Česká zemědělská univerzita v Praze

Fakulta životního prostředí

Katedra ekologie lesa

Dynamika nepřímých indikátorů biodiverzity v přirozených smrkových a bukových lesích Západních Karpat

Diplomová práce

Vedoucí práce: Ing. Radek Bače, Ph.D.
Diplomant: Bc. Jakub Málek

© 2019 ČZU v Praze

ČESKÁ ZEMĚDĚLSKÁ UNIVERZITA V PRAZE

Fakulta životního prostředí

ZADÁNÍ DIPLOMOVÉ PRÁCE

Bc. Jakub Málek

Ochrana přírody

Název práce

Dynamika nepřímých indikátorů biodiverzity v přirozených smrkových a bukových lesích Západních Karpat

Název anglicky

Dynamics of indirect biodiversity indicators in the primary forests of Western Carpathians

---

Cíle práce

1) Porovnat prostorovou distribuci nepřímých indikátorů biodiverzity ve smrkových a bukových přirozených lesích.
2) Zjistit, do jaké míry ovlivňují fyziogeografické atributy (nadmořská výška, sklon svahu, orientace svahu) a parametry vývoje porostu (intenzita disturbance, poslední disturbance a čas této disturbance) jednotlivé druhy indikátorů.
3) Popsat, jak se jednotlivé indikátory biodiverzity mění v závislosti na stáří porostu.

Metodika

1) Příprava literární rešerše. Součástí obsahu rešerše bude popis jednotlivých nepřímých indikátorů biodiverzity a jejich indikační síla na základě dostupných vědeckých článků, které se testováním indikátorů zabývaly.

2) Sběr dat. Biometrické zaměření živých i neživých struktur lesa a odebrání vývrtů k určení stáří porostů.

3) Měření a analýza odebraných vývrtů v dendrochronologické laboratoři včetně křížového datování.

4) Matematické a statistické zpracování dat.

Doporučený rozsah práce

40 – 50 stran

Klíčová slova

Biodiverzita, ležící kmeny, mikrostanoviště, mrtvé dřevo, nepřímé indikátory biodiverzity, primární lesy

---

Doporučené zdroje informací

Abrego, N., Christensen, M., Bässler, C., Ainsworth, A. M., & Heilmann-Clausen, J. (2017). Understanding the distribution of wood-inhabiting fungi in European beech reserves from species-specific habitat models. Fungal Ecology, 27, 168-174.

Bouget, C., Larrieu, L., & Brin, A. (2014). Key features for saproxylic beetle diversity derived from rapid habitat assessment in temperate forests. Ecological Indicators, 36, 656-664.

Brunet, J., Fritz, Ö., & Richnau, G. (2010). Biodiversity in European beech forests–a review with recommendations for sustainable forest management. Ecological Bulletins, 53(7).

Gao, T., Hedblom, M., Emilsson, T., & Nielsen, A. B. (2014). The role of forest stand structure as biodiversity indicator. Forest Ecology and Management, 330, 82-93.

Gao, T., Nielsen, A. B., & Hedblom, M. (2015). Reviewing the strength of evidence of biodiversity indicators for forest ecosystems in Europe. Ecological Indicators, 57, 420-434.

Holeksa, J., Zielonka, T., & Żywiec, M. (2008). Modeling the decay of coarse woody debris in a subalpine Norway spruce forest of the West Carpathians, Poland. Canadian Journal of Forest Research, 38(3), 415-428.

Ishii, H. T., Tanabe, S. I., & Hiura, T. (2004). Exploring the relationships among canopy structure, stand productivity, and biodiversity of temperate forest ecosystems. Forest Science, 50(3), 342-355.

Janda, P., Trotsiuk, V., Mikoláš, M., Bače, R., Nagel, T. A., Seidl, R., ... & Jasík, M. (2017). The historical disturbance regime of mountain Norway spruce forests in the Western Carpathians and its influence on current forest structure and composition. Forest Ecology and Management, 388, 67-78.

Paillet, Y., Archaux, F., Boulanger, V., Debaive, N., Fuhr, M., Gilg, O., ... & Guilbert, E. (2017). Snags and large trees drive higher tree microhabitat densities in strict forest reserves. Forest Ecology and Management, 389, 176-186.

Walentowski, H., Müller-Kroehling, S., Bergmeier, E., Bernhardt-Römermann, M., Gossner, M. M., Reif, A., ... & Adelmann, W. (2014). Faunal diversity of Fagus sylvatica forests: A regional and European perspective based on three indicator groups. Annals of Forest Research, 57(2), 215-231.

Předběžný termín obhajoby
2018/19 LS – FŽP

Vedoucí práce
Ing. Radek Bače, Ph.D.

Garantující pracoviště
Katedra ekologie lesa

Konzultant
Ing. Martin Mikoláš, Ph.D.

Elektronicky schváleno dne 14. 9. 2017

prof. Ing. Miroslav Svoboda, Ph.D.

Vedoucí katedry

Elektronicky schváleno dne 14. 9. 2017

prof. RNDr. Vladimír Bejček, CSc.

Děkan

V Praze dne 27. 01. 2019

Čestné prohlášení

Prohlašuji, že svou diplomovou práci "Dynamika nepřímých indikátorů biodiverzity v přirozených smrkových a bukových lesích Západních Karpat" jsem vypracoval samostatně pod vedením vedoucího diplomové práce a s použitím odborné literatury a dalších informačních zdrojů, které jsou citovány v práci a uvedeny v seznamu použitých zdrojů na konci práce. Jako autor uvedené diplomové práce dále prohlašuji, že jsem v souvislosti s jejím vytvořením neporušil autorská práva třetích osob.

V Praze dne 17. dubna 2019 _____

Poděkování

Rád bych touto cestou poděkoval několika osobám, které mi při tvorbě diplomové práce byly oporou. Především bych chtěl velmi poděkovat vedoucímu práce Radkovi Bačemu a konzultantu Martinu Mikolášovi za věcné rady a připomínky během celého procesu mé tvorby, a také kamarádu Danielu Kozákovi za jeho trpělivost při společných diskuzích, týkajících se statistického zpracování získaných dat. Velké díky patří i mé rodině a přítelkyni za psychickou podporu.

Dynamika nepřímých indikátorů biodiverzity v přirozených smrkových a bukových lesích Západních Karpat

Abstrakt

Práce řeší dynamiku ležícího mrtvého dřeva a světelných podmínek, jakožto jedněch z hlavních nepřímých ukazatelů biodiverzity, v přirozených smrkových a bukových lesích Západních Karpat. Objem a diverzita mrtvého dřeva a množství světla v podrostu a jeho variabilita v ploše jsou porovnány mezi oběma vegetačními typy a také v závislosti na disturbanční historii a fyziogeografických vlastnostech. Data k analýzám byla získána v letech 2013 a 2015 na 68 trvalých studijních plochách na Slovensku (32 smíšených s dominancí buku a 36 smrkových). Na plochách proběhlo dendrometrické měření stromového patra, kvantifikace ležícího dřeva a měření světelných podmínek pomocí hemisférických fotografií. V laboratoři pak byly dendrochronologicky zpracovány odebrané vývrty pro analýzu disturbanční historie a věku porostů. Výsledky práce ukazují signifikantní rozdíly v objemu ležícího mrtvého dřeva ve prospěch bukových lesů. V případě světelných podmínek naopak nebyly průkazné odlišnosti potvrzeny. Z hlediska disturbančních a fyziogeografických charakteristik bylo zjištěno, že s intenzitou nejzávažnější disturbance roste množství světla v podrostu a se zvyšujícím se průměrným věkem porostu také slabě narůstá jeho variabilita. U objemu ležícího mrtvého dřeva je zřejmý pokles s rostoucím časem od nejzávažnější disturbance a také s vyšší nadmořskou výškou. Co se týče diverzity stupňů rozkladu tlejícího dřeva, se zvyšujícím se průměrným věkem porostu byl potvrzen klesající trend. Celkové výsledky ukazují velký objem ležícího tlejícího dřeva v obou typech porostů, přičemž v bukových lesích je oproti smrkovým průměrný objem výrazně vyšší (251: 75 m^3/ha). Z hlediska světelných podmínek lze konstatovat, že oba typy porostů jsou relativně tmavé, přičemž průměrná otevřenost koruny je 11 %.

Klíčová slova: Biodiverzita, Indikátory biodiverzity, Ležící kmeny, Mikrostanoviště, Mrtvé dřevo, Otevřenost koruny, Primární lesy, Světelné podmínky, Západní Karpaty

Dynamics of Indirect Biodiversity Indicators in the Primary Forests of the Western Carpathians

Abstract

Dissertation deals with the dynamics of lying dead wood and light conditions as two of the main indirect indicators of biodiversity within the primary spruce and beech forests in the Western Carpathians. The dissertation compares the volume and diversity of the dead wood and the amount of light in the undergrowth and its variability in both vegetation types and also in dependence on both the disturbance history and physio-geographical characteristics. The data for the analysis was collected in 2013 and 2015 from 68 permanent research plots in Slovakia (32 beech and 36 spruce). Dendrometrical measurement of the tree floor and the lying wood was conducted as well as light conditions measurement by way of hemispherical photography. In order to analyse the disturbance history and the age of the stands, the collected tree cores were dendrochronologically processed in the laboratory. The results show significant differences in the volume of the lying dead wood in favour of beech forests. There is, however, no confirmation of notable differences in the light conditions. From the point of view of the disturbance and physio-geographical characteristics, it was discovered that the greater the intensity of the most consequential disturbance is, the larger is the amount of light in the undergrowth, and with higher age average of the stand, its variability also slightly rises. There is an obvious decrease in the volume of the lying dead wood with time passed from the most consequential disturbance and with higher altitude. Regarding the diversity of the stages of decay of the decomposing wood, decreasing trend has been confirmed with higher average age of the stand. The overall results point to an excessive amount of the lying dead wood in both types of vegetation. Volume of lying dead wood is significantly higher in case of beech forests compared to spruce forests (251:75 m3/ha). In connection with the light conditions, it is possible to state that both types of vegetation are relatively dark with the average canopy openness being 11 %.

Keywords: Biodiversity, Biodiversity indicators, Canopy openness, Dead wood, Light conditions, Lying trunks, Microhabitats, Primary forests, Western Carpathians

Obsah

1 Úvod 11
2 Cíle práce 12
3 Metodika 13
3.1 Charakteristika studijního území 13
3.1.1 Pohoří Karpaty 13
3.1.2 Pralesy z hlediska studovaného státu 14
3.2 Terénní sběr dat 15
3.2.1 Studijní plochy 15
3.3 Laboratorní měření a analýzy 19
3.3.1 Letokruhové řady 19
3.3.2 Hemisférické snímky 20
3.4 Matematické a statistické zpracování 21
3.5 Tvorba rešerše 22
4 Literární rešerše 23
4.1 Evropské temperátní přirozené lesy 23
4.2 Indikátory biodiverzity v lesních ekosystémech 25
4.3 Charakteristika zvolených indikátorů a vliv na biodiverzitu 28
5 Výsledky práce 33
5.1 Hodnoty indikátorů mezi smrkovými a bukovými porosty 33
5.2 Vliv fyziogeografických atributů a disturbanční historie 37
5.3 Proměnlivost indikátorů v závislosti na stáří porostu 38
6 Diskuze 41
7 Závěr a přínos práce 47
8 Přehled literatury a použitých zdrojů 48
9 Přílohy 56

1 Úvod

Autor této diplomové práce se podílí na projektu Remote Primary Forests, zaměřeného na výzkum horských pralesů v mírném pásu Evropy. Tento projekt je postaven na dlouhodobé mezinárodní spolupráci při zakládání a monitoringu sítě trvalých výzkumných ploch ve smrkových (*Picea abies* (L.) H. Karst) a smíšených přirozených lesích s dominancí buku (*Fagus sylvatica* (L.)) v pohoří Karpat, které se svými 160 000 hektary zmapovaných pralesů zaujímají první místo v temperátní zóně Evropy (Sabatini et al., 2018). Právě pro tuto jedinečnost jsou v karpatských horách zjišťovány detailní informace o struktuře tamních pralesů a dlouhodobé dynamice vývoje jednotlivých stromů. Zároveň jsou odebírány vzorky pro dendroekologické analýzy, které ze znalosti letokruhových řad konkrétních stromů umožňují rekonstruovat růstové trendy s ohledem na jedince, porost i krajinné měřítko (Remote Primary Forests, 2018).

Iniciátorem tohoto projektu je Katedra ekologie lesa Fakulty lesnické a dřevařské na České zemědělské univerzitě v Praze. Autor práce je členem výzkumného týmu, který se snaží přispět k vědeckému pochopení toho, jak unikátní evropské temperátní pralesy fungují. Základem tohoto přispění je znalost zmiňované dynamiky vývoje a struktury porostu, disturbančního režimu, bilance biomasy a v neposlední řade toho, jak tyto procesy udržují a podporují biodiverzitu. V této diplomové práci se autor zaměřil na nepřímé indikátory biologické rozmanitosti, tedy na strukturní parametry, kterými je v lesních ekosystémech biodiverzita ovlivňována (McElhinny et al., 2005). K ověření stanovených hypotéz byly vybrány dva z nich: ležící mrtvé dřevo (objem a jeho diverzita) a světelné podmínky (množství světla v podrostu a jeho variabilita v ploše), které z hlediska vlivu na lesní biodiverzitu platí v odborné literatuře za významné (viz Literární rešerše). Zde prezentovaná data byla získána při terénních pracích, na kterých se autor velmi významně podílí, stejně tak jako na následných měřeních a analýzách, včetně práce v dendrochronologické laboratoři. Jelikož jde o výzkum primárních ekosystémů neovlivněných člověkem, výsledky této práce mohou být důležité nejen z hlediska poznání jich samotných, ale také při rozhodování o způsobu managementu v lesích hospodářských, kde je stále více žádoucí přírodě blízké lesnictví a respekt přirozené dynamiky.

2 Cíle práce

Cílem této diplomové práce je na základě výzkumu a zpracování získaných dat zjistit, jakými proměnnými je ovlivňována dynamika nepřímých indikátorů biodiverzity v přirozených, člověkem významně neovlivněných horských lesích v temperátní zóně Evropy, a jak se mění v závislosti na vegetačním typu porostu. Jelikož jde o ekosystémy s vysokou ekologickou hodnotou, které plní nezastupitelnou roli v ochraně biologické rozmanitosti, v práci jsou pro splnění cílů porovnávány strukturní parametry „ležící mrtvé dřevo“ a „množství světla v podrostu“, jejichž zásadní význam pro lesní biodiverzitu je popsán v literární rešerši. Data byla nasbírána během terénního výzkumu ve smrkových a bukových porostech na Slovensku. Vzorky byly změřeny v laboratoři a získané chronologie matematicky a statisticky zpracovány. Jelikož jde o výzkum ojedinělého rozsahu, dosažené výsledky by mohly přinést důležitá zjištění v oblasti zkoumání horských pralesů a přispět tak k detailnějšímu pochopení jejich dynamiky. Pro dosažení stanoveného cíle proběhlo ověření následujících nulových hypotéz:

1. Hodnoty nepřímých indikátorů biodiverzity se mezi smrkovými a bukovými temperátními pralesy Evropy neliší.

Na základě porovnání zjištěných hodnot zvolených nepřímých indikátorů biodiverzity (ležící mrtvé dřevo, světelné podmínky) mezi smrkovými a bukovými pralesy ve zkoumané oblasti.

2. Fyziogeografické proměnné a přirozené disturbance nemají v temperátních pralesích Evropy vliv na výši hodnot nepřímých indikátorů biodiverzity.

Na základě zjištění, do jaké míry ovlivňují fyziogeografické proměnné (jako jsou nadmořská výška) a parametry vývoje porostu (jako jsou intenzita proběhnuvších disturbancí a čas uplynulý od těchto disturbancí) tyto vybrané druhy indikátorů.

3. Výše hodnot nepřímých indikátorů biodiverzity se v temperátních pralesích Evropy nemění s rostoucím věkem porostu.

Na základě vysvětlení, jak se tyto vybrané nepřímé indikátory biodiverzity mění v závislosti na stáří porostu.

3 Metodika

3.1 Charakteristika studijního území

3.1.1 Pohoří Karpaty

Karpaty jsou po Skandinávských horách druhým plošně nejrozsáhlejším evropským pohořím. Zabírají plochu přibližně 210 tisíc km^2 a zasahují do území osmi evropských států, tj. Slovenska, Rumunska, Ukrajiny, Rakouska, Česka, Polska, Maďarska a Srbska. Nadmořská výška Karpat se pohybuje od 94 do 2655 m n. m., přičemž nejvyšším bodem je Gerlachovský štít ve Vysokých Tatrách na Slovensku. Podnebí Karpat je mírné kontinentální s nižšími teplotami a vyššími srážkami ve vyšších nadmořských výškách a na severu. Letní srážky se zde pohybují od 600 mm/rok v nejnižších částech až po 2000 mm/rok ve vyšších polohách a průměrné roční teploty se pohybují od -2 do 10 °C (UNEP, 2007).

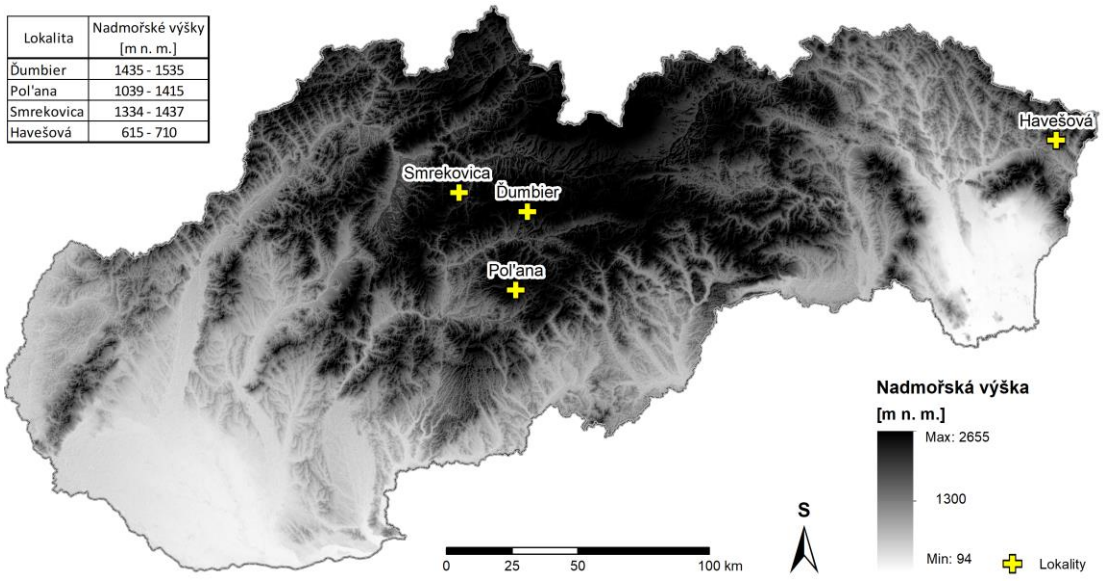
Výzkum se soustředí na Západní Karpaty. Tímto termínem je označován geomorfologický subsystém Karpat na území Česka, Rakouska, Polska, Maďarska a z největší části na území Slovenska. Délka této geomorfologické provincie je přibližně 500 km, největší šířka 200 km a nejvyšším bodem je zmíněný Gerlachovský štít. Oblast Západních Karpat je považována za tzv. hotspot biodiverzity evropské temperátní zóny, ve kterém se vyskytuje velký počet endemických druhů a přežívají zde také velké zbývající populace medvěda hnědého (*Ursus arctos*), rysa ostrovida *(Lynx lynx*), vlka obecného (*Canis lupus*) a tetřeva hlušce (*Tetrao urogallus*) (Mikoláš et al., 2015).

Co se týče lesní vegetace na tomto území, v nižších nadmořských výškách dominují listnaté lesy tvořené převážně bukem evropským (*Fagus sylvatica*), s příměsí habru obecného (*Carpinus betulus*), dubu letního (*Quercus robur*), javoru klenu (*Acer pseudoplatanus*) a jasanu ztepilého (*Fraxinus excelsior*). Ve vyšších nadmořských výškách jde o bučiny smíšené s jedlí bělokorou (*Abies alba*) a smrkem ztepilým (*Picea abies*). Smrk tvoří dominantu ve vysokých horských polohách, kde se vyskytuje společně s borovicí limbou (*Pinus cembra*) a modřínem opadavým (*Larix decidua*). Horní hranici lesa tvoří borovice kleče (*Pinus mugo*) (Mikoláš et al., 2017b).

3.1.2 Pralesy z hlediska studovaného státu

Výzkum v Západních Karpatech byl prováděn na území Slovenska, které, jak již bylo zmíněno, zaujímá největší část této geomorfologické provincie. Tamní pralesy jsou zachovány především v nejméně dostupných oblastech, ve kterých byly díky své vzdálenosti od lidských sídel a náročnému terénu uchráněny před devastací (jde převážně o horské ekosystémy v 6. a 7. lesním vegetačním stupni). Co do rozlohy zachovaných fragmentů pralesů, Slovensko se pyšní jedním z nejpřesnějších mapování tohoto druhu na světě, při kterém bylo jako prales klasifikováno celkem 10 120 hektarů (0,47 procent plochy slovenských lesů a 0,21 procent rozlohy Slovenské republiky) (Jasík et Polák, 2011).

Pokud jde o ochranu těchto vzácných území, téměř 95 % slovenských pralesů se momentálně nachází v nějakém typu chráněného území, nicméně přesto jich nadále ubývá. Zcela nechráněných nebo nedostatečně chráněných je stále více než 2 800 hektarů pralesů. V nejpřísnějším režimu ochrany, tedy 5. stupni, se nachází pouze 69 % plochy pralesů (více než 7 300 hektarů). Celkem 3 766 hektarů bukových pralesů a přírodních lesů ve čtyřech lokalitách na východním Slovensku je chráněno jako součást světového kulturního a přírodního dědictví UNESCO (IUCN, 2017).



Obr. 1: Digitální model reliéfu Slovenska s vyznačením lokalit, zahrnutých do této diplomové práce. V tabulce jsou uvedeny nejnižší a nejvyšší nadmořské výšky studijních ploch v jednotlivých porostech. Mapa byla vytvořena v programu ArcMap.

3.2 Terénní sběr dat

Výzkum smrkových a smíšených pralesů s dominancí buku na Slovensku je postaven na síti trvalých výzkumných ploch. Tyto plochy byly založeny a změřeny dle standardizované metodiky detailně popisující jednotlivé úkony v obou lesních typech. V následujícím metodickém popisu jsou vysvětlené veškeré kroky, na základě kterých byla zde prezentovaná data získána.

3.2.1 Studijní plochy

Pro docílení objektivních výsledků byly do této práce zahrnuty pouze ty studijní plochy, ke kterým byla získána kompletní databáze potřebná k ověření stanovených hypotéz. Takové předpoklady splňovaly plochy v porostech Ďumbier (pohoří Nízké Tatry), Smrekovica (pohoří Velká Fatra), Poľana (pohoří Poľana) a Havešová (pohoří Bukovské vrchy). Ačkoliv východní lokalita Havešová není součástí geomorfologické provincie Západní Karpaty, pro optimalizaci počtu bukových studijních ploch byla zahrnuta do analýz (kompletní seznam zahrnutých studijních ploch viz příloha).

Studijní plochy byly založeny v letech 2013 (o rozloze 1000 m^2) a 2015 (o rozloze 1500 m^2). Založení předcházelo vytvoření sítě polygonů v programu ArcPad (10ha/polygon pro bukové lesy, 2ha/polygon pro smrkové lesy), přičemž v každém polygonu byly náhodně vygenerovány 3 body. Pro založení plochy byl vždy přednostně vybrán první vygenerovaný bod, na který byla pracovní skupina navigována za pomoci Garmin univerzálního bluetooth GPS/GLO přijímače a digitálního přístroje Trimble Nomad Mobile Computer s mapovacím softwarem ArcPad.

Jednotlivé body středů ploch byly celkem 3x před/po práci na ploše zaměřeny pomocí padesáti záměr s digitálním přístrojem Trimble Nomad Mobile Computer s mapovacím softwarem ArcPad a Garmin univerzálním bluetooth GPS/GLO přijímačem. Pro každou plochu byly zaznamenány souřadnice a vygenerováno unikátní ID, zaznamenána svažitost (s digitálním výškoměrem Vertex IV 360 BT s ultrazvukovou odrazkou) a expozice (se zaměřovacím kompasem). Každá z ploch byla také opatřena identifikačním kódem obsahujícím zkratu státu, název lokality a číslo plochy.

❖ Dendrometrický sběr dat

Na studijních plochách byly pomocí hardwarové a softwarové sestavy Field-Map Forest Pro zaměřeny ty stromy, které se vyskytovaly uvnitř plochy (+-20 cm) o daných rozměrech. U smrkových porostů založených v roce 2013 to byly živé a mrtvé stromy s výčetní tloušťkou DBH ≥ 10 cm. Stromy byly označeny a u živých jedinců byly zaznamenány údaje jako druh, status, růstový model, vrstva stromového patra, design koruny, DBH a výška (s digitálním výškoměrem Vertex IV 360 BT s ultrazvukovou odrazkou). U mrtvých stojících jedinců byla odhadnuta výška a stupeň rozkladu.

U smrkových a bukových porostů zkoumaných v roce 2015 se zaměřovaly živé stromy, souše s výčetní tloušťkou DBH ≥ 6 cm, pahýly, které měly minimálně 20 cm v průměru ve výšce 0,3 m nad zemí a všechny čerstvě vyvrácené stromy s výčetní tloušťkou ≥ 20 cm. V těchto porostech byly zaznamenány údaje jako druh, status, růstový model, vrstva stromového patra, stupeň rozkladu, mikrostanoviště, DBH, výška, nasazení koruny a šířka koruny.

❖ Dendrochronologický sběr dat

Dendrochronologické vzorky stromů byly na studijních plochách získány za pomocí ručních přírůstových nebozezů Mora-Coretax s vnitřním průměrem řezné části 5 mm. Vzorky byly odebírány ve výčetní tloušťce kolmo ke kmeni. Při odebírání jednotlivých vzorků bylo dbáno na to, aby letokruhové řady obsahovaly střed jádra stromu, nebo alespoň jeho nejbližší okolí, což je základním předpokladem objektivních dendroekologických analýz. Po dosažení úrovně středu byly vzorky v podobě dřevěných válečků uloženy do plastových tubusů, jež byly opatřeny identifikačním kódem studijní plochy a číslem konkrétního stromu. Veškeré vzorky byly zaznamenány do příslušného formuláře.

Ve smrkových porostech založených v roce 2013 proběhlo odebrání letokruhových řad u 25 náhodných uvolněných stromů. Pokud byl strom shnilý, byl nahrazen stromem s podobným DBH. Pokud se na ploše nevyskytoval dostatečný počet stromů, byly vzorkovány nejbližší stromy při ploše tak, aby byl získán požadovaný počet vzorků.

U smrkových a bukových porostů založených v roce 2015 byly stromy vzorkovány na základě pomyslného rozčlenění hlavní plochy na jednotlivé podplochy, tj. všechny živé stromy s DBH ≥ 6 cm na podploše 1 (poloměr 7,98 m, plocha 200 m^2); všechny živé stromy s DBH ≥ 20 cm a 25% živých potlačených stromů s DBH 10-20 cm na podploše 2 (poloměr 17,84 m, plocha 1000 m^2) a všechny živé stromy s DBH ≥ 60 cm na podploše 3 (poloměr 21,85 m, plocha 1500 m^2). Pokud byl vzorkován shnilý strom, odebrána byla pouze neshnilá část vzorku a v příslušném formuláři byl strom označen jako "R" (Rotten). V případě, že se uvnitř plochy vyskytovala porostní mezera s přítomností stromů s DBH 4-10 cm, náhodně bylo vybráno a vzorkováno 3-5 z nich a do příslušného formuláře byla zaznamenána velikost porostní mezery.

❖ **Sběr dat o množství světla v podrostu**

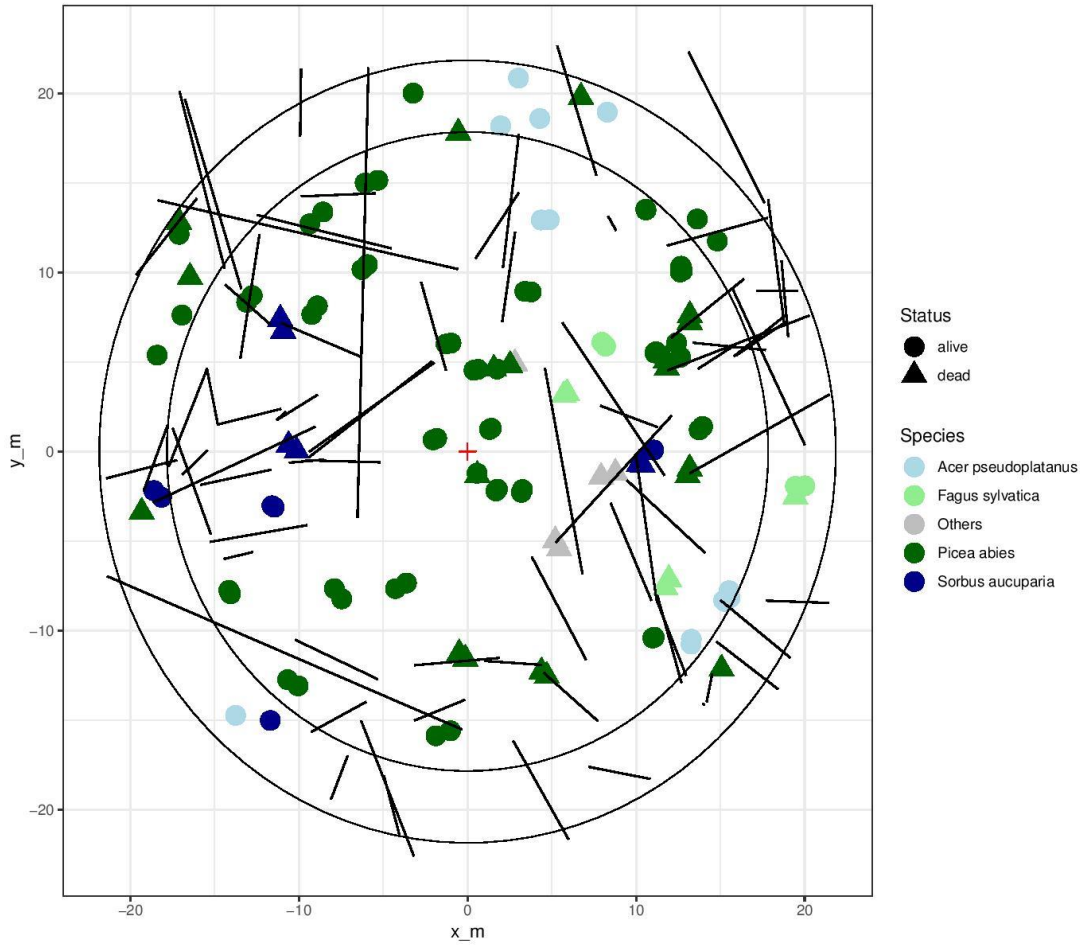
Hemisférické snímky určené k analýzám světelných podmínek byly na studijních plochách stejně tak jako mrtvé dřevo pořizovány na pěti transektech s azimutem 0°, 72°, 144°, 216° a 288° + na středu plochy. Za pomocí digitálního výškoměru Vertex IV 360 BT s ultrazvukovou odrazkou byly na jednotlivých transektech zaměřeny body v horizontální vzdálenosti 12,1 m od středu plochy. Na každém z celkem šesti bodů byly ve výšce 1,3 m pořizovány tři fotografie zápoje porostu s tím, že prvním bodem byl střed a následně vzestupně jednotlivé azimuty.

K pořizování hemisférických snímků byl použit fotoaparát Canon EOS 1100D s objektivem Sigma 4.5mm f/2.8 EX DC HSM Circular Fisheye. K nastavení požadované výšky byl použit stativ a na přístroji byla umístěna libela, jež byla při každém pořizování snímků směřována na sever. Sever byl určen pomocí zaměřovacího kompasu.

Pro požadovanou kvalitu hemisférických snímků byl fotoaparát nastaven na AV režim, clonu 6.2 – 11, (většinou 8, v případě vysoké oblačnosti 5), ISO na „auto“, odstupňovaná expozice na hodnoty -2ev, -3ev, -4ev (při velké oblačnosti na hodnoty -1ev, -2ev, -3ev), metering mode na „center-weighted average metering“, kvalita na "medium" (6.3 Mpx) a autorotation na "off". Objektiv byl v režimu manuálního ostření a nastaven na téměř nekonečno.

❖ Sběr dat o ležícím mrtvém dřevu

Údaje o ležícím mrtvém dřevu byly na studijních plochách obou lesních typů zaznamenávány vždy na pěti 20 m dlouhých transektech s azimutem 0°, 72°, 144°, 216° a 288°. Azimuty byly od středu plochy zaměřeny pomocí zaměřovacího kompasu a délka byla ověřena digitálním výškoměrem Vertex IV 360 BT s ultrazvukovou odrazkou. Na těchto transektech byly zapsány informace o všech fragmentech mrtvého dřeva s průměrem ≥ 6 cm. V obou lesních typech byly o ležícím mrtvém dřevu zaznamenávány informace jako druh dřeviny, průměr v bodě protnutí linií transektu (v případě protnutí ve dvou místech byl uvažován širší průměr) a stupeň rozkladu na stupnici 1 – 5 (určeno na základě odhadu, definice jednotlivých stupňů viz příloha). Průměr byl měřen lesnickou průměrkou a udáván v milimetrech. Měření probíhalo směrem ke středu a u všech položek byl zaznamenán konkrétní azimut.



Obr. 2: Ilustrační mapa prostorové distribuce ležícího mrtvého dřeva na náhodné smrkové ploše z roku 2018. Mapa byla vytvořena na základě údajů zaznamenaných pomocí nové verze hardwarové a softwarové sestavy Field-Map TruPulse 360 R, opatřené terénním počítačem, jež je v probíhajícím výzkumu využívána od roku 2017 (archiv Katedry ekologie lesa).

3.3 Laboratorní měření a analýzy

3.3.1 Letokruhové řady

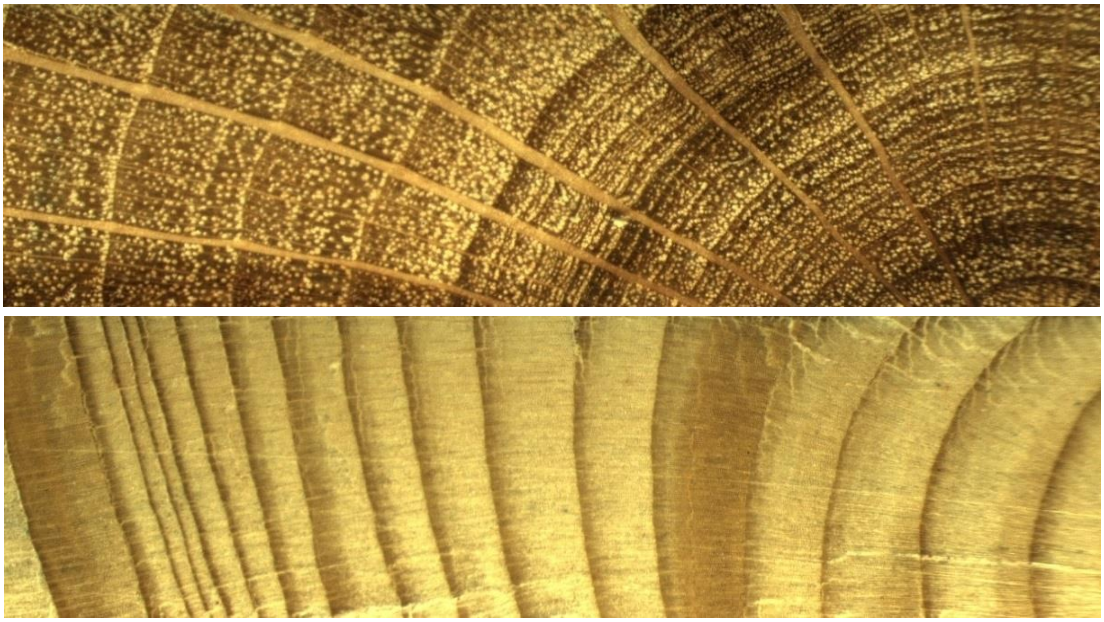
Vzorky letokruhových sérií byly po návratu ze studijních ploch zpracovávány na pracovišti České zemědělské univerzity v dendrochronologické laboratoři. Pokud nedošlo k jejich okamžitému zpracování, byly do této doby umístěny v chladničce. Zpracovávání vzorků obnášelo vyjmutí z plastových tubusů a nalepení do dřevěných desek s vyfrézovanými drážkami o šířce 5 mm. Tento proces velmi usnadnil další práci se získaným materiálem.

Vzorky byly lepeny ve stejné orientaci kůry na jednu stranu. Na desce byly následně označeny příslušným kódem, uvedeným na plastovém tubusu. Celý proces probíhal souběžně s pečlivou kontrolou příslušného formuláře vyplněného na studijní ploše. Dalším krokem, jenž předcházel samotnému měření pod mikroskopem, bylo zbroušení vzorků na pásové brusce pro lepší čitelnost hranic jednotlivých letokruhů.

❖ **Laboratorní měření**

Letokruhy byly měřeny pomocí sestavy mikroskopu Olympus, posuvného stolu LinTab s přesností 0,01 mm a počítačových programů TSAPWin a CDendro. Při zahájení měření byly jednotlivé desky s vlepenými vzorky letokruhových řad umístěny na posuvnou desku měřícího stolu a záměrný kříž okuláru nastaven souběžně s prvním letokruhem jednotlivých vzorků. Deska měřícího stolu byla manuálně posouvána a souběžně s tím za pomoci počítačové myši zaznamenávána šířka jednotlivých letokruhů (klik myši = šířka jednoho letokruhu).

Měření vzorků probíhalo vždy od kůry ke středu a během procesu byly v případě potřeby vkládány poznámky k problematickým úsekům, jako jsou např. praskliny, vklíněné letokruhy či další problematická místa. V případě, že vzorky neobsahovaly střed, byly u nich chybějící letokruhy ke dřeni doměřeny za pomocí šablony. Výsledkem měření byl graf, obsahující údaje o šířce po sobě jdoucích letokruhů. Jelikož však mohly být některé útvary ve vzorku chybně interpretovány, byla provedena kontrola pomocí metody křížového datování, jež umožnila identifikovat a následně opravit chyby.



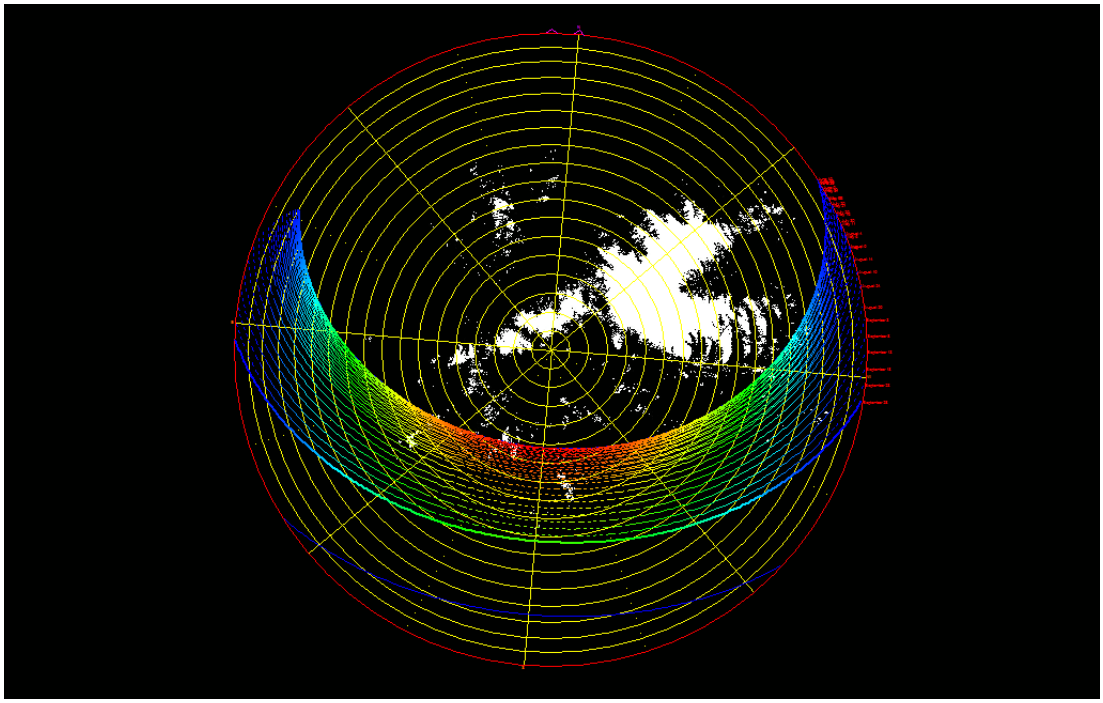
Obr. 3: Sken vývrtů jádra odebraných v roce 2015 v porostu Poľana, zvětšených pod mikroskopem. Horní vzorek buku lesního vykazuje dlouhodobé potlačení růstu v raném věku jedince (pravá část vycházející ze středu jádra), jež mohlo být způsobeno jeho zastíněním. V dolním vzorku smrku ztepilého jsou naopak patrné velké přírůsty již od prvních let. Vlevo je patrné krátkodobé potlačení, které mohlo být způsobeno např. nepříznivým počasím.

❖ **Křížové datování**

Křížové datování naměřených vzorků proběhlo za pomocí totožného vybavení jako v případě měření a to v softwaru CDendro. V tomto programu bylo vytvořeno grafické znázornění šířek letokruhů, tzv. skeletonový graf. V grafu byly identifikovány výrazné anomální letokruhy, tedy výrazná minima a maxima (signatury), na základě jejichž stejné pozice byly letokruhové série porovnávány mezi sebou. Vycházeno bylo z principu, že letokruhové série vzniklé za srovnatelných podmínek vykazují stejné nebo podobné charakteristiky, tj. stejné střídání užších a širších letokruhů. Vzájemným porovnáváním více letokruhových sérií či porovnáváním série s vytvořenou referenční křivkou byly odhaleny a odstraněny nepřesnosti v datování způsobené chybějícím nebo falešným letokruhem.

3.3.2 Hemisférické snímky

Vyhodnocení světelných podmínek proběhlo na základě hemisférických snímků v počítačovém programu WinSCANOPY, digitálním obrazovém analyzátoru, sloužícímu k analýze množství slunečních paprsků dopadajících do podrostu. Program umožňuje výpočet indexu plochy listů, zápoje porostu a maloplošné dynamiky porostu. Analýzou byly získány parametry „průměrná otevřenost koruny“ a „Giniho koeficient otevřenosti koruny“.



Obr. 4: Hemisférický snímek pořízený na jedné ze smrkových ploch, již po analýze v digitálním obrazovém analyzátoru WinSCANOPY. Fotografie byla pořízena s objektivem Sigma 4.5mm f/2.8 EX DC HSM Circular Fisheye.

3.4 Matematické a statistické zpracování

Pro porovnání hodnot ležícího mrtvého dřeva a světelných podmínek mezi smrkovými a bukovými pralesy ve zkoumaných oblastech byla v programu R vytvořena série krabicových diagramů, graficky znázorňujících rozdíly jak na úrovni jednotlivých porostních skupin, tak na úrovni vegetačních typů. K vytvoření krabicových diagramů byly použity proměnné parametry „objem ležícího mrtvého dřeva“ (celkový a všech pěti stádií rozkladu), „průměrná otevřenost koruny“ a „Giniho koeficient otevřenosti koruny“. Vytvořeny byly dvě verze diagramů; boxploty s vyznačením kvartilů a mediánu, a boxploty zobrazující průměrnou hodnotu a směrodatné odchylky. Objem mrtvého dřeva na studijních plochách byl zjištěn na základě „Line intersect“ metody dle Van Wagnera (1968), kdy je u ležících fragmentů mrtvého dřeva zaznamenáván průměr (d) v místně protnutí linií o stanovené délce (L), a to na pěti transektech. Objem je následně vypočítán za pomoci vzorce $V=((\pi^2*\sum d^2)/(8L))$. Průměrná otevřenost koruny a Giniho koeficient otevřenosti koruny byly vypočteny digitálním obrazovým analyzátorem WinSCANOPY na základě analýzy hemisférických snímků. Testování bylo provedeno v programu R analýzou rozptylu ANOVA a dvouvýběrovým t-testem.

K zjištění, zde existuje souvislost mezi objemy ležícího mrtvého dřeva, světelnými podmínkami, fyziogeografickými charakteristikami a disturbanční historií porostu, bylo využito ordinačního diagramu metody RDA (Reduancy analysis). Ten byl v programu R sestaven na základě vysvětlujících proměnných parametrů „nadmořská výška“, „průměrný věk“, „nejzávažnější disturbance“ a „rok nejzávažnější disturbance“ a vysvětlovaných proměnných „objem ležícího mrtvého dřeva“ (celkový), „průměrná otevřenost koruny“ a „Giniho koeficient otevřenosti koruny“. Parametr „nejzávažnější disturbance“ je procentuálním vyjádřením odstraněné korunové plochy na studijní ploše, vypočítaném na základě zjištěných šířek korun. Parametr „rok nejzávažnější disturbance“ je letopočtem události stanoveném na základě dendrochronologických analýz. Z důvodu nekompletních údajů nebyly do redundanční analýzy zahrnuty fyziogeografické atributy „sklon svahu“ a „orientace svahu vůči severu“. Testování bylo provedeno v programu R na základě analýzy rozptylu ANOVA.

Pro grafické znázornění případného vlivu stáří porostu na hodnoty ležícího mrtvého dřeva a světelných podmínek byla v programu R vytvořena série korelačních bodových diagramů. Grafy byly vytvořeny na základě vysvětlujícího proměnného parametru „průměrný věk“, a vysvětlovaných proměnných „objem ležícího mrtvého dřeva“ (celkový a všech pěti stádií rozkladu), „průměrná otevřenost koruny“ a „Giniho koeficient otevřenosti koruny“. Průměrný věk stromů na studijní ploše byl vypočítán na základě dendrochronologických analýz 25 vybraných stromů na ploše (viz Dendrochronologický sběr dat), které byly vzorkovány (z analýz byly vyloučeny vývrty, u nichž chybělo více než dvacet letokruhů do středu jádra). Testování bylo provedeno v programu R na základě regresní analýzy.

3.5 Tvorba rešerše

K účelům této diplomové práce "Dynamika nepřímých indikátorů biodiverzity v přirozených smrkových a bukových lesích Západních Karpat" byla za pomoci databází „Web of Science“, „Science Direct“ a „Google scholar“ a na základě kombinace klíčových slov uvedených v zadání vyhledána odborná literatura pojednávající o této problematice. K sestavení literární rešerše byly použity poznatky z vybraných elektronických zdrojů, tištěných publikací a také komentáře poskytnuté kompetentními osobami.

4 Literární rešerše

4.1 Evropské temperátní přirozené lesy

Temperátní přirozené lesy neboli pralesy, vyvíjející se zcela, nebo již po staletí bez zásahu člověka, podporují v evropské krajině řadu ekologických, hydrologických, klimatických a socioekonomických funkcí a jsou nepostradatelným prvkem životního prostředí. Kromě toho, že jsou významným přírodním a kulturním dědictvím (řada lokalit je chráněna v režimu UNESCO), jsou tyto ekosystémy jedinými lokalitami, které umožňují pochopit dlouhodobé vztahy mezi přírodním narušením, funkcí lesa a biologickou rozmanitostí a vědecké komunitě tak slouží jako jakési přirozené laboratoře pro detailní pochopení lidského vlivu na lesní ekosystémy (Kulakowski et al., 2017; Mikoláš et al., 2017b; Janda et al., 2018; Mikoláš et al., 2018; Sabatini et al., 2018).

Pokud jde o narušení, tzv. disturbance, jako jsou například větrné či kůrovcové kalamity, ty jsou v těchto porostech historicky přirozenou a neoddělitelnou součástí ovlivňující jejich vývoj a strukturu, přičemž dochází k odumření části stromů a následnému uvolnění prostoru pro další generaci (Čada et al., 2016; Holeksa et al., 2017; Mikoláš et al., 2017a; Janda et al., 2018; Mikoláš et al., 2018). Zmíněná biologická rozmanitost, častěji nazývána jako biodiverzita, v dnešní době často diskutované téma, je chápána jakožto variabilita všech žijících organismů na Zemi, nejčastěji popisována na úrovni druhů. Co se týče vývoje biodiverzity v globálním kontextu, v naší historii planety došlo již k pěti hromadným vymíráním druhů a nyní se hovoří o šestém, jež je téměř výhradně připisováno vlivu člověka. Pravděpodobně největšími hrozbami pro světovou biodiverzitu jsou ztráta a degradace přírodních stanovišť, za čímž následuje ohrožení jejich přílišným využíváním (Kjučukov et Svoboda, 2018).

Evropské lesy pralesovitého charakteru, které v minulosti nebyly zásadním způsobem ovlivněny lidskou činností, jsou z hlediska biodiverzity jejím významným nositelem. Pro mnoho ohrožených či vzácných druhů organismů jsou zcela zásadní pro jejich přežití, neboť na rozdíl od hospodářsky využívaných lesů skýtají mozaiku různých vývojových stádií porostu, od nejmladších po nejstarší. Prostorová struktura je v nich převážně rozvolněná, díky čemuž se lesní půdě dostává dostatečného množství světla, základního aspektu pro vznik bohaté bylinné vegetace. V pralesích

se také nachází velký objem stojícího i ležícího mrtvého dřeva v různých fázích rozkladu, které skýtá tzv. mikrostanoviště a zároveň potravu xylofágním, tedy dřevo požírajícím živočichům. Bohužel však právě tyto jedinečné ekosystémy čelí v současnosti silnému ohrožení z mnoha stran a závratnou rychlostí mizí z mapy světa. Ať už jde z hlediska degradace pralesů o lidský faktor v podobě nelegální i legální těžby, či přírodní činitele, kdy lze v době klimatických změn očekávat zásadní vliv na jejich dynamiku a budoucí vývoj, je patrné, že informace, které by napomohly k efektivní ochraně primárních lesů a tím zároveň i k ochraně biodiverzity, jsou více než zapotřebí (Peterken, 1996; Paillet et al., 2015; Holeksa et al., 2017; Mikoláš et al., 2017b; Janda et al., 2018; Kjučukov et Svoboda, 2018; Mikoláš et al., 2018; Sabatini et al., 2018; Save Paradise Forests, 2018).

Zaměříme-li se na množství a distribuci primárních lesů v Evropě, literatura uvádí, že na základě dosavadního neúměrného využívání lesních zdrojů ve spojitosti s vysokou hustotou obyvatelstva, rozloha přirozených neřízených lesů (specifikované dlouhodobým samovolným vývojem a regenerací, jež ovšem mohou vykazovat antropogenní vlivy z minulosti) a zcela nedotčených, tzv. panenských lesů, drasticky klesá a jsou tak velmi vzácné (Parviainen, 2005; Mackey et al., 2015; Sabatini et al., 2018). Navíc, změny ve struktuře, složení a dynamice vedou ke změnám v popisované biodiverzitě lesních druhů (Paillet et al., 2010). I přesto v Evropě stále existují roztroušené fragmenty panenských lesů a to zejména v odlehlých horských a mokřadních oblastech na Balkáně, v Alpách a Karpatech (Parviainen, 2005).

Aktualizované údaje ohledně rozlohy pralesů (ovšem ne pouze těch nedotčených), založené na průzkumu dostupných databází, literatury a dotazníků, uvádí ve své publikaci Sabatini et al. (2018). Autoři studie přijali definiční rámec Buchwalda (2005), jenž pod termín „primary forests“, zahrnuje všechna již dříve používaná označení jako „primeval, virgin, near-virgin, old-growth a long-untouched forests“, tedy lesy primární, panenské, blízké panenským, starobylé a lesy po dlouhou dobu nedotčené, a publikovali vůbec první kompletní mapu těchto lesů v Evropě, čítající více než 1,4 milionu hektarů ve 34 evropských zemích (0,7% z celkové plochy lesa v Evropě) s tím, že se tyto vzácné ekosystémy nacházejí ve velmi odlehlých, zejména boreálních a horských temperátních oblastech a jsou fragmentovány do velmi malých území.

4.2 Indikátory biodiverzity v lesních ekosystémech

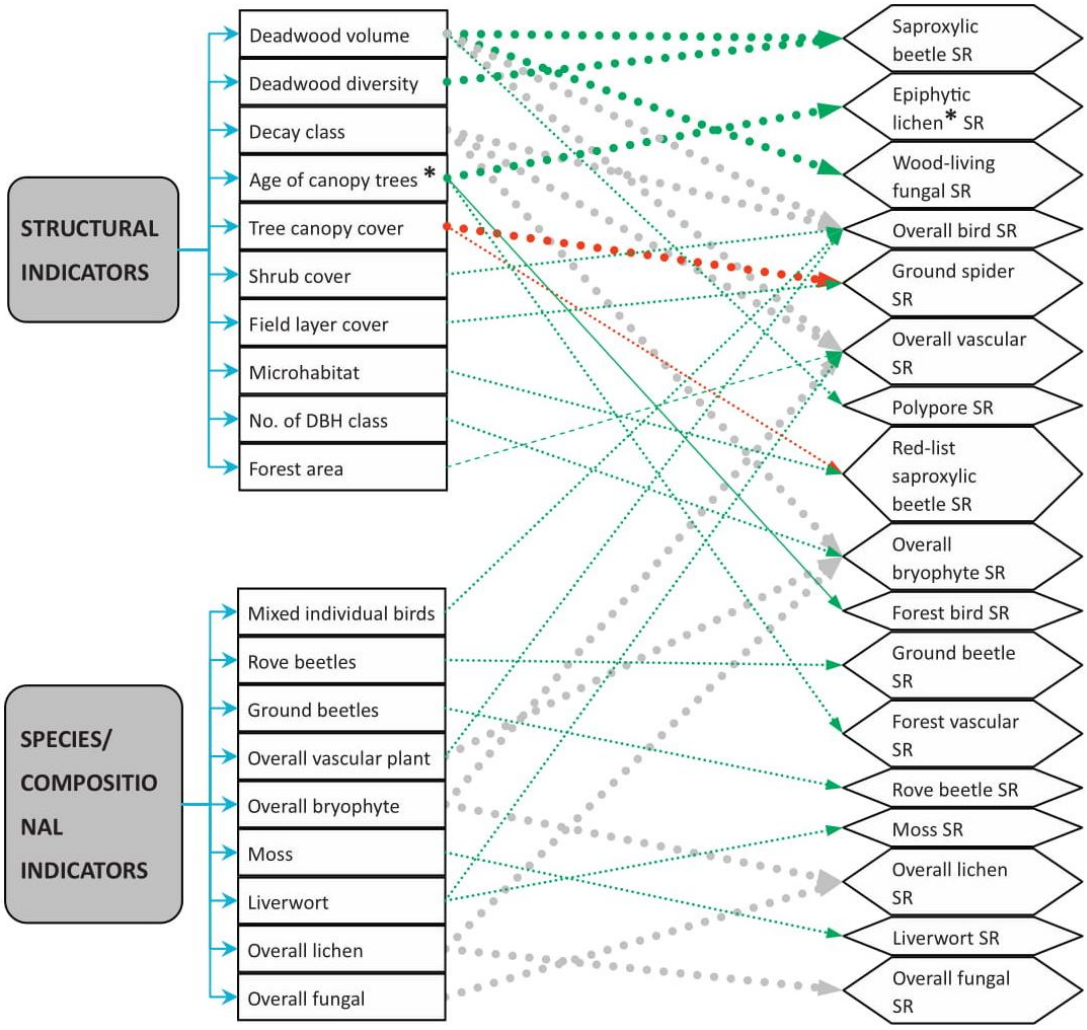
Jak vyplývá ze studie Noss (1990), ještě před třemi dekádami se v environmentální strategii považovala biodiverzita za podružné téma, jež je příliš široké a nejasné na to, aby se s ním dalo počítat v praxi při otázkách regulace a managementu. Dnes, jak můžeme vnímat kolem sebe, je udržení biodiverzity klíčovou problematikou jak v politické sféře, tak ve správě veškerých přírodních zdrojů včetně lesních ekosystémů. Jak Noss (1990) ve své studii předeslal, zásadní roli v této změně pohledu na biodiverzitu hrál především vývoj způsobů, jak ji měřit, a možnosti její indikace (Gao et al., 2015).

Od velmi významného Summitu Země v brazilském Rio de Janeiru, který se uskutečnil v roce 1992, bylo pro lesní (i jiné) ekosystémy představeno velké množství indikátorů a za čas byly změny v těchto ekosystémech předmětem individuálních studií i velkých programů (Gao et al., 2015). Těmi jsou například „Úmluva o biologické rozmanitosti“ (CBD), usilující o zachování biodiverzity na všech třech úrovních – genové, druhové, ekosystémové; „Forest Europe“, program zaměřený na ochranu a trvale udržitelné hospodářství evropských lesů; „Montrealský protokol“, úmluva na ochranu ozónové vrstvy nebo „Streamlining European Biodiversity Indicators“ (SEBI), iniciativa, jejímž cílem bylo vypracovat evropský soubor indikátorů biologické rozmanitosti. Navzdory velkému množství provedených průzkumů, nejnovější programové dokumenty a směrnice došly bohužel k závěru, že k vyhodnocení trendů v této oblasti je v celoevropském měřítku k dispozici jen velmi málo relevantních indikátorů.

Jak zmiňuje Evropská agentura pro životní prostředí, ztráta biodiverzity v Evropě je skutečností. Nicméně také uvádí, že biologická rozmanitost je velmi komplikovaná a neexistuje jednoduchá odpověď na to, jak změny a trendy ve vybraných komponentech biodiverzity, včetně její ztráty, popsat (Biała et al., 2012). O tom vypovídá i fakt, že ačkoliv několik států oznámilo snahu o zavedení ochrany biodiverzity s cílem udržitelného managementu lesů v praxi, žádný z nich nepoukázal na tyto cíle v přímé souvislosti se specifickými indikátory biodiverzity (Barbati et al., 2014).

Indikátory lesní biodiverzity byly přezkoumávány např. Ferrisem et Humphreyem (1999). Jejich závěr byl takový, že je důležité jasně porozumět

vzájemným vztahům mezi indikačními druhy/skupinami, jejich požadavky na stanoviště a skupinami druhů, které by měly indikovat. Zásadní rozdíly se ovšem objevují v ověřitelnosti kvality indikátorů, aby neukazovaly nepravdivé výsledky a zároveň byly srozumitelné a sdělitelné pro vytváření nových programů. V této souvislosti Gao et al. (2015) uvádí, že v rámci panevropské politiky, související s lesní biodiverzitou, se jen velmi zřídka řeší indikátory biodiverzity ve vztahu k lesnictví. Například SEBI obsahuje pouze tři indikátory vztahující se přímo či nepřímo k biodiverzitě, jimiž jsou zásoba dřeva, bilance přírůstu a těžby a výskyt mrtvého dřeva (Biała et al., 2012).



Obr. 5: Tabulka znázorňující korelace mezi strukturními / kompozičními indikátory a lesními organismy. Tučné šipky (zelené a červené) ukazují významné korelace, slabé šipky (zelené a červené) mírné korelace a tučné šedé šipky nepředstavují žádnou korelaci. Zelené šipky ukazují pozitivní korelaci a červené negativní korelaci. Tečkované šipky znázorňují korelaci na úrovni porostu, čárkované na úrovni lesa a souvislé na úrovni krajiny (Gao et al., 2015).

Evropská agentura pro životní prostředí a Gao et al. (2015) se shodují na tom, že je nezbytné zajištění soudržnosti mezi indikátory biodiverzity na národní, regionální a globální úrovni. Na jedné straně totiž mnoho evropských zemí vyvíjí své vlastní indikátory, vztažené ke svému území, a současně probíhají měření změn v biodiverzitě i na globální úrovni (Biała et al., 2012). Autoři Gao et al. (2015) upozorňují na problémy se sjednocením indikátorů, jež je komplikované z důvodu jejich nepřeberného množství, a také na kritickou nutnost přezkoumání důkazní síly těchto indikátorů, včetně posouzení jejich vzájemných vztahů, což bylo také cílem jejich studie.

Jak vyplívá ze studií autorů Franklin (1988), Noss (1990), Larsson et al. (2001) a Spanos et al. (2006), výzkum biodiverzity lesů je nejčastěji rozdělen do tří okruhů. Gao et. al. (2015) zvolili pro svoje testování první z nich, kterým je druhová skladba – identita a rozmanitost elementů, včetně seznamu druhů a míry diverzity druhů. Ferris et Humphrey (1999) uvádí, že právě tento atribut současně se strukturálními indikátory jsou v současných studiích nejvyužívanější, a to z důvodu přístupnosti vědcům. Indikátory druhové skladby a struktury mohou dle Gao et al. (2015) sloužit navíc jako náhradní indikátory funkcí, tedy že struktury lesních porostů mohou odrážet jak přirozené disturbance, tak lidské zásahy, zatímco úroveň rozkladu mrtvého dřeva, jakožto strukturálního indikátoru, může dobře indikovat dekompoziční procesy.

Autoři získali na základě klíčových slov „les“ plus „biodiverzita“ plus „indikátor“ celkem 1997 studií, ze kterých bylo jako relevantních k přezkumu vybráno celkem 142. Všechny studie byly vztažené pouze k území Evropy a zahrnovaly celkem 14 typů lesů, včetně horských bučin a smrčin. Zkoumáno bylo deset skupin indikátorů a 83 individuálních indikátorů. Z celkem 412 rozlišených korelací bylo průkazných pouze šest korelací. Co se týče hojnosti druhů, silnou průkaznost mělo testování korelací ve čtyřech případech (Obr. 5). Objem mrtvého dřeva je v silné pozitivní korelaci s výskytem saproxylických brouků a na dřevě žijících hub, a to na úrovni porostu. U mrtvého dřeva preferují saproxyličtí brouci vyšší diverzitu. Co se týče světelných podmínek, ze silné negativní korelace mezi zápojem porostu a výskytem pozemních pavouků a zápojem porostu a výskytem saproxylických brouků uvedených v Červeném seznamu IUCN vyplývá, že tyto dvě skupiny vyžadují otevřená stanoviště poskytující dostatek světla.

4.3 Charakteristika zvolených indikátorů a vliv na biodiverzitu

❖ **Mrtvé dřevo**

Dřevní hmota je jedním z hlavních prvků, na základě kterých odlišujeme les od ostatních suchozemských biomů a jeho přítomnost v mrtvé tlející formě je významným jevem lesních ekosystémů. Tato forma dřeva spojuje až několik generací lesa, v důsledku čehož nedochází k narušení jeho kontinuity (Jankovský et al., 2006). Mrtvé dřevo ve všech svých formách patří mezi základní strukturální znaky původních lesů střední Evropy a jeho přítomnost je na první pohled jedním z hlavních rozdílů mezi lesem přírodním a hospodářským (Svoboda, 2006).

Pojmem „Mrtvé dřevo“ je myšlena odumřelá dřevní biomasa, v anglické literatuře označována jako „dead wood“ či jako „woody debris“. Jedná se o dřevo v podobě větviček, silnějších větví, keřů, pařezů, ale také celých kmenů. Tento pojem však současně zahrnuje dřevní hmotu z biologického hlediska stále živou. Takovým příkladem mohou být vyvrácené, ale doposud zakořeněné stromy vykazující určitou vitalitu (Siemens et al., 2006; Máčka et al., 2011). Z odborné literatury, která na toto téma v posledních dekádách vznikla, vyplývá, že mrtvé dřevo plní v lesních ekosystémech několik významných ekologických funkcí.

Ležící mrtvá dřevní hmota hraje důležitou roli v ochraně půdy, kdy např. padlé kmeny výrazně snižují riziko eroze. Zásadní roli hraje v koloběhu živin, jelikož tlející biomasa vytváří bohatý substrát novým semenáčkům a houbám. Díky schopnosti jeho akumulace ovlivňuje mrtvé dřevo dlouhodobý koloběh uhlíku. Schopné je také pozitivně ovlivňovat vodní režim, tzn. přímo zadržovat vodu a v případě sucha ji dodávat do okolního prostředí (Kupferschmid et Bugmann, 2005; Jankovský et al., 2006; Svoboda, 2006; Müller et Bütler, 2010; Bače et Svoboda, 2014; Seibold et al., 2015; Vrška et al., 2015; Čížek et al., 2016). Vodní prostředí v lesním ekosystému ovlivňuje také sekundárně, kdy do tekoucích vod popadané elementy dřeva vytváří specifické morfologické, hydrologické a biologické podmínky a tyto toky tak oplývají vyšší diverzitou vodních organismů (Angermeier et Karr, 1984; Harmon et al. 1986; Benke et Wallace, 2010; Wondzell et Bisson, 2003; Wright et Flecker, 2004; Siemens et al., 2006; Acuña et al., 2013; Málek, 2016; Málek, 2018).

Co se biodiverzity týče, vědecké studie potvrzují, že tu mrtvá dřevní hmota podporuje ve všech složkách lesa a ve vztahu k ní se tak jeví jako cenný indikátor (Svoboda, 2006; Bače et Svoboda, 2014). Např. Franklin et al. (1981), Stevens (1997), Ecke et al. (2001) a Spetich et al. (2002) potvrdili význam mrtvé dřevní hmoty pro existenci a přežívání mnoha druhů malých savců, ptáků a členovců. Horák (2007) uvádí, že v přírodních procesech plní mrtvé dřevo nezastupitelnou roli, jelikož skýtá místo k životu, úkryt a zdroj potravy plazům, obojživelníkům, ptákům, netopýrům a dalším savcům a je také nezbytně důležité pro méně nápadné skupiny organismů jako jsou houby, lišejníky či bezobratlí. Závislost hub a lišejníků, ale také mechů a vyšších rostlin na mrtvém dřevě v evropských přirozených lesích byla zaznamenána Ohlsonem et al. (1997).

Modely biodiverzity mezi evropskými přirozenými lesy a lesy s managementem porovnávali ve svém review Brunet et al. (2010). Z výsledků je patrné, že hospodářské lesy, které z důvodu managementu neoplývají dostatečným množstvím mrtvého dřeva, mají relativně nízkou ochranářskou hodnotu, jelikož právě na tento aspekt negativně reaguje celá řada lesních organismů. Pokles lesní biodiverzity v důsledku nedostatku mrtvého dřeva zmiňuje také Svoboda (2006), který uvádí, že dle dostupných zdrojů je na mrtvém dřevě závislých až 40 procent všech organismů žijících v lese. Bobiec et Gutowski (2005) tvrdí, že tyto saproxylické organismy mohou zaujímat dokonce až 50 procent všech lesních druhů. Problematiku hospodářských lesů v souvislosti s množstvím mrtvého dřeva, potažmo lesní biodiverzitou, zmiňují též Topp et al. (2006), kteří zkoumali distribuci brouků v Západních Karpatech na Slovensku v závislosti na přítomnosti velkých fragmentů mrtvého dřeva, tzv. Coarse Woody Debris (CDW). Studie ukázala, že na studijních plochách blízko akumulacím CDW může být druhová bohatost a početnost brouků dvakrát až pětkrát větší než na plochách CDW vzdáleným. Na fragmentech mrtvého dřeva vznikají mnoha lesními druhy využívaná mikrostanoviště jako jsou trhliny, praskliny či dutiny, jejichž přítomnost je v lesním ekosystému z hlediska ochrany přírody velmi významná (Kozák et al., 2018). Autoři této studie potvrdili, že proporce mrtvého dřeva je jedním z hlavních parametrů ovlivňujících četnost a diverzitu těchto stanovišť. V neposlední řadě je přítomnost mrtvého dřeva důležitým aspektem pro přežívání tetřeva hlušce, ohroženého deštníkového druhu, zastřešujícího výskyt mnoha dalších lesních organismů (Mikoláš et al., 2018a,b).

Pokud jde o to, jaké podmínky by mělo mrtvé dřevo v lesním ekosystému splňovat, tak aby došlo k naplnění jeho potenciálu podporovat biodiverzitu, literatura uvádí několik aspektů (např. Obr. 6). Jako nejzásadnější se jeví rovina kvantitativní a kvalitativní, přičemž vedle objemu, rozměrů a stupně rozkladu je také velice důležitá jeho prostorová distribuce (Sturtevant et al., 1997; Fridman et Walheim, 2000; Holeksa, 2001; Bače et Svoboda, 2014, Vítková et al., 2018). Korelace mezi těmito strukturálními indikátory jako je objem, diverzita, a stupeň rozkladu mrtvého dřeva a jejich indikací graficky znázorňují již zmiňovaní autoři Gao et al. (2015) (Obr. 5). Jak ovšem uvádí Kraus et Krumm (2013), odpověď na otázku, jaké množství či kvalita mrtvého dřeva je ta optimální, není jednoduchá a vždy záleží na tom, jaké druhy jsou předmětem ochrany. Nároky jednotlivých druhů se odvíjejí mimo jiné od typu stanoviště a není možné určit takové nastavení mrtvého dřeva, které by na daném stanovišti zaručilo přežití všech saproxylických druhů (Ranius et Jonsson, 2007). Kraus et Krumm (2013) nicméně dodávají, že prahové hodnoty mrtvého dřeva, které určitý podíl saproxylické diverzity zaručují, se ve vědeckých studiích z posledních let již objevují.

Retaining trees with microhabitats	Position and arrangement	Tree species	Size of retained deadwood	Stage of decay
-Trees with already developed microhabitats -Preferably older trees -Trees with potential to develop microhabitats -A variety of tree species, sizes, decay stages at a range of locations	-Sun-exposed position -Shaded location -Standing deadwood -Lying deadwood -Range of decay stages -Range of tree species	-Native species -Species with slow decay -Sparsely occurring species -Species bearing more microhabitats	-All possible sizes but preferably larger segments -Various deadwood types and positions (standing and lying deadwood)	-All decay stages (early, intermediate, advanced) -Range of tree species -Various deadwood types and positions (standing and lying deadwood)

Obr. 6: Klíčové aspekty, na které je třeba brát u mrtvého dřeva zřetel (Vítková et al., 2018). Autoři se ve studii zabývali problematikou vhodného managementu mrtvého dřeva a jeho implementací v lesním hospodářství střední Evropy.

❖ **Světelné podmínky**

Z dostupné odborné literatury je zřejmé, že světelné podmínky, resp. hustota zápoje porostu, jíž je množství světla v podrostu ovlivňováno, jsou důležitým strukturním parametrem lesních ekosystémů a stejně tak jako mrtvé dřevo, i tento aspekt hraje důležitou roli v lesní biologické rozmanitosti. Jak již bylo zmíněno, pralesy jsou charakteristické mozaikou různých vývojových stádií, od nejmladších po nejstarší a prostorová struktura je v nich převážně rozvolněná. Díky tomu oplývají tyto ekosystémy značnou otevřeností, na základě které se do podrostu dostává dostatečné množství světla (Mikoláš et. al., 2018). Právě tento faktor dle vědeckých poznatků významně ovlivňuje výskyt mnoha lesních organismů.

Například Forrester et al. (2012) ve své experimentální studii provedené v USA tvrdí, že otevřenost porostu významně ovlivňuje na daném stanovišti podmínky mikroklimatu a to zejména urychlením vstupu mrtvého dřeva, ohříváním půdy, nebo uvolněním přízemní vegetace z nadměrné kompetice. Autoři Lachat et al. (2016) se pokoušeli zjistit, jaký dopad mají podmínky lesních stanovišť na saproxylické brouky v otevřených anebo v uzavřených přirozených bukových porostech. Výzkum v Karpatech na území Ukrajiny ukázal, že množství těchto brouků bylo v otevřených porostech výrazně vyšší než v porostech uzavřených. Ačkoliv v tomto případě nebyl prokázán významný rozdíl v počtu druhů, co se týče složení druhové bohatosti, otevřené porosty vykazovaly oproti uzavřeným jasně rozdílnou kompozicí. Při porovnání biodiverzity mezi středy a okraji porostních mezer byl vyšší počet druhů prokázán na středech. Lehnert et al. (2013) zkoumali ochranářskou hodnotu lesů napadených kůrovcem. Jejich studie byla provedena v Národním parku Bavorský les 15 let po kůrovcové kalamitě, jež měla za následek rapidní vznik porostních mezer. Výsledky analýzy 24 taxonomických skupin (hub, rostlin, živočichů) odhalily významnou preferenci otevřeného porostu u 257 druhů oproti 149 druhům preferujícím porosty uzavřené. Pouze 82 druhů preferovalo přechod mezi těmito typy porostů. Autoři Vodka et Čížek (2013) zkoumali prostorovou distribuci členovců v listnatém lese na jihovýchodě České republiky. Výsledky studie ukázaly, že při okraji lesa se vyskytovalo o 60 % více druhů než uvnitř zapojeného lesa, což bylo vysvětleno především otevřeností zkoumaných stanovišť a dostupností světla. Preference členovců byla lépe patrná v podrostu než korunovém patře.

Dostupnost světla, jakožto klíčového faktoru ovlivňujícího distribuci saproxylického a ostatního hmyzu v temperátních lesích, popisuje dle autorů Vodky a Čížka (2013) mnoho dalších studií. Například Kappes et Topp (2004) zkoumali výskyt brouků na mrtvém dřevě v listnatém, přírodě blízkým způsobem obhospodařovaném lese v Německu. Vědci zjistili, že akumulace dřeva exponovaného slunci oplývaly jasně vyšším počtem druhů i jedinců než zastíněné fragmenty. Podobných výsledků dosáhli i autoři Horák et Rébl (2013) se svým výzkumem provedeným v jednom z největších středoevropských pastvinných lesů v České republice. Ukázalo se, že většina druhů ve studii zastoupených saproxylických i dalších skupin brouků upřednostňovala slunci vystavené solitérní stromy a vyhýbala se zastíněným stromům pod uzavřeným zápojem. Dostatečné množství světla v porostu, vedle množství mrtvého dřeva, je jedním z nejdůležitějších strukturních parametrů také pro tetřeva hlušce (Mikoláš et al., 2017a,b). Ten vyžaduje zejména lesy s bohatou přízemní vegetací, která je přímo ovlivněna množstvím světla pronikajícího do podrostu (Storch, 2007). Velmi příznivý vliv slunečního světla na lesní biodiverzitu, společně s funkcí ležícího mrtvého dřeva byl potvrzen i v lesích hospodářských. Finští autoři Kaila et al. (1997) ve své práci zaměřené na lesy s primární funkcí produkce dřeva dospěli k závěru, že mrtvé kmeny ponechané na holinách hostí kromě saproxylických organismů také mnoho druhů vyžadujících vyhřátá a světlu exponovaná stanoviště.

Výzkum světelných podmínek v porostu je zde založen na základě parametrů vypovídajících o množství světla dopadajícího do podrostu a jeho variabilitě v rámci studijních ploch. Jde o procentuální vyjádření průměrné otevřenosti koruny a Giniho koeficient. Autoři Parobeková et al. (2018) tento koeficient popisují jako jednu z vertikálních strukturních charakteristik porostu, charakterizující nerovnost v rozložení výšek stromů. Dosahuje hodnot 0 až 1, přičemž 0 značí maximální rovnoměrnost (všechny stromy mají stejnou výšku) a 1 maximální nerovnoměrnost (stromy jsou různě vysoké). Mnohé studie ukazují, že dynamika těchto parametrů je řízená zejména disturbančním režimem, přičemž disturbance zvyšují heterogenitu porostní struktury, objem mrtvého dřeva a dostupnost světla a jeho variability v porostu (Spies et al., 1988; Seymour et al., 2002; Franklin et Van Pelt, 2004; Donato et al., 2012; Lutz et al., 2012; Trotsiuk et al., 2014; Meigs et al., 2017).

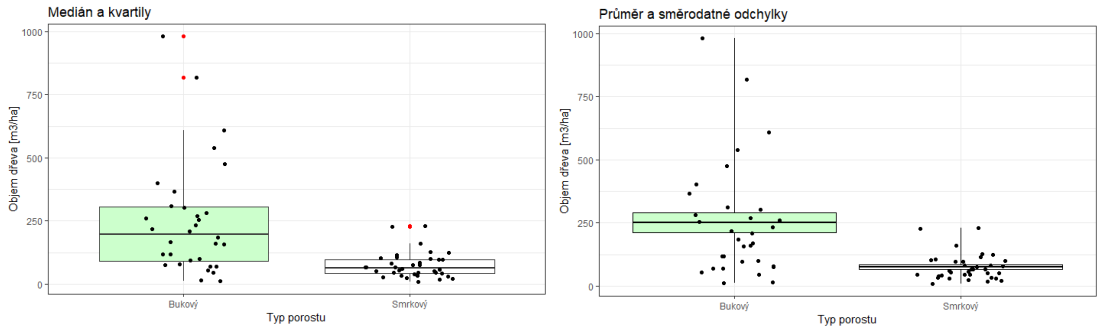
5 Výsledky práce

5.1 Hodnoty indikátorů mezi smrkovými a bukovými porosty

❖ Ležící mrtvé dřevo

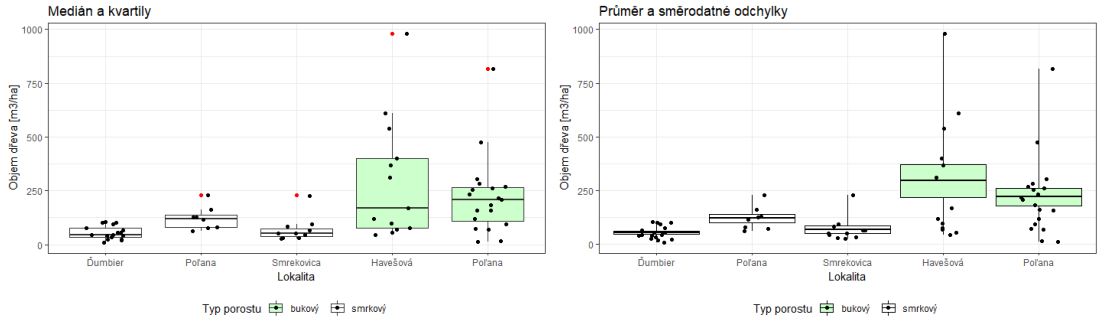
Výsledky dvouvýběrového t-testu ukazují signifikantní rozdíly v celkovém objemu ležícího mrtvého dřeva mezi oběma vegetačními typy ($p < 0{,}001$). Významně vyššími hodnotami oplývají bukové porosty oproti smrkovým (Obr. 7). Mezi jednotlivými porostními skupinami jsou hodnoty celkového objemu ležícího mrtvého dřeva značně variabilní (Obr. 8). Při vzájemném testování porostních skupin mezi sebou byly analýzou rozptylu ANOVA potvrzeny signifikantní rozdíly mezi kombinacemi bukových a smrkových porostů Havešová vs Ďumbier ($p = 0.001$), Poľana vs Ďumbier ($p = 0.023$) a Havešová vs Smrekovica ($p = 0.009$).

Porovnání bukových a smrkových porostů



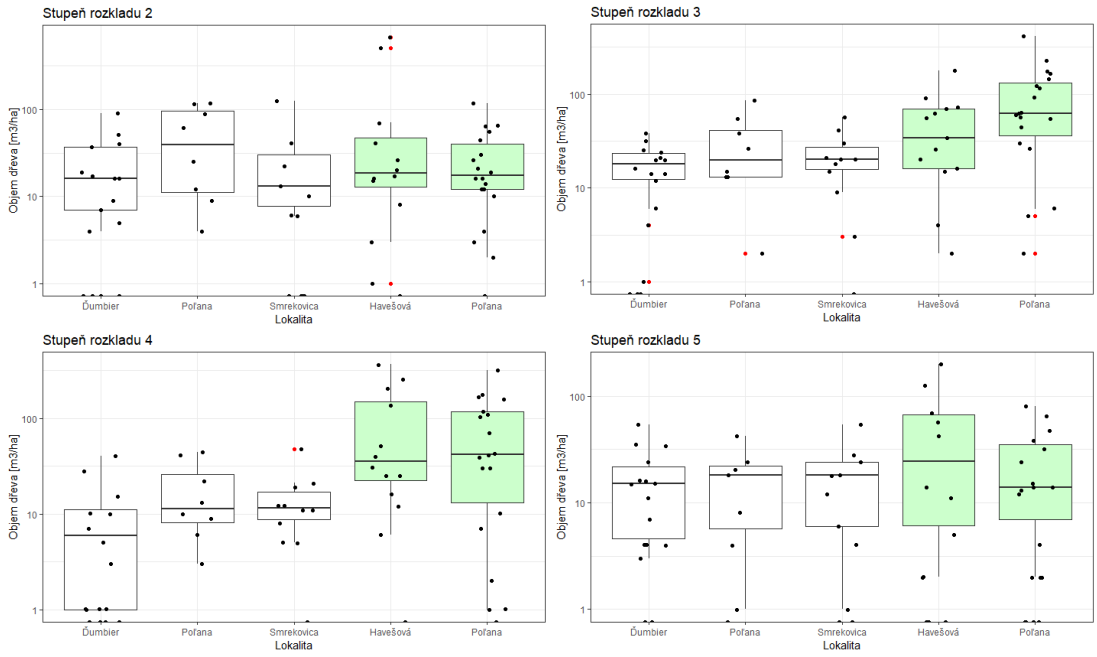
Obr. 7: Hodnoty celkového objemu ležícího mrtvého dřeva na studijních plochách bukových a smrkových porostů. V diagramu vlevo, sestaveném na základě mediánů a kvartilů, jsou červeně vyznačeny odlehlé hodnoty. Diagram vpravo je sestaven na základě průměrných hodnot a směrodatných odchylek.

Porovnání jednotlivých porostních skupin

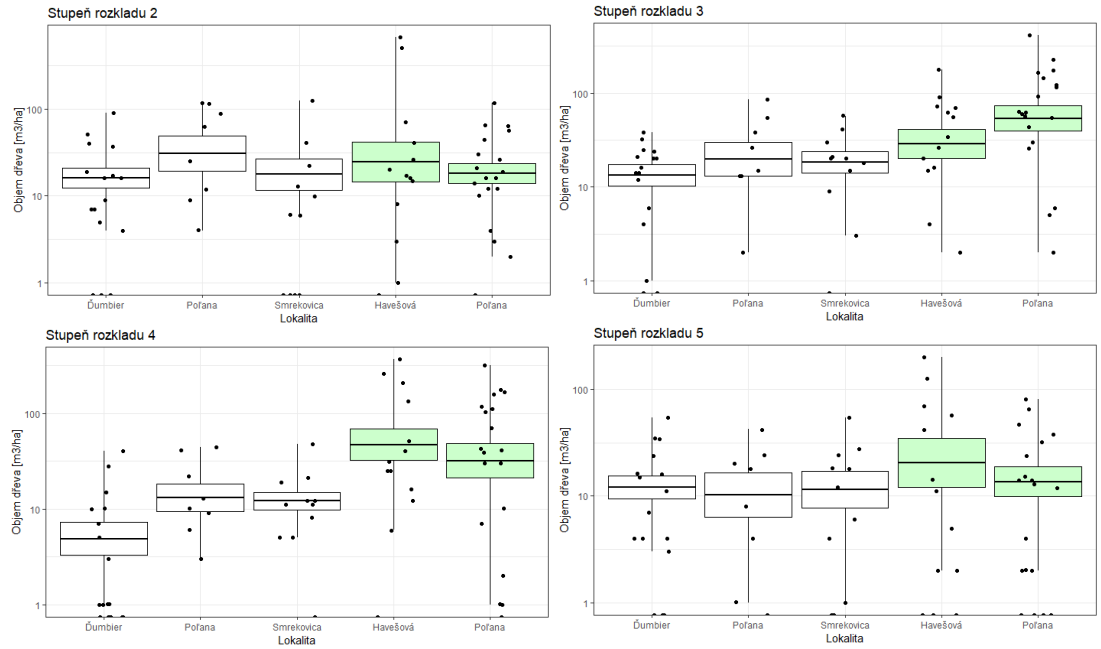


Obr. 8: Variabilita hodnot celkového objemu ležícího mrtvého dřeva na studijních plochách mezi všemi porostními skupinami. V diagramu vlevo, sestaveném na základě mediánů a kvartilů, jsou červeně vyznačeny odlehlé hodnoty. Diagram vpravo je sestaven na základě průměrných hodnot a směrodatných odchylek.

Porovnání porostních skupin s ohledem na stupně rozkladu



Obr. 9: Hodnoty objemu ležícího mrtvého dřeva stádií rozkladu 2 – 5 na studijních plochách v jednotlivých porostech. Diagramy byly sestaveny na základě mediánů a kvartilů a červeně jsou v nich vyznačeny odlehlé hodnoty. Osy y jsou v logaritmickém měřítku. Z důvodu převážně nulových hodnot zde není zobrazen objem mrtvého dřeva se stádiem rozkladu 1.



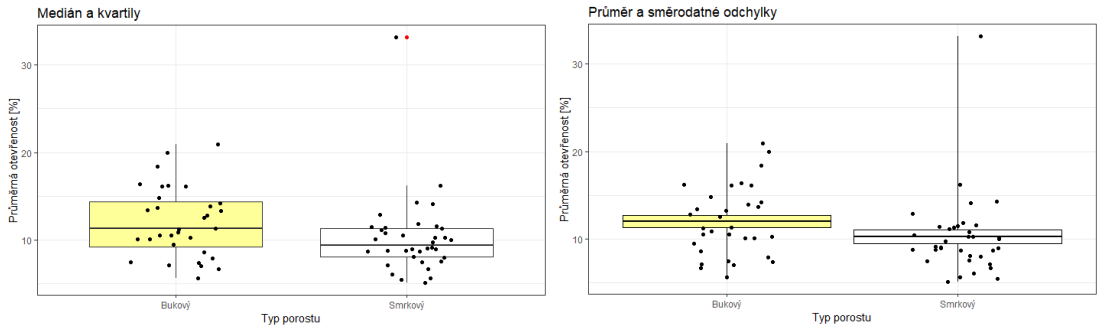
Obr. 10: Hodnoty objemu ležícího mrtvého dřeva stádií rozkladu 2 – 5 na studijních plochách v jednotlivých porostech. Diagramy byly sestaveny na základě průměrných hodnot a směrodatných odchylek. Osy y jsou v logaritmickém měřítku. Z důvodu převážně nulových hodnot zde není zobrazen objem mrtvého dřeva se stádiem rozkladu 1.

Hodnoty objemu ležícího mrtvého dřeva u jednotlivých stupňů rozkladu (Obr. 9, 10) ukazují, že výsledky dosažené u celkového objemu jsou ovlivněny především stupněm rozkladu 3 a 4. To je potvrzeno i testováním analýzou rozptylu ANOVA, ve které se jako signifikantní ukázaly rozdíly mezi kombinacemi bukových a smrkových porostů Poľana vs Ďumbier ($p < 0{,}001$) a Poľana vs Smrekovica ($p = 0.007$) u stupně rozkladu 3 a Havešová vs Ďumbier ($p = 0.013$) a Poľana vs Ďumbier ($p = 0.032$) u stupně rozkladu 4. U stádií rozkladu 1, 2 a 5 nebyly signifikantní rozdíly zjištěny.

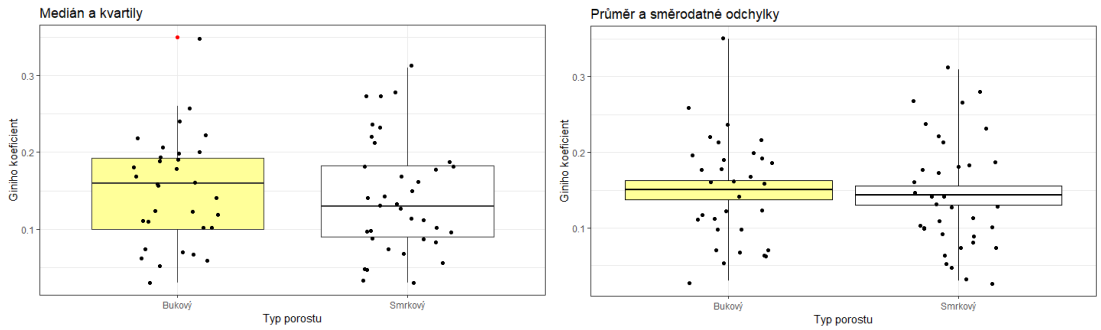
❖ Světelné podmínky

Z výsledků je patrné, že množství světla v podrostu a jeho variabilita v ploše se mezi bukovými a smrkovými porosty neliší. Hodnoty průměrné otevřenosti koruny (Obr. 11) jsou rozdílné pouze nepatrně a hodnoty Giniho koeficientu (Obr. 12) jsou téměř totožné. Signifikantní rozdíly hodnot nebyly potvrzeny.

Porovnání bukových a smrkových porostů



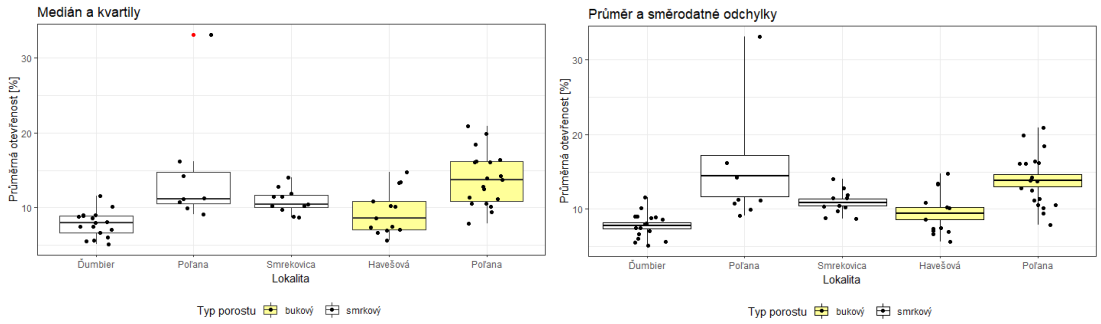
Obr. 11: Hodnoty průměrné otevřenosti koruny na studijních plochách mezi bukovými a smrkovými porosty. V diagramu vlevo, sestaveném na základě mediánů a kvartilů, jsou červeně vyznačeny odlehlé hodnoty. Diagram vpravo je sestaven na základě průměrných hodnot a směrodatných odchylek.



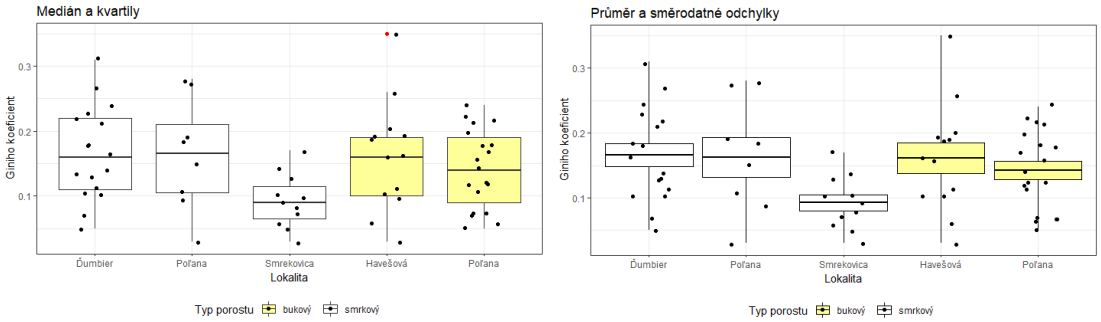
Obr. 12: Variabilita světla na studijních plochách mezi bukovými a smrkovými porosty. V diagramu vlevo, sestaveném na základě mediánů a kvartilů, jsou červeně vyznačeny odlehlé hodnoty. Diagram vpravo je sestaven na základě průměrných hodnot a směrodatných odchylek.

Porovnání jednotlivých porostních skupin (Obr. 13, 14) již rozdíly naznačují. Ačkoliv se množství světla v podrostu mezi oběma vegetačními typy významně neliší, mezi porostními skupinami se jako signifikantní ukázaly rozdíly jednak mezi kombinacemi bukových a smrkových porostů Poľana vs Ďumbier ($p < 0{,}001$) a Havešová vs Poľana ($p = 0.026$), ale také mezi smrkovými porosty Poľana vs Ďumbier ($p < 0{,}001$) a bukovými porosty Poľana vs Havešová ($p = 0.012$). Odlišnosti ve variabilitě světla v plochách vykazuje oproti ostatním pouze lokalita Smrekovica (Obr. 14), signifikantní rozdíly se však ananlýzou ANOVA nepotvrdily.

Porovnání jednotlivých porostních skupin



Obr. 13: Hodnoty průměrné otevřenosti koruny na studijních plochách v jednotlivých porostech. V diagramu vlevo, sestaveném na základě mediánů a kvartilů, jsou červeně vyznačeny odlehlé hodnoty. Diagram vpravo je sestaven na základě průměrných hodnot a směrodatných odchylek.

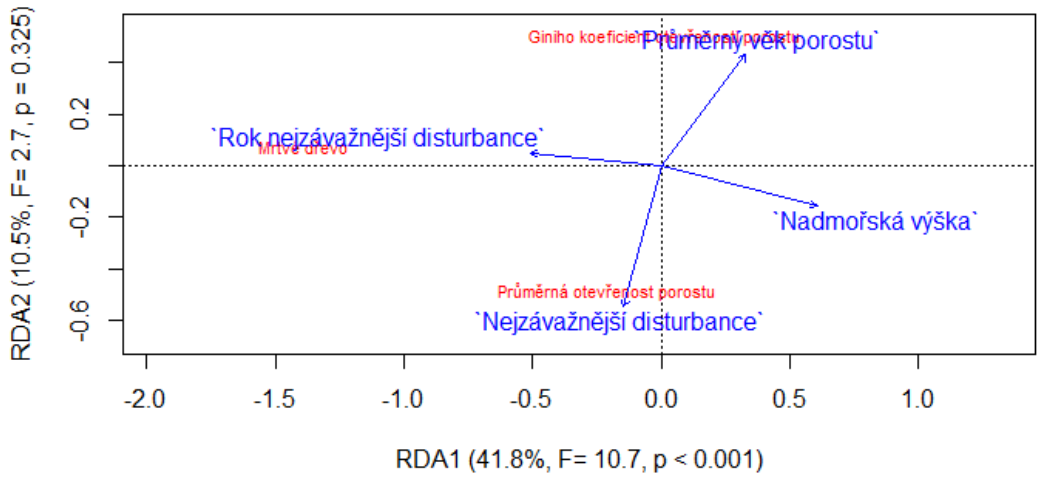


Obr. 14: Variabilita světla na studijních plochách mezi jednotlivými porostními skupinami. V diagramu vlevo, sestaveném na základě mediánů a kvartilů, jsou červeně vyznačeny odlehlé hodnoty. Diagram vpravo je sestaven na základě průměrných hodnot a směrodatných odchylek.

Z důvodu průkazné odlišnosti hodnot celkového objemu ležícího mrtvého dřeva mezi bukovými a smrkovými porosty je hypotéza H0 (hodnoty nepřímých indikátorů biodiverzity se mezi smrkovými a bukovými temperátními pralesy Evropy neliší) na hladině významnosti 0,05 zamítnuta.

5.2 Vliv fyziogeografických atributů a disturbanční historie

Výsledky redundanční analýzy (RDA) ukazují, že zvolené disturbanční charakteristiky a fyziogegrafické vlastnosti mají souvislost s výší hodnot ležícího mrtvého dřeva a světelných podmínek v porostu. Z obrázku 15 je patrné, že celkový objem ležícího mrtvého dřeva je v pozitivním vztahu s rokem nejzávažnější disturbance v porostu, a naopak v negativním vztahu s nadmořskou výškou. Lze tedy říci, že s rostoucím časem uplynulým od nejzávažnější disturbance celkový objem ležícího mrtvého dřeva v porostu klesá, stejně tak, jako s rostoucí nadmořskou výškou. U světelných podmínek je zřejmá pozitivní souvislost s průměrným věkem porostu a také s intenzitou nejzávažnější disturbance. Diagram ukazuje, že s vyšší intenzitou nejzávažnějšího narušení roste množství světla, a že s rostoucím věkem porostu se zvyšuje i jeho variabilita v ploše. Model vysvětluje 52,3 % celého rozptylu.



Obr. 15: Ordinační diagram metody RDA (redundanční analýza), vysvětlující vztahy mezi parametry vývoje (průměrný věk, nejzávažnější disturbance, rok této disturbance) a fyziogeografickými atributy (nadmořská výška) obou vegetačních typů, a strukturními parametry porostů (ležící mrtvé dřevo, průměrná otevřenost koruny a Giniho koeficient otevřenosti koruny). Model vysvětluje 52,3 % celého rozpytlu.

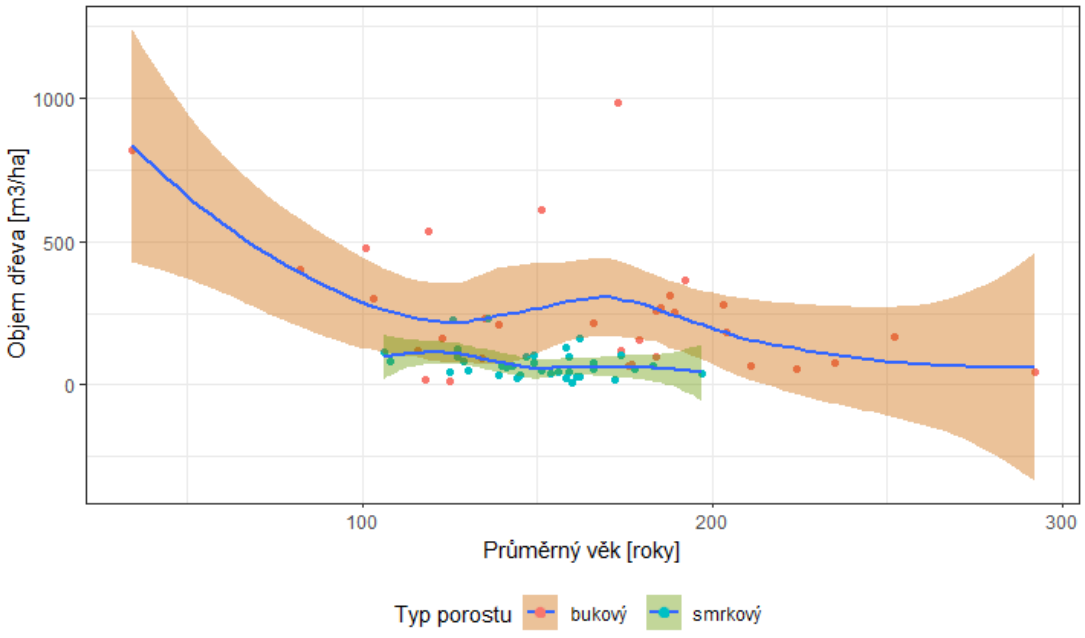
Z důvodu zřejmých vztahů mezi zvolenými disturbančními charakteristikami a fyziogeografickými atributy porostů, a hodnotami ležícího mrtvého dřeva a světelných podmínek je hypotéza H0 (fyziogeografické atributy a přirozené disturbance nemají v temperátních pralesích Evropy vliv na výši hodnot nepřímých indikátorů biodiverzity) na hladině významnosti 0,05 zamítnuta.

5.3 Proměnlivost indikátorů v závislosti na stáří porostu

❖ Ležící mrtvé dřevo

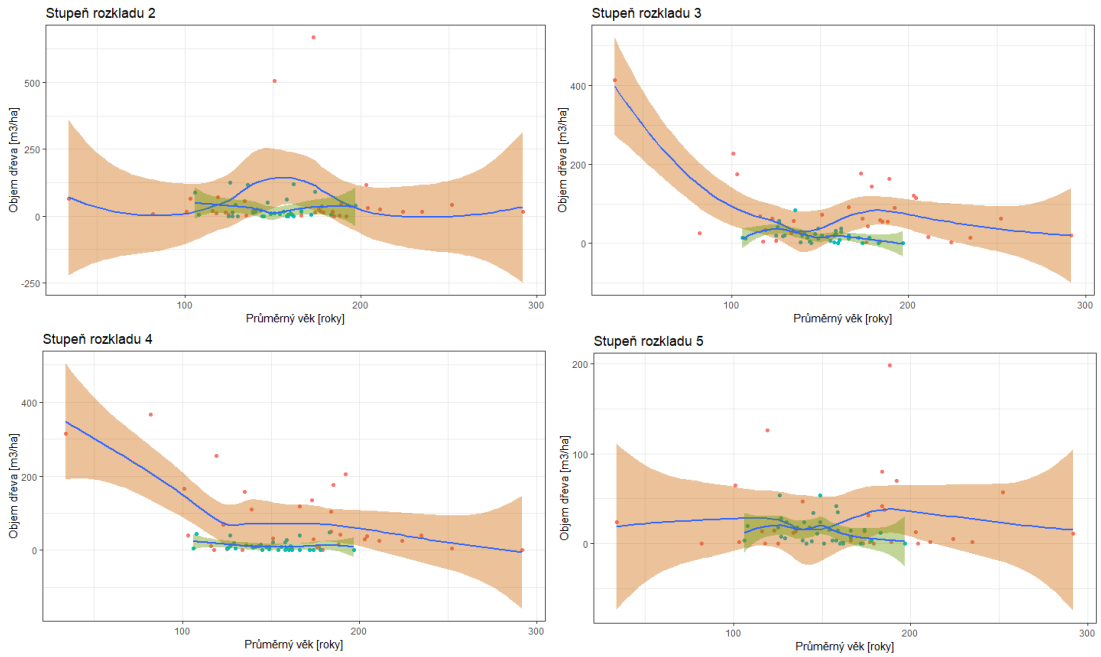
Při testování vlivu průměrného stáří porostu na celkový objem ležícího mrtvého dřeva byla regresní analýzou zjištěna signifikantní hodnota p = 0.02 u bukových porostů, u nichž je v korelačním bodovém diagramu (Obr. 16) patrný nárůst objemu dřeva při stáří porostu přibližně od 120 do 170 let a následně pokles. Smrkové porosty oplývají oproti bukovým relativně nízkým objemem dřeva, jež se během stáří v rozmezí přibližně od 100 do 200 let výrazně nemění. Obě trendové křivky, znázorňující váženou regresi mezi rozptylem jednotlivých bodů (studijních ploch), mají spíše klesající charakter. Při zaměření se na jednotlivé stupně rozkladu (Obr. 17) vyšel najevo průkazný vliv průměrného stáří porostu na objem ležícího mrtvého dřeva u stupně rozkladu 3 (p = 0.013) a stupně rozkladu 4 (p = 0.001) v bukových porostech a u stádia rozkladu 3 (p = 0.02) ve smrkových porostech. U ostatních tříd rozkladu nebyla signifikantní souvislost zjištěna.

Porovnání bukových a smrkových porostů



Obr. 16: Korelační bodový diagram zobrazuje vztah mezi celkovým objemem ležícího mrtvého dřeva a průměrným věkem stromů na jednotlivých studijních plochách. Modrou barvou je vyznačena trendová křivka znázorňující váženou regresi mezi rozptylem jednotlivých bodů. Pásy kolem křivek zobrazují 95% interval spolehlivosti.

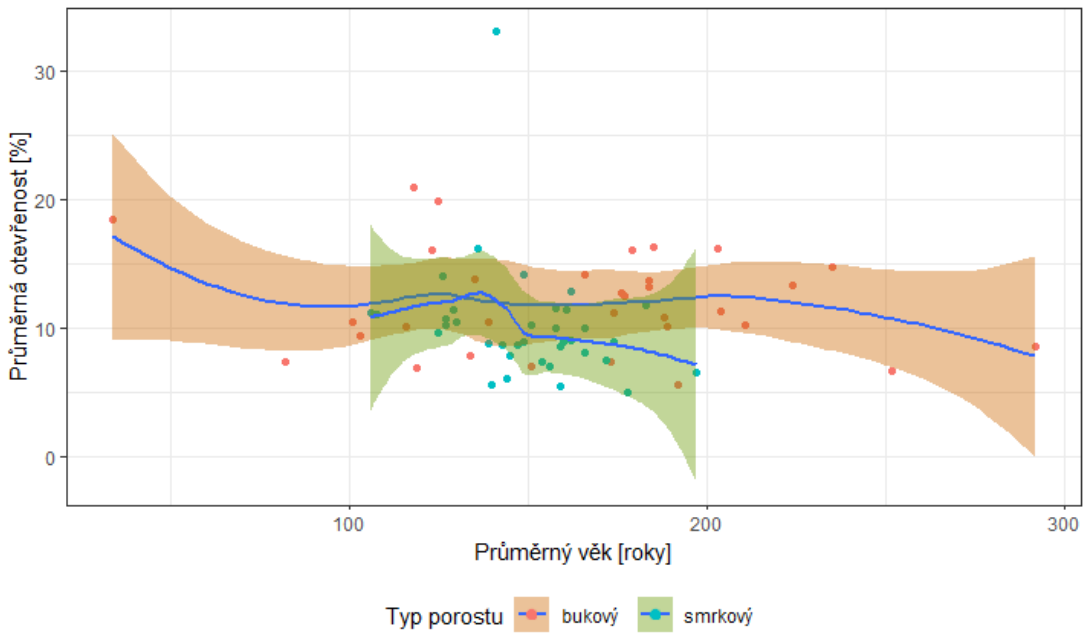
Porovnání bukových a smrkových porostů s ohledem na stupně rozkladu



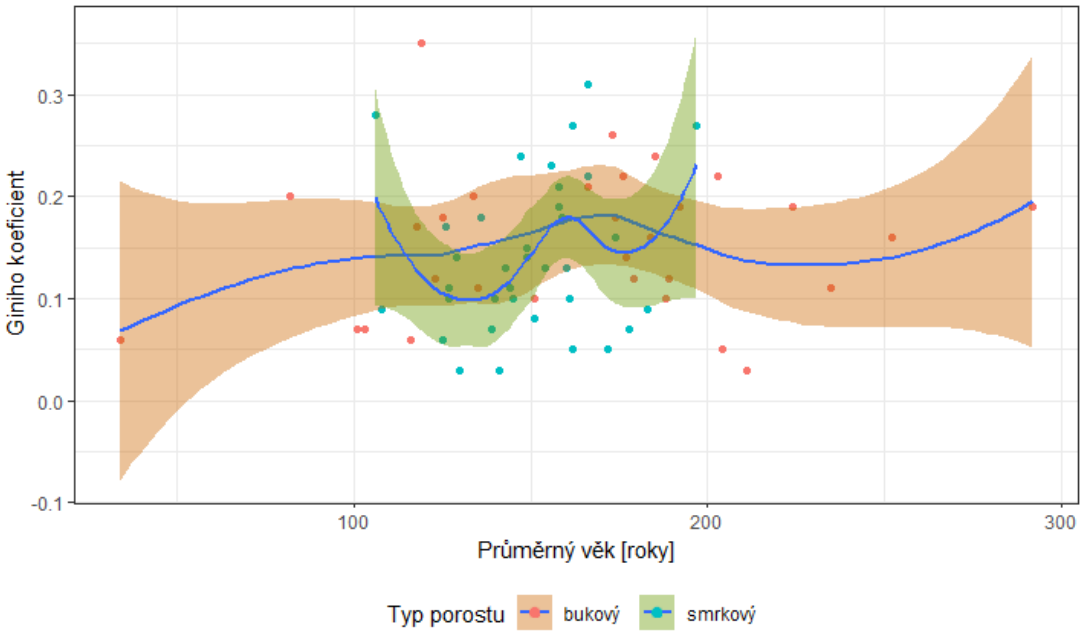
Obr. 17: Korelační bodové diagramy zobrazují vztah mezi objemem ležícího mrtvého dřeva stádií rozkladu 2 – 5 a průměrným věkem stromů na jednotlivých studijních plochách. Modrou barvou je vyznačena trendová křivka znázorňující váženou regresi mezi rozptylem jednotlivých bodů. Pásy kolem křivek zobrazují 95% interval spolehlivosti. Z důvodu převážně nulových hodnot zde není zobrazen objem mrtvého dřeva se stádiem rozkladu 1.

❖ Světelné podmínky

Porovnání bukových a smrkových porostů

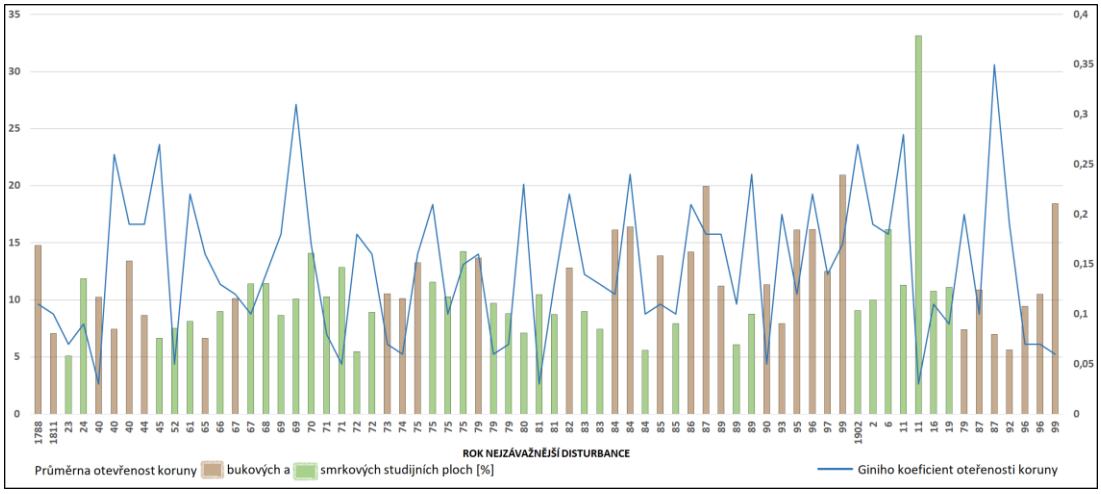


Obr. 18: Korelační bodový diagram zobrazuje vztah mezi průměrnou otevřeností koruny a průměrným věkem stromů na jednotlivých studijních plochách. Modrou barvou je vyznačena trendová křivka znázorňující váženou regresi mezi rozptylem jednotlivých bodů. Pásy kolem křivek zobrazují 95% interval spolehlivosti.



Obr. 19: Korelační bodový diagram zobrazuje vztah mezi Giniho koeficientem otevřenosti koruny a průměrným věkem stromů na jednotlivých studijních plochách. Modrou barvou je vyznačena trendová křivka znázorňující váženou regresi mezi rozptylem jednotlivých bodů. Pásy kolem křivek zobrazují 95% interval spolehlivosti.

Testování regresní analýzou ukázalo, že množství světla v podrostu a jeho variabilita v ploše se s rostoucím průměrným věkem stromů významně neliší ani u smrkových, ani u bukových studijních ploch. Ačkoliv oba parametry s měnícím se věkem stromů jisté změny naznačují, přičemž u průměrné otevřenosti bukových i smrkových ploch (Obr. 18) je to klesající trend a u Giniho koeficientu (Obr. 19) trend opačný, ani u jednoho z nich nebyl signifikantní vliv potvrzen.



Obr. 20: Histogram zobrazuje hodnoty světelných podmínek obou vegetačních typů v závislosti na roce nejzávažnější disturbance na studijních plochách. Sloupce ukazují průměrnou otevřenost koruny na studijních plochách a křivka Giniho koeficient otevřenosti koruny. Roky nejzávažnější disturbance jsou seřazeny vzestupně od roku 1788 do roku 1999.

Z důvodu průkazného vlivu rostoucího věku porostu na změnu hodnot celkového objemu ležícího mrtvého dřeva u bukových porostů je hypotéza H0 (výše hodnot nepřímých indikátorů biodiverzity se v temperátních pralesích Evropy nemění s rostoucím věkem porostu) na hladině významnosti 0.05 zamítnuta.

6 Diskuze

Poznatky literární rešerše poukazují na to, že přítomnost tlejícího dřeva a dostatečné množství světla dopadajícího do podrostu v lesích mírného pásu Evropy jsou základními předpoklady pro výskyt xylofágních, saproxylických a světlo a teplo preferujících lesních druhů. Rozpadající se a rozvolněné smrkové porosty, oplývající velkým objemem mrtvého dřeva a dostatkem světla, jsou například ideálním biotopem pro přežívání deštníkového druhu tetřeva hlušce, jehož ochrana zastřešuje ochranu souboru dalších lesních druhů. Ležící mrtvé dřevo plní v lesním ekosystému důležitou roli zdroje živin a slouží tak např. jako substrát pro nově vznikající generace lesa, přičemž dostatek slunečního světla tento proces koloběhu živin urychluje. Objem mrtvého dřeva a jeho stupně rozkladu, které jsou v práci porovnávány, jsou spolu hustotou zápoje porostu významnými strukturními indikátory nepřímo indikujícími výskyt zmiňovaných skupin lesních druhů. Výsledky práce ukazují, že dynamika těchto parametrů v přirozených horských lesích evropského mírného pásu je částečně ovlivňována kombinací faktorů, jako jsou vegetační typ porostu, jeho nadmořská výška a průměrný věk, a také disturbance proběhnuvší v minulosti.

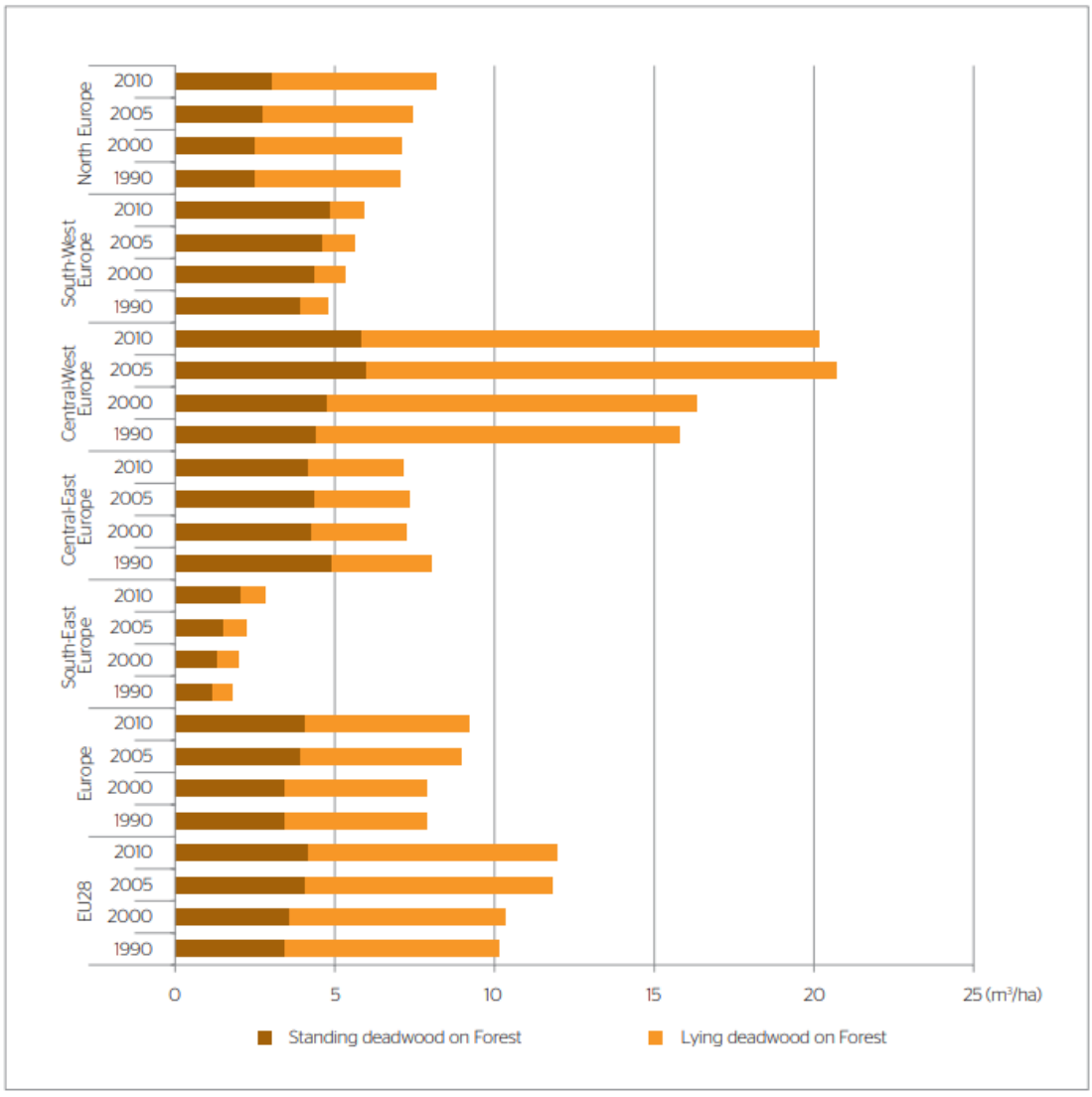
Pokud se zaměříme na zjištěné hodnoty, u ležícího mrtvého dřeva lze pozorovat významné rozdíly v celkovém objemu mezi smrkovými a bukovými lesy. Průměrný objem 251,3 m^3/ha v bukových lesích je ve srovnání se smrkovými (74,7 m^3/ha) více než trojnásobný. V případě zkoumaných porostních skupin byl zaznamenán průměrný objem ležícího mrtvého dřeva 55,3 m^3/ha v Ďumbieru, 70,3 m^3/ha ve Smrekovici, 121,8 m^3/ha na Poľaně (smrkový porost), 221,2 m^3/ha na Poľaně (bukový porost) a 292,6 m^3/ha v Havešové. Co se týče naměřených hodnot mezi jednotlivými studijními plochami, v bukových porostech je objem dřeva značně variabilní, kdy například v případě lokality Havešová činí rozdíl mezi minimálním a maximálním objemem 935 m^3/ha.

Obr. 21: Velké množství ležícího mrtvého dřeva na jedné ze studijních ploch v bukovém porostu na lokalitě Havešová. Enormní objem dřevní hmoty, téměř tisíc m3/ha, byl způsoben silnou větrnou kalamitou v roce 2014 (Juraj Vysoký, 2014).

Enormní množství mrtvého dřeva 981 m^3/ha na jedné z ploch v Havešové lze vysvětlit závažnou disturbancí v podobě větrné kalamity, zaznamenané v roce 2014 (Obr. 21). Pro porovnání, jako průměrný objem ležícího mrtvého dřeva v lesích na Slovensku je uváděna hodnota 28,2 m^3/ha. V České Republice je to hodnota 6,8 m^3/ha, v Rakousku 12,8 m^3/ha, v Polsku 3,1 m^3/ha a v Maďarsku 3 m^3/ha. Tato čísla pochází z roku 2010 a jsou uvedena v publikaci Forest Europe (2015). Ta uvádí hodnoty průměrného objemu mrtvého dřeva také v regionálním měřítku, a to ze čtyř období od roku 1900 do roku 2010 (Obr. 22). Rostoucí trend objemu mrtvého dřeva je v publikaci vysvětlován legislativními změnami ve prospěch přírodě blízkého managementu, přísnějšími požadavky certifikačních systémů, ale také přírodními disturbancemi jako jsou vichřice, oheň či kůrovcové kalamity.

Z uvedených průměrných hodnot pro evropské státy a regiony vyplývá, že přirozené lesy Západních Karpat oplývají nadprůměrným množstvím ležícího mrtvého dřeva a z tohoto hlediska jsou tak velmi cenné. Zjištěné průměrné množství se pohybuje v rozmezí údajů uvedených dalšími studiemi z oblasti Západních Karpat. Například autoři studie Parobeková et al. (2018), provedené ve smíšených porostech NPR Dobročský prales, uvádí, že průměrný objem ležícího mrtvého dřeva činí v této oblasti 260 m^3/ha. Zmiňují také, že největší část tohoto objemu tvoří fragmenty se stupněm rozkladu 4, což u smíšených porostů opět koresponduje s výsledky této práce. NPR Dobročský les je v těsné blízkosti lokality Poľana, a tak lze podobné hodnoty připisovat stejnému rozsahu recentních disturbancí. Bujoczek et al. (2015) uvádí hodnoty ze Západních Karpat v Polsku, a to z Národního parku Gorce. Zjištěný průměrný objem ležícího mrtvého dřeva v tamních smrkových porostech činí 65 m^3/ha, což je v porovnání se zjištěnou hodnotou této práce 74,7

m^3/ha velmi podobné množství, jež je ve stejném poměru k objemu dřeva v porostech smíšených. Hobi et al. (2015) uvádí hodnotu 136 m^3/ha a to z bučin ukrajinských Karpat, konkrétně největšího pralesa v Evropě Uholka-Shyrokyi Luh. Tito autoři zmiňují Christensena et al. (2005), kteří zkoumali množství mrtvého dřeva napříč evropskými bukovými rezervacemi. Množství naměřeného ležícího mrtvého dřeva se v této studii pohybuje od 3 do 456 m^3/ha a jako celoevropský průměr (jež ovšem zahrnuje i rezervace boreálních oblastí) je uvedena hodnota 94 m^3/ha. Hlavními aspekty ovlivňujícími množství mrtvého dřeva jsou dle autorů typ lesa, čas uplynulý od založení chráněné oblasti a objem živých stromů.

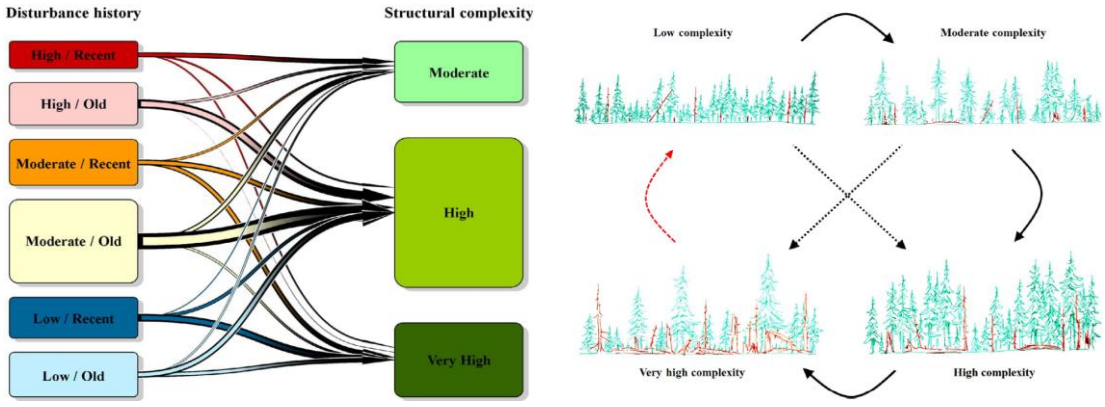


Obr. 22: Vážený průměrný objemu stojícího a ležícího mrtvého dřeva dle regionů Evropy v letech 1990, 2000, 2005, 2010. Hodnoty jsou uvedeny na základě údajů zemí, pro které byly k dispozici data za nejméně jeden referenční rok. Chybějící data byla nahrazena duplikáty z nejbližšího dostupného referenčního roku (Forest Europe, 2015).

Co se týče ležícího mrtvého dřeva a faktorů, které jeho množství ovlivňují, jako důležité proměnné se v této práci ukázaly „rok nejvýznamnější disturbance“ a „nadmořská výška“. Objem v porostu dle RDA diagramu (Obr. 15) klesá spolu s rostoucím časem uplynulým od nejzávažnější disturbance, stejně jako s rostoucí nadmořskou výškou. V prvním případě lze souvislost logicky vysvětlit klesajícím objemem ležícího dřeva v důsledku delšího období bez silného narušení porostu, kdy se fragmenty vyšších stupňů rozkladu postupně rozkládají a nové nepřibývají. To ukazuje na částečnou fluktuaci. Vliv závažných disturbancí na množství mrtvého dřeva (avšak pouze u smrkových porostů) popisují Janda et al. (2017). Výzkum zahrnující totožné smrkové studijní plochy jako tato práce ukazuje, že různé typy narušení porostů neměly na objem tlejícího dřeva v současnosti prokazatelný vliv. To dle autorů naznačuje neměnnou přítomnost relativně velkého množství mrtvého dřeva v porostu. Pokud se zaměříme pouze na smrkové porosty, stejný výsledek naznačuje i obrázek 16, na kterém lze během zachyceného stáří smrkových studijních ploch pozorovat relativně neměnný celkový objem dřeva, což je potvrzeno i regresní analýzou. S vyšším průměrným věkem byl potvrzen pokles v objemu pouze u stupně rozkladu 3, přičemž bukové porosty jsou s rostoucím průměrným věkem významně ochuzovány o stupně rozkladu 3 a 4. Rozdíl v diverzitě ležícího tlejícího dřeva v závislosti na věku porostu mezi oběma vegetačními typy lze vysvětlit odlišnými klimatickými podmínkami, kdy v bukových porostech s nižší nadmořskou výškou a tedy vyšší průměrnou teplotou probíhá rozklad tlejícího dřeva pravděpodobně rychleji. To potvrzují například Kueppers et al. (2004).

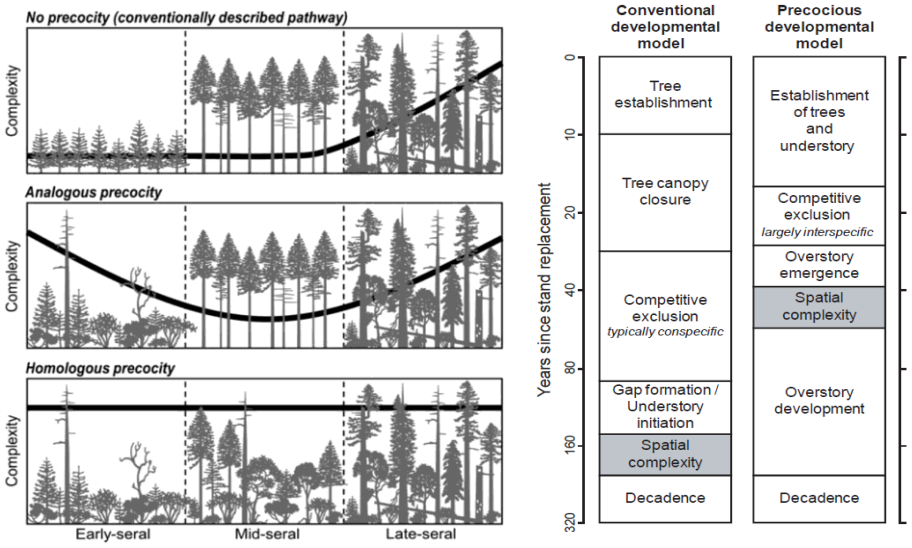
Odlišná rychlost rozkladu ležícího mrtvého dřeva mezi smrkovými a bukovými porosty však nemá poměr celkového objemu mezi nimi vliv. Výsledky ukazují, že na studijních plochách v bukových porostech s rozmezím nadmořských výšek 615 – 1284 m n. m. se vyskytuje výrazně vyšší objem ležícího mrtvého dřeva nežli na plochách ve smrkových porostech s nadmořskými výškami 1334 – 1535 m n. m. (Obr. 7). V tom může hrát důležitou roli nižší produktivita stanovišť ve vyšších polohách, opět způsobená klimatickými podmínkami, jež vede k nižší porostní zásobě a v konečném důsledku i nižšímu objemu mrtvého dřeva. Rozdíly v porostní zásobě v pralesích na Slovensku uvádí Saniga et Schütz (2002). Studie ukazuje, že objem živých stromů v nižším vegetačním stupni může být oproti smrkovým porostům ve vrcholových partiích více než dvojnásobný.

Výsledky světelných podmínek jsou rovněž zajímavé. Analýzy potvrzují, že mezi smrkovými a bukovými pralesy se v této oblasti množství světla dopadajícího do podrostu ani jeho variabilita významně neliší. Ovšem, ačkoliv jsou zjištěné hodnoty průměrné otevřenosti koruny a Giniho koeficientu na úrovni vegetačního typu velmi podobné, signifikantní rozdíly byly zjištěny na úrovni porostních skupin, a to jednak mezi porosty smrkovými a bukovými, ale také uvnitř smrčin a bučin. To lze připisovat variabilitě disturbančních charakteristik, kdy jednotlivé zkoumané porosty byly zasaženy disturbancemi různé intenzity a v různém čase (konkrétní hodnoty viz příloha). Významem smíšených režimů disturbancí v pralesích Karpat se zabývali Meigs et al. (2017). Ze studie vyplývá, že díky těmto režimům se vývoj porostu ubírá mnoha směry, což zvyšuje jeho strukturní komplexitu (Obr. 23). Donato et al. (2012) uvádí, že strukturní komplexita porostu je chápána jako heterogenita v korunovém patře, v šířkách kmenů a v živé a mrtvé biomase. Parametry strukturní komplexity jsou spojeny s několika hlavními ekosystémovými funkcemi (Spies et Franklinn, 1991) a využívány jsou jako nepřímé indikátory biodiverzity (McElhinny, 2006). Jak je popsáno v literární rešerši, přítomnost mrtvého dřeva a slunečního světla v lese, jejichž množství s vyšší strukturní komplexitou dle výše zmíněných autorů narůstá, je zásadním předpokladem výskytu mnoha druhů lesních organismů. Ačkoliv porosty zkoumané v této práci vykazují velmi vysoký objem ležícího mrtvého dřeva a z tohoto pohledu jsou tak velmi cenné, co se týče množství světla, lze konstatovat, že porosty jsou relativně tmavé a světlá místa jsou v nich spíše vzácně. Podobné porovnání světelných podmínek na úrovni množství světla v podrostu mezi přirozenými bukovými a smrkovými porosty však nebylo nalezeno.



Obr. 23: Vlevo je znázorněna asociace mezi disturbanční historií a strukturní komplexitou lesa. Vpravo je zobrazen koncepční model struktury lesa utvářené smíšeným disturbančním režimem (plné šipky znázorňují přechody k vyšší strukturní složitosti spojené s nedávnými slabými disturbancemi, černé tečkované šipky ukazují vliv starších silných disturbancí a červená šipka demonstruje snížení komplexity v souvislosti s pěstebními zásahy (Meigs et al., 2017).

Z obrázku 20 je patrné, že průměrná otevřenost koruny větší než 30 % byla zaznamenána pouze na jedné studijní ploše a to ve smrkovém porostu na Polaně. Převážně však tato hodnota nepřesahuje 15 %. Z RDA diagramu (Obr. 15) můžeme pozorovat, že množství světla v podrostu roste s intenzitou nejzávažnější disturbance a jeho variabilita se zvyšujícím se průměrným věkem porostu (dle výsledků regresní analýzy však bude vliv průměrného věku porostu na variabilitu světla pravděpodobně slabý). Vysvětlení vysokého objemu ležícího mrtvého dřeva a zároveň nedostatku světla se zřejmě nachází v disturbanční historii porostů a době rozkladu dřeva. Donato et al. (2012) nastiňují tři základní scénáře vývoje porostů, které v minulosti podlehly ničivé disturbanci (Obr. 24). Autoři uvádí, že kvůli konvenčním modelům sukcesních stádií upadá do pozadí možnost, že obnovující se porost může oplývat vysokou strukturní komplexitou již v časném stádiu sukcese. Předčasný vývojový model ukazuje, že v takovémto porostu nedochází k zápoji a světlo se do podrostu dostává po celou dobu jeho vývoje. V případě zde zkoumaných porostů se však tento model nepotvrzuje a zjištěné množství světla ukazuje na první možnost, kdy dochází k rychlému zápoji porostu a tím ztrátě světlých míst. Ukazuje se, že proběhnuvší nejzávažnější disturbance nebyly natolik silné, aby jim porosty zcela podlehly, a že recentní disturbance nemají na současnou strukturu příliš velký dopad. Doba rozkladu ležícího mrtvého dřeva může být až sto let (Zielonka, 2006), což vysvětluje jeho setrvačnost od poslední nejzávažnější disturbance a jeho vysoký objem až do současnosti.



Obr. 24: Vlevo jsou zobrazeny tři alternativní cesty vývoje porostů, které v minulosti padly po ničivé disturbanci. Vpravo je porovnání konvenčně pojatých sukcesních stádií s předčasným vývojovým modelem porostu (Donato et al., 2012).

7 Závěr a přínos práce

Pralesy jsou jedinečná území skýtající referenční plochy ke studiu přírodních procesů. Znalost přirozené dynamiky v ekosystémech neovlivněných člověkem je důležitá nejen z pohledu predikce a ochrany biodiverzity uvnitř jich samotných, ale také z hlediska její podpory v lesích s primární funkcí produkce, ve kterých se stále více projevuje potřeba přírodě blízkého hospodaření. Jelikož se nacházíme v době, kdy je ochrana biologické rozmanitosti klíčovou výzvou pro instituce ochrany přírody, v době již probíhajících klimatických změn, které s sebou pravděpodobně ponesou intenzívnější a častější narušení evropských lesů, je zapotřebí z těchto stále ubývajících ekosystémů čerpat informace o tom, jaké procesy jsou v nich historicky přirozené a co nejefektivněji je poté aplikovat v praxi.

Tato práce vznikla na základě výzkumu pralesů v Západních Karpatech na Slovensku, považovaných za hotspot biologické rozmanitosti mírného pásu Evropy. Díky současné moderní vědě se z nich dnes dozvídáme, jakým způsobem probíhal jejich vývoj v minulosti a co jej ovlivňovalo. Zjišťujeme jejich současnou strukturu, popisujeme, jaké aspekty ji utvářely a zkoumáme parametry, na základě kterých lze předvídat jejich biologickou rozmanitost. Tato fakta jsou zásadní k vyjádření jejich vzácnosti, významu pro společnost a pro zajištění potřebné ochrany tam, kde doposud chybí, či není akceptována. Díky znalosti jejich minulosti lze také predikovat, jak se tyto ekosystémy budou vyvíjet v budoucnu a uplatnit tyto poznatky při nastavování managementu v lesích hospodářských.

Výsledky této práce společně s rešerší dostupné odborné literatury ukázaly, že zkoumané lokality jsou velmi cenné z hlediska množství ležícího mrtvého dřeva. V obou typech porostů se prokázal jeho velký objem a s ohledem na stupně rozkladu byla potvrzena i jeho vysoká diverzita. Co se týče světelných podmínek, v obou typech porostů je přítomnost světlých míst spíše vzácná. Výsledky také ukazují, jak se mohou oba strukturní indikátory lišit mezi smrkovými a bukovými porosty, které jsou dominantou mírného pásu Evropy a jak jsou ovlivňovány faktory, které jsou pro evropské horské lesy specifické. Prezentovaná data a zjištění o dynamice nepřímých indikátorů biodiverzity v těchto horských, těžko přístupných oblastech, jsou důležitou součástí dlouhodobého výzkumu evropských pralesů s primárním cílem zajištění jejich ochrany.

8 Přehled literatury a použitých zdrojů

Acuña, V., Díez, J. R., Flores, L., Meleason, M., Elosegi, A., 2013: Does it make economic sense to restore rivers for their ecosystem services?. Journal of Applied Ecology 50 (4). P. 988–997.

Angermeier, P. L., Karr, J. R., 1984: Relationships between woody debris and fish habitat in a small warmwater stream. Transactions of the American Fisheries society 113 (6). P. 716–726.

Bače, R., Svoboda, M., 2014: Management mrtvého dřeva v hospodářských lesích (online) [cit. 2019.03.27], dostupné z <http://home.czu.cz/storage/74451_mmd2014.pdf >.

Barbati, A., Marchetti, M., Chirici, G., Corona, P., 2014: European forest types and forest Europe SFM indicators: tools for monitoring progress on forest biodiversity conservation. Forest Ecology Management 321. P. 145–157.

Benke, A., Wallace, J. B., 2010: Influence of wood on invertebrate communities in streams and rivers. In: Gregory, S. V., Boyer, K. L., Gurnell, A. M. [eds], 2010: The ecology and management of wood in world rivers. American Fisheries Society Symposium 37. P. 149–177.

Biała, K., Condé, S., Delbaere, B., Jones-Walters, L., Torre-Marín, A., 2012: Streamlining European biodiversity indicators 2020: Building a future on lessons learnt from the SEBI 2010 process (online) [cit. 2019.03.27], dostupné z <https://www.eea.europa.eu/publications/streamlining-european-biodiversity-indicators-2020/download>.

Bobiec, A., Gutowski, J. M., 2005: The Afterlife of a Tree (online) [cit. 2019.03.27], dostupné z <https://blogs.helsinki.fi/deadwoodmeeting/files/2016/03/Bobiec@al2005.pdf>.

Brunet, J., Fritz, Ö., & Richnau, G., 2010: Biodiversity in European beech forests-a review with recommendations for sustainable forest management. Ecological Bulletins. P. 77–94.

Buchwald, E., 2005: A hierarchical terminology for more or less natural forests in relation to sustainable management and biodiversity conservation. Proceedings: Third expert meeting on harmonizing forest-related definitions for use by various stakeholders. Food and Agriculture Organization of the United Nations. P. 17–19.

Bujoczek, L., Bujoczek, M., Banaś, J., Zięba, S., 2015: Spruce regeneration on woody microsites in a subalpine forest in the western Carpathians. Silva Fennica 49 (3). P. 1–21.

Čada, V., Morrissey, R. C., Michalová, Z., Bače, R., Janda, P., Svoboda, M., 2016: Frequent severe natural disturbances and non-equilibrium landscape dynamics shaped the mountain spruce forest in central Europe. Forest Ecology and Management 363. P. 169–178.

Čížek, L., Šebek, P., Bače, R., Beneš, J., Doležal, J., Dvorský, M., Miklín, J., Svoboda, M., 2016: Metodika péče o druhově bohaté (světlé) lesy (online) [cit. 2019.03.27], dostupné z <http://www.oldtree.cz/materials/projects/1/Metodika.pdf>.

Donato, D. C., Campbell, J. L., Franklin, J. F., 2012: Multiple successional pathways and precocity in forest development: can some forests be born complex?. Journal of Vegetation Science 23 (3). P. 576–584.

Ecke, F., Löfgren, O., Hörnfeldt, B., Eklund, U., Ericsson, P., Sörlin, D., 2001: Abundance and diversity of small mammals in relation to structural habitat factors. Ecological Bulletins. P. 165–171.

Ferris, R., Humphrey, J. W., 1999: A review of potential biodiversity indicators for application in British forests. Forestry 72 (4). P. 313–328.

Forest Europe, ©2015: State of Europe's Forests 2015 (online) [cit. 2019.03.27], dostupné z <https://www.foresteurope.org/docs/fullsoef2015.pdf>.

Forrester, J. A., Mladenoff, D. J., Gower, S. T., Stoffel, J. L., 2012: Interactions of temperature and moisture with respiration from coarse woody debris in experimental forest canopy gaps. Forest Ecology and Management 265. P. 124–132.

Franklin, J. F., 1988: Structural and functional diversity in temperate forests. Biodiversity. P. 166–175.

Franklin, J. F., Van Pelt, R., 2004: Spatial aspects of structural complexity in old-growth forests. Journal of Forestry 102 (3). P. 22–28.

Franklin, J. F., Cromack, K., Denison, W., McKee, A., Maser, C., Sedell, J., Swanson, F., Juday, G., 1981: Ecological characteristics of old-growth Douglas-Fir forest (online) [cit. 2019.03.27], dostupné z <https://www.fs.fed.us/pnw/pubs/pnw_gtr118.pdf>.

Fridman, J., Walheim, M., 2000: Amount, structure, and dynamics of dead wood on managed forestland in Sweden. Forest ecology and management 131 (1–3). P. 23–36.

Gao, T., Nielsen, A. B., Hedblom, M., 2015: Reviewing the strength of evidence of biodiversity indicators for forest ecosystems in Europe. Ecological Indicators 57. P. 420–434.

Harmon, M. E., Franklin, J. F., Swanson, F. J., Sollins, P., Gregory, S. V., Lattin, J. D., Anderson, N. H., Cline, S. P., Aumen, N. G., Sedell, J. R., Lienkaemper, G. W., Cromack, K. Jr., Cummins, K. W., 1986: Ecology of coarse woody debris in temperate ecosystems. Advances in ecological research 15. P. 133–302.

Hobi, M. L., Commarmot, B., Bugmann, H., 2015: Pattern and process in the largest primeval beech forest of Europe (Ukrainian Carpathians). Journal of Vegetation Science 26 (2). P. 323–336.

Holeksa, J., 2001: Coarse woody debris in a Carpathian subalpine spruce forest. Forstwissenschaftliches Centralblatt vereinigt mit Tharandter forstliches Jahrbuch 120 (1-6). P. 256–270.

Holeksa, J., Jaloviar, P., Kucbel, S., Saniga, M., Svoboda, M., Szewczyk, J., Szwagrzyk, J., Zielonka, T., Żywiec, M., 2017: Models of disturbance driven dynamics in the West Carpathian spruce forests. Forest Ecology and Management 388. P. 79–89.

Horák, J., 2007: Proč je důležité mrtvé dřevo?. (online) [cit. 2019.03.27], dostupné z <https://www.biolib.cz/DOC/horak-proc-je-dulezite-mrtve-drevo.pdf>.

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

Christensen, M., Hahn, K., Mountford, E. P., Ódor, P., Standovár, T., Rozenbergar, D., Diaci, J., Wijdeven, S., Meyer, P., Winter, S., Vrska, T., 2005: Dead wood in European beech (Fagus sylvatica) forest reserves. Forest ecology and management 210 (1–3). P. 267–282.

IUCN, ©2017: Supplementary Information on the Nomination "Primeval Beech Forests of the Carpathians and Other Regions of Europe" as extension to the existing Natural World Heritage Site "Primeval Beech Forests of the Carpathians and the Ancient Beech Forests of Germany (online) [cit. 2019.03.27], dostupné z <https://whc.unesco.org/document/156799>.

Janda, P., 2017: The historical disturbance regime of mountain Norway spruce forests in the Western Carpathians and its influence on current forest structure and composition. Forest ecology and management 388. P. 67–78.

Janda, P., Málek, J., Mikoláš, M., Bače, R., Čada, V., Svoboda, M., 2018: Rozpady přirozených horských smrčin aneb čeho se (ne)třeba obávat. Lesnická práce 5. S. 26–28.

Jankovský, L., Tomšovský, M., Beránek, J., Lička, D., 2006: Analýza postupů ponechávání dřeva k zetlení z hlediska vlivu na biologickou rozmanitost (online) [cit. 2019.03.27], dostupné z <http://www.utok.cz/sites/default/files/data/dokumenty/OZCHP-Tlejici_%20drevo_v_lesich_-_vliv_na_biodivezitu-20080821.pdf>.

Jasík, M., Polák P. [eds], 2011: Pralesy Slovenska (online) [cit. 2019.03.27], dostupné z <http://wildfoto.wbl.sk/pralesy_slovenska.pdf>.

Kaila, L., Martikainen, P., Punttila, P., 1997: Dead trees left in clear-cuts benefit saproxylic Coleoptera adapted to natural disturbances in boreal forest. Biodiversity & Conservation 6 (1). P. 1–18.

Kappes, H., Topp, W., 2004: Emergence of Coleoptera from deadwood in a managed broadleaved forest in central Europe. Biodiversity & Conservation 13 (10). P. 1905–1924.

Kjučukov, P., Svoboda, M., 2018: Minimum pro ochranu biologické rozmanitosti v českých lesích. Lesnická práce 3. S. 28–31.

Knorn, J. A. N., Kuemmerle, T., Radeloff, V. C., Keeton, W. S., Gancz, V., Biris, I. A., Svoboda, M., Griffiths, P., Hagatis, A., Hostert, P., 2013: Continued loss of temperate old-growth forests in the Romanian Carpathians despite an increasing protected area network. Environmental Conservation 40 (2). P. 182–193.

Kozák, D. et al., 2018: Profile of tree-related microhabitats in European primary beech-dominated forests. Forest ecology and management 429. P. 363–374.

Kraus D., Krumm F. [eds], 2013: Integrative approaches as an opportunity for the conservation of forest biodiversity. European Forest Institute, Freiburg, 284 s.

Kueppers, L. M., Southon, J., Baer, P., Harte, J., 2004: Dead wood biomass and turnover time, measured by radiocarbon, along a subalpine elevation gradient. Oecologia 141 (4). P. 641–651.

Kulakowski, D., Seidl, R., Holeksa, J., Kuuluvainen, T., Nagel, T. A., Panayotov, M., Svoboda, M., Thorn., S., Vacchiano, G., Whitlock, C., Wohlgemuth, T., Bebi, P., 2017: A walk on the wild side: disturbance dynamics and the conservation and management of European mountain forest ecosystems. Forest ecology and management 388. P. 120–131.

Kupferschmid, A. D., Bugmann, H., 2005: Effect of microsites, logs and ungulate browsing on Picea abies regeneration in a mountain forest. Forest Ecology and Management 205 (1-3). P. 251–265.

Lachat, T., Chumak, M., Chumak, V., Jakoby, O., Müller, 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). P. 559–573.

Larsson, T. B., 2001: Biodiversity evaluation tools for European forests. Criteria and Indicators for Sustainable Forest Management at the Forest Management Unit Level. P. 75–81.

Lehnert, L. W., Bässler, C., Brandl, R., Burton, P. J., Müller, J., 2013: Conservation value of forests attacked by bark beetles: Highest number of indicator species is found in early successional stages. Journal for Nature Conservation 21 (2). P. 97–104.

Lutz, J. A., Larson, A. J., Swanson, M. E., Freund, J. A., 2012: Ecological importance of large-diameter trees in a temperate mixed-conifer forest. PloS one 7 (5). P. e36131.

Mackey, B., DellaSala, D. A., Kormos, C., Lindenmayer, D., Kumpel, N., Zimmerman, B., Hugh, S., Young, V., Foley, S., Arsenis, K., Watson, J. E., 2015: Policy options for the world's primary forests in multilateral environmental agreements. Conservation Letters 8 (2). P. 139–147.

Máčka, Z., Krejčí, L., 2011: Říční dřevo ve vodních tocích ČR (online) [cit. 2019.03.27], dostupné z <http://www.uprm.cz/data/docs/publikace/monografie_drevo.pdf>.

Málek, J., 2016: Ekologie a management mrtvého dřeva ve vodních ekosystémech. Česká zemědělská univerzita v Praze, Fakulta lesnická a dřevařská, Katedra ekologie lesa, Praha. 53 s. (bakalářská práce). „nepublikováno“. Dep. SIC ČZU v Praze.

Málek, J., 2018: Mrtvé dřevo, živý tok aneb proč ho nevnímat pouze jako odpad. Prameny a studie 62. S. 9–22.

McElhinny, C., Gibbons, P., Brack, C., Bauhus, J., 2005: Forest and woodland stand structural complexity: its definition and measurement. Forest Ecology and Management 218 (1-3). P. 1–24.

McElhinny, C., Gibbons, P., Brack, C., 2006: An objective and quantitative methodology for constructing an index of stand structural complexity. Forest Ecology and management 235 (1-3). P. 54–71.

Meigs, G. W., 2017: More ways than one: Mixed-severity disturbance regimes foster structural complexity via multiple developmental pathways. Forest ecology and management 406. P. 410–426.

Mikoláš, M., Svitok, M., Tejkal, M., Leitão, P. J., Morrissey, R. C., Svoboda, M., Seedre, M., Fontaine, J. B., 2015: Evaluating forest management intensity on an umbrella species: Capercaillie persistence in central Europe. Forest Ecology and Management 354. P. 26–34.

Mikoláš, M., Svitok, M., Bollmann, K., Reif, J., Bače, R., Janda, P., Trotsiuk V., Čada, V., Vítková, L., Teodosiu, M., Coppes, J., Schurman, J. S., Morrissey R. C., Mrhalová, H., Svoboda, M., 2017 a): Mixed-severity natural disturbances promote the occurrence of an endangered umbrella species in primary forests. Forest Ecology and Management 405. P. 210–218.

Mikoláš, M., Tejkal, M., Kuemmerle, T., Griffiths, P., Svoboda, M., Hlásny, T., Leitão P. J., Morrissey, R. C., 2017 b): Forest management impacts on capercaillie (Tetrao urogallus) habitat distribution and connectivity in the Carpathians. Landscape Ecology 32(1). P. 163–179.

Mikoláš, M., Jasík, M., Vysoký, J., Trotsiuk, V., Janda, P., Čada, V., Mrhalová, H., Bače, R., Svoboda, M., 2018: História smrekových pralesov Karpát: Čo nám hovorí minulosť o ich súčasnom veľkoplošnom rozpade?. Les & Letokruhy 5. S. 4–7.

Müller, J. et Bütler, R., 2010: A review of habitat thresholds for dead wood: a baseline for management recommendations in European forests. European Journal of Forest Research 129 (6). P. 981–992.

Noss, R. F., 1990: Indicators for monitoring biodiversity: a hierarchical approach. Conservation Biology 4 (4). P. 355–364.

Ohlson, M., Soderstrom, L., Hornberg, G., Zackrisson, O., Hermansson, J., 1997: Habitat qualities versus longterm continuity as determinants of biodiversity in boreal old-growth swamp forests. Biological Conservation 81. P. 221–231.

Paillet, Y. et al., 2010: Biodiversity differences between managed and unmanaged forests: meta-analysis of species richness in Europe. Conservation biology 24 (1). P. 101–112.

Paillet, Y., Pernot, C., Boulanger, V., Debaive, N., Fuhr, M., Gilg, O., Gosselin, F., 2015: Quantifying the recovery of old-growth attributes in forest reserves: a first reference for France. Forest Ecology and Management 346. P. 51–64.

Parobeková, Z., Pittner, J., Kucbel, S., Saniga, M., Filípek, M., Sedmáková, D., Vencurik, J., Jaloviar, P., 2018: Structural diversity in a mixed spruce-fir-beech old-growth forest remnant of the Western Carpathians. Forests 9 (7). P. 379.

Parviainen, J., 2005: Virgin and natural forests in the temperate zone of Europe. Forest Snow and Landscape Research 79 (1-2). P. 9–18.

Peterken G. F., 1996: Natural woodland: ecology and conservation in northern temperate regions. Cambridge university press, Great Britain, 540 s.

Ranius, T. et Jonsson, M., 2007: Theoretical expectations for thresholds in the relationship between number of wood-living species and amount of coarse woody debris: A study case in spruce forests. Journal for Nature Conservation 15. P. 120–130.

Remote Primary Forests, ©2018: Sekce Projekt (online) [cit. 2019.03.27], dostupné z <https://www.remoteforests.org/project.php>.

Sabatini, F. M. et al., 2018: Where are Europe's last primary forests?. Diversity and Distributions 24 (10). P. 1426–1439.

Saniga, M., Schütz, J. P., 2002: Relation of dead wood course within the development cycle of selected virgin forests in Slovakia. Journal of Forest Science 48 (12). P. 513–528.

Save Paradise Forests, ©2018: Sekce News (online) [cit. 2019.03.27], dostupné z < https://www.saveparadiseforests.eu/en/news-2/>.

Seibold, S., Bässler, C., Brandl, R., Gossner, M. M., Thorn, S., Ulyshen, M. D., Müller, J., 2015: Experimental studies of dead-wood biodiversity — a review identifying global gaps in knowledge. Biological Conservation 191. P. 139–149.

Seymour, R. S., White, A. S., 2002: Natural disturbance regimes in northeastern North America—evaluating silvicultural systems using natural scales and frequencies. Forest Ecology and Management 155 (1–3). P. 357–367.

Siemens, M. von, Hanfland, S., Binder, W., Herrmann, M., Rehklau, W., 2006: Mrtvé dřevo přináší život do řek a potoků. Přeložil Just, T. Agentura ochrany přírody a krajiny České republiky, Praha, 47 s.

Spanos, K. A., Spyroglou, G., Baloutsos, G., 2006: Assessment of biodiversity in forest ecosystems. Management and Development of Mountainous and Island Areas. P. 111.

Spetich, A. M., Liechty, H. O., Stanturf, J. A., Marion, D. A., Luckow, K., Meier, C. E., Guldin, J. M., 2002: Coarse woody debris of a prerestoration shortleaf pine-bluestem forest (online) [cit. 2019.03.27], dostupné z <https://www.srs.fs.usda.gov/pubs/gtr/gtr_srs048/article/gtr_srs048-spetich01-HOLD.pdf>.

Spies, T. A., Franklin, J. F., Thomas, T. B., 1988: Coarse woody debris in Douglas-fir forests of western Oregon and Washington. Ecology 69 (6). P. 1689–1702.

Spies, T. A., Franklin, J. F., 1991: The structure of natural young, mature, and old-growth Douglas-fir forests in Oregon and Washington. Wildlife and vegetation of unmanaged Douglas-fir forests. P. 91–109.

Stevens, V., 1997: The ecological role of coarse woody debris: an overview of the ecological importance of CWD in B. C. forests (online) [cit. 2019.03.27], dostupné z <https://www.for.gov.bc.ca/hfd/pubs/docs/wp/wp30.pdf>.

Storch, I., 2007: Conservation status of grouse worldwide: an update. Wildlife Biology 13. P. 5–13.

Sturtevant, B. R., Bissonette, J. A., Long, J. N., Roberts, D. W., 1997: Coarse woody debris as a function of age, stand structure, and disturbance in boreal Newfoundland. Ecological Applications 7 (2). P. 702–712.

Svoboda, M., 2006: Mrtvé dřevo–přehled dosavadních poznatků (online) [cit. 2019.03.27], dostupné z <https://www.infodatasys.cz/biodivkrsu/reserseDeadWood.pdf>.

Topp, W., Kappes, H., Kulfan, J., Zach, P., 2006: Litter-dwelling beetles in primeval forests of Central Europe: does deadwood matter?. Journal of Insect Conservation 10 (3). P. 229–239.

Trotsiuk, V., Svoboda, M., Janda, P., Mikoláš, M., Bače, R., Rejzek, J., Šamonil, P., Chaskovskyy, O., Korol, M., Myklush, S., 2014: A mixed severity disturbance regime in the primary Picea abies (L.) Karst. forests of the Ukrainian Carpathians. Forest ecology and management 334. P. 144–153.

UNEP, ©2007: Carpathians environment outlook (online) [cit. 2019.03.27], dostupné z<http://www.carpathianconvention.org/tl_files/carpathiancon/Downloads/04%20Publications%20-%20Press%20-%20Gallery/Documents%20and%20Publications/Carpathian%20Env%20Outlook%202007%20(KEO)/pre_chapterssmall.pdf>.

Van Wagner, C. E., 1968: The line intersect method in forest fuel sampling. Forest science 14 (1). P. 20–26.

Vítková, L., Bače, R., Kjučukov, P., Svoboda, M., 2018: Deadwood management in Central European forests: Key considerations for practical implementation. Forest ecology and management 429. P. 394–405.

Vodka, Š., Čížek, L., 2013: The effects of edge-interior and understorey-canopy gradients on the distribution of saproxylic beetles in a temperate lowland forest. Forest Ecology and Management 304. P. 33–41.

Vrška, T., Přívětivý, T., Janík, D., Unar, P., Šamonil, P., Král, K., 2015: Deadwood residence time in alluvial hardwood temperate forests–A key aspect of biodiversity conservation. Forest Ecology and Management 357. 33–41.

Wondzell, S. M., Bisson, P. A., 2003: Influence of wood and aquatic biodiversity. American Fisheries Society Symposium 37. P. 249–263.

Wright, J. P. et Flecker, A. S., 2004: Deforesting the riverscape: the effects of wood on fish diversity in a Venezuelan piedmont stream. Biological Conservation 120 (3). P. 439–447.

Zielonka, T., 2006: When does dead wood turn into a substrate for spruce replacement?. Journal of Vegetation Science 17 (6). P. 739–746.

9 Přílohy

Příloha č. 1: Seznam studijních ploch a data…..……..…….……. 1

Příloha č. 2: Doplňující informace k metodice……..……. 7

Příloha č. 3: Fotodokumentace……..……..8