděn pomocí dalekohledu eventuálně i dronu a v době, kdy na stromech není listí, v horských lesích se může výzkum provádět i ve vegetační sezóně (Larrieu et al. 2018).

Při inventarizaci mohou stromová mikrostanoviště reprezentovat potencionální přítomnost specializovaných druhů, kteří jsou na ně vázané a tím zefektivnit

posouzení vzácnosti lokality, protože ověřovat přítomnost jednotlivých druhů může být finančně i odborně náročné (Larrieu et al. 2018).

1.4 Saproxylické organismy

Na vrcholu potravní pyramidy saproxylických organismů stojí strakapoudi, a proto bychom je mohli využít i jako bioindikátorové druhy (Stokland et al. 2012). Datlík tříprstý *Picoides tridactylus* je schopný dlouhodobě přežít v hospodářských lesích ve Švédsku, pokud se zde nachází 5 % stojících starších mrtvých stromů na minimální rozloze 100 ha (Bütler et al. 2004). Divoké včely a čmeláci využívají mrtvé dřevo jako hnízdicí prostor, samy jsou schopné si vydlabat hnízdicí prostor, nebo využívají otvory sekundárně, nebo parazitují na saproxylických organismech (Macek et al. 2010; Roulston a Goodell 2011; Stokland et al. 2012). Divoké včely používají mrtvé dřevo pro vývoj (82 druhů) nebo jako hnízdní dutinu (129 druhů) (Ulyshen 2018). Saproxylické divoké včely jsou ohrožené právě kvůli nedostatku mrtvého dřeva důležitého pro hnízdění a podpořit je můžeme zanecháním stojících mrtvých stromů na sluncem exponovaných místech (Ulyshen 2018). Přítomnost lesa ovlivňuje bohatost a početnost čmeláků v kulturní krajině (Söber et al. 2020). Vosy, včely medonosné, sršně a v tropických oblastech termity patří mezi sociální hmyz, který využívá také dutiny stromů nebo jiné stromové mikrostanoviště (Stokland et al. 2012; Tautz 2013; Veselý 2007). I mravenci jsou velmi početná saproxylická skupina hmyzu (Ulyshen 2018). Včely i mravenci svojí činností ovlivňují okolní prostředí i prostředí stromu – sběrem a lovem potravy přinášejí do dutiny mnoho živin, ty se hromadí na dně dutiny a mimo těchto detritivorů vázaných na toto prostředí na sebe váží další asociované druhy, jako jsou predátoři, parazitoidy, komenzály a kleptoparazity (Macek et al. 2010; Stokland et al. 2012; Tautz 2013; Ulyshen 2018). Některé saproxylické organismy řadíme mezi ekosystémové inženýry (Müller, Bußler, Goßner, et al. 2008). Velmi bohatou skupinou jsou i dvoukřídlí *Diptera*, kteří nejsou pod intenzivním vědeckým zájmem (Ulyshen 2018).

Ještě méně informací je o parazitických blanokřídlých *Hymenoptera*, kteří jsou často nalezeni nebo se vylíhnou z mrtvého dřeva, ale jejich hostitele neznáme (Stokland et al. 2012). Většina parazitoidů blanokřídlých naklade vajíčko do svého hostitele pomocí kladélka a vajíčko se v hostiteli vyvíjí a po vylíhnutí larva usmrcuje hostitele (Kirkendall, Biedermann, a Jordal 2015; Macek et al. 2010). Někteří parazitoidi

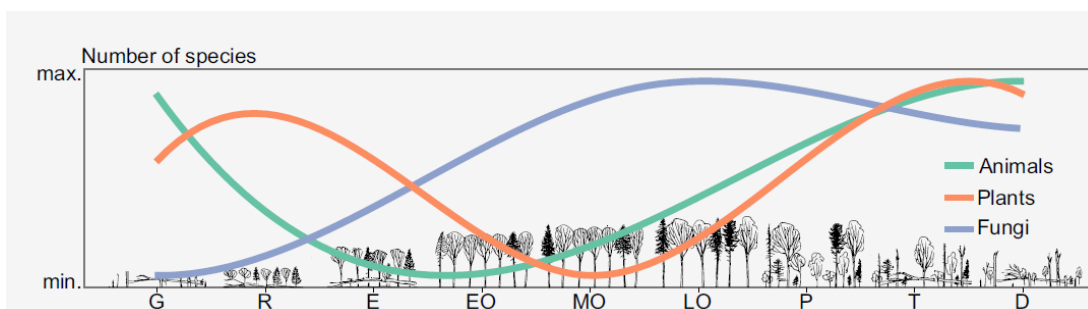
dokážou hostitele najít pomocí vibrací a naklást do něj vajíčka i pokud se nachází pod kůrou (Ulyshen 2018). Dělí se na dva typy strategií, idiobionti začnou hostitele konzumovat po vylíhnutí vajíčka a tím hned hostitele paralyzují, koinobionti začnou konzumovat hostitele až při jeho plném vývinu, zatímco svůj vývoj v mezičase pozdrží (Macek et al. 2010; Ulyshen 2018). Parazitoidi se obvykle specializují na vývojovou fázi svých hostitelů (Ulyshen 2018). Parazitoidi se také dělí na endo- a ektoparazitoidi (vnitřní a vnější), kdy endoparazitoidi bývají specializovanější (Ulyshen 2018). Některé vazby na hostitele jsou volné, někteří parazitoidi vykazují vysokou specializovanost a nejvíce specializovaní mohou být parazitoidi parazitoidů, vzhledem ke složitým vztahům lze druhy z této skupiny využít pro sledování celkové biologické rozmanitosti prostředí (Macek et al. 2010). Saproxylický blanokřídlý hmyz spadající mezi parazitoidy redukuje a udržuje v rovnováze s prostředím svoji hostitelskou populaci, která může být v hospodářských lesích označovaná za škůdce, a tím přináší významný benefit i pro člověka (Ulyshen 2018).

S ohledem na velmi intenzivní využívání lesů jsou pro saproxylické organismy důležité i dřeviny rostoucí mimo les, jako jsou doprovodné porosty kolem vodních toků, aleje, sady větrolamy, solitérní strom a stromy na hrázích rybníků (Krása 2014) a vzhledem k jejich aktuální důležitosti se jim nedostává patřičné pozornosti (Stokland et al. 2012). V lese jsou pro saproxylické organismy nejdůležitější ponechané souše a ovlivňuje je fragmentace a kontinuity lesního porostu, přírodní disturbanční režimy, objem a množství mrtvého dřeva, habitatové stromy a komplexnost lesní flóry (Ulyshen 2018).

1.4.1 Biodiverzita saproxylických brouků

Saproxyličtí organismy pojídají dřevo, nebo jeho konzumenty, či využívají dřevo pro rozmnožování (Stokland et al. 2012). Pojem saproxylický organismus (saproxylobiont) označuje organismy, které potřebují aspoň na část života živé, mrtvé, tlející dřevo, nebo jiné saproxylické organismy (Krása 2014). Vyskytuje se také definice, která definuje saproxylické organismy jako organismy, které nejsou schopné se vyskytovat v prostředí bez mrtvého dřeva nebo stromových mikrobiotopů (Ulyshen 2018). Houby jsou bohatší na živiny než samotné dřevo a dodnes není jasné u mnohého saproxylického hmyzu, jestli se živí houbami či dřevní hmotou, a to hlavně u vyskytujících se ve velmi rozloženém dřevě (Ulyshen 2018). Celkový počet

saproxylických organismů, především hmyzu je mnohem bohatší, než nyní víme (Stokland et al. 2012). Ze 187 čeledí brouků se vyskytuje alespoň jeden druh u 122 čeledí (Ulyshen 2018). Nyní je známých 32 čeledí saproxylických brouků s obsahem 90 – 100 % saproxylických druhů, 31 čeledí s výskytem 50 – 90 % saproxylických druhů, 35 čeledí s 10 – 50 % saproxylickými druhy, 22 čeledí s méně než 10 % druhů a jedna čeleď *Trictenotomidae*, kde nemůže být poměr saproxylických druhů odhadnut (Ulyshen 2018). V dobře prozkoumaných lesích bylo zjištěno, že z hmyzích druhů nalezených v lese jsou 25 - 30 % saproxylobionti a nejvíce diverzifikováni jsou brouci *Coleoptera* (Ulyshen 2018). Při zkoumání početnosti producentů a saproxylických druhů bylo zjištěno, že nejbohatší jsou iniciační stádia sukcese lesa a poté nejstarší lesy, tedy křivka vykazuje tvar U, jsou to ta sukcesní stádia, která ve středoevropských lesích chybí nejvíce (Hilmers et al. 2018). Jen houby vykazovaly rozdílné rozložení v rámci sukcesních stádií, což může znamenat, že nejsou přímo ovlivněny množstvím akumulovaného mrtvého dřeva (Hilmers et al. 2018).



Obrázek 4: Rozložení početnosti druhů různých funkčních skupin v závislosti na sukcesním stádiu lesa: G: gap = porostní světlina, R: regeneration = obnova, E: establishment = zakládání porostů, EO, MO, LO: early-optimum, mid-optimum, late-optimum = dospělý porost, P: plenter = řídnutí porostu, T: terminal = konečné stádium, D: decay stages = fáze rozpadu (Hilmers et al. 2018)

V kusech odumírajícího dřeva se mohou vyskytovat velmi komplexní potravinové sítě a vícevrstevné potravní pyramidy (Krása 2014). Bohužel v mnoha disciplínách spojených s lesnictvím přetrvává domněnka, že saproxylické organismy nejsou žádoucí a že se jedná o škůdce, kterého bychom měli kontrolovat a eliminovat, oproti tomu v ochranářských kruzích se mluví o saproxylických druzích jako o důležité části koloběhu živin (Stokland et al. 2012). Saproxylické organismy kolonizující mrtvé dřevo poskytují ekologické služby v podobě rozkladu organické hmoty a jsou

významným recyklátorem energie a živin v prostředí, nejvíce se na tomto procesu podílí houby a bezobratlý hmyz (Krása 2014; Stokland et al. 2012). Ačkoliv je rozklad dřeva a vliv saproxylických organismů na koloběh živin v ekosystému často vyzdvihován, studie na jeho kvantifikaci chybí, avšak předpokládá se, že právě jejich absence v dávné historii zapříčinila vznik velkých uhlíkových úložišť (Ulyshen 2018). Výzkumy mapující početnost těchto organismů upozorňují na úbytek saproxylického hmyzu (Buse et al. 2008; Büttler et al. 2004; Maeto, Sato, a Miyata 2002). Právě úbytek a rychlost propadu biodiverzity se považuje za jednu z klíčových charakteristik ovlivňující stálé prostředí na celé planetě a je zřejmě jisté, že země nemůže udržitelně poskytovat stejné ekosystémové služby a odolnost proti změnám při tomto tempu úbytku druhů, který nabývá hodnot masového vymírání (Rockström et al. 2009). Saproxylické organismy jsou nejvíce ohrožené, protože jejich biotopy jsou převáděny na intenzivně obhospodařované lesy, kde jsou redukovány, nebo zcela eliminovány staré stromy a mrtvé dřevo (Stokland et al. 2012) a vlivem toho jejich populace dramaticky klesají v hospodářských lesích (Müller, Bußler and Kneib, 2008). Na druhé straně chybí dostatečné informace pro jejich ochranu, například u 27 čeledí brouků nevíme, na čem se dospělci živí, u larev to nevíme u 7 čeledí (Ulyshen 2018).

Při výzkumu vlivu expozice světla na větve a jejich míru osídlování bylo zjištěno, že největší početnost saproxylických brouků měly svazky větví ve stínu a u země, ale naopak nejvíce druhů bylo ve větvích vystavených slunci v koruně stromů (Seibold et al. 2018). Další výzkum naopak ukázal největší biodiverzitu ve dřevě vyskytujícím se u země, avšak na světle vystavenému dřevu (Vodka, Konvicka, a Cizek 2009). Další výzkum zkoumal jen dřevo na zemi v průběhu tří let, a to vykazovalo více druhů i početnost na slunci, než ve stínu (Seibold et al. 2016). Tyto výzkumy byly provedeny ve střední Evropě, naopak v Itálii, kde panují vyšší průměrné teploty, bylo více druhů nalezeno na dřevě nacházejícím se ve stínu (Hardersen et al. 2020). Avšak neexistuje jediné pravidlo a klíčová je diverzita mrtvého dřeva, čím více je typů mrtvého dřeva, tím hostí více specialistů i generalistů a stoupá i diverzita saproxylických brouků (Bouget et al. 2013). Někteří saproxyličtí organismy jsou specialisté, a proto jsou velmi vzácní, nebo již vyhynulí (Müller, Bußler, a Kneib 2008). Nejen vlastnosti dřeva, jako jsou umístění, stupeň rozkladu, průměr a druh dřeviny, ale také diverzita druhů listnatých stromů na stanovišti je důležitá pro

bohatost saproxylických brouků (Bouget et al. 2013). Mezi dřeviny s vysokým potenciálem pro saproxylické brouky v ČR patří domácí druhy dubů a lip, jilmy, vrby, topoly, buky, habry, ovocné stromy, olše lepkavé, jírovce maďalu a kaštanovníky seté (Krása 2014). Korunový zápoj, tedy míra světla dopadající na mrtvé dřevo, objem mrtvého dřeva s různými druhy dřeva, hraje klíčovou roli (Seibold et al. 2016).

Míra oslunění i objem mrtvého dřeva dramaticky roste při a po gradaci lýkožrouta smrkového *Ips typographus* a má silný pozitivní dopad na saproxylické druhy, pokud nedojde k asanační těžbě, mohou se obnovit i populace vzácných saproxylických druhů (Müller et al. 2010). I při těžbě by bylo vhodné alespoň část mrtvých stromů ponechat v horském smrkovém lese a imitovat úhyn po kůrovci a umělou obnovu pozdržet, aby na mrtvé dřevo svítilo, po větší část jeho rozkladu, slunce (Müller, Bußler, Goßner, et al. 2008). V literatuře se objevují i negativa spojená s masivními úhyny smrků ztepilých, vyskytují se propady početnosti dřevokazných hub, ale také se zvyšuje obsah dusičnanů v pitné vodě, zvýšené obsahy dusičnanů ale nedosahují hygienických limitů (Beudert et al. 2015). Gradace lýkožrouta smrkového často začne významnou vichřicí, nebo suchem doprovázeným obdobím s nadprůměrnými teplotami (optimální teplota pro vývoj je 20 – 29 °C), obě události poskytují ideální podmínky pro namnožení lýkožrouta smrkového (Wermelinger 2004). Zdravý smrk ztepilý *Picea abies* je obecně odolný proti napadení lýkožroutem smrkovým, ale není schopen odolávat hromadnému napadení nebo pokud je smrk ztepilý pod stresem (Stokland et al. 2012). Ve své strategii lýkožrout smrkový používá agregační feromony (Franceschi et al. 2005). Lýkožrout smrkový sebou přináší až dalších 42 druhů hub, tím je přenašečem a hraje zde roli i symbióza (Franceschi et al. 2005; Jankowiak 2014). Speciálně označuje ambroziové brouky, u kterých se vyvinul vysoce specializovaný mutualismus s houbou, tyto kůrovci z čeledi *Scolytidae* vrtají do dřeva chodbičky a infikují dřevo tkání houby, z této houby jsou následně živěny larvy (Begon, Harper, a Townsend 1997). Mezi ambroziové brouky řadíme i všechny brouky z čeledi *Platypadinae* (1400 druhů) a brouky z čeledí *Lymexylidae*; *Curculionidae*, a *Curculionidae* (Kirkendall et al. 2015; Ulyshen 2018). Symbiotické houby jsou vysoce variabilní, proto mohou ambrozioví brouci osídlovat různé druhy dřevin (Ulyshen 2018). Bylo objeveno, že brouci jsou schopni přenášet i hlístice *Nematoda* (Cardoza et al. 2008). Hlístice tvoří speciální vývojová stádia, která se

následně uloží do vzdušnic, střev nebo na povrch těla brouků a jsou schopné s ním cestovat (Stokland et al. 2012). Mimo to brouci sebou přinesou do hostitelského stromu bakterie, kvasinky, roztoče a společně iniciují prolomení ochranných bariér a zároveň broukům napomáhají s recyklací živin (Kirkendall et al. 2015). Mezi druhy živící se často kambiem řadíme právě lýkožrouta smrkového *Ips typographus*, který nikdy neopouští zónu mezi kůrou a dřevem a dále tesaříkovití *Cerambycidae*, krascovití *Buprestidae*, kteří se později zavrtávají i do dřeva, a zároveň mezi ně počítáme i jejich predátory (Ulyshen 2018). Po vylíhnutí lýkožrouta sekundárně osídluje lýko ohrožený druh brouka *Pytho kolwensis*, který potřebuje velmi velký objem mrtvého dřeva (73 – 110 m³.ha⁻¹) a starý les (Siitonen a Saaristo 2000). Larvální cyklus brouků živících se na lýku, jako je například lýkožrout smrkový *Ips typographus*, trvá jen pár měsíců (pro lýkožrouta při vhodných 20 °C 29 dní) (Wermelinger a Seifert 1998)), ale většina brouků má roční larvální cyklus a někteří i víceletý cyklus závislý na počasí (například larvální stádium krasce měďáka *Chalcophora mariana* trvá 3 – 6 let) a tedy většinu svého života stráví ve formě larvy a jako dospělci žijí kratší dobu a tuto fázi zasvěťují hlavně rozmnožování (Stokland et al. 2012). Larvy brouků, jejichž dospělci dosahují větších rozměrů, upřednostňují mrtvé dřevo o větším průměru, protože poskytuje stabilnější podmínky (Foit 2010; Gossner et al. 2013). Pokud je dospělec delšího věku, osídluje spodnější části stromu (Foit 2010).

Dřevo je charakteristické nízkým obsahem živin, ale je bohaté na energii a jeho pevná struktura není lehká na žvýkání a trávení (Ulyshen 2018). Organismy dřevo fyzicky rozdrťí, tím zmenší velikost částí a zvýší obsah povrchu, tímto zefektivňují enzymatický (pomocí bakterií, prvoků, kvasinek nebo enzymy hub) rozklad celulózy (Stokland et al. 2012). Většina saproxylických organismů ve Švédsku je asociována s dřevem listnatých stromů (50 %, z toho 75 % ohrožených), s jehličnatým dřevem je asociováno 27 % organismů a generalisté tvoří 11 % (Dahlberg a Stokland 2007). Nejvíce specialistů u nás hostí duby *Quercus spp.* (Krása 2014; Stokland et al. 2012). S jedním druhem je nejvíce asociováno 1200 druhů, a to se smrkem ztepilým *Picea abies* (Dahlberg a Stokland 2007).

Ve dřevě je obecně velmi malý obsah dusíku, který brouci potřebují pro syntézu bílkovin (Ulyshen 2018). Výzkumem bylo dokázáno, že larvy saproxylických brouků

jsou schopné fixovat vzdušný dusík pomocí endosymbiotických prokaryotických bakterií a tím se podílejí i na obohacování lesního ekosystému dusíkem (Kuranouchi et al. 2006; Ulyshen 2018). Jedná se o velmi náročný proces, a proto se vyskytuje hlavně u brouků konzumující málo rozložené dřevo, které je na dusík nejchudší (Ulyshen 2018).

Saproxylické druhy mohou při analýze funkční diverzity poskytnout informace o důsledcích obhospodařování krajiny a jejího stavu, někdy se jako náhrada používá fylogenetická diverzita (Gossner et al. 2013). Při srovnávání indikátorů lesní biodiverzity byla zjištěna pozitivní korelace objemu mrtvého dřeva a druhová bohatost saproxylických brouků, stejně pozitivně saproxylictí brouci reagovali na diverzita mrtvého dřeva (Gao, Nielsen, a Hedblom 2015). Struktura lesa přináší informace o managementových zásazích a historii přírodních disturbancí (Gao et al. 2015).

2. Cíle práce

- 1) Shrnutí znalostí o přirozené dynamice lesa, saproxylických broucích a jejich funkci a faktorech, které je ovlivňují.
- 2) Experimentální část má za cíl prozkoumat vztah mezi saproxylickými brouky a strukturou a věkem primárních smíšených pralesů.

3. Metodika

3.1 Studované lokality

Studované plochy se nacházely v regionu Západních Karpat na středním Slovensku ve čtyřech pohořích: Velká Fatra, Malá Fatra, Klenovský Vepor a Poľana. Bylo vybráno osm lokalit starých smíšených horských lesů s dominancí buku lesního. Na Velké Fatře se nacházely čtyři lokality: KOR (Kornietová), KUN (Kundračka), PAD (Padva), SKA (Skalná Apa). Na Malé Fatře dvě lokality: SRA (Šrámková), SUT (Šutovská dolina). Kolem vrcholu Klenovský Vepor jedna lokalita VEP. V pohoří Poľana jedna lokalita POL. Na většině z osmi lokalit bylo založeno 7 výzkumných ploch, jen na lokalitách SKA 8 ploch a POL 10 ploch. Celkem bylo tedy vybráno 60 ploch. Plochy byly náhodně vybrány v polygonech označující vyskytující se pralesy. Nadmořská výška vybraných lokalit se pohybovala v rozmezí 769 až 1285 m n.m.

Svah vybraných ploch měl sklon od 1 ° do 44 ° a orientace ke světovým stranám byla velmi diverzifikovaná a nabývala hodnot od 0 do 350 °. Plochy patří do kontinentálního horského klimatu.

3.2 Charakteristika chráněných území

3.2.1 Poľana

Pohoří Poľana je nejvyšší pohoří sopečného původu v Západních Karpatech a zformovalo se na základě vylité lávy ze stratovulkánu. Současně působící eroze a denudační procesy vytvořily kráter, který se považuje za nejzachovalejší v Evropě. Území je geologicky a geomorfologicky unikátní, a právě proto byla vyhlášena chráněná krajinná oblast a biosférická rezervace a mnoho dalších maloplošně chráněných území, pro zachovalé formace vrstevnaté sopky a rozsáhlé vodní sítě potoků. V oblasti se vyskytují rozmanité typy lesních biotopů v různých nadmořských výškách. Pestrost stanovišť vede k přítomnosti od teplomilných po horské druhy jak fauny, tak flóry. Postupné osidlování vedlo k vyššímu využívání ekosystémových funkcí lesa a tudíž k jeho fragmentaci. Avšak nejzachovalejší části pralesa se na některých lokalitách stále nachází.

Mezi bezobratlými jsou zastoupeny karpatské endemity, relikty, vzácné a ohrožené druhy jako tesařík alpský (*Rosalia alpina*) a reliktní a kriticky ohrožený druh tesařík karpatský (*Pseudogaurotina excellens*). Zachovalá pralesovitá společenstva obývají střevlík hrbolatý (*Carabus variolosus*), střevlík zlatý (*Carabus auronitens*), kravec (*Eurythyrea austriaca*), lesáci (*Cucujus cinnaberinus* a *Cucujus haematodes*) a další vzácnější druhy jako jsou *Benibotarus taygetanus*, *Calitys scabra*, *Danosoma fasciata*, *Ditylus laevis*, *Eicolycetus brunneus*, *Lacon lepidopterus*, *Melanophila knoteki*, *Peltis grossum*, *Rhysodes sulcatus* a *Zilora sericea*. V nelesních oblastech se vyskytují vzácní rovnokřídlí např. kobylka Frivadského (*Pholidoptera frivaldskyi*) a koník pestrý (*Arcyptera fusca*), dále sedlovka bronzová (*Ephippiger ephippiger*), koník růžovokřídlý (*Calliptamus italicus*) nebo modlivka zelená (*Mantis religiosa*).

3.2.2 Veporské vrchy

Veporské vrchy jsou součástí Slovenského Rudohoří, pod které spadá i CHKO Poľana a NP Muránska planina. I když část Veporských vrchov zasahuje do CHKO Poľana, jeho geologie a geomorfologie se na většině území liší a to tím, že kromě

hornin vulkanického původu se nachází horniny přeměněné s výskytem vápence a dolomitu. Nejvýraznějším vrcholem je Klenovský Vepor, který je vulkanického původu s rozeklaným reliéfem. Klenovský Vepor byl vyhlášený národní přírodní rezervací a to proto, že zhruba polovina původních lesů v oblasti má pralesní charakter.

3.2.3 Velká Fatra

Národní park Velká Fatra je nejmladším národním parkem na Slovensku. Před vyhlášením NP se v oblasti chránily horské a vysokohorské dochované karpatské lesy a hřebenové pastviny. Geologické podloží je tvořeno přeměněnými horninami tj. např. žulou, břidlicemi, vápencem a dolomitem. Členitý terén a rozptýl nadmořské výšky daly vznik rozmanitému lesnímu společenstvu, které pokrývá svou rozlohou většinu území. Předmětem ochrany jsou ekosystémy s mimořádnou biologickou rozmanitostí fauny i flóry listnatých, smíšených a jehličnatých lesů, skalních biotopů a mokřadů.

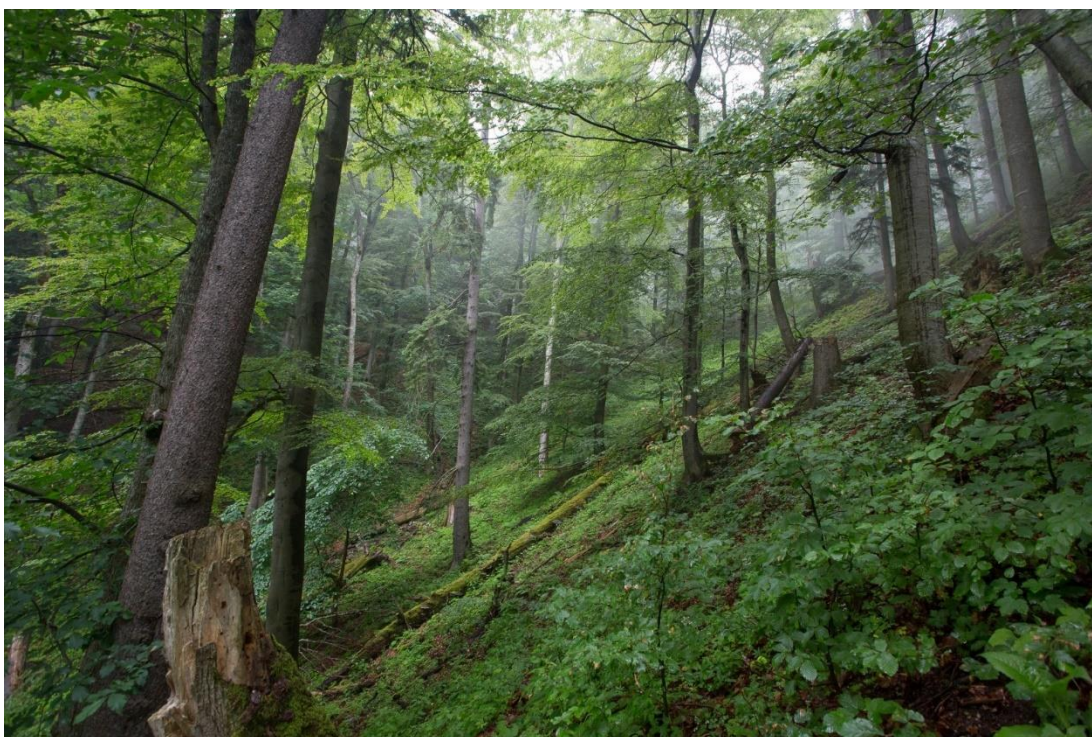
Mezi chráněné druhy bezobratlých patří zejména tesařík alpský (*Rosalia alpina*), tesařík karpatský (*Pseudogauratina excellens*), střevlík hrboletý (*Carabus variolosus*), kovařík fialový (*Limoniscus violaceus*), lesák rumělkový (*Cucujus cinnaberinus*), rýhovec pralesní (*Rhysodes sulcatus*) a velmi vzácně roháč obecný (*Lucanus cervus*). Z vážek stojí za zmínku šidélko ozdobné (*Coenagrion ornatum*).

V NP Velká Fatra se nacházejí významná maloplošná území. Ve čtyřech NPR jsou umístěny výzkumné plochy, na kterých probíhá sběr dat, která jsou předmětem této diplomové práce.

Jedná se o NPR Kornietová, kde se prales nachází v dolině, která má vrstvenou strukturu. Rezervace je chráněná zejména pro své přirozené lesní porosty pralesovitého charakteru na vápencovém a žulovém podloží. V údolní části dosahují stromy velkých rozměrů. Na toto vegetační společenstvo jsou vázány typické druhy karpatské fauny.

NPR Kundračka, kde předmětem ochrany jsou lesní přirozená společenstva, konkrétně bukové pralesy na vápencích a dolomitech v členitém reliéfu

Ľubochnianskej doliny. V nižších oblastiach doliny sa v minulosti hodne ťžilo. V súčasnosti na týchto miestach probíha samovolná obnova pôvodní drevinnej skladby.



Obrázek 5: Výzkumná plocha Kundračka (zdroj: remoteforests.org)

NPR Padva byla v minulosti ovlivněna pastvou dobytka a těžbou dřeva, je chráněna pro zachovalá společenstva. Díky členitému terénu s mnoha skalními útvary má dolina Padava divoký krajinný ráz. Pralesovité porosty se skupinami vápenců a krasovými jevy se tudíž dochovaly jen v málo přístupných a extrémních místech ve vyšší nadmořské výšce. Skalní lokality osídlil reliktní tis červený (*Taxus baccata*) a odlehlost a zachovalost území vytváří příznivé podmínky pro vzácné a stres netolerující významné druhy fauny.

Předmětem ochrany NPR Skalná Apa je komplex zachovalých společenstev lesů montánního vegetačního stupně a kosodřeviny subalpínského vegetačního stupně. Pralesy tvoří ostrovy uvnitř hospodářských lesů.

3.2.4 Malá Fatra

Pohoří Malá Fatra je součástí Západních Karpat a je nejzápadnějším jádrovým pohořím karpatské soustavy. Vyznačuje se velkou pestrostí reliéfu, 1400 metrovým rozpětím nadmořské výšky na relativně malé ploše a tudíž i vysokou diverzitou fauny a flóry. Oblast je unikátní tím, že je v údolí rozdělena řekou Váh na dvě značně odlišné části.

Na území Malé Fatry se vyskytují z bezobratlých např., střevlík kožitý (*Carabus coriaceus*), střevlík měděný (*Carabus cancellatus*), střevlík zlatolesklý (*Carabus auronitens*), střevlíček (*Pterostichus niger*), svižník polní (*Cicindela campestris*), nosorožík kapucínek (*Oryctes nasicornis*), roháček bukový (*Sinodendron cylindricum*), tesařík alpský (*Rosalia alpina*), tesařík zimolezový (*Pseudogaurotina excellens*), lesák rumělkový (*Cucujus cinnaberinus*), tesařík skvrnitý (*Rutpela maculata*), tesařík obecný (*Corymbia rubra*), tesařík piluna (*Prionus coriarius*), tesařík obrovský (*Cerambyx cerdo*), roháč obecný (*Lucanus cervus*).

V rámci ochrany NP Malá Fatra je vyčleněno několik maloplošných chráněných území. Na dvou z těchto ploch s výskytem pralesovitých porostů probíhal sběr dat pro tuto diplomovou práci.

NPR Šrámková je chráněna pro výskyt původních smíšených pralesů jedlovo-bukového a smrkovo-bukovo-jedlového vegetačního stupně. Reliéf lokality je velmi členitý a je převážně tvořen strmými svahy. Pralesy v NPR Šrámková jsou velmi zachovalé. V celém chráněném území se nachází velké množství stojícího i ležícího mrtvého dřeva ve všech stupních rozkladu. V místech, kde se vyskytoval převážně smrk došlo k přemnožení podkorního hmyzu, a tudíž k rychlejšímu rozkladu dřeva. Tato lokalita vyniká i výbornou dynamikou přirozené obnovy lesa, a díky simultánně působícím přírodním disturbancím je vhodná k jejich výzkumu.

NPR Šútovská dolina je biologicky a krajinářsky cenná pro zachovalé komplexy lesa v Šútovskej dolině. Lesy jsou typicky karpatského horského a vysokohorského charakteru. Reliéf lokality je členitý, se strmými balvanitými svahy a kamennými moři. Na většině lokalit se nachází smrkovo-bukovo-jedlové přirozené pralesní porosty.

Tři ze zkoumaných osmi lokalit v mé práci (Kornietová, Šramková a Šutovská) byly podrobeny analýze vývrtů na zjištění historických disturbancí a z chronologických dat bylo zjištěno, že za posledních 250 let se korunový zápoj zmenšil minimálně o 10 % 144x a největší disturbance se objevily na lokalitách mezi lety 1830 – 1850, 1860 – 1880, 1920 – 1940 a 1970 -1990 (Frankovič et al. 2021).

3.3 Inventarizace lesních ploch

Zkoumané plochy byly záměrně vybrány na výzkumných plochách Katedry ekologie lesa, Fakulty lesnické a dřevařské, České zemědělské univerzity. Data pro tuto diplomovou práci byla použita z již existující databáze REMOTE (REsearch on MOuntain TEMperate Primary Forests, remoteforests.org). Tyto plochy byly náhodně vygenerovány, respektive vygenerován byl jeden bod a od tohoto bodu byly založeny dva středy na každou stranu vzdálené od sebe 80 m. Inventarizace byla provedena v roce 2018 na lokalitě Kundračka (KUN) a na zbylých lokalitách v roce 2019. Ke každé lokalitě byla zaznamenána nadmořská výška, sklon svahu a orientaci ke světovým stranám. Systém inventarizace spočívá ve třech soustředných kruzích – vnitřní kruh (s poloměrem 7,98 m a obsahem plochy 200 m²), střední kruh s poloměrem 17,84 m a plochou 1000 m²) a vnější kruh (s poloměrem 21,85 a plochou 1500 m²). Na vnějším kruhu byly změřeny všechny živé i mrtvé stromy s průměrem ≥ 6 cm ve výčetní výšce (Diameter at Breast Height = DBH), pařezy s minimálním průměrem 20 cm ve výšce 30 cm nad zemí, čerstvě vyvrácené stromy s DBH ≥ 20 cm. Stromy byly zaznamenány pomocí software FildMap (IFER - Monitoring and Mapping Solutions, s.r.o., Jílové u Prahy, Česká republika, www.fieldmap.cz). Výška byla měřena na 15 stromech, 5 s největší DBH a dalších 10 z různých druhů, podle procentuálního zastoupení jednotlivých druhů. Všechny stromy byly určeny do druhu a ke stromům byly přiřazeny tyto vlastnosti: DBH, přítomnost mikrobiotopů, druh, stupeň rozkladu. Pokud se objevila na ploše porostní mezera (světlina) i DBH se měřila i na stromech s DBH od 4 do 10 cm, byl proveden vývrt do těchto stromech a byla doplněna informace o velikosti porostní mezery.

3.3.1 Vývrty

Vývrty byly provedeny na všech živých stromech s DBH ≥ 6 cm ve vnitřní soustředné kružnici. Ve střední kružnici byl vývrt proveden na stromech s DBH ≥ 20

cm, pokud bylo více jak 4 stromy s DBH v rozmezí od 10 do 20 cm, byl vývrt proveden na každém 4. stromě (25 % stromů této dimenze bylo vzorkováno). Ve vnější soustředné kružnici byly vzorkovány jen živé stromy od $DBH \geq 60$ cm. Pokud byla výzkumná plocha ve svahu, byl vývrt proveden kolmě ke svahu. Vývrty byly podrobeny letokruhové analýze, pomocí přístroje LinTab s rozlišením 0,01 mm a software TSAP-Win (Rinntech-Metriwerk GmbH & Co. KG, Heidelberg, Německo, www.rinntech.de). Pokud při vývrtu nebylo dosaženo přesného středu stromu, byl dopočítán pomocí metody Duncan (Duncan 1989). Výsledky letokruhové analýzy bylo zkontrolovány pomocí programů COFECHA (Holmes 1983) a CDendro 7.1 (Cybis Elektronik & Data AB, Saltsjöbaden, Švédsko, <https://www.cybis.se/>).



Obrázek 6: Vývrt byl proveden přírůstovým nebozezem a uložen do transportní schránky. (zdroj: remoteforests.org)

3.3.2 Mrtvé dřevo

Mrtvé dřevo bylo sbíráno na linii dlouhé 20 metrů a těchto linií bylo celkem pět. Každá linie měla odlišný azimut: 0° , 72° , 144° , 216° a 288° . Sbírána byla všechna dřeva o průměru ≥ 6 cm o jakékoliv délce. Dále jsou změřené kusy mrtvého dřeva rozřazovány do kategorií (o průměru ≥ 6 cm nebo o průměru ≥ 10) a zaznamenán je

jejich celkový objem v $\text{m}^3 \cdot \text{ha}^{-1}$. S objemem je určeno i stádium rozkladu ležícího mrtvého dřeva. Stádia rozkladu dřeva jsou kategorizována do 5 stupňů:

- 1- Nedávno odumřelé dřevo, které je tvrdé (hrot proniká jen několik mm do dřeva), kompletně pokryté kůrou, lýko je čerstvé alespoň na pár místech
- 2- Dřevo většinou tvrdé (hrot pronikne do dřeva 1-2 cm), většina dřeva je pokrytá kůrou, čerstvé lýko není přítomné
- 3- Místně hodně rozložené, velké kusy kůry chybí (hrot pronikne do dřeva 3-5 cm)
- 4- Většina dřeva je měkká, vnější vrstvy mohou již chybět, ale středová část zůstává tvrdá (hrot pronikne 15-20 cm, podle dimenze dřeva)
- 5- Dřevo je velmi měkké, při zvednutí se rozpadá, kmen obvykle pokrytý již přízemní vegetací

3.3.3 Korunový zápoj

Korunový zápoj byl zjištěn pomocí hemisférických fotografií pořízený s objektivem typu rybí čočka. Bylo vyfoceno celkem šest fotografií, jedna ve středu a zbývajících pět vzdálených 12,1 m od středu ve stejném směru, jako transekty pro sbírání mrtvého dřeva. Fotografie byly pořízeny 1,3 m nad zemí a na každém bodu byly vyfoceny tři fotografie, každá s jinou expozicí pomocí funkce bracketing. Ideální je zatažená obloha bez přímého slunečního svitu. Data z hemisférických fotografií jsou analyzována pomocí programu WinSCANOPY (Regent Instruments Inc, Kanada, <https://regent.qc.ca/>).

3.4 Odchyt saproxylických brouků

Saproxyličtí brouci byli chytáni do narážecí a jímací pasti od května do září v roce 2020. Past byla tvořena dvěma zkříženými plexiskly o rozměrech 25x50 cm, která byla zavěšena na dvou železných tyčích ve výšce 1 m nad povrchem. Byla shora krytá a zespodu měla trychtýř, který byl zakončen sběrnou nádobou. Sběrná nádoba byla naplněna mírně slaným roztokem (NaCl) s přísadkou detergentu, který snižuje povrchové napětí, aby zachycený organismus nemohl uniknout. Každý měsíc byla sběrná nádoba vyměněna za čerstvou a sesbírané vzorky byly následně konzervovány formaldehydem. Na každé ploše byl uprostřed použit jeden lapač. Nebyl použit žádný atraktant, aby se zamezilo k odchytu druhů z širšího okolí a tím

by mohla být nadhodnocena i početnost druhů na lokalitě. Sesbírání jedinci byli určeni do druhu.

3.5 Analýza dat

Data byla předpřipravena v MS Excel (Microsoft), zde byla data očištěna o nepotřebná data. Nálezy jednotlivých druhů byly sumarizovány vytvořením kontingenční tabulky. Nově uspořádaná data byla připravena vhodně pro práci v balíčku vegan, aby odpovídala nárokům balíčku vegan v programu R – lokality v řádcích a jednotlivé druhy ve sloupcích, uvedená hodnota v tabulce znázorňovala počet jedinců konkrétního jedince na lokalitě. Vytvořená tabulka byla nahrána do programu RStudio 2022.07.2+576 (posit.co), které pracovalo na základě R programu 4.2.1. (www.r-project.org).

Byl spočítán počet druhů na lokalitu pomocí funkce specnum v balíčku vegan (Oksanen et al. 2022). Hodnoty pro jednotlivé plochy byly filtrovány pro lokality a byly zobrazeny.

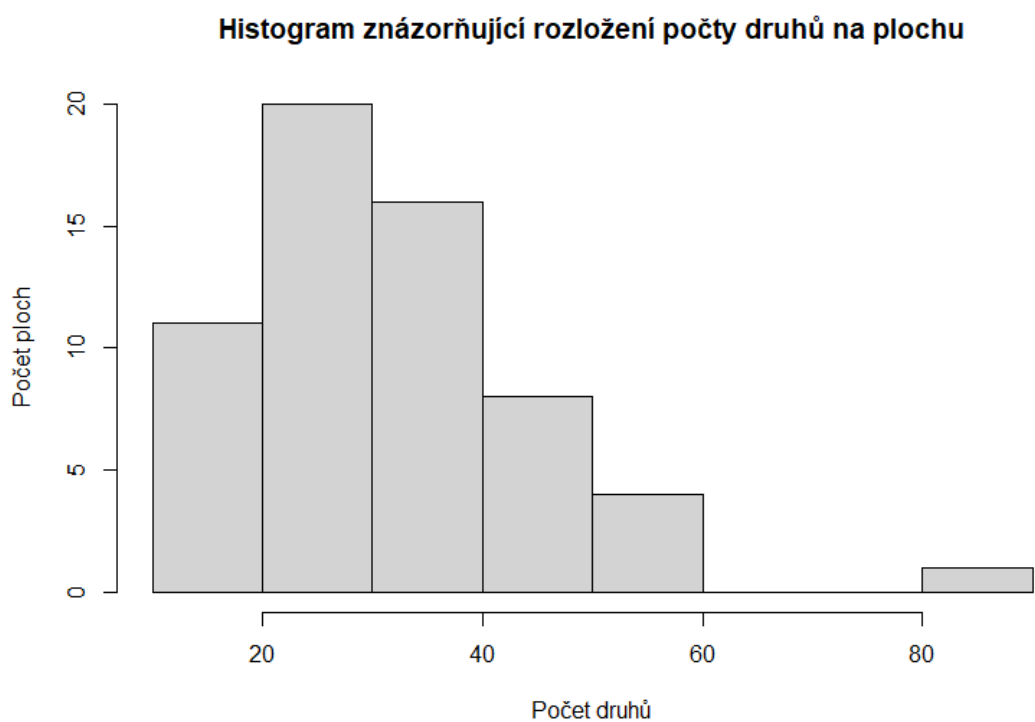
Dále byly vytvářeny modely. Nejdříve byla otestována proměnná počtu druhů pomocí testu shapiro.test, kde byla zamítnuta nulová hypotéza, že se jedná o normální rozdělení. Proto byl navržen zobecněný lineární model. Nejdříve byly otestovány všechny charakteristiky ploch, jestli nejsou na sobě závislé. Hraniční hodnota korelačního koeficientu byla stanovena na $\pm 0,65$. Korelace byla nalezena mezi proměnnou „celkový objem mrtvého dřeva“ (volume_deadwood_total) a „objem ležícího mrtvého dřeva“ (volume_dead_tree_lying) (0,99), „průměrem ve výčetní výšce pěti největších mrtvých stromů“ (dbh_5_largest_dead), „počtem všech stromů s průměrem ve výčetní výšce ≥ 6 cm“ (n_trees_all_60), počtem živých stromů s průměrem ve výčetní výšce ≥ 6 cm“ (n_trees_live_60) (u všech korelační koeficient 0,69), počet živých stromů s průměrem ve výčetní výšce od 30 cm“ (n_trees_live_300) (-0,68), „bazální plocha mrtvých stromů s průměrem ve výčetní výšce ≥ 6 cm“ (ba_dead_60) (0,66). „Maximální věk“ (age_max) je korelován s „pěti nejstaršími stromy“ (age_5oldest) (0,8) a podobně „maximální průměr ve výčetní výšce“ (dbh_max_live) s „průměrem pěti největších průměrů živých stromů“ (dbh_5largest_live) (0,74).

Byla provedena explorační analýza dat, byly vytvořeny boxploty a jednotlivé histogramy zobrazené níže. Cílem bylo vytvořit model, který bude zjišťovat vliv struktury a věku lesa na početnost saproxylických brouků. Zjišťovaly se jednotlivé charakteristiky proměnných. Byl vytvořen zobecněný lineární model s Poissonovým rozdělením a se všemi nezávislými vysvětlujícími proměnnými, u kterého byla zjištěna overdisperte, dále byl vytvořen značně zjednodušený model s vybranými proměnnými, které vyšly signifikantně i v prvním velkém modelu, ale overdisperní parametr byl stále vysoký. Následně byl vytvořen zobecněný lineární model s negativně binomickým rozdělením. Tento model byl postupně rozšiřován o jednotlivé proměnné a sledovalo se AIC kritérium, pokud vzrostlo, nově přidaná vysvětlující proměnná byla použita. Výsledný model, který vykazoval jedno z nejnižších AIC (Akaikeho informační kritérium) a zároveň splňoval předpoklady v normálním rozdělení chyb, homogenitě chyb a jejich nezávislosti a Cookovy vzdálenosti vykazovaly jen malé rozdíly při vynechání jednotlivých měření. V Cookových vzdálenostech se nejvíce odlišovaly lokality POL_004-1, následně VEP_003-2 (tato plocha měla nejvíce druhů) a KUN_004. Disperzní parametr výsledného modelu byl 1,07. Výsledný model testoval vliv počtu druhů na lokalitě s proměnnými: průměr pěti nejstarších stromů na lokalitě, počet živých stromů s průměrem ve výčetní výšce ≥ 6 cm a objem mrtvých stojících stromů s průměrem ve výčetní výšce ≥ 6 cm.

Byl vytvořen také druhý smíšený model funkcí lmer z balíčku lme4 a lmerTest, kde byl přidán volný efekt v podobě lokality, kterých je 8. Vysvětlující proměnné ve smíšeném modelu byly věk pěti nejstarších stromů na ploše (age_5 oldest), celkový objem mrtvého dřeva (volume_deadwood_total) a počet stojících mrtvých stromů (volume_dead_standing_60).

4. Výsledky

Celkem bylo chyceno a určeno 3922 jedinců saproxylických brouků a ti byli určeni do 376 druhů. Pro porovnání jednotlivých společenstev bylo vybráno species richness, neboli počet druhů na celkem 60 lokalitách. Nejméně bylo odchyceno 14 druhů (20 jedinců) na lokalitě SRA_008_2, naopak nejvíce 83 druhů bylo chyceno na lokalitě VEP_003_2 (210 jedinců).

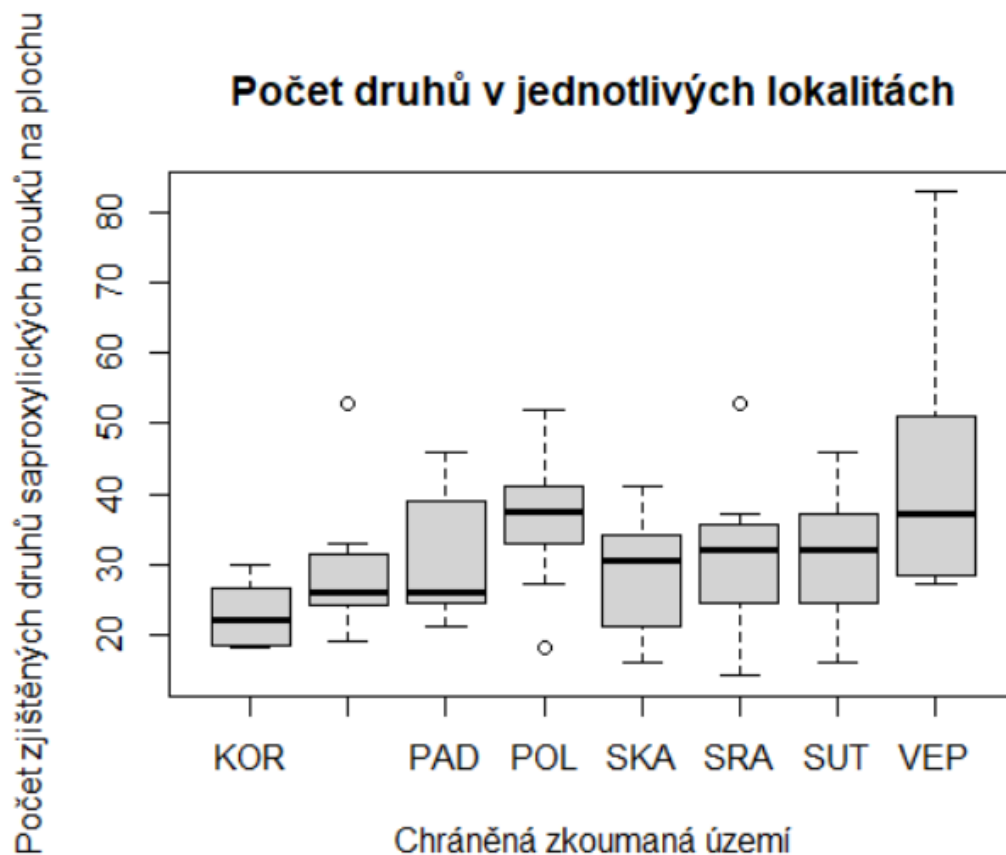


Obrázek 7: Rozložení počtu druhů na plochu, nejčastěji se na plochách objevovalo 20 – 40 druhů. Plocha VEP_003_2 s 83 druhy se vymyká ostatním plochám a to i charakteristikou plochy.

Plocha	Počet druhů	Plocha	Počet druhů	Plocha	Počet druhů
SRA_008-2	14	PAD_003	26	PAD_001	35
SKA_001	16	POL_008-2	27	SKA_003	36
SUT_000-1	16	VEP_001-2	27	POL_010-1	37
KOR_007-1	18	KOR_003-2	28	SRA_006-1	37
KOR_008-1	18	VEP_000-1	28	VEP_007	37
POL_006-2	18	SRA_009-1	29	POL_009-2	38
SKA_004	18	SUT_003-1	29	POL_001-1	39
KOR_004-2	19	VEP_002-2	29	POL_004-1	41
KUN_004	19	KOR_005-1	30	SKA_008	41
SRA_005-2	20	KUN_007	30	SUT_006-1	42
SUT_004-1	20	SKA_002	30	VEP_005-2	42
PAD_004	21	SKA_005	31	PAD_006	43
KOR_000-2	22	SKA_006	32	PAD_002	46
KUN_002	24	SRA_000-1	32	SUT_008	46
KUN_006	24	SUT_002-2	32	POL_007-1	50
PAD_005	24	SUT_007-2	32	POL_005-2	52
SKA_007	24	KUN_001	33	KUN_005	53
KOR_006-1	25	POL_002-2	33	SRA_004-1	53
PAD_007	25	POL_003-1	33	VEP_004-2	60
KUN_003	26	SRA_010-2	34	VEP_003-2	83

Obrázek 8: Tabulka s počtem druhů pro jednotlivá stanoviště

Lokality Klenovský Vepor a Pořana měly nejvíce druhů na zkoumaných plochách. Pro Klenovský Vepor byl průměrný počet druhů 43,7 druhů a Pořana měla 36,8 druhů, medián měla naopak vyšší o pět desetin Pořana s hodnotou 37,5 druhů. Ve smíšeném modelu byl zkoumán i vliv lokality, která také s průměrným věkem pěti nejstarších stromů měla vliv na počty druhů na plochách. Tento fakt by mohl vysvětlovat vysoký počet druhů na lokalitě VEP_004_2 a VEP_003_2, kdy se jednalo o bohatou lokalitu VEP. Nejvíce druhů bylo chyceno na lokalitě VEP (166 druhů) následované lokalitou POL (165 druhů), nejméně bylo na lokalitě KOR (92 druhů) a SKA (110 druhů).



Obrázek 9: Při srovnání počtu druhů na jednotlivých plochách v rámci lokalit, měly nejvyšší medián plochy v lokalitě Polana s hodnotou 37,5 druhů následovány lokalitou Klenovský Vepor s hodnotou mediánu 37 druhů na plochu. Maximální hodnotu zde má plocha VEP_003_2 s hodnotou 83 druhů.

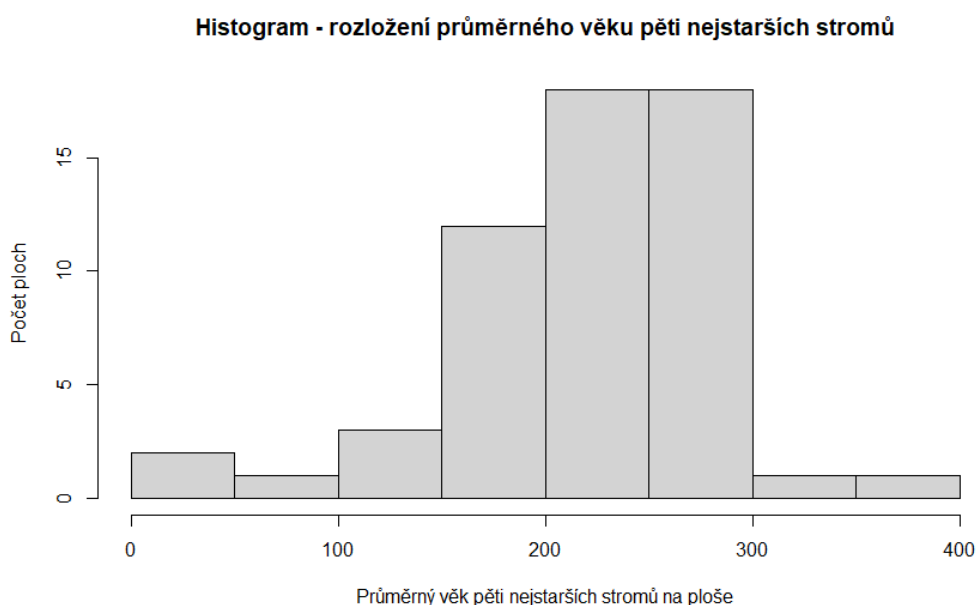
Zajímavostí je, že z celkových 376 druhů byla velká většina druhů chycena ve velmi malém počtu jedinců. 146 druhů bylo chyceno jen po jednom jedinci, 49 druhů ve dvou exemplářích. Celkem 39 % druhů bylo chyceno jen jednou na jedné lokalitě a do 30 jedinců bylo chyceno 346 druhů, tedy více jak 92 % druhů se vyskytovalo na méně než polovině lokalit.

Na základě literární rešerše byly vybrány některé charakteristiky z databáze REMOTE, které by mohly mít vliv na biodiverzitu saproxylických brouků. Jedná se především o průměrné stáří pěti nejstarších stromů, objem mrtvého dřeva a o průměrnou otevřenost korun.

Při rozřazení ploch podle průměrného stáří pěti nejstarších stromů na 4 skupiny (0 - 100, 100 – 200, 200 – 300 a 300 – 400 let) se vyskytovalo unikátně v první skupině

do 100 let 17 druhů (18 % druhů vyskytující se v této skupině): *Amara ovata*, *Bolitophagus reticulatus*, *Byturus ochraceus*, *Derodontus macularis*, *Hemicrepidius hirtus*, *Lamiogethes pedicularius*, *Leperisinus fraxini*, *Limodromus assimilis*, *Magdalis armigera*, *Phyllobius oblongus*, *Phyllotreta undulata*, *Platystomos albinus*, *Prokraerus tibialis*, *Ropalodontus perforatus*, *Tachys bistriatus*, *Taphrorychus villifrons*, *Temnocerus coeruleus*, jen ve druhé skupině 68 (30 %) druhů; jen ve třetí věkové skupině 88 (34 %) druhů a v poslední věkové skupině jen tři (7 %) druhy: *Atomaria ihsseni*, *Mordellochroa milleri*, *Neuraphes elongatulus*.

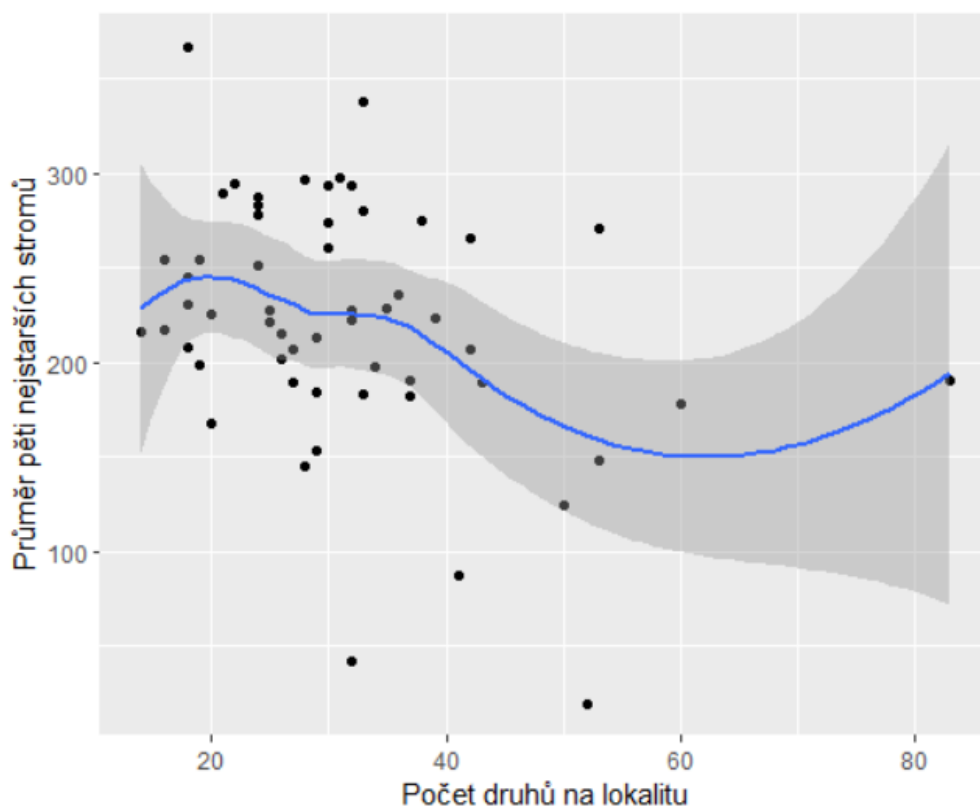
Pět nejstarších stromů se nacházelo na lokalitě KOR_007_1 s průměrným věkem 367 let a na této lokalitě je i nejstarší strom ze všech lokalit s věkem 438 let. Naopak nejnižší věk nejstarších pěti stromů byl na lokalitě POL_005_2 s průměrným věkem 20 let. Průměrný věk pěti nejstarších stromů měl medián 222,5 let a průměr 226 let.



Obrázek 10: Vzhledem k tomu, že výzkum probíhal v rezervacích s výskytem starých pralesů, bylo zde největší zastoupení právě starých vzrostlých stromů. Většina lokalit (92 %) měla 5 nejstarších stromů starších 144 let, tím se odlišovaly lokality výrazně od hospodářského lesa. Data chyběla pro lokality VEP_007-1, PAD_002, SKA_008 a SUT008_1.

Vytvořený model glm.nb potvrdil vliv průměrného věku pěti nejstarších stromů (p hodnota 0.000414) na počet druhů saproxylických brouků na ploše. Čím nižší byl

průměr pěti nejstarších stromů, tím více se na lokalitě objevilo saproxylických druhů brouků.



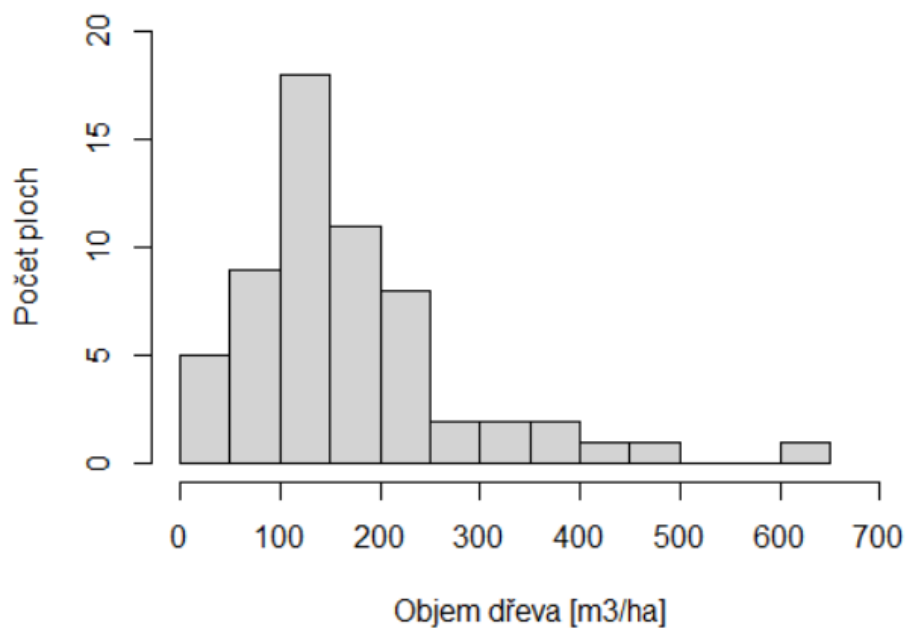
Obrázek 11: Statisticky významný je pro počet druhů saproxylických brouků na ploše průměrný věk pěti nejstarších stromů, vliv je záporný a tedy plochy s nejstaršími stromy hostí méně druhů.

Průměrná otevřenost korun byla vložena do několika modelů, avšak vzhledem k tomu, že zhoršovala vlastnosti modelu a nejevila se jako signifikantní v modelech ani v explorační analýze dat, nebyla do finálního modelu vybrána. Lokalita s nejmenším průměrem pěti nejstarších stromů (20 let) měla průměrnou otevřenost korun jen 2,49 %. Tato proměnná je dále rozebrána v diskusi této diplomové práce. Proměnná byla relativně uzavřená a hodnota se pohybovala na průměrných 4,4 % s mediánem 3,1 % a maximem 24,8 % na lokalitě SRA_000_1, kde byl i nízký průměr pěti nejstarších stromů (42 let).

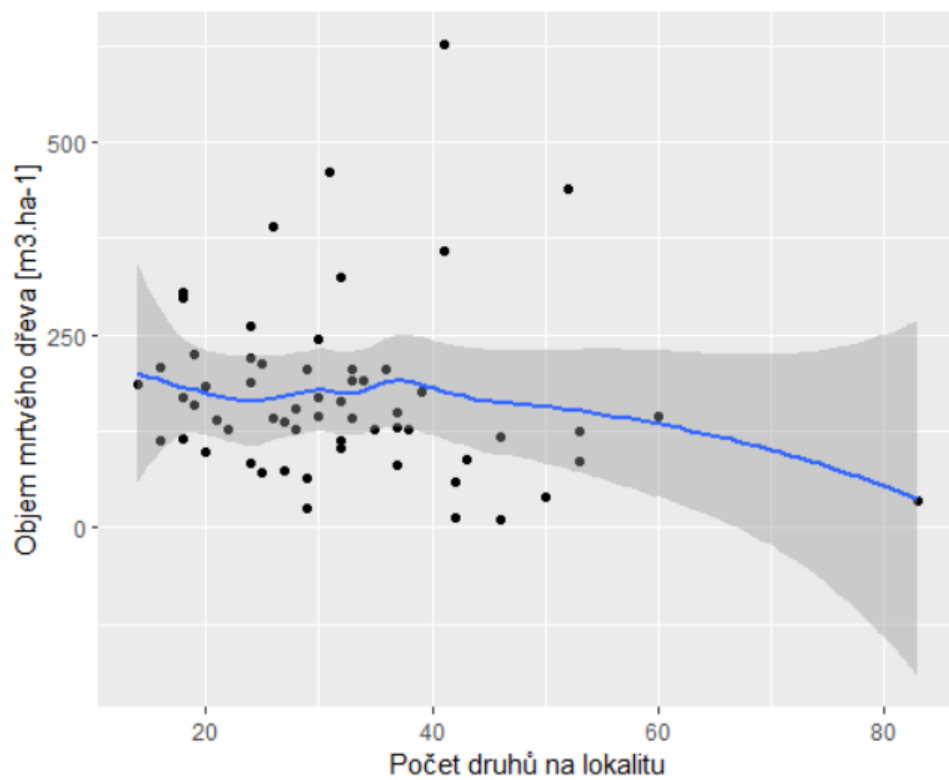
Objem mrtvého dřeva dosahoval v průměru $171 \text{ m}^3 \cdot \text{ha}^{-1}$, medián byl $145 \text{ m}^3 \cdot \text{ha}^{-1}$. Nejméně bylo celkového mrtvého dřeva ($11,12,25$ a $34 \text{ m}^3 \cdot \text{ha}^{-1}$) na lokalitách SUT_008_1, SUT_006_1, SRA_009_1 a překvapivě i na lokalitě VEP_003_2, kde

bylo i nejvíce nalezených druhů saproxylických brouků vůbec. Dle předběžných modelů neměl celkový objem mrtvého dřeva na počet druhů v pralesích vliv, a proto nebyl ve výsledném glm.nb modelu použit. Bylo upřednostněno použití objemu mrtvých stojících stromů, které dle literární rešerše mělo mít větší vliv.

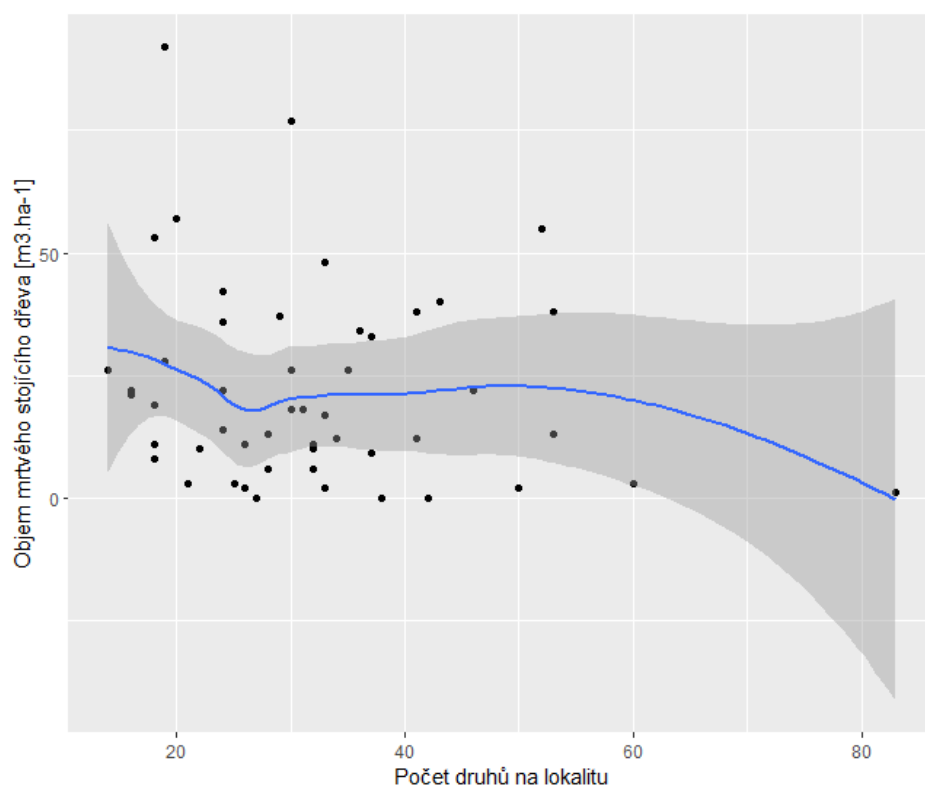
Histogram znázorňující rozložení objemu dřeva



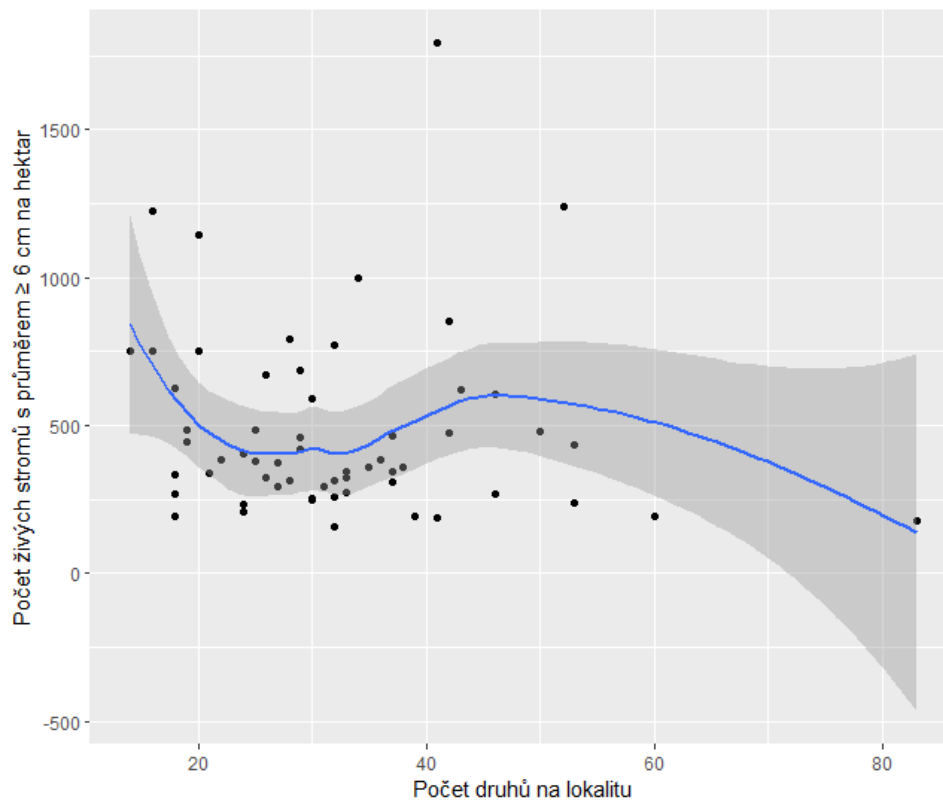
Obrázek 12: Na 75 % ploch bylo více jak 110 m3.ha-1 mrtvého dřeva. Tím se plochy výrazně liší od hospodářských lesů.



Obrázek 13: Trend vlivu objemu mrtvého dřeva na počet druhů není patrný.



Obrázek 14: Objem mrtvého stojícího dřeva podle výsledného glm.nb modelu neměl vliv na počet druhů na ploše.



Obrázek 15: V explorační analýze byl odhadnut vliv celkového počtu stromů s průměrem ≥ 6 cm ve výčetní výšce, ale výsledný model nezamítl nulovou hypotézu, že počet živých stromů nemá vliv na počet druhů na lokalitě.

Ve výsledném modelu byla použita proměnná počtu živých stromů s průměrem ≥ 6 cm na hektar, která dle grafu v explorační analýze mohla vykazovat signifikantní vliv, a tak dokonce vykazovala i v některých modelech, ale ve výsledném modelu společně s proměnnou průměru pěti nejstarších stromů nebyla signifikantní (p hodnota 0.096694). Neměla tedy významný vliv na počet druhů saproxylických brouků na lokalitě. Tato proměnná byla vybrána záměrně, protože umožnila popsat vliv určitého stadia vývoje lokality.

5. Diskuse

Všech 60 výzkumných ploch se nacházelo v pralesích, proto je nutné nahlížet na výsledky z tohoto pohledu. Při porovnání s hospodářským lesem na výzkumných plochách nebyl problém s výskytem mrtvého dřeva. Objem mrtvého dřeva byl na většině ploch dostačující, pro cennou přírodní rezervaci se uvádí hodnoty nad $60 - 70 \text{ m}^3 \cdot \text{ha}^{-1}$ (Gossner et al. 2013; Müller a Bütler 2010), což dosahovalo 88 % lokalit s maximem $628 \text{ m}^3 \cdot \text{ha}^{-1}$, mediánem $145 \text{ m}^3 \cdot \text{ha}^{-1}$ a průměrem $171 \text{ m}^3 \cdot \text{ha}^{-1}$. Vliv

objemu mrtvého dřeva nebyl signifikantní, podobně jako u studie na saproxylické houby (Krah et al. 2018; Majdanová et al. 2023). Důležitější se zdá být diverzita mrtvého dřeva než nějaký přímý cíl jeho obsahu v lese (Bouget et al. 2013). U saproxylických brouků stoupá vliv objemu mrtvého dřeva s klesající průměrnou teplotou stanoviště (Lachat et al. 2012). Pod minimální hodnotou $20 \text{ m}^3 \cdot \text{ha}^{-1}$ byly jen dvě výzkumné plochy s objemem mrtvého dřeva $11 \text{ m}^3 \cdot \text{ha}^{-1}$ resp. $12 \text{ m}^3 \cdot \text{ha}^{-1}$. Zároveň je zajímavé, že nejvíce druhů bylo nalezeno na ploše VEP_003_2, kde bylo „jen“ $34 \text{ m}^3 \cdot \text{ha}^{-1}$ mrtvého dřeva, což je méně, než je doporučeno pro nejcennější lokality. Je ale možné, že dostatek mrtvého dřeva se nacházel v těsné blízkosti výzkumné plochy a samotná lokalita Klenovský Vepor byla společně s lokalitou Pořana nejbohatší na počet druhů. Lze také předpokládat, že v přísně chráněných rezervacích byla i dostatečná biodiverzita mrtvého dřeva, a proto proměnné spojené s mrtvým dřevem neměly signifikantní vliv na výskyt druhů v našem případě.

Pro saproxylické brouky má mít zásadní význam mrtvé, osluněné, stojící dřevo (Dahlberg a Stokland 2007), ale v našem případě v pralesích tato proměnná nevykazovala signifikantní vliv.

Samotné oslunění má velký význam nejen při osvitu mrtvého dřeva, ale i v případě umístění lapače. Aktivita hmyzu se zvyšuje se zvyšující teplotou, proto pasti, které sbírají hmyz za letu, vykazují větší míru záchytu na prosvětlených místech a alternativou může být odchyt hmyzu na návnadu (Seibold et al. 2018). Pro odchyt vzácných druhů je zapotřebí opakovaný odchyt a vzácné druhy vázané na velké množství dřeva se většinou v pastích nevyskytují (Bouget et al. 2013). Avšak při odchytu různými způsoby v Bavorském národním parku se nejvíce vzácných druhů chytilo právě podobně použitou nárazovou pastí (Müller et al. 2010), proto předpokládám, že pro odchyt a sledování početnosti saproxylického hmyzu jsme zvolili správnou metodu, která se v chráněných územích používá, ale zachytává spíše více aktivní, běžné, početné a mobilní druhy (Lachat et al. 2012; Stokland et al. 2012). Při dalším používání těchto pastí bych navrhoval zaznamenat i míru oslunění samotné pasti uprostřed plochy, abychom mohli hodnotit i tento faktor. Oslunění mrtvého dřeva vykazovalo velký vliv i v jiných studiích (Seibold et al. 2016, 2018; Vodka et al. 2009), pro tuto charakteristiku plochy měla být využita průměrná otevřenost korun, která byla měřena pomocí rybiho oka, takzvaných hemisférických

fotografií. Bylo plánováno využít tuto proměnnou jako ukazatel dostupnosti světla. Bohužel bylo zjištěno, že výsledné fotografie, ze kterých se průměrná otevřenost korun počítala, byly velice ovlivněny zmlazením, které nejspíše v mnohých místech převyšovalo výšku fotoaparátu. Tento fakt byl patrný i přímo v datech, kdy průměr z pěti nejstarších stromů na plochu byl pouhých 20 let, ale průměrná otevřenost korun byla jen 2,49 %. Tedy tato data nemohla být v analýze využita, ač se jedná o důležitý faktor. Při diskusi s vedoucím práce bylo dohodnuto, že se budou digitalizovat informace o zápoji korun, které byly sbírány v terénu.

Naopak proměnnou, která nebyla nakonec v této závěrečné diplomové práci použita, ale může mít významný vliv, byl výskyt mikrobiotopů (Kozák et al. 2021; Krása 2014; Kraus et al. 2016; Vuidot et al. 2011), ale vzhledem ke složitosti interpretace této proměnné bylo po konzultaci s konzultantem této práce od tohoto záměru upuštěno. Výskyt jednotlivých mikrobiotopů je zaznamenán na bázi stromů a bylo by potřeba zvolit proměnnou pro vhodnou charakteristiku plochy jako celku, například Shannonův index biodiverzity (Begon et al. 1997; Kozák et al. 2021). Pro časovou náročnost nebyla tato proměnná do modelů zahrnuta, ale při dalším použití těchto dat by bylo vhodné ji použít. V dalších studiích se objevovalo například i měření průměrné teploty, kdy se více druhů objevovalo na teplejších stanovištích (Lachat et al. 2012). Podle literární rešerše mohl být důležitý i stupeň rozkladu (Krása 2014; Stokland et al. 2012), ale výsledný průměrný stupeň rozkladu na stanovišti vykazoval nízkou variabilitu, a proto nebyl ve výsledném modelu použit.

Jediná vysvětlující proměnná, která měla na počet druhů na stanovišti vliv, byla průměrná hodnota věku pěti nejstarších stromů. Věk pěti nejstarších stromů dává informaci o celkovém sukcesním stádiu lesa a kontinuitě lesního stanoviště. Průměrný věk pěti nejstarších stromů vyšel signifikantní také pro výskyt početnosti druhů saproxylických hub na červeném seznamu a pozitivně ovlivňoval jejich početnost (Majdanová et al. 2023). Podle našeho modelu byl vztah negativní, tedy při poklesu průměrného věku pěti nejstarších stromů na ploše se zvýšil počet druhů. Tomuto negativnímu vztahu odpovídá i zjištění negativního vztahu mezi saproxylickými houbami a saproxylickým hmyzem (Hilmers et al. 2018), které je znázorněno na obrázku č. 4. Křivka početnosti druhů saproxylických brouků

kulminuje právě po rozpadu lesa a při jeho přirozené obnově (Hilmers et al. 2018), tento trend se potvrdil i v této diplomové práci.

Při porovnání množství chycených jedinců s jinou studií, kde bylo chyceno na teplejších lokalitách v průměru 682 a 290 jedinců na studenějších lokalitách (Lachat et al. 2012), bylo na zkoumaných plochách v této diplomové práci chyceno výrazně méně jedinců, v průměru 65, jen s jednou pastí na lokalitu, kdy porovnávaná studie měla v průměru 4,72 pastí na lokalitu. Domnívám se, že by bylo vhodné v odchyту brouků pokračovat v delším časovém horizontu, než zvyšovat počet pastí na ploše. Delší časový horizont by umožňoval sledovat i vývoj na základě změn struktury lesa, ale hlavně by s postupujícími lety ukázalo, jestli se odchyt jednotlivých druhů stabilizoval (Begon et al. 1997), a tedy byly zaznamenány všechny převažující druhy na lokalitě. Zároveň s průměrným věkem pěti nejstarších stromů se měnilo i druhové složení. Při rozložení výskytu saproxylických druhů do věkových tříd po 100 letech, se unikátně v každé třídě vyskytovalo 47 % všech chycených druhů. Toto je jen první odhad a trend výskytu druhů v jednotlivých stadiích. Samozřejmě tento trend může být více sledován, až bude jisté, že sběr dat je stabilní.

Na druhou stranu bylo chyceno velké množství jedinců (3922), druhů (376) na 60 výzkumných plochách, a proto si myslím, že vzorek dat byl dostačující pro vysvětlení základních trendů. Je uvedeno, že pro získání reprezentativních dat ohledně počtu druhů je nutné odchytit minimálně 200 druhů nebo 2000 jedinců na zkoumanou oblast (Martikainen a Kouki 2003), v této práci se tohoto cíle dosáhlo, ale pokud bychom sběr dat rozdělili na jednotlivé lokality, některé by si zasloužily ze souboru dat možná vyřadit. Z toho důvodu by mohlo být zajímavé posoudit vliv struktury lesa jen na lokalitách VEP a POL, které se k hranici 200 druhů blížili nejvíce. Pro detailnější popis společenství saproxylických druhů by bylo vhodné sběr opakovat a popřípadě rozšířit o další metody (Stokland et al. 2012), aby se podchytilo větší spektrum druhů s jinými životními strategiemi. Možností by také bylo opakovat sběr dat jen na některých lokalitách, a poté počty druhů extrapolovat s přihlédnutím k úsilí, které bylo ke sběru dat vynaloženo.

Jsou zde i návrhy, že by se mohla místo přítomnosti samotných brouků počítat například přítomnost choroše, *Fomes fomentarius*, jako indikátoru vhodného

prostředí pro saproxylický hmyz (Müller, Bußler, a Kneib 2008). V rešeršní části byla věnována pozornost i parazitickým samotářským včelám, ale v současné době nevíme moc o jejich interakcích se saproxylickým hmyzem (Ulyshen 2018), protože odborná veřejnost se soustředí hlavně na samotářské včely volné krajiny, přestože přítomnost těchto vrcholových predátorů by mohla být výborným indikátorem cennosti stanoviště. Zároveň bychom se měli soustředit při monitoringu hlavně na vzácné druhy, které by stálo za to blíže identifikovat a roztřídit. Avšak samotné rozřazování je složité, sice existují seznamy pro stupeň ohrožení (Cálix et al. 2018), ale nedostatečná prozkoumanost všech druhů může vyřadit právě ty nejohroženější druhy, o kterých nemáme dostatek informací (Stokland et al. 2012). Proto je z mého pohledu potřeba přistupovat k tomuto rozřazení velmi obezřetně, v závěrečné práci se s tímto přístupem nepracovalo. Zároveň se uvádí, že pro posouzení lokalit z hlediska cennosti a vhodnosti pro ochranu území podle druhů na červených seznamech a dalších málo početných druhů je potřeba pracovat s odchycem čítajícím až 100 000 jedinců (Martikainen a Kouki 2003), bohužel takto velký odchyt je pak i velice náročný a složitý na determinaci.

Z celé rešeršní části jsem nabyl dojmu, že nejsou stále stanoveny jasné indikátory biodiverzity saproxylického hmyzu, což vede k obtížně definovatelným cílům na poli ochrany stanovišť, která nejsou poté politickými subjekty stanoveny. Ačkoliv chápu zdrženlivost ke stanovení cílů, protože nejdůležitější pro vývoj velkého množství saproxylických brouků i ostatních saproxylických organismů je heterogenita prostředí (Seibold et al. 2016), je z mého pohledu důležité stanovit cíl. Cíl, který bude udržitelný a zároveň ambiciózní, jako to je například v případě emisí, obsahu nebezpečných látek ve výrobcích, protože tyto limity úspěšně vedou k eliminaci problému. Cíl často musí být stanoven i na základě nedostatečných dat, protože žádná nevhodná činnost není tak riskantní jako nečinnost (Begon et al. 1997).

Pokud bychom měli jasně stanovený cíl, který by se dal implementovat do závazných nařízení, směrnic či jen dobrovolných programů jako jsou certifikace FSC, mohlo by to přinést z mého pohledu, výraznou změnu. Výsledky této diplomové práce ukazují, že přísná ochrana lesů a podpora jejich přirozené dynamiky patří k nejdůležitějším faktorům ochrany biodiverzity horských smíšených lesů mírného pásma. Vhodné se jeví ponechání části porostu samovolnému a dlouhodobému vývoji v bezzásahovém

režimu. Postupem času se vlivem ponechání mrtvého dřeva po odumření stromů bude jeho objem zvětšovat. Při nedostatečné kvalitě hospodářského lesa by bylo přínosem přistoupit k obnově přirozeného porostu, tzv. restoration (Begon et al. 1997), například pomocí veteranizace stromů (Reiterová et al. 2022). Velikost porostu zanechaného dlouhodobému samovolnému vývoji by měla být podrobena dalšímu zkoumání a zároveň je třeba sledovat i kvalitu okolního prostředí a navrhnout vhodné rozložení ploch k samovývoji (Primack, Kindlmann, a Jersáková 2011). Zároveň vidím možnosti v zapojení odborné obce k prosazování těchto cílů, například do dobrovolných certifikátů. Tyto cíle by dle mého názoru měly být reflektovány i v ochraně stromů mimo les, které jsou zvláště cenné (Krása 2014), ale málokdy jsou spojovány s důležitostmi pro saproxylické organismy. Mluvím z vlastní zkušenosti, kdy obec sama požadovala kácení starých olší, aby udělala veřejné prostranství „krásnější“.

6. Závěr

Byla zkoumána struktura smíšeného horského pralesa s dominancí buku lesního v Západních Karpatech ve středním Slovensku. Jednalo se o cenná chráněná území s vysokou kvalitou celého ekosystému. Většina lokalit měla nadprůměrné zásoby mrtvého dřeva. Výzkumné plochy, které byly po úhynu největších a nejstarších stromů, tedy průměrný věk pěti nejstarších stromů byl nízký, vykazovaly statisticky významný vyšší počet druhů saproxylických brouků. Saproxyličtí brouci silně reagují na přirozenou dynamiku pralesa a jejich početnosti kolísají v závislosti na stupni vývoje. Nejvíce druhů se vyskytuje při rozpadu lesa a v iniciační fázi obnovy s výrazným množstvím mrtvého dřeva, tedy ve stádiích, která se prakticky v hospodářských lesích nevyskytují.

7. Citace

Anon. 2020. *Global Forest Resources Assessment 2020*. FAO.

Begon, Michael, John, L. Harper, a Colin, R. Townsend. 1997. *Ekologie: jedinci, populace a společenstva*. 1. Olomouc: Vydavatelství Univerzity Palackého v Olomouci.

Beudert, Burkhard, Claus Bässler, Simon Thorn, Reed Noss, Boris Schröder, Helga Dieffenbach-Fries, Nicole Foullois, a Jörg Müller. 2015. „Bark Beetles Increase Biodiversity While Maintaining Drinking Water Quality". *Conservation Letters* 8(4):272–81. doi: 10.1111/conl.12153.

Bouget, C., L. Larrieu, B. Nusillard, a G. Parmain. 2013. „In search of the best local habitat drivers for saproxylic beetle diversity in temperate deciduous forests". *Biodiversity and Conservation* 22(9):2111–30. doi: 10.1007/s10531-013-0531-3.

Buse, J., T. Ranius, a T. Assmann. 2008. „An Endangered Longhorn Beetle Associated with Old Oaks and Its Possible Role as an Ecosystem Engineer". *Conservation Biology* 22(2):329–37. doi: 10.1111/j.1523-1739.2007.00880.x.

Bütler, R., P. Angelstam, P. Ekelund, a R. Schlaepfer. 2004. „Dead wood threshold values for the three-toed woodpecker presence in boreal and sub-Alpine forest". *Biological Conservation* 119(3):305–18. doi: 10.1016/j.biocon.2003.11.014.

Bütler, Rita, Thibault Lachat, Frank Krumm, Daniel Kraus, a Laurent Larrieu. 2020. *Field Guide to Tree-related Microhabitats: Descriptions and size limits for their inventory*. Swiss Federal Institute for Forest, Snow and Landscape Research WSL.

Cálix, M., K. N. A. Alexander, A. Nieto, B. Dodelin, F. Soldati, D. Telnov, X. Vazquez-Albalade, O. Aleksandrowicz, P. Audisio, P. Istrate, N. Jansson, A. Legakis, A. Liberto, C. Makris, O. Merkl, R. Mugerwa Pettersson, J. Schlaghamersky, M. A. Bologna, H. Brustel, J. ., Buse, V. Novák, a L. Purchart. 2018. *European Red List of Saproxylic Beetles*. Brussels: IUCN.

- Cardoza, Yasmin J., John C. Moser, Kier D. Klepzig, a Kenneth F. Raffa. 2008. „Multipartite symbioses among fungi, mites, nematodes, and the spruce beetle, *Dendroctonus rufipennis*". *Environmental Entomology* 37(4):956–63. doi: 10.1603/0046-225X(2008)37[956:MSAFMN]2.0.CO;2.
- Dahlberg, Anders, a Jogeir, N. Stokland. 2007. *Substrate Requirements of Wood-inhabiting Species: A Compilation and Analysis of 3600 Species*. Jönköping.
- Duncan, R. P. 1989. „An evaluation of errors in tree age estimates based on increment cores in kahikatea (*Dacrycarpus dacrydioides*)". *New Zealand Natural Sciences*.
- Foit, Jiří. 2010. „Distribution of early-arriving saproxylic beetles on standing dead Scots pine trees". *Agricultural and Forest Entomology* 12(2):133–41. doi: 10.1111/j.1461-9563.2009.00461.x.
- Food and Agriculture Organization of the United Nations. 2015. *Global forest resources assessment 2015 : how are the world's forests changing?*
- Franceschi, Vincent R., Paal Krokene, Erik Christiansen, a Trygve Krekling. 2005. „Anatomical and chemical defenses of conifer bark against bark beetles and other pests". *New Phytologist* 167(2):353–76. doi: 10.1111/j.1469-8137.2005.01436.x.
- Frank, Dorothea, Manfred Finckh, a Christian Wirth. 2009. *Old-Growth Forests*. Roč. 207. editoval C. Wirth, G. Gleixner, a M. Heimann. Berlin, Heidelberg: Springer Berlin Heidelberg.
- Frankovič, Michal, Pavel Janda, Martin Mikoláš, Vojtěch Čada, Daniel Kozák, Joseph L. Pettit, Thomas A. Nagel, Arne Buechling, Radim Matula, Volodymyr Trotsiuk, Rhiannon Gloor, Martin Dušátko, Ondrej Kameniar, Ondřej Vostarek, Jana Lábusová, Karol Ujházy, Michal Synek, Krešimir Begović, Matej Ferencík, a Miroslav Svoboda. 2021. „Natural dynamics of temperate mountain beech-dominated primary forests in Central Europe". *Forest Ecology and Management* 479. doi: 10.1016/j.foreco.2020.118522.

- Gao, Tian, Anders Busse Nielsen, a Marcus Hedblom. 2015. „Reviewing the strength of evidence of biodiversity indicators for forest ecosystems in Europe". *Ecological Indicators* 57:420–34. doi: 10.1016/j.ecolind.2015.05.028.
- Gossner, Martin M., Thibault Lachat, Jörg Brunet, Gunnar Isacson, Christophe Bouget, Hervé Brustel, Roland Brandl, Wolfgang W. Weisser, a Jörg Müller. 2013. „Current Near-to-Nature Forest Management Effects on Functional Trait Composition of Saproxyllic Beetles in Beech Forests". *Conservation Biology* 27(3):605–14. doi: 10.1111/cobi.12023.
- Güthler, Wolfram, Renate Market, Andreas Häusler, a Matthias Dolek. 2005. *Vertragsnaturschutz im Wald Bundesweite Bestandsaufnahme und Auswertung*. Bonn - Bad Godesberg: Bundesamt für Naturschutz.
- Hardersen, S., A. L. M. Macagno, S. Chiari, P. Audisio, P. Gasparini, G. lo Giudice, G. Nardi, a F. Mason. 2020. „Forest management, canopy cover and geographical distance affect saproxyllic beetle communities of small-diameter beech deadwood". *Forest Ecology and Management* 467:118152. doi: 10.1016/j.foreco.2020.118152.
- Hilmers, Torben, Nicolas Friess, Claus Bässler, Marco Heurich, Roland Brandl, Hans Pretzsch, Rupert Seidl, a Jörg Müller. 2018. „Biodiversity along temperate forest succession". *Journal of Applied Ecology* 55(6):2756–66. doi: 10.1111/1365-2664.13238.
- Holmes, Richard L. 1983. „Computer-Assisted Quality Control in Tree-Ring Dating and Measurement". *Tree-Ring Bulletin*.
- IUCN. 2021. *World heritage nomination – IUCN technical evaluation: Ancient and primeval beech forests of the carpathians and other regions of Europe (Bosnia and Herzegovina, Czechia, France, Italy, Montenegro, North Macedonia, Poland, Serbia, Slovakia, Switzerland) – id n° 1133quater*. Gland, Switzerland.
- Jankowiak, Robert. 2014. „Fungi associated with the beetles of *Ips typographus* on Norway spruce in southern Poland". *Acta Mycologica* 39(1):105–16. doi: 10.5586/am.2004.010.

- Kaplan, Jed O., Kristen M. Krumhardt, a Niklaus Zimmermann. 2009. „The prehistoric and preindustrial deforestation of Europe". *Quaternary Science Reviews* 28(27–28):3016–34. doi: 10.1016/j.quascirev.2009.09.028.
- Kirkendall, Lawrence R., Peter H. W. Biedermann, a Bjarte H. Jordal. 2015. „Evolution and Diversity of Bark and Ambrosia Beetles". S. 85–156 in *Bark Beetles*. Elsevier.
- Knorn, J., T. Kuemmerle, V. C. Radeloff, W. S. Keeton, V. Gancz, I. ., A. Biris, M. Svoboda, P. Griffiths, A. Hagatis, a P. Hostert. 2013. „Continued loss of temperate old-growth forests in the Romanian Carpathians despite an increasing protected area network". *Environmental Conservation* 40(2):182–93. doi: 10.1017/S0376892912000355.
- Kozák, Daniel, Marek Svitok, Michal Wiezik, Martin Mikoláš, Simon Thorn, Arne Buechling, Jeňyk Hofmeister, Radim Matula, Volodymyr Trotsiuk, Radek Bače, Krešimir Begovič, Vojtěch Čada, Martin Dušátko, Michal Frankovič, Jakub Horák, Pavel Janda, Ondrej Kameniar, Thomas A. Nagel, Joseph L. Pettit, Jessika M. Pettit, Michal Synek, Adela Wieziková, a Miroslav Svoboda. 2021. „Historical Disturbances Determine Current Taxonomic, Functional and Phylogenetic Diversity of Saproxyllic Beetle Communities in Temperate Primary Forests". *Ecosystems* 24(1):37–55. doi: 10.1007/s10021-020-00502-x.
- Krah, Franz-Sebastian, Sebastian Seibold, Roland Brandl, Petr Baldrian, Jörg Müller, a Claus Bässler. 2018. „Independent effects of host and environment on the diversity of wood-inhabiting fungi". *Journal of Ecology* 106(4):1428–42. doi: 10.1111/1365-2745.12939.
- Kráska, Antonín. 2014. *Ochrana saproxylického hmyzu a opatření na jeho podporu: metodika AOPK ČR*. Praha: Agentura ochrany přírody a krajiny České republiky.
- Kraus, D., R. Bütler, F. Krumm, T. Lachat, L. Larrieu, U. Mergner, Y. Paillet, T. Rydkvist, A. Schuck, a S. Winter. 2016. *Seznam stromových mikrobiotopů - terénní příručka*. Evropský Lesnický Institut.

- Kuranouchi, T., T. Nakamura, S. Shimamura, H. Kojima, K. Goka, K. Okabe, a A. Mochizuki. 2006. „Nitrogen fixation in the stag beetle, *Dorcus (Macrodorcus) rectus* (Motschulsky) (Col., Lucanidae)". *Journal of Applied Entomology* 130(9–10):471–72. doi: 10.1111/j.1439-0418.2006.01080.x.
- Lachat, Thibault, Beat Wermelinger, Martin M. Gossner, Heinz Bussler, Gunnar Isacsson, a Jörg Müller. 2012. „Saproxylic beetles as indicator species for dead-wood amount and temperature in European beech forests". *Ecological Indicators* 23:323–31. doi: 10.1016/j.ecolind.2012.04.013.
- Larrieu, Laurent, Yoan Paillet, Susanne Winter, Rita Bütler, Daniel Kraus, Frank Krumm, Thibault Lachat, Alexa K. Michel, Baptiste Regnery, a Kris Vandekerkhove. 2018. „Tree related microhabitats in temperate and Mediterranean European forests: A hierarchical typology for inventory standardization". *Ecological Indicators* 84:194–207. doi: 10.1016/j.ecolind.2017.08.051.
- Macek, Jan, Jakub Straka, Petr Bogusch, Libor Dvořák, Pavel Bezděčka, a Pavel Tyrner. 2010. *Blanokřídli České republiky I., Žahadloví*. Praha: Academia.
- Maeto, Kaoru, Shigeho Sato, a Hiroaki Miyata. 2002. „Species diversity of longicorn beetles in humid warmtemperate forests: the impact of forest management practices on old-growth forest species in southwestern Japan". *Biodiversity and Conservation* 11(11):1919–37. doi: 10.1023/A:1020849012649.
- Majdanová, Linda, Jeňýk Hofmeister, Václav Pouska, Martin Mikoláš, Lucie Zíbarová, Lucie Vítková, Miroslav Svoboda, a Vojtěch Čada. 2023. „Old-growth forests with long continuity are essential for preserving rare wood-inhabiting fungi". *nepublikováno, v recentním řízení*.
- Martikainen, Petri, a Jari Kouki. 2003. „ Sampling the rarest: threatened beetles in boreal forest biodiversity inventories. ". *Biodiversity and Conservation* 12(9):1815–31. doi: 10.1023/A:1024132829581.
- Martin-Benito, Dario, Juan Alberto Molina-Valero, César Pérez-Cruzado, Christof Bigler, a Harald Bugmann. 2022. „Development and long-term dynamics of

old-growth beech-fir forests in the Pyrenees: Evidence from dendroecology and dynamic vegetation modelling". *Forest Ecology and Management* 524:120541. doi: 10.1016/j.foreco.2022.120541.

Müller, Jörg, Heinz Bußler, Martin Goßner, Thomas Rettelbach, a Peter Duelli. 2008. „The European spruce bark beetle *Ips typographus* in a national park: from pest to keystone species". *Biodiversity and Conservation* 17(12):2979–3001. doi: 10.1007/s10531-008-9409-1.

Müller, Jörg, Heinz Bußler, a Thomas Kneib. 2008. „Saproxylic beetle assemblages related to silvicultural management intensity and stand structures in a beech forest in Southern Germany". *Journal of Insect Conservation* 12(2):107–24. doi: 10.1007/s10841-006-9065-2.

Müller, Jörg, a Rita Büttler. 2010. „A review of habitat thresholds for dead wood: a baseline for management recommendations in European forests". *European Journal of Forest Research* 129(6):981–92. doi: 10.1007/s10342-010-0400-5.

Müller, Jörg, Reed F. Noss, Heinz Bussler, a Roland Brandl. 2010. „Learning from a “benign neglect strategy” in a national park: Response of saproxylic beetles to dead wood accumulation". *Biological Conservation* 143(11):2559–69. doi: 10.1016/j.biocon.2010.06.024.

Oksanen, J., G. J. L. Simpson, F. J. G. Blanchet, R. Kindt, P. Legendre, P. J. R. Minchin, R. J. B. O’Hara, P. Solymos, M. J. H. J. Stevens, E. Szoecs, H. Wagner, M. Barbour, M. Bedward, B. Bolker, D. Borcard, G. Carvalho, M. Chirico, M. J. Caceres, S. Durand, H. J. B. J. A. Evangelista, R. FitzJohn, M. Friendly, B. Furneaux, G. Hannigan, M. J. O. Hill, L. Lahti, D. McGlinn, M. H. Ouellette, E. J. R. Cunha, T. Smith, A. Stier, C. J. F. J. T. Braak, a J. Weedon. 2022. „Package ‘vegan’".

Paillet, Yoan, Coryse Pernot, Vincent Boulanger, Nicolas Debaive, Marc Fuhr, Olivier Gilg, a Frédéric Gosselin. 2015. „Quantifying the recovery of old-growth attributes in forest reserves: A first reference for France". *Forest Ecology and Management* 346:51–64. doi: 10.1016/j.foreco.2015.02.037.

- Parisi, F., M. Di Febbraro, F. Lombardi, A. B. Biscaccianti, A. Campanaro, R. Tognetti, a M. Marchetti. 2019. „Relationships between stand structural attributes and saproxylic beetle abundance in a Mediterranean broadleaved mixed forest". *Forest Ecology and Management* 432:957–66. doi: 10.1016/j.foreco.2018.10.040.
- Primack, Richard B., Pavel Kindlmann, a Jana Jersáková. 2011. *Úvod do biologie ochrany přírody*. 1. Praha: Portál.
- Průša, Eduard. 1990. *Přirozené lesy České republiky*. Praha: Státní zemědělské nakladatelství.
- Reiterová, Lenka, Miroslav Buršík, Veronika Dubovská, Jan Kos, Martina Kosová, Martina Lazárková, Zdeněk Mačát, Jaroslav Ponikelský, Tomáš Rothröckl, Robert Stejskal, Tomáš Šebesta, Martin Škorpík, a Petr Vančura. 2022. *Zásady péče o Národní park Podyjí a jeho ochranné pásmo*. editoval L. Reiterová. Znojmo: Správa Národního parku Podyjí.
- Rockström, Johan, Will Steffen, Kevin Noone, Åsa Persson, F. Stuart Chapin, Eric F. Lambin, Timothy M. Lenton, Marten Scheffer, Carl Folke, Hans Joachim Schellnhuber, Björn Nykvist, Cynthia A. de Wit, Terry Hughes, Sander van der Leeuw, Henning Rodhe, Sverker Sörlin, Peter K. Snyder, Robert Costanza, Uno Svedin, Malin Falkenmark, Louise Karlberg, Robert W. Corell, Victoria J. Fabry, James Hansen, Brian Walker, Diana Liverman, Katherine Richardson, Paul Crutzen, a Jonathan A. Foley. 2009. „A safe operating space for humanity". *Nature* 461(7263):472–75. doi: 10.1038/461472a.
- Roulston, T’Ai H., a Karen Goodell. 2011. „The role of resources and risks in regulating wild bee populations". *Annual Review of Entomology* 56:293–312. doi: 10.1146/annurev-ento-120709-144802.
- Sabatini, Francesco Maria, Hendrik Bluhm, Zoltan Kun, Dmitry Aksenov, José A. Atauri, Erik Buchwald, Sabina Burrascano, Eugénie Cateau, Abdulla Diku, Inês Marques Duarte, Ángel B. Fernández López, Matteo Garbarino, Nikolaos Grigoriadis, Ferenc Horváth, Srđan Keren, Mara Kitenberga, Alen Kiš, Ann

Kraut, Pierre L. Ibisch, Laurent Larrieu, Fabio Lombardi, Bratislav Matovic, Radu Nicolae Melu, Peter Meyer, Rein Midteng, Stjepan Mikac, Martin Mikoláš, Gintautas Mozgeris, Momchil Panayotov, Rok Pisek, Leónia Nunes, Alejandro Ruete, Matthias Schickhofer, Bojan Simovski, Jonas Stillhard, Dejan Stojanovic, Jerzy Szwagrzyk, Olli-Pekka Tikkanen, Elvin Toromani, Roman Volosyanchuk, Tomáš Vrška, Marcus Waldherr, Maxim Yermokhin, Tzvetan Zlatanov, Asiya Zagidullina, a Tobias Kuemmerle. 2021. „European primary forest database v2.0". *Scientific Data* 8(1):220. doi: 10.1038/s41597-021-00988-7.

Sabatini, Francesco Maria, Sabina Burrascano, William S. Keeton, Christian Levers, Marcus Lindner, Florian Pötzschner, Pieter Johannes Verkerk, Jürgen Bauhus, Erik Buchwald, Oleh Chaskovsky, Nicolas Debaive, Ferenc Horváth, Matteo Garbarino, Nikolaos Grigoriadis, Fabio Lombardi, Inês Marques Duarte, Peter Meyer, Rein Midteng, Stjepan Mikac, Martin Mikoláš, Renzo Motta, Gintautas Mozgeris, Leónia Nunes, Momchil Panayotov, Peter Ódor, Alejandro Ruete, Bojan Simovski, Jonas Stillhard, Miroslav Svoboda, Jerzy Szwagrzyk, Olli Pekka Tikkanen, Roman Volosyanchuk, Tomas Vrska, Tzvetan Zlatanov, a Tobias Kuemmerle. 2018. „Where are Europe’s last primary forests?" *Diversity and Distributions* 24(10):1426–39.

Seibold, Sebastian, Claus Bässler, Roland Brandl, Boris Büche, Alexander Szallies, Simon Thorn, Michael D. Ulyshen, a Jörg Müller. 2016. „Microclimate and habitat heterogeneity as the major drivers of beetle diversity in dead wood". *Journal of Applied Ecology* 53(3):934–43. doi: 10.1111/1365-2664.12607.

Seibold, Sebastian, Jonas Hagge, Jörg Müller, Axel Gruppe, Roland Brandl, Claus Bässler, a Simon Thorn. 2018. „Experiments with dead wood reveal the importance of dead branches in the canopy for saproxylic beetle conservation". *Forest Ecology and Management* 409:564–70. doi: 10.1016/j.foreco.2017.11.052.

Seidl, Rupert, Dominik Thom, Markus Kautz, Dario Martin-Benito, Mikko Peltoniemi, Giorgio Vacchiano, Jan Wild, Davide Ascoli, Michal Petr, Juha Honkaniemi, Manfred J. Lexer, Volodymyr Trotsiuk, Paola Mairota, Miroslav

- Svoboda, Marek Fabrika, Thomas A. Nagel, a Christopher P. O. Reyer. 2017. „Forest disturbances under climate change". *Nature Climate Change* 7(6):395–402.
- Siitonen, Juha, a Lauri Saaristo. 2000. „Habitat requirements and conservation of *Pytho kolwensis*, a beetle species of old-growth boreal forest". *Biological Conservation* 94(2):211–20. doi: 10.1016/S0006-3207(99)00174-3.
- Sõber, Virve, Mariann Leps, Ants Kaasik, Marika Mänd, a Tiit Teder. 2020. „Forest proximity supports bumblebee species richness and abundance in hemi-boreal agricultural landscape". *Agriculture, Ecosystems and Environment* 298(April):106961. doi: 10.1016/j.agee.2020.106961.
- Stokland, Jogeir N., Juha Siitonen, a Bengt Gunnar Jonsson. 2012. *Biodiversity in Dead Wood*. Cambridge University Press.
- Šamonil, Pavel, Lukáš Antolík, Miroslav Svoboda, a Dušan Adam. 2009. „Dynamics of windthrow events in a natural fir-beech forest in the Carpathian mountains". *Forest Ecology and Management* 257(3):1148–56. doi: 10.1016/j.foreco.2008.11.024.
- Tautz, Jürgen. 2013. *Fenomenální včely*. Praha: Brázda.
- Trotsiuk, Volodymyr, Martina L. Hobi, a Brigitte Commarmot. 2012. „Age structure and disturbance dynamics of the relic virgin beech forest Uholka (Ukrainian Carpathians)". *Forest Ecology and Management* 265:181–90. doi: 10.1016/j.foreco.2011.10.042.
- Ulanova, Nina G. 2000. „The effects of windthrow on forests at different spatial scales: a review". *Forest Ecology and Management* 135(1–3):155–67. doi: 10.1016/S0378-1127(00)00307-8.
- Ulyshen, Michael D., ed. 2018. *Saproxylic Insects*. Cham: Springer International Publishing.

- Veen, Peter, Josef Fanta, Ivan Raev, Iovu-Adrian Biriş, Jacques de Smidt, a Bert Maes. 2010. „Virgin forests in Romania and Bulgaria: results of two national inventory projects and their implications for protection". *Biodiversity and Conservation* 19(6):1805–19. doi: 10.1007/s10531-010-9804-2.
- Vera, F. W. M. 2000. *Grazing Ecology and Forest History*. Wallingford: CABI Publishing.
- Veselý, Vladimír. 2007. *Včelařství*. 2nd vyd. Brázda.
- Vodka, Stepan, Martin Konvicka, a Lukas Cizek. 2009. „Habitat preferences of oak-feeding xylophagous beetles in a temperate woodland: implications for forest history and management". *Journal of Insect Conservation* 13(5):553–62. doi: 10.1007/s10841-008-9202-1.
- Vuidot, Aurélie, Yoan Paillet, Frédéric Archaux, a Frédéric Gosselin. 2011. „Influence of tree characteristics and forest management on tree microhabitats". *Biological Conservation* 144(1):441–50. doi: 10.1016/j.biocon.2010.09.030.
- Wermelinger, B., a M. Seifert. 1998. „Analysis of the temperature dependent development of the spruce bark beetle *Ips typographus* (L) (Col., Scolytidae)". *Journal of Applied Entomology* 122(1–5):185–91. doi: 10.1111/j.1439-0418.1998.tb01482.x.
- Wermelinger, Beat. 2004. „Ecology and management of the spruce bark beetle *Ips typographus*—a review of recent research". *Forest Ecology and Management* 202(1–3):67–82. doi: 10.1016/j.foreco.2004.07.018.