

Česká zemědělská univerzita v Praze

Fakulta lesnická a dřevařská

Katedra pěstování lesů



**Struktura lesních porostů v různé fázi vývoje ve vztahu k
biodiverzitě**

Structure of forest stands in different stages of development in relation to
biodiversity

DISERTAČNÍ PRÁCE

Autor práce: Ing. Václav Zumr

Školitel: prof. Ing. Jiří Remeš, Ph.D.

Konzultant: doc. Ing. Oto Nakládal, Ph.D.

Praha 2024

ZADÁNÍ DISERTAČNÍ PRÁCE

Ing. Václav Zumr

Lesní inženýrství
Pěstování lesa

Název práce

Struktura lesních porostů v různé fázi vývoje ve vztahu k biodiverzitě

Název anglicky

Structure of forest stands in different stages of development in relation to biodiversity

Cíle práce

Disertační práce bude zaměřena na vyhodnocení změn ve struktuře lesních porostů na území NPR Voděradských bučin ve vztahu k hlavní modelové skupině saproxylickým broukům. Tyto změny struktury jsou zapříčiněny samovolným vývojem lesních porostů v 1. bezzásahové zóně rezervace a částečně i pěstebními zásahy, které zde v minulosti byly prováděny původně v hospodářských porostech. Výsledky práce proto mohou být přenositelné i do hospodářských lesů, kde probíhá management zaměřený na podporu biodiverzity. Hlavním cílem práce je vyhodnotit, zda změna struktury porostů a parametry mrtvého dřeva mají vliv na biodiverzitu saproxylických druhů brouků. Jednotlivé dílčí cíle disertační práce (s omezením platnosti na zájmové území):

1. Jak struktura a přirozený vývoj bukových porostů ovlivňuje modelovou skupinu brouků.
2. Jaké parametry mrtvého dřeva ovlivňují modelovou skupinu brouků.
3. Jaký je optimální typ mrtvého dřeva a atributy integrovaného pěstebního managementu podporujícího diverzitu modelové skupiny brouků v hospodářských lesích.
4. Jsou bukové porosty prostředím hostící větší diverzitu modelové skupiny brouků než smrkové nebo smíšené.

Metodika

NPR Voděradské bučiny byla zřízena v roce 1955 (vydání MKŠ n.13600 / 55) na celkové ploše 658 ha v původně obhospodařovaném lese včetně homogenních lesních porostů, které si ponechaly z velké části přirozenou strukturu lesa. Pro aplikovaný výzkum vývoje struktury lesních porostů byly v roce 1980 zřízeny trvalé zkušné plochy (TZP), každá plocha má rozměry 100 × 100 m (1 ha). Nyní jsou tyto plochy součástí dlouhodobějšího bezzásahového režimu. V minulosti byly v některých z těchto porostů prováděny zásahy s cílem podpory přirozené obnovy. Atributy porostů jako např. mikrostanoviště, mrtvé dřevo a jeho rozkladné fáze bude získáváno podle metodik např. (Winter & Möller, 2008, Gossner et al., 2013). Otevřenost zápoje bude hodnocena pomocí Gap Light Analyzer (Frazer et al., 1999). Měření struktury porostu a vyhodnocení dynamiky vývoje, včetně přirozené obnovy, bude prováděno podle standardních metodik, použitých např. ve studii Remeš (2006), Bílek (2009). Studie biodiverzity hmyzu bude primárně zaměřena na saproxylické druhy brouků, které jsou jednou z nejčastěji zkoumanou a nejohroženější skupinou v lesích (Seibold

et al., 2015b; Cáliz et al., 2018). Saproxyliční brouci budou monitorováni v prostoru pomocí pasivních le-
tových nárazových pastí. Tento druh pastí je široce používán pro entomologické studie např. (Alinvi et al.,
2007; Horák & Rébl 2013, Roth et al., 2019). V modelovém území budou nejprve vybrány TZP a v nich bude
aplikováno 20–30 odchytných zařízení (à 5 pastí). Pro studium vývoje a vlivu porostní struktury na diver-
zitu budou pasti umístěny na tyčkách v prostoru porostu. V rámci sběru dat mrtvého dřeva budou pasti
umístěny přímo na samotné kusy mrtvého dřeva (např. torza, ležící kmeny). Instalace pastí proběhne v dub-
nu a budou aktivní po celou sezónu tzv. duben–září. Fixační tekutina bude roztok vody a propylenglykolu
s kapkou jaru pro odstranění povrchového napětí fixační tekutiny. Nachytný entomologický materiál bude
vybírán ve 2–3 týdenních intervalech. Mezi jednotlivými výběry se výběr zpracuje v laboratoři. Tzn., roztřídí
se všechny hmyz. U řádu brouci dojde k determinaci do druhů a následně roztřídění do skupiny saproxytů
podle (Schmidl & Buřler, 2004; Seibold et al., 2015a) a taktéž podle statutu jejich ohrožení podle (Hejda et
al., 2017). Metodika samotného sběru entomologického materiálu a jeho vyhodnocování je shodná např.
(Horák & Rébl 2013, Müller et al. 2015b).



Doporučený rozsah práce

80-150 NS

Klíčová slova

struktura lesních porostů, pěstební management, obnova lesa, biodiverzita, saproxylický hmyz

Doporučené zdroje informací

- Bilek, L., Remes, J., & Zahradnik, D. (2011). Managed vs. unmanaged. Structure of beech forest stands (*Fagus sylvatica* L.) after 50 years of development, Central Bohemia. *Forest Systems*, 20(1), 122-138. <https://doi.org/10.5424/fs/2011201-10243>
- Brunet, J., Fritz, O., Richnau, G., 2010. Biodiversity in European beech forests – a review with recommendations for sustainable forest management. *Ecol. Bull.* 53, 77–94.
- Brunet, J., & Isacsson, G. (2009). Restoration of beech forest for saproxylic beetles—effects of habitat fragmentation and substrate density on species diversity and distribution. *Biodiversity and Conservation*, 18(9), 2387-2404. <https://doi.org/10.1007/s10531-009-9595-5>
- Gossner, M., Lachat, T., Brunet, J., Isacsson, G., Bouget, C., Brustel, H., Brandl, R., Weisser, W.W., Müller, J., 2013. Current near-to-nature forest management effects on functional trait composition of saproxylic beetles in beech forests. *Conserv. Biol.* 27 (3), 605–614. <https://doi.org/10.1111/cobi.12023>
- Hilmers, T., Friess, N., Bäessler, C., Heurich, M., Brandl, R., Pretzsch, H., Seidl, R., Müller, J., & Butt, N. (2018). Biodiversity along temperate forest succession. *Journal of Applied Ecology*, 55(6), 2756-2766. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.13238>
- 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* (Vol. 210, Issues 1–3, pp. 267–282). <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2005.02.032>
- Remeš, J. Development and present state of close-to-nature silviculture. *Journal of Landscape Ecology*, 2018, vol. 11, no. 3, 17-32.
- Seibold, S., Bäessler, C., Brandl, R., Gossner, M. M., Thorn, S., Ulyshen, M. D., & Müller, J. (2015b). Experimental studies of dead-wood biodiversity — A review identifying global gaps in knowledge. *Biological Conservation*, 191, 139-149. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2015.06.006>
- Seibold, S., Brandl, R., Buse, J., Hothorn, T., Schmidl, J., Thorn, S., & Müller, J. (2015a). Association of extinction risk of saproxylic beetles with ecological degradation of forests in Europe. *Conservation Biology*, 29(2), 382-390. <https://doi.org/10.1111/cobi.12427>
- Schall, P., Gossner, M. M., Heinrichs, S., Fischer, M., Boch, S., Prati, D., Jung, K., Baumgartner, V., Blaser, S., Böhm, S., Buscot, F., Daniel, R., Goldmann, K., Kaiser, K., Kahl, T., Lange, M., Müller, J., Overmann, J., Renner, S. C., et al. (2018). The impact of even-aged and uneven-aged forest management on regional biodiversity of multiple taxa in European beech forests. *Journal of Applied Ecology*, 55(1), 267-278. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12950>

Předběžný termín

2023/24 ZS – FLD – SDZ

Vedoucí práce

doc. Ing. Jiří Remeš, Ph.D.

Garantující pracoviště

Katedra pěstování lesů

Konzultant

doc. Ing. Oto Nakládal, Ph.D.

Elektronicky schváleno dne 7. 12. 2019

prof. Ing. Vilém Podrázský, CSc.

Vedoucí katedry

Elektronicky schváleno dne 7. 12. 2019

doc. Ing. Jiří Remeš, Ph.D.

Předseda oborové rady

Elektronicky schváleno dne 20. 1. 2021

prof. Ing. Róbert Marušák, PhD.

Děkan

1906

V Praze dne 12. 12. 2023

Prohlášení

Prohlašuji, že jsem disertační práci na téma „Struktura lesních porostů v různé fázi vývoje ve vztahu k biodiverzitě“ vypracoval samostatně na základě konzultací se školitelem a konzultantem a s použitím literárních pramenů, které náležitě cituji.

Souhlasím, aby tato práce byla zveřejněna v souladu s § 47b zákona č. 111/1998 Sb., o vysokých školách.

Podpis autora

Poděkování

Především patří mému školiteli disertační práce prof. Ing. Jiřímu Remešovi, Ph.D. a taktéž konzultantovi doc. Ing. Otu Nakládalovi, Ph.D., oběma velké poděkování za oporu, usměrňování nápadů, konzultace, terénní, laboratorní a publikační výpomoci, a nakonec cenných rad při zpracování disertační práce. Velice chci poděkovat své rodině a přítelkyni za pochopení a podporu při studiu a vědecké práci. Taktéž chci poděkovat orgánům AOPK při povolení a udělení výjimky pro sběr entomologických dat v NPR Voděradských bučinách.

Výzkum v rámci disertace byl podpořen Interní Grantovou Agenturou Fakulty lesnické a dřevařské: IGA A_20_04 Struktura lesních porostů v různé fázi vývoje ve vztahu k biodiverzitě. IGA A_01_22 Význam kmenových torz v bukových lesích pro saproxylické brouky. Jak efektivně posílit biodiverzitu v hospodářských lesích.

Abstrakt

Biologická rozmanitost je klíčovou složkou pro fungování celých ekosystémů. Především bezobratlých živočichů za poslední léta v krajině výrazně ubývá. Práce se tematicky zabývá studiem biodiverzity řádu brouků (Coleoptera) v Národní přírodní rezervaci Voděradské bučiny. Disertační práce je předložena formou komentovaného souboru publikovaných článků a je složena z 5 publikovaných vědeckých článků a 1 rukopisu v recenzním řízení. Sběr entomologických dat probíhal pomocí letových nárazových pastí na trvalých zkusných plochách 100 × 100 m (1 ha) (TZP). Cílem práce bylo popsat odezvu diverzity a početnosti brouků na přirozený (samovolný) vývoj porostů ponechaných bez hospodářských zásahů. Byla identifikována stádia optima, rozpadu a dorůstání v rámci malého ontogenetického vývojového cyklu lesních porostů. Každé stádium bylo reprezentované dvěma TZP. Výsledky ukázaly nejvyšší druhovou bohatost a rozmanitost ve stádiu rozpadu. Je to dáno především množstvím mrtvého dřeva a silného prolomení zápoje. Dále byly analyzovány možnosti integrace mrtvého dřeva do hospodářských porostů, přitom bylo nutné věnovat se důležitým environmentálním proměnným v rámci lesních porostů, včetně posouzení ekonomických souvislostí aktivního managementu podporujícího biodiverzitu. Přímo na tuto problematiku byl vypracován „review“ článek, který též obsahuje ekonomické kalkulace při obohacování mrtvým dřevem základních dřevin v čase. Odhady hodnoty ponechaného dřeva k rozkladu mohou být až 1125–1750 Kč/ha/rok u smrku a buku a asi 750 Kč/ha/rok u dubu. Cílem disertační práce bylo také vyhodnotit bohatost saproxylických brouků ve vztahu k parametrům ležícího a stojícího mrtvého dřeva, což se následně promítlo do návrhů integrovaného managementu bukových hospodářských porostů pro podporu biodiverzity. Ochranná hodnota a biomasa saproxylických brouků a také počet indikátorových ohrožených druhů byly nejvyšší na stojícím mrtvém dřevě (torzech). Torza, a zejména torza s tloušťkou vyšší než 35 cm, jsou stěžejní habitat pro skupinu ohrožených druhů brouků.

Taktéž bylo vyhodnoceno, jak se mění komunity modelové skupiny brouků mezi autochtonními bukovými porosty a alochtonními smrkovými porosty. Modelová skupina byla čeled' kovaříkovití (Elateridae). Změna dřevinné skladby do značné míry změnila i komunity kovaříků. Kovaříci silně reagují zejména na raná stádia vývoje lesa, a to jak ve stádiu rozpadu v rámci přirozeného vývoje, tak i v růstové fázi holin a kultur v rámci hospodářského cyklu. Po homogenizaci struktury lesa, ke které dochází jak v rámci vývoje přirozeného lesa (stádium optima), tak i u starších růstových fází hospodářského lesa, jsou komunity kovaříků taktéž silně redukovány a homogenizovány. Brouci tak silně reagují na změny lesního prostředí, ať už se

jedná o přirozené nebo hospodářské lesy. Do integrovaného pěstebního managementu by se mělo pro posílení biodiverzity implementovat a preferovat stojící mrtvé dřevo. Jedním z důvodů je i to, že stojící mrtvé dřevo má výrazně delší perzistenci v lesních porostech, což znamená i snížení nákladů na opětovné obohacení porostů mrtvým dřevem. Při pádu torz na lesní půdu bude dále mrtvé dřevo plnit svoji úlohu a bude útočištěm jiných komunit brouků. Pozitivním efektem a synergickým efektem pro podporu biologické rozmanitosti svázanou s mrtvým dřevem může být cyklické střídání porostních nik (struktury, zápoje) v rámci pěstebně-těžebních operací v hospodářských porostech.

Klíčová slova: mrtvé dřevo, saproxyličtí brouci, neobhospodařované bučiny

Abstract

Biodiversity is a key component for the functioning of entire ecosystems. Invertebrates, in particular, have been declining sharply in the landscape in recent years. The thesis focused on studying the biodiversity of beetles (Coleoptera) in the National Nature Reserve Voděradské bučiny. The dissertation is presented as an annotated collection of published articles comprising five published scientific articles and one manuscript under review. Entomological data collection was carried out using window traps placed in permanent 100 × 100 m (1 ha) research plots (PRP). The aim of the study was to describe the response of beetle diversity and abundance to the natural development of stands left to develop spontaneously. Stages of optimum, declining and growing up within the small ontogenetic development cycle of beech forest stands were identified. Each stage was represented by two PRP. Results showed the highest species richness and diversity in the declining stage. This is mainly due to the amount of dead wood and strong canopy openness. Furthermore, the possibilities of integrating deadwood into management stands were analyzed, while important environmental variables within the forest stands had to be addressed, including an assessment of the economic context of active management to promote biodiversity. A "review" paper was prepared specifically on this topic, including economic calculations for deadwood enrichment of common tree species over time. Estimates of the value of wood left to decompose can range from 1125-1750 CZK/ha/year for spruce and beech, and about 750 CZK/ha/year for oak. The aim of the dissertation was also to evaluate saproxylic beetle richness in relation to the parameters of lying and standing deadwood, which was subsequently reflected in proposals for integrated management of beech stands to promote biodiversity. The conservation value and biomass of saproxylic beetles, as well as the number of indicator endangered species, were highest on standing deadwood (snags). Snags, and especially thickness of more than 35 cm, are a key habitat for a group of endangered beetle species.

The change in communities of the model beetle group between autochthonous beech stands and allochthonous spruce stands was also assessed. The model group was the family Elateridae (click beetles). The change in tree species composition has largely changed the communities of the click beetles. In particular, click beetles respond strongly to the early stages of forest development, both in the declining stage of natural development and in the growing phase of clearings within the forest management cycle. After the homogenization of forest structure, which occurs both within the natural forest development (optimum stage) and in the later growth stages of the managed forest, communities of click beetles are also strongly reduced

and homogenized. The beetles thus respond strongly to changes in the forest environment, whether it is natural or commercial forest. Standing deadwood should be implemented and preferred in integrated forest management to enhance biodiversity. One of the reasons for this is that standing deadwood has a significantly longer persistence in forest stands, resulting in a reduction in the cost of deadwood re-enrichment. As snags fall on the forest floor, the deadwood continues to fulfill its role, providing habitat for various beetle communities. A positive and synergistic effect in promoting biodiversity associated with deadwood can result from the cyclical rotation of stand niches (structure, canopy) in the context of silviculture and harvesting operations in managed stands.

Key words: deadwood, saproxylic beetles, unmanaged beech forest

Obsah

1. Úvod.....	13
2. Seznam publikací	15
3. Cíle práce.....	16
4. Literární rešerše.....	17
4.1. Lesy v České republice.....	17
4.2. Význam lesů.....	17
4.3. Přírodní lesy	17
4.4. Vývoj přírodních lesů.....	19
4.4.1. Velký vývojový cyklus lesa.....	20
4.4.2. Malý vývojový cyklus lesa.....	21
4.5. Vývoj bukových lesů.....	23
5. Biodiverzita lesa.....	25
5.1. Mrtvé dřevo	26
5.2. Saproxyličtí brouci	27
5.3. Limitující a ohrožující faktory.....	27
6. Metodika.....	29
6.1. Studované území	29
6.2. Sběr a analýza brouků	31
6.2.1. Analýza dat pro „review“	32
6.2.2. Design sběru dat a enviromentálních proměnných.....	33
6.3. Statistické analýzy	35
7. Výsledky.....	38
7.1. Modelová skupina brouků jako indikátor stavu lesního prostředí.....	38
7.2. Posílení biodiverzity modelové skupiny brouků v hospodářských porostech.....	55
7.3. Struktura a přirozený vývoj bukových porostů z hlediska modelové skupiny brouků.....	75
7.4. Parametry mrtvého dřeva ovlivňující modelovou skupinu brouků.	88
7.5. Optimální typ mrtvého dřeva a atributy integrovaného pěstebnímu managementu podporujícího diverzitu modelové skupiny brouků v hospodářských lesích.....	100
7.6. Srovnání diverzity bukových porostů modelové skupiny brouků s porosty smrkovými a smíšenými.....	131
8. Diskuse	142
9. Závěr a doporučení pro praxi	148
10. Seznam literatury.....	151

1. Úvod

Lesnické hospodaření je zaměřeno na nejvyšší hodnotovou či objemovou produkci dřevní hmoty, což zásadním způsobem ovlivňuje strukturu a druhové složení lesa. V oblasti střední Evropy se v průběhu minulých dvou staletích jako hlavní směr lesnického hospodaření prosadilo pěstování stejnověkých a stejnorodých jehličnatých monokultur (Remeš, 2018; O'Hara, 2016). Tento intenzivní způsob hospodaření, který vytváří strukturně a druhově homogenní horizontálně plně zapojené lesní porosty, však vede k eliminaci mnoha rozmanitých lesních nik. Některé z nich sice mohou být v některých případech považovány i jako potenciální zdroj škůdců, zároveň jsou ale důležité pro přežívání mnoha druhů hmyzu, ale i hub, ptáků a savců. Dlouhodobým důsledkem tohoto způsobu hospodaření je potom značný pokles biologické rozmanitosti v lesní krajině (Hallmann et al., 2017; Kunin, 2019; Seibold et al., 2019; Wagner et al., 2021). Pozitivní role biodiverzity pro fungování ekosystémů byla mnohokrát experimentálně dokázána (Remeš et al., 2023) – vyšší biodiverzita podporuje rychlejší obnovení produktivity ekosystému po období sucha (Tilman et al., 2006), ekosystémy s vyšší biodiverzitou zpravidla akumulují více uhlíku (Reich et al., 2006), biodiverzita dřevin může zvyšovat rezistenci a resilienci i produkci lesních porostů (Brang et al., 2014; Pretzsch et al., 2013; Bausch et al., 2017).

Zvýšením a podporou biodiverzity v lesích se zabývá i národní politika prostřednictvím Strategie ochrany biologické rozmanitosti České republiky 2016–2025 (Mach et al., 2016). Cesty, jak systematiky ovlivňovat a podporovat biologickou rozmanitost mohou být založeny na segregáční (konzervářská) nebo integrační (kombinovaná) strategie, případně na jejich kombinaci (Duflo et al., 2022). Biologická ochrana klade velký důraz na zachování posledních přírodních lesů. Důležitými předpoklady pro výskyt vyspělého lesního druhového společenstva jsou kontinuita výskytu lesních stanovišť v čase a mozaika porostů složená z různých sukcesních stadií. Zejména taxony, jako jsou houby, hmyz, mechy a lišejníky, vykazují v přirozených lesích, kde se nehospodaří, vysokou diverzitu a početnost (Siitonen, 2001; Paillet et al., 2010). Těchto „pralesů“ je však v kulturní krajině velmi málo, a pokud by měla být uplatněna segregáční strategie, nebude to z pohledu ochrany biodiverzity, ale i plnění ekosystémových služeb dostatečné (Remeš et al., 2023). V segregáčním konceptu národní parky a lesní rezervace chrání přirozené lesy, které jsou zasazeny do matrice intenzivně využívaných lesů nebo plantáží s relativně nízkou kvalitou stanoviště. V čistě integračním systému se zachovávají strukturální prvky díky obnovním opatřením, které jsou nedílnou

součástí trvale udržitelných nebo přírodě blízkých lesnických postupů. Podporují především minimální cíle stanovištních prvků a zdrojů, ale jejich dopad je většinou omezen na úroveň lokality (porostu). V optimalizovaném integrativním systému jsou tato maloplošná ochranná opatření kombinována se segregáčními nástroji. Často podporují dynamiku ekologických procesů v měřítku lesních celků a krajiny, na které se zaměřují národní parky nebo přírodní rezervace. Segregační nástroje však mohou být použity i k aktivní obnově „tradičních“ lesních stanovišť pro specifickou ochranu přírody (Bollmann & Braunisch, 2013).

Rezervace byly často zakládány pro účely vědy a výzkumu. V oblasti lesnických věd tomu je zpravidla kvůli sledování přirozené dynamiky porostů, přirozené obnově, stavu půd, koloběhu živin a vody. V recentní době, kdy se více společnost zabývá biologickou rozmanitostí, tak lesnická věda začala intenzivně zkoumat i témata spojená s biodiverzitou lesa a krajiny. Přitom je velmi důležité zkoumání přírodních lesů nebo rezervací, kde se lesní ekosystémy spontánně vyvíjejí směrem k jejich přirozenému stavu. Ve většině těchto přirozených a polopřirozených lesích se atributy důležité pro biodiverzitu, jako je např. mrtvé dřevo a mikrostanoviště, nacházejí v mnohem vyšších počtech nebo objemech než v hospodářských lesích (Christensen et al., 2005). Rezervace mohou být zároveň i refugiem mnoha ohrožených druhů. Výzkumy zaměřené na vyhodnocování toho, jak různé skupiny živočichů reagují na různé kvantitativní, a kvalitativní parametry lesních ekosystémů v rezervacích nám může dát základ pro odvození takových parametrů lesních porostů, které optimálně podporují různé skupiny živočichů. Na základě toho je možné i vyčíslit ekonomické náklady spojené s dosažením pro biodiverzitu důležitých parametrů struktury lesních porostů, které jsou bezpochyby hlavní otázkou pro majitele a správce lesních majetků. Saproxylickí brouci jsou přinejmenším během části svého vývoje vázáni na mrtvé dřevo různých typů a kvalit. To platí i v případě, že jsou vázáni na jiný obligátní saproxylický druh, jako jsou mycetofágní brouci vázaní na dřevokazné houby (Speight, 1989). Velká část ze skupiny saproxylických brouků je vedena v červených seznamech ohrožených druhů (Marhoul, 2008; Hejda et al., 2017). Integrovaný management s mrtvým dřevem a obohacování hospodářských porostů o tuto složku je posledních letech často řešeným tématem, např. (Roth et al., 2019). Racionalizace tohoto úsilí je na místě, jelikož náklady mohou být velmi vysoké. Hledání schémat a přístupů jak efektivně a jaké podobě zajistit mrtvé dřevo v hospodářských porostech je úkolem pro dnešní lesnickou vědu.

2. Seznam publikací

Seznam vědeckých článků, které jsou součástí disertační práce (chronologicky), IF=impakt faktor.

1. **Zumr, V.;** Remeš, J. 2020. Saproxyličtí brouci jako indikátor biodiverzity lesů a vliv lesnického managementu na jejich rozhodující životní atributy: Review. *Zprávy Lesnického Výzkumu*. 65, 242–257.
2. **Zumr, V.;** Remeš, J.; Pulkrab, K. 2021. How to Increase Biodiversity of Saproxylic Beetles in Commercial Stands through Integrated Forest Management in Central Europe. *Forests* 12, no. 6: 814. <https://doi.org/10.3390/f12060814> (IF 2,9)
3. **Zumr, V.,** Remeš, J., Nakládal, O. (2022). Small-scale spontaneous dynamics in temperate beech stands as an importance driver for beetle species richness. *Scientific Reports*, 12(1). <https://doi.org/10.1038/s41598-022-16352-7> (IF 4,6)
4. **Zumr, V.,** Nakládal, O., Remeš, J., Brestovanská, T., †Zumr, V. (2022). Diversity of click beetles in managed nonnative coniferous and native beech stands: Consequences of changes in the structural and species composition of tree stands in Central Europe. *Forest Ecosystems*, 9. <https://doi.org/10.1016/j.fecs.2022.100057> (IF 4,1)
5. **Zumr, V.,** Nakládal, O., Bílek, L., Remeš, J. (2023). The diameter of beech snags is an important factor for saproxylic beetle richness: Implications for forest management and conservation. *Forest Ecosystems* (Vol. 10, p. 100143). <https://doi.org/10.1016/j.fecs.2023.100143> (IF 4,1)
6. **Zumr, V.,** Nakládal, O., Gallo, J., Remeš, J. Deadwood position matters: Diversity and biomass of saproxylic beetles in temperate beech forest (Rukopis v recenzním řízení)

3. Cíle práce

- (1) Jak struktura a přirozený vývoj bukových porostů ovlivňuje modelovou skupinu brouků.
- (2) Jaké parametry mrtvého dřeva ovlivňují modelovou skupinu brouků.
- (3) Jaký je optimální typ mrtvého dřeva a atributy integrovaného pěstebního managementu podporujícího diverzitu modelové skupiny brouků v hospodářských lesích.
- (4) Jsou bukové porosty prostředím hostící větší diverzitu modelové skupiny brouků než porosty smrkové nebo smíšené.

4. Literární rešerše

4.1. Lesy v České republice

Aktuálně se nachází na území České republiky 2 693 799 ha pozemků určených k plnění funkce les, což je 34,2 % plochy České republiky (Zpráva o stavu lesa, 2021). Plocha lesa se neustále zvyšuje od dob novověku. Nejstarší statistika, tzv. sumáře josefínského katastru, byla zpracována v letech 1785–1789 a uvádí, že celkově české země měly celkem 1 974 060 ha lesní půdy (Špulák & Kacálek, 2011). Jedno z prvních přesných měření lesa proběhlo v letech 1824–1842, kde byl zjištěno 2 224 000 ha (Poleno et al., 2007). Ke skokovému navýšení rozlohy lesů došlo po 2. světové válce po odsunu německých obyvatel, kdy na území českých zemích přibylo 220 000 ha lesa (Špulák & Kacálek, 2011) a v 50. letech zalesněním více jak 100 000 ha zemědělské půdy (Poleno et al., 2007). Od roku 1951 do roku 2008 vzrostla výměra o 146 000 ha (Špulák & Kacálek, 2011). Od dob josefínského katastru se významně zvýšila lesnatost a zároveň došlo k razantnímu zlepšení stavu lesa. Zejména kvůli dlouhodobě upřednostňované produkční funkci lesa a také díky práci generací lesníků byla v posledních letech dosažena největší porostní zásoba v historii ČR – ca 700 mil. m³ (Poleno et al., 2007, Zpráva o stavu lesa, 2021).

4.2. Význam lesů

Díky rozloze jsou lesy nezastupitelnou a důležitou složkou naší krajiny (Poleno et al., 2007). Odvěký význam lesů pro člověka byla produkce dřevní suroviny. Často se přitom lesnictví uchylovalo pouze k holosečnému způsobu obnovy především smrku a borovice (Tesař, 2007). Tento jeden preferovaný obnovní způsob nezaručoval vyrovnanost výnosu a zajištění potřebné ekologické, environmentální stability. Opakované zakládání monokultur stejných dřevin, především smrku, prokazatelně vedlo k degradaci a postupnému snižování produkčního potenciálu půd (Podrázský & Remeš, 2002; Podrázský, 2003), a to často na stanovištích, kde smrk byl daleko od svého původního areálu. V průběhu času a díky změněné společenské poptávce se v druhé polovině 20. století postupně měnil pohled na poslání a účel lesů.

4.3. Přírodní lesy

Přírodní lesy jsou velmi důležité v biologické rozmanitosti a pro zajištění ekologické stability (Schurman et al., 2018). V úzkém slova smyslu vyjadřují nedotčený lesní ekosystém lidskou činností tzv. pralesy (Průša, 1990). Jsou charakteristické prostorovou a věkovou heterogenitou

(Svoboda et al., 2014) s velkou tloušťkovou a vertikální diferenciací, s velkým množstvím mrtvého dřeva v různém stádiu rozkladu (Christensen et al., 2005; Remeš & Bílek, 2014; Saniga et al., 2019). Právě pralesy lze ještě najít v odlehlých koutech světa a velké lesní celky už jen v Kanadě a Rusku (Vyskot et al., 1984). Avšak ve střední Evropě se typické pralesy už nenacházejí (Průša, 1990; Bílek et al., 2011) a to zejména v temperátní zóně lesů (Schulze et al., 2019), kde byly lesy ovlivňovány přímými vlivy, např. těžbou, a také nepřímými faktory, jako je imisní zátěž nebo narušení koloběhu vody (Podlaski, 2004). Proto v současnosti bude postačovat definice Průši (1990) lesa přírodního, který je neblíže k lesu nedotčenému, definice zní: přírodní lesy mají porosty vzniklé především přírodními procesy a lidskou činností jsou změněny jen nepatrně, toto pojetí lesa přírodního se používá v řadě vědeckých prací např. (Knorn et al., 2013; Mikoláš et al., 2019). Když se hovoří o porostech, které jsou změněny jen nepatrně, tak to vysvětluje např. Vrška et al. (2002) tak, že v hluboké minulosti byla prováděná zejména toulavá seč a les nebyl zatížen pěstebními úkony. Bez lidské činnosti by pokračovaly ve své přirozené dynamice a vývoji k lesu pralesnímu. Nicméně i těchto porostů je v Evropě nedostatek (Svoboda, 1952; Nagel et al., 2006; Vrška et al., 2018). Celkem bylo evidováno téměř 0,3 mil. ha přírodních lesů v mírném pásmu Evropy (Parviainen, 2005), v celé Evropě pak 1,4 mil. ha, což odpovídá 0,7 % lesní půdy (Sabatini et al., 2018). Necelá polovina z nich je striktně chráněna (Sabatini et al., 2018). Nejvíce přírodních především bukových lesů se zachovalo v jihovýchodní části Evropy, které dosud mají vysoký stupeň přirozenosti (Korpeľ, 1989, 1995). Jedná se především lesní komplexy v karpatském pohorí (Sabatini et al., 2018). Hodnotné fragmenty přírodních lesů se zachovaly také na východním Slovensku (Saniga et al., 2019). Na Ukrajině se výzkumem v bukových přírodních lesích zabýval např. Lachat et al. (2016), v Rumunsku Smejkal et al. (1995) nebo Tabaku (2000). Evropskými bukovými rezervacemi se zabýval např. (Christensen et al., 2005). I ve střední Evropě se zachovaly malé fragmenty přírodních lesů hlavně v horských oblastech, které byly po dlouhou dobu dopravně nepřístupné (Mikoláš et al., 2019). Vyhledáváním horských přírodních lesů na Slovensku se věnoval Mikoláš et al. (2019) a identifikoval 216 ploch o výměře 10 500 ha. To potvrzuje i Parviainen et al. (2005), který indikoval jako nejhodnotnější země s velkými rezervacemi a lesy přírodního charakteru v poměru velikosti země Slovensko, Bulharsko, Albánie, Slovinsko a Českou republiku. Nejvíce přírodních lesů však není chráněno a těžba probíhá i v chráněných území (Sabatini et al., 2018; Mikoláš et al., 2019).

Přírodní lesy jsou formovány především makroklimatem, půdotvornými substráty a vodním režimem (Průša, 1990), kompetičními vztahy a dynamikou růstu jednotlivých druhů dřevin

(Saniga et al., 2019). Skládají se z autochtonních populací dřevin, které na dané půdě tvoří optimální fytoocenózu (Poleno et al., 2007). Optimální a relativně konečnou fytoocenózu nazýváme klimax. Zejména klimaxové druhy dřevin jsou nejlépe adaptované, neprogresivnější a mají velkou konkurenční sílu (Poleno et al., 2007) na stanovišti, kde se dlouho vyvíjely jejich předešlé generace, které procházely genetickou selekcí (Košulič, 2010). Zdrojem energie pro přírodní lesy je sluneční záření, jehož množství využitelné lesním ekosystémem závisí především na zeměpisné šířce, reliéfu terénu (sklon a expozice svahu) a struktuře lesního porostu (Poleno et al., 2007). Velká rozmanitost půdních podmínek dává příležitost k vytvoření druhově rozmanitého lesního prostředí. Různorodost pedologického složení přímo koreluje s různorodostí dřevin (Saniga et al., 2011). Vývoj přírodního lesa probíhá v uzavřeném integrovaném cyklu (Vacek et al., 2007). Les má charakter skupinovitě obnovovaných porostů s velmi dynamicky se vyvíjející strukturou (Vacek et al., 2007).

4.4. Vývoj přírodních lesů

Přírodní lesy jsou aktuálně velmi vyhledávané pro aplikovaný lesnický a ekologický výzkum, kterým se získávají poznatky o vlastním přirozeném vývoji, stabilitě, produkci a jiných spontánních vlastnostech autochtonních porostů (Korpel, 1989; Vacek et al., 2007; Schütz et al., 2016). Na některé otázky z ekologie lesa lze odpovědět pouze studiem přírodních lesů (Hunter, 1990). Za tímto účelem byly zakládány první z běžného hospodaření vyjmuté lesní porosty – lesní rezervace. Nejstarší u nás je Žofínský prales a prales Hojná voda v Novohradských horách, které byly vyhlášeny již v roce 1838, následované v roce 1858 Boubínským pralesem lesmistra Johna a které byly využívány pro sledování dynamiky vývoje horského lesa (Průša, 1990). V Německu k tomu došlo až v roce 1870 (Ganghofer, 1881).

Již v první polovině 19. století bylo založeno mnoho výzkumných ploch, které byly přesně měřeny (Průša 2001). V této práci následovali své předchůdce v novodobé historii např. Průša (1990), Schnitzlera & Borlea (1998), Bílek et al. (2011), Remeš & Bílek (2014), Hessenmöller et al. (2018), Remeš (2018), Vrška et al. (2018), Saniga et al. (2019). Právě tyto znalosti jsou potřebné pro odvození pěstebních opatření ovlivňujících strukturu a vývoj lesních porostů. Jsou základem úspěchu pro zvýšení jejich přirozenosti, biologické rovnováhy či autoregulační schopnosti (Franklin et al., 2002; Remeš & Bílek 2014) a jsou zásadní pro pochopení dynamiky lesních ekosystémů bez lidské dodatkové energie (Gratzer et al., 2004). Právě na nich bude záviset volba přírodě blízkého hospodaření, které má zajišťovat maximální ekologickou a biologickou rozmanitost lesního prostředí (Seymour et al., 2002; Vacek et al., 2007, Nagel &

Svoboda, 2008; Schütz et al., 2016), při zajištění kontinuální dřevoprodukční funkce. Ekologická stabilita představuje schopnost ekosystému přetrvávat za působení rušivého elementu a neustále obnovovat své nejdůležitější charakteristiky i během působení narušujících vlivů (Poleno et al., 2007), aktuálně zejména v průběhu změny klimatu (Nagel et al., 2017; Seidl et al., 2017). Přírodní lesy nejsou neměnným, nehybným ekosystémem. Chápeme je, jako časoprostorovou změnu v populaci jedinců v porostu způsobenou jejich zrodem, růstem a odumřením (Saniga et al., 2019). Dlouhodobý vývoj lesa je dán změnou a postupnou obnovou ekosystémů po ukončení doby ledové (Fylogenetický vývoj) a vývoj samotného přírodního lesa (generace) v rámci uzavřených ontogenetických cyklů. Střídání jednotlivých vývojových cyklů, stádií a fází v rámci přirozené sukcese vede k velmi výrazné změně jak vertikální, tak i horizontální struktury lesa (Gratzer et al., 2004)

4.4.1. Velký vývojový cyklus lesa

Tento vývojový cyklus lesa je charakterizován sekundární sukcesí po velkoplošné disturbanci a celkový průběh probíhá až v řádu stovek let (Poleno et al., 2011). Obnova, resp. sukcese začíná na zcela obnažené lesní půdě zbavené lesního porostu (Vacek et al., 2007). Většinou se jedná o rozpad následkem rozsáhlé disturbance (Jeník, 1995; Barnes et al., 1998) způsobené zejména větrnými smrštěmi, požáry, hmyzími gradacemi, sněhem a záplavami (Dale et al., 2000; Franklin et al., 2002; Vacek et al., 2007; Pickett & White, 2013). Některé typy biomů jsou na tento typ velkoplošné obnovy lesního ekosystému odkázány. Typickými biomy jsou sibiřská a severoamerická tajga, v těchto chladných oblastech nejsou vhodné podmínky pro rozklad organické hmoty destruenty a dochází zde k akumulaci nekromasy, která se hromadí v podobě surového humusu (Poleno et al., 2011). Přes tuto vrstvu surového humusu není možná obnova dřevin. Díky odstranění stromového patra velkou disturbancí se na povrch půdy dostane sluneční záření a v důsledku vyšších teplot v těchto podmínkách vzniká mnohem příznivější prostředí pro destruenty a tím se zlepší koloběh živin (Poleno et al., 2011). Samotný velký vývojový cyklus má tři stádia: přípravný les, přechodný les a závěrečný les (klimax) (Vacek et al., 2007; Poleno et al., 2007, 2011).

Přípravný les začíná přirozeným náletem pionýrských dřevin, zejména jde o břízu, vrby, topoly, jeřáby, olše. Tyto dřeviny jsou velmi odolné vůči nehostinným klimatickým podmínkám po velkoplošné kalamitě hlavně vůči přímé slunečné radiaci, mrazu, větru a suchu. Dřeviny přípravného lesa se vyznačují rychlým růstem, což umožňuje rychle vytvořit zapojené porosty se všemi funkcemi lesa. Tímto se formují vhodné půdní a mikroklimatické podmínky pro

klimaxové dřeviny, které na otevřených plochách nedokážou odrůstat. Pionýrské dřeviny jsou charakteristické svou bohatou a téměř každoroční fruktifikací s lehkými semeny. Tyto atributy jsou velmi vhodnou strategií pro rychlé osídlování kalamitních ploch. Dřeviny přípravného lesa se vyznačují obecně krátkou životností. Pokud se pod přípravným lesem objeví dřeviny klimaxové, vývoj plynule přejde k následnému stádiu přechodného lesa.

Přechodný les – při této fázi dochází již ke kolonizaci plochy citlivými klimaxovými dřevinami, které začínají odrůstat pod zástínem pionýrských dřevin. V podstatě se jedná o růst cílových dřevin pod ekologickou ochranou. Tento stav probíhá poměrně pomalu a často trvá mnoho desetiletí do doby, kdy začne rozpad přípravného lesa. Ve výsledku tento vývoj při absenci nejruznějších disturbancí, které mohou opakovaně jednotlivá vývojová stadia narušovat, vede k postupnému nahrazení světlomilných druhů dřevin dřevinami k zastínění tolerantnějšími. V některých případech ovšem dřeviny přípravného lesa mohou zachovat svůj vliv i v rámci klimaxu dokonce po celá staletí v závislosti na maximálním stáří dominujících druhů (Bose et al., 2014).

Závěrečný les, kde dominují dřeviny klimaxové, nebo klimaxová vegetace se označuje nevyspělejší, závěrečné či nejstabilnější rostlinné společenstvo, které se vyvinulo bez zásahu člověka v přírodních podmínkách pod vlivem makroklimatu území. Podle Polena et al. (2007) je charakteristické pro klimaxové dřeviny to, že ve vyšším věku začínají s fruktifikací, u které se navíc projevuje nepravidelná cykličnost a kolísavost v množství semen, šíření semen je prostorově omezené, mnoho dřevin je často závislých na zoochorii. Typickým znakem je i vysoká tolerance ke stínu, vysoká senzibilita vůči klimatickým extrémům (nutnost růstu pod clonou), pomalý růst zejména v mládí, vysoká akumulace biomasy při dlouhé životnosti. Poleno et al. (2007) dodává, že nedůležitější střeoevropské klimaxové dřeviny jsou buk, jedle, ale i lípy a smrk, na příhodných půdních podmínkách též dub a borovice. Klimaxová společenstva ovlivňují množství biomasy, nekromasy, charakter a kvalitu opadu či rozpad a koloběh živin. Tímto posledním stádiem se velký vývojový cyklus lesa uzavírá (Korpel 1989).

4.4.2. Malý vývojový cyklus lesa

Probíhá v závěrečném typu lesa – klimaxu. Především zde dominují stinné dřeviny, které velmi silně odrážejí dané stanovištní podmínky prostředí. Určující je především klima a edafické charakteristiky (Korpel, 1989). Čas, ve kterém se bude stádium klimaxového lesa obnovovat, může trvat teoreticky bez omezení, pokud nepříjde velká disturbance a tím koloběh obnovy lesa

opět začíná velkým vývojovým cyklem. Na území střední Evropy zpravidla obnova přírodních lesů probíhá tímto tzv. malým vývojovým cyklem lesa. Hlavní hnací silou pro obnovu přírodních lesů ve střední Evropě je vítr (Nagel et al., 2006; Nagel & Svoboda, 2008) a hraje důležitou roli ve strukturální dynamice porostů (Nagel et al., 2006). V rámci klimaxu dochází k cyklickému střídání tří vývojových stadií a četných fází (Korpeľ, 1995), zpravidla zde dochází k maloplošné změně vývojových stadií a fází na určité ploše (Vacek et al., 2007). Samotný vývojový cyklus má tři stádia (Korpeľ, 1982, 1995), která se nejčastěji označují jako: stádium optima, stádium rozpadu a stádium dorůstání. Definice a popis těchto stadií se u různých autorů, např. Korpeľ (1995), Vacek et al. (2007), Poleno et al. (2007, 2011), v základních attributech shodují, jak je dále uvedeno Vizualizace tohoto procesu je znázorněna na (obr. 1).

Stadium dorůstání

V tomto stádiu stromy hlavně mladších generací intenzivně uplatňují své růstové schopnosti, zejména pak výškový přírůst. Objemový přírůst taktéž roste. Toto stádium se vyznačuje převahou stromů střední a spodní vrstvy, výrazným stupňovitým až vertikálním zápojem, vysokou vitalitou a nepatrnou mortalitou stromů horní vrstvy. Počet živých stromů i porostní zásoba mají průměrnou hodnotu. Malé světliny a mezery, které vznikají v porostním zápoji po postupném odumírání zbytku stromů předcházejícího cyklu, rychle se zapojují. V tomto čase mají porosty největší výškovou, tloušťkovou a prostorovou diferenciaci (Korpeľ 1995, Vacek et al., 2007, Poleno et al., 2007, 2011).

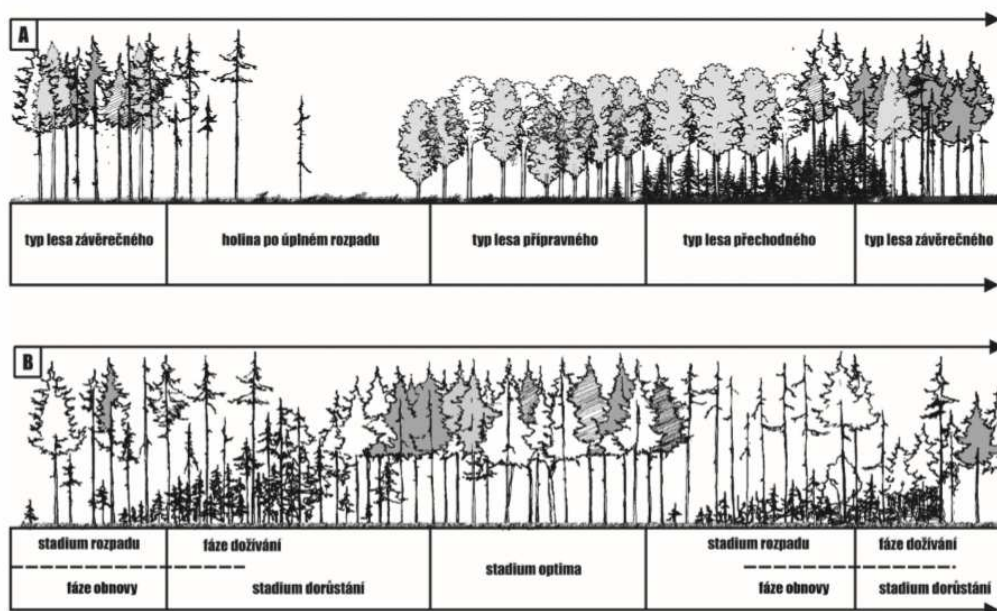
Stadium optima

V tomto stádiu se mohou rozlišovat dvě fáze: fázi výstavby a fázi stárnutí. Ve fázi výstavby dosahuje porost maximální porostní zásoby, výškový přírůst stagnuje a objemový přírůst již začíná klesat. Charakteristické pro toto stádium je, že porost ztrácí vrstevnatou strukturu, je zde malý počet jedinců na plošnou jednotku a je to také počátek odumírání nejstarších jedinců. V důsledku výškové vyrovnanosti získává les dojem, který je typický pro stejnověké horizontálně zapojené hospodářské lesy. Ve fázi stárnutí tohoto stádia začínají nejstarší stromy hynout a přírodní lesy se dostávají do posledního stádia vývojového cyklu (Korpeľ, 1995; Vacek et al., 2007; Poleno et al., 2007, 2011).

Stadium rozpadu

V tomto stádiu dochází k rapidnímu snižování porostní zásoby, protože odumírání starých stromů velkých dimenzí nemůže být plně substituováno slabým přírůstem zbytku porostu

a nastupující nové generace. Porostní zásoba je rozmístěna velmi nepravidelně tzv. skupinovitě až hloučkovitě, kdy jednotlivé vývojové fáze jsou umístěny společně a mozaikovitě se střídají (Korpeľ, 1995; Vacek et al., 2007; Poleno et al., 2007, 2011). Rozpad probíhá poměrně rychle (Emborg, 2000), tak je možná i obnova slunných dřevin a tyto plochy mohou mít charakter podobný menším holým sečím (Szewczyk & Szwagrzyk, 1996).



Obrázek 1. Formy dynamiky přírodních smrčín (A) v boreální tajgové zóně (velký vývojový cyklus) a (B) v horských ekosystémech smrkového vegetačního stupně (malý vývojový cyklus) s trvalou existencí typu lesa závěrečného (upraveno podle Schmidt-Vogt 1986). Převzato z (Vacek et al., 2007)

4.5. Vývoj bukových lesů

Původní zastoupení buku v člověkem nezměněných přírodních lesích byl na našem území přibližně 40 % (Remeš & Bílek, 2014; Zpráva o stavu lesa, 2021). Na Slovensku se jeho zastoupení blížilo až k 50 % (Saniga et al., 2019). Přes toto rozlehlé plošné zastoupení se podařilo zachovat pouze některé přírodní porosty nebo porosty přírodě blízké. Tématikou výzkumu přírodních a přírodě blízkých lesů v ČR se po Ing. Průšovi věnoval kolektiv pod vedením doc. Vršky (2002, 2006, 2009). Přirozené bukové porosty jsou známé ze střeoevropských středohoří včetně pohoří Sudet (Vacek et al., 2015), ale také z území Černokostelecka – Voděradské bučiny (Remeš & Bílek, 2014), z Jizerských hor, z území Bílých Karpat a Beskyd (Průša, 1990). Na vybrané porosty se zaměřila lesnická věda, která zkoumá zákonitosti a principy fungování lesních ekosystémů. Strukturou a vývojem přírodních bukových lesů se zabývali např. Svoboda (1952), Korpeľ (1989, 1995), Piovesan et al. (2005),

Hessenmöller et al. (2018), Saniga et al. (2019) a přírodě blízkými lesy např. Průša (1990), Vrška et al. (2002) Bílek et al. (2009), Bílek et al. (2011). Bílek & Remeš (2014), Vacek et al. (2015), Žemaitis et al. (2019). Vlivu klimatu na růst buku se věnoval např. Šimůnek et al. (2019). Bukové přírodní lesy se vyznačují 2-3 vrstevnatou vertikální výstavbou a typické stádium optima s jednovrstevnatou a výškově vyrovnanou strukturou není časté a vyskytuje se maximálně na ploškách o 10 arů (Saniga et al., 2019). Tloušťková struktura má typický dvojrcholový průběh (Kucbel et al., 2012). Charakter obnovy se všemi vývojovými stádii lesa je maloplošný o výměře 8-16 arů (Vacek et al., 2007; Korpel', 1995; Meyer et al., 2003). Způsobeno je to pravidelným porušováním zápoje, kde většinou se jedná o odumření 1 až 3 stromů z hlavní stromové úrovně (Kenderes et al., 2009), viz (obr. 2). Struktura lesa je silně mozaikovitá s jemnou texturou (zrnitostí) jednotlivých vývojových stádií, s nejmenší velikostí mezery v zápoji ca 100 m² (Emborg et al., 2000), s roční dynamikou zápoje v 0,1 % plochy (Kenderes et al., 2009). Často se diskutovala otázka, jaká je minimální výměra bukových přírodních lesů, kde dochází k texturní vyrovnanosti ekosystému při uplatnění jeho přirozené dynamiky a vývoje. Korpel' (1995) konstatoval minimální plochu 30 ha, Piovesan et al. (2005) zjistili, že přirozený vývoj probíhá v dynamické rovnováze i na území o 25 ha, zatímco Emborg et al. (2000) z výzkumu bukového přírodě blízkého lesa v Dánsku snížil tuto minimální výměru na 10 ha. Z toho vyplývá, že i malé porosty přírodních lesů od 10 ha mohou být vývojově stabilní, zejména pokud se jedná o produkční a regenerační schopnost (Korpel', 1989). Minimální výměru ovlivňují především stresové faktory, čím větší je stres, tím musí být plocha větší a naopak (Vacek et al., 2007). Se změnou charakteru průběhu počasí (Seidl et al., 2017) je možné, že minimální plochy lesa pro dlouhodobě rovnovážný stav se budou muset navyšovat. Vývojový cyklus přírodních bukových lesů se v podmínkách střední Evropy pohybuje v rozpětí 220–250 let (Korpel', 1989; Saniga et al., 2019). Emborg et al. (2000) v bukových přírodě blízkých porostech exaktně vypočítal dobu celého malého vývojového cyklu lesa na 284 let, s rozdělením na stádium dorůstání v trvání 70 let, optima 204 let a rozpadu 10 let.



Obrázek 2. Typická ukázka mozaikovitého prolamování korunového zápoje odumřením jednoho stromu horní etáže. V těchto místech následuje spontánní přirozená obnova, zejména pod korunovou projekcí původního stromu. NPR Voděradské bučiny.

5. Biodiverzita lesa

Biodiverzita je významnou vlastností ekosystémů, kde se střetává a agreguje živá a neživá složka přírody od úrovně populace až po krajinné měřítko (Matějka & Viewegh, 2010), jedná se o různorodost všech žijících organismů v jakémkoli ekosystému v zemské biosféře. Lesy jsou považovány za největší nositele biodiverzity naší planety (Horák, 2008; Bače & Svoboda, 2015; Liang et al., 2016). Lesnatost v Evropě je 34,8 % z celkového území (Forest Europe, 2020). Na území našeho státu podle zelené zprávy 2021 se nachází 2 693 799 ha lesa, což odpovídá 34,2 % podílu PUPFL z celé rozlohy státu. Díky rozloze jsou lesy nezastupitelnou a důležitou složkou krajiny (Poleno et al., 2007).

Členovci (Arthropoda) jsou nejvíce hojnou a nejpestřejší skupinou živočichů na světě až s jedním milionem druhů. V posledních dekádách je však pozorován drastický úbytek bezobratlých ve volné krajině (Hallmann et al., 2017; Kunin 2019; Wagner et al., 2021) a taktéž v lesích (Seibold et al., 2019). Mnoho, zejména antropogenních vlivů v důsledku vede ke ztrátě jak druhové bohatosti, diverzity, ale také abundanci celkové biomasy. Za hlavní příčiny tohoto úbytku v lesích se uvádějí např. stejnorodé (monokulturní) porosty (López-Bedoya, 2021). Propůjčím si úryvek od prof. Roubala (1915) o tehdejší situaci v lesích „*Nanejvýš fatální ovšem*

jest chorobná mánie, zvlášť poslední doby, měniti podstatně druhy dřevin v té oné krajině: přímo tragičnost vtělena v známou praksi, sázeti jen to, co rychle roste, bez ohledu na podnebí, půdu, tradice, ostatní souvislosti formaci rostlin i živočichů na tom místě.“ Zároveň tyto porosty jsou pěstovány zpravidla jedním hlavním pěstebním – způsobem (Aszalós et al., 2022). Všechno toto vede k silné homogenizaci v krajinném, ale i porostním měřítku, a tudíž k poklesu biodiverzity na mnoha úrovních (Schall et al., 2018). Mnoha studiemi bylo například poukázáno na význam oslunění pro vysokou biologickou rozmanitost (Seibold et al., 2015a; Müller et al., 2015; Lettenmaier et al., 2022; Nakládal et al., 2022).

5.1. Mrtvé dřevo

Nepostradatelná složka porostů, která v lesní hospodářské krajině téměř chybí, je mrtvé dřevo. Objem a kvalita mrtvého dřeva v lesních porostech, která je potřebná pro navýšení druhové bohatosti saproxylických brouků byla publikovaná např. v práci Müller & Büttler, (2010). Současné objemy mrtvého dřeva v porostech ani zdaleka tyto limity nedosahují (Verker et al., 2011; Pulletti et al., 2019). Lze tedy konstatovat, že odstraňování mrtvého dřeva je pro biologickou rozmanitost škodlivé (Thorn et al., 2018; Parajuli & Markwith, 2023). Odhaduje se, že i z více než 50 % se na biodiverzitě bezobratlých v lesích může podílet právě mrtvé dřevo (Graf et al., 2022), protože na mrtvém dřevě je závislý život mnoha druhů z velice rozličných živočišných skupin. Stěžejní je mrtvé dřevo zejména pro saproxylické brouky (Müller et al., 2008, 2015) a jiný hmyz např. saproxylické Diptery (Jonsell et al., 2020), půdní faunu a jiné bezobratlé (Jabin et al., 2004; Graf et al., 2022; Zuo et al., 2023). Mrtvé dřevo je zároveň důležité i pro dřevokazné houby (Müller et al., 2007; Atrena et al., 2020) a taktéž pro obratlovce, a to především pro dutinové ptáky a netopýry (Tillon et al., 2016; Basile et al., 2023). Mrtvé dřevo je důležitou složkou ekosystémů pro ukládání uhlíku (Pan et al., 2011), pro cykly živin (Wambsganss et al., 2017; Błońska et al., 2023) a zadržování vody (Klamerus-Iwan et al., 2020). Aktuálně je téma biodiverzity velmi vyhledávané a zkoumané (Oettel & Lapin, 2021). Jednotlivá bádání se zaměřují často na cílovou skupinu organismů např. na saproxylické brouky (Müller et al., 2008), brouky epigeické (Podrázský et al., 2010), herbivorní (Leidinger et al., 2019), nebo také na komplexní vyhodnocení různých skupin živočichů na daném území, např. (Sebek et al., 2016; Schall et al., 2018). Širší rozbor problematiky je shrnut v pracích Zumr & Remeš (2020) a Zumr et al. (2021), které jsou součástí kapitoly výsledky v této disertační práci.

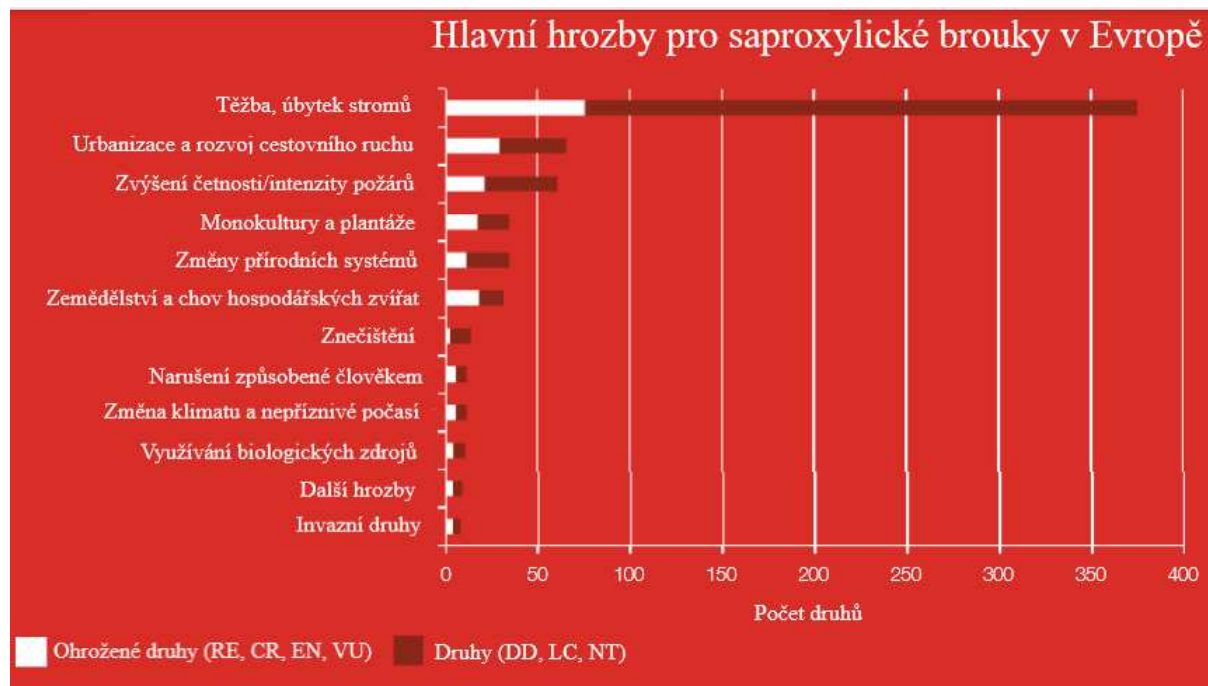
5.2. Saproxyličtí brouci

Podle definice Speight (1989) jsou saproxyličtí bezobratlí závislí během určité části jejich vývoje na mrtvém nebo odumírajícím dřevě stromů. Na odumírajících nebo odumřelých stromech (stojících nebo padlých) nebo na houbách, které obývají dřevo, nebo i na přítomnosti jiných dřevokazných hub. Ulyshen (2018) uvádí, že saproxyličtí brouci závisí buď přímo nebo nepřímo na odumírajícím nebo mrtvém dřevě. Přímě závislé jsou druhy, které konzumují části dřeva (taktéž kůru, floém nebo samotné dřevo) jako potravu, zatímco nepřímo závislé druhy zahrnují druhy, které se živí jinými organismy, např. dřevokaznými houbami nebo jinými druhy závislými na dřevě, případně potřebují mrtvé dřevo k hnízdění. Existuje řada dalších definic, avšak stále je zde vazba s mrtvým dřevem a jejími mikrostanovišti, vícero definic je například uvedeno v práci Graf et al. (2022). Nejrozmanitější zvířecí skupinou ze všech pozemských ekosystémů je hmyz, který je velmi důležitý pro fungování celých ekosystémů. Z tohoto důvodu je v hledáčku vědců právě hmyz, velmi často jsou to právě saproxyličtí brouci (Seibold et al., 2015b). Dokladem významu biodiverzity saproxylických brouků v závislosti na vlivu různých atributů jsou rozsáhlé metaanalýzy (Paillet et. 2010; Gao et al., 2015; Seibold et al., 2015b; Oettel & Lapin, 2021; Parajuli & Markwith, 2023). V důsledku snah o zvýšení biologické rozmanitosti svázané s mrtvým dřevem, se recentní studie věnují navracení mrtvého dřeva do hospodářských porostů s pozitivními reakcemi na zvýšení druhové bohatosti dříve chudších hospodářských porostů (Doerfler et al., 2017, 2018, 2020; Roth et al., 2019; Rothacher et al., 2023). Širší rozbor problematiky o saproxylických broucích je shrnut v pracích Zumr & Remeš (2020) a Zumr et al. (2021), které jsou uvedeny ve výsledcích této disertační práce.

5.3. Limitující a ohrožující faktory

Obecně největší hrozby (obr. 3) jsou intenzivní těžební činnost bez ponechání dřevní hmoty v porostech k rozpadu a také intenzivní změna a zjednodušení druhové skladby porostů. Tvorba a pěstování homogenních porostů, ztráta lesního prostředí s přerušením stálosti věkové posloupnosti struktury stromů (kontinuity), ztráta stromových veteránů bez následné podpory nové generace (Schiegg, 2000a; Krása, 2015; Nieto & Alexander, 2010; Cáliz et al., 2018) ohrožují více než polovinu saproxylických brouků (Cáliz et al., 2018). Další hrozbou je kácení stromů rostoucích mimo les ze zdravotních a bezpečnostních důvodů, které však nemusí být v mnoha případech nutné (Mertlik, 2014). Například se jedná o staré aleje a parky, jež hostí řadu ohrožených saproxylických druhů brouků (Jonsell, 2004; Čížek & Procházka, 2010). Taktéž často opomíjenou hrozbou je upuštění od tradičního hospodaření, jako byly např. slunné

pastevní lesy, nízké lesy (Čížek et al., 2015a, 2015b; Horák et al., 2017; Weiss et al., 2021), nebo sukcesní zarůstání xerofilních stanovišť (Chytrý et al., 2019). Širší rozbor problematiky je shrnut v pracích Zumr & Remeš (2020) a Zumr et al. (2021) - viz kapitola výsledky.



Obrázek 3. Přehled hlavních hrozeb, které ovlivňují evropské saproxylické brouky (Cálix et al., 2018). přeloženo autorem práce, třídy druhů (RE – vymizelý, CR – kriticky ohrožený, EN – ohrožený, VU – zranitelný, DD – bez údajů, LC – nejméně zranitelný, NT – téměř ohrožený).

6. Metodika

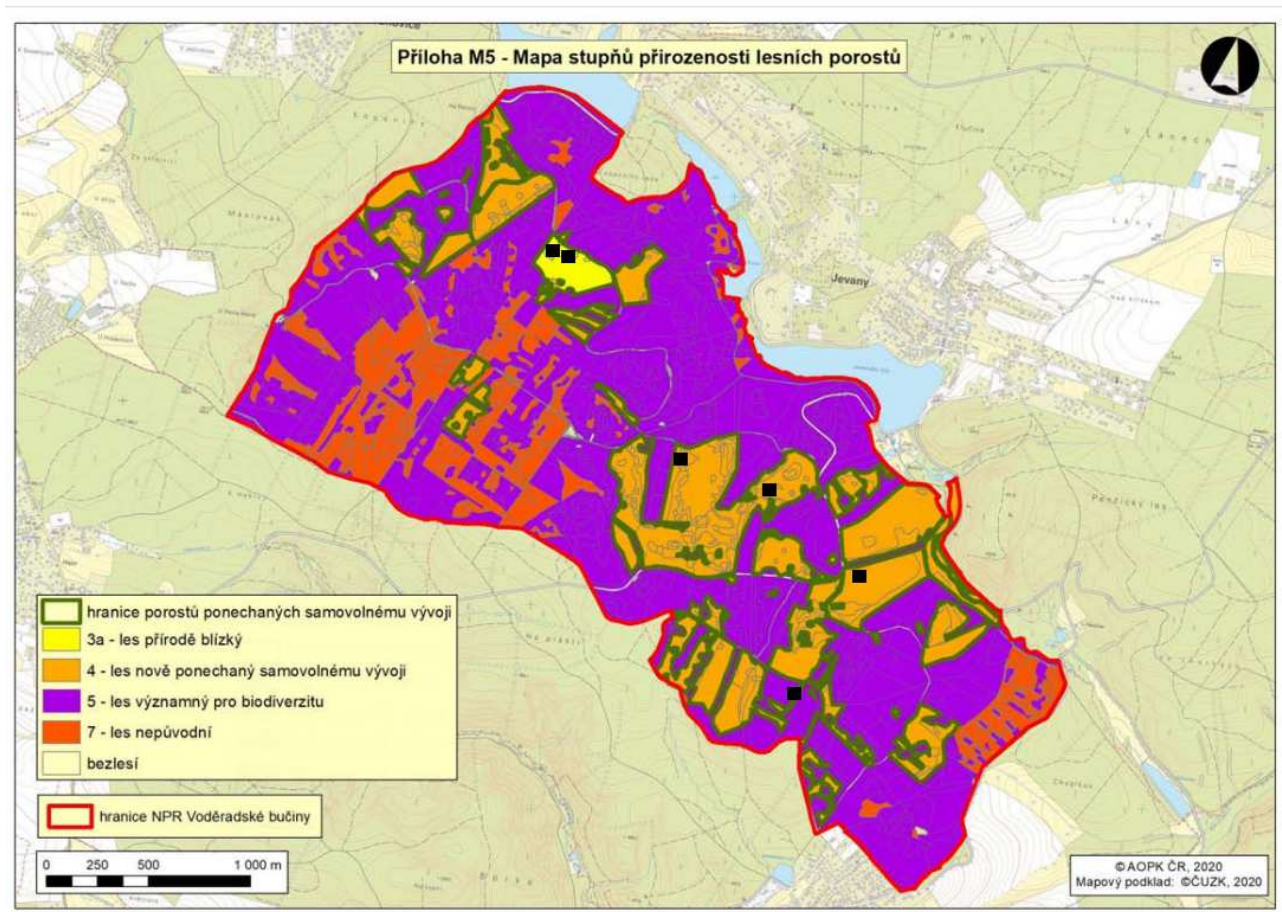
6.1. Studované území

Voděradské bučiny

Založení Národní přírodní rezervace Voděradské bučiny se datuje k roku 1955, kdy bylo vyhlášeno výnosem MKŠ č. 13600/55 s výměrou vlastního území 658 ha. Aktuální rozloha je 682 ha (Plán péče, 2023). Rezervace se nachází v Mnichovské pahorkatině (přírodní lesní oblast 10: Středočeská pahorkatina) v nadmořské výšce 345–501 m. Matečnou horninou je granodiorit, převažující půdní typ je kambizem s nízkým obsahem humusu. Průměrná roční teplota je 7,8 °C a roční úhrn srážek 623 mm; od dubna do září je průměrná teplota 14,0 °C a úhrn srážek 415 mm. Vegetační období s průměrnou teplotou nad 10 °C trvá více než 158 dní (Remeš & Bílek, 2014). Na začátku 19. století na tomto území proběhla na ploše ca 500 ha obnova lesa třífázovou clonnou sečí. Celý mateřský porost byl přitom odstraněn během 12–15 let. Po přípravné seči (kdy bylo doporučeno odstraňovat z porostů jedli) následovala prosvětlovací fáze a po dalších čtyřech až pěti letech byl proces ukončen domýtnou fází clonné seče (Šrámek, 1983a, 1983b). Dnešní téměř nesmíšené bukové porosty tvořící jádro rezervace tak vzešly z hospodářských porostů, resp. byly výsledkem hospodářského záměru tehdejšího vlastníka (rod Liechtensteinů), kteří si chtěli na tomto území vytvořit základnu pro produkci bukového dříví pro uvažovanou výrobu skla.

Hlavním cílem ochrany NPR Voděradské bučiny jsou rozsáhlé bukové porosty s polopřírodní porostní strukturou a smíšené porosty s původní druhovou skladbou, zejména společenstva Acidofilních a Květnatých bučin, Vlhké acidofilní doubravy a Hercynské dubohabřiny. Tato společenstva tvoří celkem 655 ha (96 %) rozlohy NPR Voděradské bučiny (Plán péče, 2023). Další důležitý důvod ochrany je výskyt geomorfologických peri-glaciálních jevů z poslední doby ledové. Dlouhodobým cílem ochrany NPR je tedy ponechání větší části lesních porostů samovolnému vývoji. V současnosti je více než polovina území ponechána spontánnímu vývoji (Plán péče, 2023). Podíl jednotlivých hlavních společenstev, které jsou ponechány přirozené dynamice vývoje, je následující: Acidofilní bučiny (65 %), Květnaté bučiny (75 %), Vlhké acidofilní doubravy a Hercynské dubohabřiny (40 %) (Plán péče, 2023). Na zbylé rozloze budou využívány hospodářské zásahy, které budou směřovat ke zvýšení biodiverzity území. Území zároveň slouží vědeckovýzkumným a výukovým záměrům FLD ČZU v Praze. Provedlo se zde mnoho studií spojených s vyhodnocením strukturálních parametrů porostů při ponechání

vlastnímu vývoji např. (Bílek, 2009, 2011; Remeš, 2008; Remeš & Bílek, 2014). Část NPR Voděradské bučiny byla schválena jako evropsky významná lokalita CZ 210027 Voděradské bučiny o rozloze 317, 4 ha novelou nařízení vlády č. 132/2005 Sb.

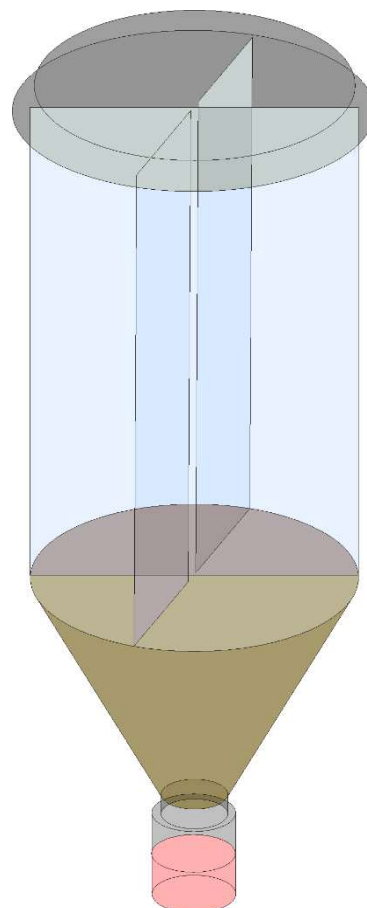


Obrázek 4. Mapa stupňů přirozenosti lesních porostů v NPR Voděradské bučiny. Většina plochy Stupně 5 výhledově přejde do stupně 4, les ponechaný samovolnému vývoji (Plán péče, 2023). Na mapě jsou vyznačeny trvalé zkušné plochy, na kterých probíhal sběr dat na disertační práci.

6.2. Sběr a analýza brouků

Studie byla realizovaná na šesti trvalých zkusných plochách o výměře 1 ha (100 × 100 m). Tyto zkusné plochy byly v rezervaci zakládány v letech 1980 a 2005 pro sledování přirozeného vývoje bukových autochtonních porostů (Bílek et al., 2011). Plochy jsou součástí NPR, která je v bezzásahovém režimu (obr. 4). Studijní plochy a celá oblast NPR se nachází uvnitř velkého lesního komplexu, čímž se zamezuje okrajovým vlivům na společenstva brouků.

Brouci byli sbíráni pomocí letových nárazových pastí (obr. 5.). Tento druh pastí je dnes nejvíce používanou a efektivní technikou sběru pro vyhodnocování saproxylických brouků (Okland, 1996; Alinvi et al., 2007). Past se skládala ze stříšky, plexisklových panelů uspořádaných do kříže (50×40 cm), trychtýře a záchytné nádoby. Konzervační roztokem byla směs propylenglykolu s vodou v poměru 1:1,5. Kapka jaru byla dodána pro odstranění povrchového napětí konzervační tekutiny. V roce 2023 byly pasti bez trychtýře pro vhodnější sběr brouků na ležících kmenech mrtvého dřeva. Všechny druhy pastí jsou vyobrazeny ve člancích ve výsledcích (Kap 7.). Pasti byly vybírány pravidelně po 2–3týdenních intervalech v období duben-září.



Obrázek 5. Schématický obrázek letové nárazové pasti.

Samotný nachytaný entomologický materiál byl zprvu rozříděn na řády. Studovaný řád brouci (Coleoptera) byl uchován a přistoupilo se k determinaci na druhovou úroveň. Pro determinaci, která je velmi odborně náročná, byla většina materiálů určována specialisty. Nebyla určována čeleď Staphylinidae z důvodu velmi složité determinace. Tato čeleď je velmi často vyřazována z entomologických studií, protože bylo zjištěno, že její vyřazení významně neovlivní konečné výsledky a závěry (Parmain et al., 2015). Autor disertace určoval z většiny čeledí: Endomychidae, Erotylidae, Lymexylidae, Lucanidae, Salpingidae, Scarabaeidae; doc. Ing. Oto Nakládal, Ph.D. určoval tyto čeledě: Cucujidae, Aderidae, Anthribidae, Biphyllidae, Buprestidae, Cantharidae, Cerambycidae, Cleridae, Curculionidae, Dermestidae, Elateridae,

Eucnemidae, Histeridae, Leiodidae, Lycidae, Melandryidae, Melyridae, Mycetophagidae, Oedemeridae, Ptiliidae, Ptinidae, Pyrochroidae, Scirtidae, Silvanidae, Sphaeritidae, Sphindidae, Tenebrionidae, Tetratomidae, Trogossitidae, Zopheridae; Pavel Průdek: Cerylonidae, Ciidae, Corylophidae, Cryptophagidae, Latridiidae, Monotomidae; Jan Horák určoval čeledě: Mordelidae, Scaptidae; RNDr. Josef Jelínek CSc. určoval čeled': Nitidulidae; U několika čeledí např. Elateridae byla část materiálu určena Jiřím Brestovanským. Dále byla využita i pomoc několika specialistů pro revizi několika desítek exemplářů, jelikož se jednalo například o samičí špatně určitelné pohlaví: Ptinidae: doc. Ing. Petr Zahradník, CSc.; Leiodidae: Zdeněk Švec; Curculionidae-Scolytinae: Ing. Miloš Knížek, Ph.D.

Nomenklatura druhů odpovídá z databáze Biolib.cz (Zich O. (ed.) (2023) BioLib. <http://www.biolib.cz>). Druhy brouků byly následně klasifikovány na saproxylické a nesaproxylické podle seznamu druhů (Schmidl & Bußler, 2004; Seibold et al., 2015a). Klasifikace do stupňů ohrožení podle (CR = kriticky ohrožený, EN = ohrožený, VU = zranitelný, NT = téměř ohrožený). IUCN bylo převzato z Červeného seznamu ohrožených druhů České republiky – bezobratlí (Hejda et al., 2017).

6.2.1. Analýza dat pro „review“

Články typu „review“ byly vytvořeny na základě publikovaných vědeckých prací převážně indexovaných na Web of Science (WOS) a Scopus (SC). Byly prostudovány a citovány relevantní práce, které se zabývaly tématy hlavními nosnými podtituly (klíčová slova): „mrtvé dřevo“, „saproxyličtí brouci“, „biodiverzita“, „lesnický management“. Rozsáhlou literární rešerši byla vytvořena publikace Zumr & Remeš (2020). Tato publikace se zabývá především syntézou publikovaných vědeckých prací zprostředkující hlavní životní a limitující atributy saproxylických brouků v dnešní lesní krajině a tvoří Kap. 7.1. této disertační práce.

Druhá publikace typu „review“ Zumr et al. (2021) (Kap. 7.2.) je dílčí součástí řešení třetího dílčího cíle práce a je zaměřena na syntézu poznatků, které hrají roli při úvahách o obohacování mrtvým dřevem hospodářské porosty. Relevantní zdroje, důležité pro pozitivní ovlivnění bohatosti saproxylických brouků v lesních porostech, byly vyhledávány v databázích (WOS, SC). Součástí této publikace jsou i ekonomické výpočty potencionálních nákladů. Ekonomická část publikace byla navržena pro tři hlavní druhy dřevin buk lesní (*Fagus sylvatica* L.), smrk ztepilý (*Picea abies* (L.) H. Karst. a dub (*Quercus* sp.) v celém rozsahu stanovištních podmínek. Model je vypracován pro tři absolutní výškové bonity (AVB): 34 (30), 28 (24) a 18 (14, 16), které představují nejlepší, průměrné a nejméně příznivé růstové podmínky modelu.

Číslo AVB znamená průměrnou výšku dřeviny ve věku 100 let. Časové schéma aktivního managementu zaměřeného na zvýšení diverzity saproxylických brouků je navrženo pro jednu průměrnou dobu obmýtí hospodářských porostů (100 let) pro buk a smrk/jedli, 130 let pro dub, které vycházejí z vyhlášky č. 298/2018 Sb. (Ministerstvo zemědělství 2018). Obohacování lesních porostů mrtvým dřevem je plánováno na úkony výchovných a obnovních zásahů v souladu se zákonem č. 289/1995 Sb. a s používanými modely výchovy a obnovy hospodářských lesních porostů v České republice (Slodičák et al., 2007; Remeš et al., 2016a, 2016b). Potenciální výnosy lesní produkce odpovídající objemu ponechanému dřevu v lesních porostech při aktivním hospodaření byly vypočteny na základě růstových tabulek (Černý et al., 1996a, 1996b). Výpočet respektuje různou dobu rozkladu dřeva jednotlivých dřevin a potřebu zachovat překrývání fází rozkladu během obohacování dřevem. Výpočty rovněž odrážejí rozdílné produkční podmínky na stanovištích, SI: 34 (30), 28 (24) a 18 (14, 16). Model nepředpokládá odchylky od obvyklého lesnického hospodaření

6.2.2. Design sběru dat a environmentálních proměnných

Cíl 1. Vývojová stadia přirozeného bukového lesa v rámci malého vývojového cyklu byla identifikována na trvalých zkusných plochách. Na základě atributů typických pro jednotlivá vývojová stadia podle (Korpel, 1995; Emborg et al., 2000), byly plochy zařazeny do jednotlivých vývojových stadií: A) stadium optima, B) stadium rozpadu a C) stadium dorůstání. Každé stadium je charakterizováno specifickými vlastnostmi lesního porostu, zejména s ohledem na prostorovou a vertikální strukturu porostu (Vacek et al., 2010). Na základě těchto údajů bylo možné plochy rozdělit do vývojových stadií. V této studii bylo každé vývojové stadium zastoupeno 2 plochami, na kterých bylo pravidelně umístěno 5 pastí. Pasti byly umístěny v minimální vzdálenosti 25 m od nejbližší sousední pasti. Sběr dat proběhl v roce 2021. V každé plošce kolem pastí o poloměru 10 m (314 m²) byly měřeny strukturální parametry porostu. Zvolený poloměr byl obdobný jako ve studiích např. Parisi et al. (2016) nebo Procházka & Schlaghamerský (2019). V těchto ploškách bylo měřeno i ležící a stojící mrtvé dřevo ($d > 7$ cm, $h = 1,3$ m), následně byl vypočten i jeho objem Huberovým vzorcem: výčetní kruhová základna v polovině délky násobená celkovou délkou $= (\pi \times r^2 \times l)$. Dále bylo stanoveno plošné zastoupení (%) přirozené obnovy ($h > 1$ m) a zastoupení pokrytí rostlin. Otevřenost zápoje byla vypočtena v softwaru Gap Ligh Analyzer (Frazer et al., 1999) za použití hemisférických fotografií vyfocených objektivem „rybí oko“ nad každou pastí. Byla také zjišťována přítomnost mikrostanovišť podle metodiky Winter & Möller (2008).

Cíl 2. Výzkum pro vyřešení tohoto dílčího cíle práce byl realizován v roce 2022. Pro stojící mrtvé dřevo na torzech kmenů pro modelovou skupinu všech zachycených saproxylických brouků. Torza byla vybíraná na základě metodiky Brunet & Isacson (2009a), přičemž torza byla rozdělena do tří tříd: 1. třída nedávno odumřelá torza bez plodnic rodu *Fomes fomentarius* a s tvrdým mrtvým dřevem (n 8), 2. třída – torza s plodnicemi *F. fomentarius* a mírně ztrouchnivělým dřevem (n 15), 3. třída – torza bez plodnic *F. fomentarius* a mírně nebo velmi silně ztrouchnivělým dřevem (n 7). Na jednotlivých torzech bylo zjišťováno: výška (měřeno výškoměrem Vertex), tloušťkou ve výčetní výšce (obvod/ π), objem byl propočítán podle vzorce: $V = (\pi \times d^2 \times h) / 6$ podle Brunet & Isacson (2009a). Dále byla v souladu s metodikou Winter & Möller (2008) a Paillet et al. (2017) zjišťována početnost 4 typů mikrostanovišť, a to množství plodnic *F. fomentarius*, množství ptačích dutin (<5 cm), přítomnost/nepřítomnost velké přízemní dutiny a ztráta kůry (0–100 %). U torz, na kterých byly vyvěšeny pasti, se zjišťovala též přítomnost/nepřítomnost padlého zbytku kmene stromu ležícího kolem torza. Zároveň byla hodnocena otevřenost zápoje pomocí softwaru Gap Light Analyzer (Frazer et al., 1999).

Cíl 3. Terénní sběr dat pro zodpovězení výzkumné otázky: jaký je optimální typ mrtvého dřeva, proběhl v letech 2021, 2022, 2023. V roce 2023 byly pasti umístěny přímo k ležícím kmenům cca 5 cm nad zemí, pro vyloučení odchyty epigeických organismů. Mrtvé dřevo na zkusných plochách pochází z přirozeného vývoje porostů. Nebyla prováděna žádná manipulace nebo tvoření nových kusů mrtvého dřeva. Na trvalých zkusných plochách probíhal sběr dat v prostoru/ kontrola (2021), kmenových torzech (2022) a padlých kmenech (2023). Při absenci a kvůli nerovnoměrnému zastoupení vhodných torz, či kmenů na studijní ploše byly osazeny pastmi torza a ležící kmeny v nejbližším okolí zkusných ploch. Jednalo se však o stále stejné porosty. Minimální vzdálenost mezi pastmi byla 25 m. Kusy mrtvého dřeva byly vybírány pro umístění pastí tak, aby v minimální vzdálenosti (25 m) nebyly významné kusy mrtvého dřeva.

Cíl 4. Pro řešení tohoto dílčího cíle byla vybrána modelová skupina čeled' kovaříkovití (Elateridae). Tato čeled' je vysoce ekologicky variabilní a široce studována, např. (Laibner, 2000; Mertlík 2014, 2017, 2019; Horák & Rébl, 2013; Loskotová & Horák, 2016). Pro studii byla využita data z modelového území NPR Voděradských bučin a území Voltuš. Území Voltuš se nachází na původním místě bučin (Zlatník, 1976). Pro studii bylo celkem využito a analyzováno 50 pastí. Pasti byly umístěné na tyčky v prostoru (1,5 m), jelikož byla porovnávána taktéž vývojová stadia přirozeného lesa a lesa věkových tříd. Data byla sbírána po dobu jednoho roku na každé lokalitě zvláště Voltuš (2017) a NPR Voděradských bučin (2021).

U každé pasti bylo měřeno několik parametrů porostu na ploše o poloměru 20 m (1257 m²). Tato vzdálenost nejlépe vysvětluje variabilitu v datech pro kovařiky (Loskotová & Horák, 2016). V těchto ploškách bylo měřeno mrtvé dřevo ležící a stojící ($d > 7$ cm, $h = 1,3$ m), objem byl vypočten Huberovým vzorcem výčetní kruhová základna v polovině délky/výšky násobená délkou ($\pi \times r^2 \times l(h)$). Otevřenost zápoje jako důležitá proměnná (Lettenmaier et al., 2022) byla vypočtena v softwaru Gap Ligh Analyzer (Frazer et al., 1999), za použití hemisférických fotografií vyfocených objektivem fish eye nad každou pastí. Dále byla zjišťována přítomnost mikrostanovišť podle metodiky Winter & Möller (2008).

6.3. Statistické analýzy

V jednotlivých publikacích, resp. v rámci řešení dílčích cílů, byly často použity stejné nebo podobné skupiny statistických analýz, které jsou v základním rámci uvedeny v této kapitole. Větší detail provedených statistických analýz je uveden v publikacích, které tvoří kapitolu výsledky. Programy, v kterých byly prováděny výpočty, jsou zejména R version 4.3.1 (R Core Team, 2023) použité „packages“ jsou uvedené v jednotlivých rukopisech. Dále byly využity programy iNEXT (Chao et al., 2016), Statistica 13 (StatSoft, Inc.) a Canoco 5 (Šmilauer & Lepš, 2014).

Analýzy byly prováděny na úrovních (α), (β), (γ) diverzity. Pro srovnání počtů druhů a dospělců zachycených průměrně na past (α diverzita) byl použit zobecněný lineární χ^2 model (s Poissonovou distribucí a log funkcí pro počty druhů a Negativně binomickým rozdělení pro abundanční data). Při výskytu několika faktoriálních proměnných bylo využito vícenásobné porovnání pomocí post hoc Tukey HSD test. Hladina významnosti byla stanovena $p < 0,05$. V některých případech byl použit náhodný efekt (random effect) v rámci sběru například na zkusných plochách. Pakliže byly kontinuální proměnné zahrnuty v analýze, tak byl použit GLM (zobecněný lineární model), pro modelování vlivu faktoru byl použit „stepwise“ model podle nejnižší hodnoty AIC (Akaike, 1978).

Změna komunit či jejich podobnost (β) diverzita byla porovnána mezi faktorovými proměnnými. Pro tuto analýzu bylo použito nemetrické mnohorozměrné škálování (NMDS). Tento přístup je vysoce doporučován v ekologických studiích (Minchin, 1987). NMDS je nepřímá gradientová analýza, která vytváří uspořádání na základě matice vzdálenosti nebo nepodobnosti. Na rozdíl od metod, které se snaží maximalizovat rozptyl nebo shodu mezi objekty v ordinaci, se NMDS snaží co nejpřesněji reprezentovat párovou nepodobnost mezi

objekty v nízko rozměrném prostoru (Buttigieg & Ramette, 2014). Dále byla použita abundanční data a Bray-Curtis (taktéž incidenční data, Soerensenovo binomické rozdělení) podobnostní matrice pro vykreslení analýz. Pro výpočet a vykreslení ordinačního prostoru byly využity dvě dimenze. Jednotlivé faktory pro (β) diverzitu a rozdíly mezi jednotlivými komunitami byly vyhodnoceny pomocí Permutační vícerozměrné analýzy rozptylu pomocí matric vzdáleností (Anderson, 2001).

Pro odezvu (γ) diverzity byla využita metoda Hillových čísel ($q = 0$, druhová bohatost) a ($q = 1$, exponenciální Shannonův entropy index, $q = 2$, Simpsonův koncentrační index). Metodu jsme aplikovali podle Chao et al. (2014) a použita byla převážně druhová incidenční data na počet pastí, taktéž data reprezentující abundance (početnost), a to výhradně pro ohrožené druhy, u kterých bylo výhodné též analyzovat jejich početnost při rozložení druhové bohatosti. Při této metodě (Chao et al., 2014, 2016) se vytvoří druhové křivky a extrapolace na požadovanou úroveň s intervaly spolehlivosti 95 %. Nepřekrývající intervaly spolehlivosti indikují statisticky významné rozdíly v bohatosti vykreslených druhových křivek (Schenker & Gentleman, 2001). Využita byla též metoda odhadu celkového množství druhů na základě pokrytí vzorku (sample coverage) od autorů Chao & Jost (2012). Tato metoda jednoduše odhadne druhovou bohatost (počet druhů) na základě nižšího vzorkovacího úsilí Chao & Jost (2012). Při této metodě bylo použito Hillovo číslo ($q = 0$, druhová bohatost) podle (Chao et al., 2014). Pro výpočet celkové bohatosti lokality byla využita data (suma tří let) incidencí saproxylických druhů. Data byla extrapolována na 100 % pokrytí vzorku na počet druhů. Pro potřeby řešení dílčího cíle, který byl zaměřený na vliv různých typů mrtvého dřeva na diverzitu, bylo provedeno pokrytí vzorků na jednotlivých studovaných typech stanovišť (kontrola, torza, ležící kmeny) a extrapolováno až do 100 % pokrytí vzorku. Následně byla porovnána jednotlivá stanoviště s bohatostí celé lokality. Obecně pokrytí vzorků (sample coverage) vykazuje malou míru chybovosti (Chao & Jost, 2012).

Ochranářská hodnota byla vypočítána obdobně jako Sebek et al. (2016) váženým průměrem zachycených druhů podle váhové hodnoty a jejich kusů pro každou past. Váhy byly přiřazeny pouze pro druhy z českého červeného seznamu (Hejda et al., 2017), a to CR = 4, EN = 3, VU = 2, NT = 1. Navíc byly druhy, který je veden jako pralesní relikv (Eckelt et al., 2018) do třídy relikvů (A), přiřazeny 2 body a relikvu skupiny (B) byl připočten 1 bod. Odhad biomasy jsme zjistili pomocí alometrických křivek podle Rappa et al. (2022). Výpočet proběhl pro každých saproxylický druh, kdy byly výpočty provedeny na základě průměrné délky (převzato ze Seibold et al., 2015a), které byly poté dosazeny do rovnice pro výpočet šířky (např. Elateridae,

šířka brouka = $0.3672 \times (\text{délka brouka})^{0.796}$). Tyto vypočtené hodnoty byly následně dosazeny do rovnice pro výpočet objemu jedince daného druhu podle odmocninových vzorců pro čeledi (e.g. Elateridae, biomasa rovnice = $3E-05 \times (\text{šířka} \times \text{délka brouka})^{1.7878}$), převzato od Rappa et al. (2022). Všechny hodnoty byly vypočítávány pro každou past. Následné porovnání ochranné hodnoty s biomasou bylo vyhodnoceno Kruskal-Wallisovým testem s využitím Dunnet post-hoc testu.

7. Výsledky

Disertační práce se celkem skládá ze 6 vědeckých článků. Celkově dva články typu „review“, jeden s IF a druhý v databázi SC. Dále vědecké články typu „original article“, v součtu byly celkem 3 publikovány ve vědeckých časopisech s IF a indexovaných na Web of Science a další 1 publikace je v recenzním řízení.

Výsledky disertační práce byly rozděleny do jednotlivých segmentů v souladu s deklarovanými cíli.

Cíle práce:

- (1) Jak struktura a přirozený vývoj bukových porostů ovlivňuje modelovou skupinu brouků.
- (2) Jaké parametry mrtvého dřeva ovlivňují modelovou skupinu brouků.
- (3) Jaký je optimální typ mrtvého dřeva a atributy integrovaného pěstebního managementu podporujícího diverzitu modelové skupiny brouků v hospodářských lesích.
- (4) Jsou bukové porosty prostředím hostící větší diverzitu modelové skupiny brouků než porosty smrkové nebo smíšené.

7.1. Modelová skupina brouků jako indikátor stavu lesního prostředí.

Zumr, V.; Remeš, J. (2020). Saproxyliční brouci jako indikátor biodiverzity lesů a vliv lesnického managementu na jejich rozhodující životní atributy: Review. *Zprávy Lesnického Výzkumu*. 65, 242–257.

SAPROXYLIČTÍ BROUCI JAKO INDIKÁTOR BIODIVERZITY LESŮ A VLIV LESNICKÉHO MANAGEMENTU NA JEJICH ROZHODUJÍCÍ ŽIVOTNÍ ATRIBUTY: REVIEW

SAPROXYLIC BEETLES AS AN INDICATOR OF FOREST BIODIVERSITY AND THE INFLUENCE OF FOREST MANAGEMENT ON THEIR CRUCIAL LIFE ATTRIBUTES: REVIEW

VÁCLAV ZUMR ✉ - JIŘÍ REMEŠ

Česká zemědělská univerzita v Praze, Fakulta lesnická a dřevařská, Katedra pěstování lesů, Kamýčká 129, 165 00 Praha 6 - Suchbátka, Czech Republic

✉ e-mail: zumr@fd.czu.cz

ABSTRACT

A group of saproxylic beetles has become a frequently used as a bioindicator of forest biodiversity. These beetles, especially endangered species, testify very credibly to the preservation of the forest ecosystem. Intensive forest management reduces biodiversity mainly due to the absence of dead wood. Dead wood is also a very important element for the circulation of nutrients and water, and often creates a suitable substrate for the tree regeneration. In this paper, 159 publications dealing with forest biodiversity were analysed. In commercial forests with a full stand canopy and no dead wood, the environment is almost uninhabitable for saproxylic beetles. The main factors that affect the biodiversity of saproxylic beetles are: (1) sun exposure and canopy closure, as the elements that increase or decrease the temperature, and (2) dead wood of all dimensions. Dead wood of large dimensions is not present in the production forests, and therefore the associated species are mostly endangered. Standing snags and large trees are the largest hosts of microhabitats. Intensive forest management significantly reduces all these attributes, and therefore results in lower biodiversity of saproxylics than in the forest reserves.

For more information see Summary at the end of the article.

Klíčová slova: saproxyličtí brouci; coleoptera; mrtvé dřevo; biodiverzita lesa; lesní hospodaření

Key words: saproxylic beetles; coleoptera; dead wood; forest biodiversity; forest management

ÚVOD

Biodiverzita je významnou vlastností ekosystémů, kde se střetává a agreguje živá a neživá složka přírody od úrovně místní populace až v krajinném měřítku (VACEK 2007; MATĚJKA, VIEWEGH 2010). Lesy jsou považovány za největší nositele biodiverzity (HORÁK 2008; BAČE, SVOBODA 2016; LIANG et al. 2016). Odhaduje se, že ztráta biologické rozmanitosti v přepočtu na peníze může dosahovat až 490 miliard USD ročně (LIANG et al. 2016). Změnou lesního prostředí vlivem managementu byla zasažena během staletí většina lesů v Evropě. Ve střední Evropě se odhaduje, že je silně narušeno 82 % lesů (HANNAH et al. 1995). Nejrozmanitější zvířecí skupinou ve všech pozemských ekosystémech je hmyz, který je velmi důležitý pro fungování celých ekosystémů. Mrtvé dřevo je klíčové pro biologickou rozmanitost (PARISI et al. 2020). Intenzivní hospodaření bez mrtvého dřeva vede k razantnímu snížení lesní biodiverzity, především citlivých saproxylických organismů (MÜLLER, BÜTLER 2010; PAILLET et al. 2010; LINDENMAYER et al. 2012; THORN et al. 2018).

Saproxyličtí brouci – skupina pro hodnocení biologické rozmanitosti lesa

Saproxylické organismy jsou závislé na odumřelém dřevu v jakékoli fázi vlastního vývoje a v jakékoli fázi rozkladu dřeva (SPEIGHT 1989; ALEXANDER 2008; BAČE, SVOBODA 2016; JAWORSKI et al. 2019). Jde o všechny druhy, které bezprostředně mrtvou dřevní hmotu obývají, požívají, ale patří sem i všechny druhy, které jsou odkázány na jiný saproxylický druh. Typickým příkladem mohou být mykofágové na saprofytických houbách (SPEIGHT 1989; HORÁK 2008). Nejpočetnější skupinou vázanou na mrtvé dřevo jsou houby a potom hmyz (STOKLAND et al. 2004; DAVIES et al. 2008). Houby jsou nejdůležitějším činitelem v rozkladném procesu (BODDY, WATKINSON 1995), zejména oddělení Basidiomycetes (BALDRIAN, VALÁŠKOVÁ 2008), a hmyz je nejdůležitější vektor s aktivním pohybem hledající dřevo a svým způsobem života pomáhá rozšiřovat houby do vzdálenějších míst (WESLIEN et al. 2011; HOFSTETTER et al. 2015). Proto jsou nejvyhledávanější skupinou pro výzkum bezobratlých brouci, kteří jsou svým

vývojem limitování na dřevní mrtvou biomasu (DAVIES et al. 2008; HORÁK 2012). Saproxyličtí brouci jsou velmi oblíbení, protože dávají spolehlivé údaje o zachovalosti daného prostředí (SPEIGHT 1989; DAVIES et al. 2008; HORÁK 2008; NIETO, ALEXANDER 2010; BAČE, SVOBODA 2016). Je to dáno zejména malou dispersní schopností a velmi silnou vazbou na lesní ekosystémy (HORÁK 2012), využívají také nekomplexněji mrtvou dřevní hmotu a jsou esteticky populární pro sběr (KRÁSA 2015). Pro přežití velké řady saproxylických druhů je nezbytná kontinuita prostředí (BRIN et al. 2016), tj. nikdy nepřerušovaná přítomnost dostatečného množství stanovišť, která konkrétní obyvatelé specifických mikrostanovišť potřebují (ZUMR, KARAS 1981; SPEIGHT 1989; ØKLAND et al. 1996; HORÁK 2008; DAVIES et al. 2008; CÁLIX et al. 2018). Právě z těchto důvodů jsou za posledních 25 let velmi vyhledávanou a nejestudovanější skupinou saproxylického hmyzu (HORÁK 2012; BAČE, SVOBODA 2016). Znalosti a požadavky na stanoviště saproxylických druhů změněných lesním hospodářstvím jsou nezbytné pro zavedení účinných ochranných aktivit (JAWORSKI et al. 2019).

Počet druhů brouků na světě se odhaduje na 350 000 a v Evropě se počítá s 29 000 (AUDISIO et al. 2015). Celkový počet saproxylických druhů brouků není znám – odhaduje se, že v celé Evropě by se mohlo vyskytovat kolem 4000 druhů (CÁLIX et al. 2018). Počet odhadovaných druhů v zemích Evropy je uveden v tabulce 1.

Tab. 1.

Počty saproxylických druhů brouků odhadovaných v některých zemích Evropy
 Number of saproxylic beetle species estimated in some European countries

Citovaní autoři/Cited authors	Země/Country	Druhy/Species
Marhoul (2008); Krása (2015)	CZ	1300
Seibold et al. (2015)	DE	1400
Alexandr (2002)	GB	1700
Bouget et al. (2008)	FRA	3000

Poznámka/Note: Mezinárodní zkratky států podle Ministerstva vnitra (<https://www.mvcr.cz/clanek/kody-statu.aspx>) / International abbreviations of the state according to the Minister of the Interior (<https://www.mvcr.cz/clanek/kody-statu>).

Pralesní relikty

Jedna skupina saproxylických brouků je nazývána tzv. pralesními relikty, což jsou druhy, které jsou odkázány na lesní stanoviště bez přerušování kontinuity lesa, s velkým množstvím mrtvého dřeva velkých dimenzí (MÜLLER et al. 2005; ECKELT et al. 2018). Další atributy pro přežití pralesních reliktních jsou: velké množství mohutných a starých biotopových stromů, velká heterogenita mikrostanovišť zahrnující dutiny, hniloby stromů, plodnice dřevokazných hub, rozdílné stupně zápoje a odlišné rozkladné stupně mrtvého dřeva (ECKELT et al. 2018). Tyto atributy jsou typické pro přírodní lesy (BAUHAUS et al. 2009).

Reliktní druhy jsou detailněji probrány v publikacích (tab. 2). Jsou především asociované na dřeviny dub a buk (WALENTOVSKI et al. 2014). Tyto reliktní druhy a mnohé velmi vzácné saproxylické druhy byly nalezeny v porostech jedině tehdy, když byl objem velkých kusů mrtvého dřeva nad 60–70 m³/ha (LACHAT et al. 2012; GOSSNER et al. 2013). PROCHÁZKA, SCHLAGHAMERSKÝ (2019) zjistili, že velmi vzácní saproxyličtí brouci byli pozorováni na území s mrtvým dřevem více než 70 cm tlustým a v poslední fázi rozkladu, tyto atributy však musely být v nejbližším okolí odchytávacího zařízení. U pralesních reliktních nehraje tak důležitou roli v životním cyklu oslunění, jako je tomu u jiných saproxylických druhů brouků (LACHAT et al. 2012, 2016), což však platí pouze za předpokladu velkých objemů mrtvého dřeva. Byl zjištěn obdobný počet reliktních druhů na slunných místech po kalamitních plochách (250 m³/ha mrtvého dřeva), jako v zapojených porostech

(105 m³/ha mrtvého dřeva), přičemž výčetní tloušťky živých a mrtvých stromů často převyšovaly hodnoty 70 cm. Zde detekovaný objem mrtvého dřeva přitom zcela převyšuje hodnoty zjištěné jinými autory (GOSSNER et al. 2013; MÜLLER et al. 2015b; PROCHÁZKA, SCHLAGHAMERSKÝ 2019). MÜLLER, BÜTLER (2010) dodávají, že nejnižší sledované prahové hodnoty objemu mrtvého dřeva, získané z metadat, mohou být pro některé skupiny saproxylického hmyzu příliš malé a teprve od tohoto minima výše se začínají objevovat např. právě zmiňované pralesní relikty. Z těchto studií je patrné, že pro pralesní relikty jsou nejdůležitějšími aspekty pro přežití a zdárný vývoj mrtvého dřeva velkých dimenzí a velkého množství na jednotku plochy, které již podléhá silnému rozkladnému procesu. Ohrožení saproxyličtí brouci mají nízkou disperzní schopnost (BRUNET, ISACSSON 2009), pralesní relikty jsou neohroženější z ohrožených, a tak jejich mobilita je ještě nižší, a to je také jeden z důvodů, proč jsou tak vzácní. SEIBOLD et al. (2015) konstatuje, že existenčně neohroženější jsou druhy saproxylických brouků, které jsou závislé na velkém objemu mrtvého dřeva složeného především z frakce dřeva velkých dimenzí (tab. 3), dále brouci dorůstající velkých rozměrů a druhy, které jsou obyvateli nížinných a slunných listnatých lesů. Např. více než polovina ohrožených druhů Švédska je indikována na slunná stanoviště (JONSELL et al. 1998).

Výskyt tzv. veteránských stromů (>70 cm) pozitivně ovlivňuje všechny saproxylické brouky (LACHAT et al. 2016). Veteránské stromy jsou stromy, které jsou nositeli velkého počtu mikrostanovišť a zpravidla dosahující velkých rozměrů (VUIDOT et al. 2011; MIKLÍK et al. 2017). Důležité jsou spíše počty mikrostanovišť nežli rozměry samotného stromu (BOUGET et al. 2014), přesto stromy větších dimenzí hostí více mikrostanovišť (WINTER, MÖLLER 2008). Mrtvé dřevo velkých rozměrů dokáže zároveň hostit více ohrožených i běžných saproxylických druhů hub (LONSDALE et al. 2008) a brouků (LAMBECK 1997). Tato frakce mrtvého dřeva je však v lesích velmi vzácná (KIRBY et al. 1998), a přitom je jedním z nejdůležitějších atributů pro velmi ohrožené a vzácné saproxylické druhy brouků (GOSSNER et al. 2013; SEIBOLD et al. 2015; ECKELT et al. 2018; KONSTANJSEK et al. 2018; PROCHÁZKA, SCHLAGHAMERSKÝ 2019; JAWORSKI et al. 2019). Mrtvá biomasa malých rozměrů je sice také hostitelem mnoha saproxylických brouků (MACAGNO et al. 2015; HANDERSEN et al. 2020), především ale ze skupiny běžných druhů (PROCHÁZKA, SCHLAGHAMERSKÝ 2019; HANDERSEN et al. 2020).

Ohrožující činitelé

Hlavním ohrožením saproxylických brouků je intenzivní těžební činnost bez ponechání dřevní hmoty v porostech k rozpadu (ROUBAL 1915; ZUMR, KARAS 1981; ČÍZEK 2008; MARHOUL 2008; NIETO, ALEXANDER 2010; HORÁK 2012; BAČE, SVOBODA 2016; CÁLIX et al. 2018). Změna druhové skladby porostů, tvorba homogen-

Tab. 2.

Seznamy pralesních reliktních v jednotlivých kategoriích a lokalit
 Lists of old-growth relicts in individual categories and locations

Autoři/Authors	Lokalita/Locality	Druhy/Species	Kategorie/Category	
			I.	II.
Müller et al. (2005)	DE	115	44	71
Eckelt et al. (2018)	C. EUR	168	60	108

DE – Německo, C. EUR – centrální Evropa. Kategorie I. obyvatelé posledních zbytků lesních refugií. Kategorie II. druhy jsou schopny osídlit lesy člověkem pozmeněné pouze za předpokladu, že se v nich budou nalézat jejich specifické podmínky pro osídlení/DE – Germany, C. EUR – Central Europe. Category I. inhabitants of the last remnants of forest refuges. Category II. species are able to colonize managed forests only if they contain their specific living conditions.

Tab. 3.

Vybrané reliktů a jejich udávaná dimenze mrtvého dřeva
Selected old – growth relicts and their given dimension of dead wood

Reliktní druh/Old-growth relicts	Tloušťka/Diameter	Autoři/Authors
<i>Rhysodes sulcatus</i> (Farbricius 1787)	60 cm (ø)	Kostanjsek et al. (2018)
<i>Cucujus cinnaberinus</i> (Scopoli 1763)	> 40 cm (Mod. 65–75)	Jaworski et al. (2019)
<i>Boros chneideri</i> (Panzer 1795)		
<i>Cerambyx cerdo</i> (Linnaeus 1758)	> 60 cm	Buse et al. (2008)
<i>Rosalia alpina</i> (Linnaeus 1758)	30–45 cm	Čížek et al. (2009)

ních a stejnověkých porostů (KRÁSA 2015), ztráta lesního prostředí s přerušením stálosti věkové posloupnosti struktury stromů, ztráta stromových veteránů bez následné podpory nové generace (NIETO, ALEXANDER 2010) – tyto aspekty ohrožují více než polovinu saproxylických brouků (CÁLIX et al. 2018). Další hrozbou je kácení stromů ze zdravotních a bezpečnostních důvodů, které však může být zbytečné (MERTLIK 2014) například u starých alejí a parků, jež hostí řadu ohrožených saproxylických druhů brouků (JONSELL 2004; ČÍŽEK, PROCHÁZKA 2010). Někdy k tomu trochu paradoxně dochází i v zájmu “ochrany” přírody; je znám příklad, kdy vykácením staré jírovce aleje došlo ke ztrátě biotopu pro mnoho zvláště chráněných druhů brouků (ČÍŽEK, PROCHÁZKA 2010). Už ROUBAL (1915) pozoroval na začátku 20. století drastický úbytek saproxylickeho hmyzu a např. GROVE (2002) zjistil, že ubývání saproxylických druhů stále pokračuje poměrně rychlým tempem a situace se za posledních stolet téměř nezměnila. Z tohoto důvodu se v Evropském červeném seznamu ohrožených druhů vyskytovalo 436 druhů (NIETO, ALEXANDER 2010), v aktuálním penzu se tento počet zvýšil na 693 (CÁLIX et al. 2018), které jsou celoevropsky ohroženy. Pokud se v Evropě se vyskytuje 4000 saproxylických druhů, tak 17,5 % je celoevropsky ohroženo a 21,5 % ohroženo v EU (CÁLIX et al. 2018). V České republice se v minulém červeném seznamu ohrožených druhů vyskytovalo asi 530 druhů saproxylických brouků (FARKAČ et al. 2005), což představuje cca 40 % bohatosti této skupiny (MARHOUL 2008), obdobně v Německu je ohroženo nebo regionálně vyhynulo 28 % druhů (SEIBOLD et al. 2015). Ohroženost této skupiny brouků dokládá i legislativní ochrana vyhláškou MŽP č. 395/1992 Sb., kterou se provádějí některá ustanovení zákona č. 114/1992 Sb., o ochraně přírody a krajiny. V tomto legislativním dokumentu je evidováno 77 druhů brouků, saproxylicti jsou zde zastoupeny 29 druhy (MARHOUL 2008). Z těchto 29 je 24 druhů vedeno v červeném seznamu ve vysokých stupních ohroženosti RE, CR a EN (MARHOUL 2008).

Mrtvé dřeva a jeho význam

Mrtvé dřeva je důležitou a podstatnou součástí přírodního prostředí lesů (CHRISTENSEN et al. 2005; HORÁK 2008, 2012; BAČE, SVOBODA 2016). Mrtvým dřevem se rozumí odumřelé části živých stromů, celé mrtvé stojící nebo ležící stromy/kmeny, dutiny kmenů, různé druhy pahýlů, pařezy, ležící silné a slabé větve atd. (HORÁK 2012; BAČE, SVOBODA 2016; PULETTI et al. 2019). Intenzivní lesní hospodářství zpravidla odstraňovalo veškerou mrtvou dřevní hmotu a biotopové stromy (LINDENMAYER et al. 2012), a proto jsou kriticky nedostatkovými stanovišti v lesích (DUDLEY, VALLAURI 2005), což způsobilo pokles biologické rozmanitosti (MÜLLER, BÜTLER 2010) a výpadek některých ekosystémových funkcí (CHRISTENSEN et al. 2005). Mrtvé dřeva je důležitým médiem pro klíčení a vzrůst nové generace lesa (LONSDALE et al. 2008; SVOBODA et al. 2010). ZIELONKA (2006) např. zjistil, že nejlepší substrát pro klíčení smrkových semenáčků v horských polohách kolem 1000 m n. m. vznikne po 30–60 letech rozkladného procesu smrkového dřeva. Pomáhá stabilizovat lesní půdu a předchází tím

silné erozi (DUDLEY, VALLAURI 2005). Mrtvé dřeva pomalu uvolňuje živiny (HARMON et al. 1986; HOLUB et al. 2001) a je taktéž rezervoárem vody (HARMON et al. 1986; HARMON, SEXTON 1995). V blízkosti bukového mrtvého dřeva je detekováno vyšší pH a vyšší koncentrace biogenních prvků, výrazně vyšší kladný efekt mrtvé biomasy je zejména na půdách oligotrofních a acidofilních (DHIEDT et al. 2019). Mrtvé dřeva je taktéž uložištěm uhlíku (HARARUK et al. 2020; HARMON et al. 2020). Listnaté dřeviny mají vyšší hustotu uhlíku (C) oproti jehličnatým (HERRMANN et al. 2015). Mrtvá biomasa nese významný podíl na lesní biologické rozmanitosti (ŠKORPÍK 1999), je biotopem pro mnoho druhů, od bakterií, hub, hmyzu až po vyšší rostliny a obratlovce (SITTONEN 2001; LONSDALE et al. 2008). Mrtvé dřeva hostí 25 % z celkové lesní biodiverzity (DUDLEY, VALLAURI 2005) nebo dokonce 30–50 % (BOBIEC 2005). Odhaduje se, že každý pátý až šestý druh brouka je obligátní na mrtvém dřevu (ZACH, KULFAN 2003).

Saproxylicti brouci a rozkladný proces dřeva

Nejvíce saproxylických druhů se vyskytuje při počátečním a středním stupni rozkladu (KLETEČKA 2008; HORÁK 2012; LASSAUCE et al. 2012). Střední stupeň rozkladu je optimální, protože se přitom vytváří stanoviště jak s pevným dřevem, tak s již částečně rozloženým. Společně jsou nositeli velmi široké škály mikrostanovišť a různé saproxylický hmyz se časově a prostorově rozděluje podle určitého typu mikrostanovišť, které daný druh vyhledává, např. ležící tlející kmen, stojící kmen, odloupená borka, různé druhy zlomů, vlhké či suché dutiny (NIETO, ALEXANDER 2010). Nicméně počet velkých kmenů v pozdním stadiu rozpadu je prediktorem vysoké druhové bohatosti této skupiny brouků (ØKLAND et al. 1996; SVERDRUP-THYGESON 2001; JANSSEN et al. 2017). Jednotlivé velké kmene se silnější rozkladnou fází jsou důležitým místem pro život ohrožených brouků (GOSSNER et al. 2013). Rozkladný proces není konstantní a mění se v závislosti na mnoha podmínkách. V rozkladném procesu hrají důležitou roli klimatické podmínky (PULETTI et al. 2019). Teplejší prostředí má za následek rychlejší rozpad dřeva, a tím i snižování celkového objemu mrtvého dřeva v čase (PŘÍVĚTIVÝ et al. 2018; HARARUK et al. 2020). Rozklad je ovlivňován také druhem dřeviny a velikostí mrtvého dřeva (HERRMANN et al. 2015). Silnější dimenze se rozkládají pomaleji (HARMON et al. 2020). Význam má také celkový vlhkostní režim půdy (VACEK et al. 2015) a množství srážek (HARARUK et al. 2020). Záleží také na samotném způsobu odumření a zejména na tom, zda je mrtvé dřeva v kontaktu se zemí (ležící kmene, pařezy atd.). V tomto případě dochází k mnohem rychlejšímu rozkladu než ve stojícím mrtvém dřevě (FRIDMAN, WALHEIM 2000; TAYLOR, MACLEAN 2007; VACEK et al. 2015). Byl zjištěn výrazně pomalejší (1,7–3×) rozklad stojících torz oproti ležícím kmenům, v závislosti na vlhkosti torz (HARARUK et al. 2020; HARMON et al. 2020). I borka udržuje mrtvé dřeva vlhčí, a tím urychluje rozklad (BODDY, SWIFT 1984; VACEK et al. 2015). Všechny faktory vedoucí k vyšší vlhkosti mrtvého dřeva prospívají dřevokazným houbám jako hlavním dekompozitorům (CORNWELL et al. 2009), teplota vede k vyšší aktivitě jednak mikrobiální (RUSSEL

et al. 2014), jednak saproxylického hmyzu (MÜLLER et al. 2015b; GOSSNER et al. 2016), který se také podílí na dekompozici mrtvého dřeva (STOKLAND et al. 2004). Pozitivní efekt teploty na rozklad dřeva však není spojen s přímým osluněním, protože to vede k vysušování a UV záření destrukuje zárodky hub a jiných organismů. Efekt oslunění totiž závisí na celkovém podnebí, kdy v chladnějším prostředí insolace vede k rychlejšímu rozkladu, zatímco v teplejším prostředí oslunění vede k jeho retardaci (HARMON et al. 2020). Vlivy podle jejich důležitosti při rozkladu dřeva seřadil HARMON et al. (2020) takto: druh dřeviny > klima > pozice > velikost > stupeň zápoje. Jednotlivé druhy dřevin se rozkládají v jiném časovém horizontu. Dub se např. rozkládá pomaleji než smrk o 1,4×, borovice 1,6× a buk 1,8× (ROCK et al. 2008). Souhrnné informace o rychlosti rozkladu dřeva jsou uvedeny v tabulce 4.

Tab. 4.

Seznam citovaných studií s uvedenou dobou potřebnou k úplnému rozkladu dřeva (w-warmest (teplejší prostředí), c-coldest (chladnější prostředí); *obdobný čas rozkladu *P. sylvestris* Cited studies and their age for complete decomposition of wood (w-warmest, c-coldest); *similar time decomposition *P. sylvestris*

Rozkladný věk podle druhu dřeviny/Decaying time by tree species				
		<i>P. abies</i>	<i>A. alba</i>	<i>F. sylvatica</i>
Hararuk et al. (2020)	CHE	78–95	74–115	28w–52c
Herrmann et al. (2015)	DEU	83–90*		55
Kraigher et al. (2002)	SVN			66
Lombardi et al. (2008)	ITA			59
Přívětivý et al. (2018)	CZE	81	78w–106c	
Storaunet, Rolstad (2002)	NOR	64–100		
Šamonil et al. (2009)	CZE			50–60
Šebková et al. (2011)	CZE			50–60
Vacek et al. (2015)	CZE	50–85		20–40
Zielonka (2006)	POL	70–80		

Druh mrtvého dřeva z pohledu saproxylických brouků

Z pohledu biodiverzity hraje důležitou roli druh dřeviny, který se stává hostitelem saproxylického hmyzu. V tomto směru mají speciální pozici duby (*Quercus* sp.), na nichž je závislé pravděpodobně nejvíce saproxylického hmyzu (VODKA et al. 2009; BAČE, SVOBODA 2016). Nejvhodnější jsou v tomto směru dubové veteránské stromy (ALEXANDER 2013). KAPPES, TOPP (2004) konstatuje, že bukové mrtvé dřevo hostí menší počet druhů než dub, naproti tomu ale ve studiích HORÁK RÉBL (2009), IRMLER et al. (2010) a GOSSNER et al. (2016) bylo zjištěno více druhů na buku a jeho dřevu. ZUMR (2019) zjistil až 10× vyšší hojnost saproxylických brouků vázaných na mrtvé veteránské stromy buku v porovnání s dubem, bez ohledu na oslunění. Tento fakt je zřejmě dán rychlejším rozkladem dřevní biomasy buku. Podobné zjištění doložil i MACAGNO et al. (2015). Naopak je tomu u živých veteránských stromů, kdy dub hostí více nesaproxylických druhů brouků (ZUMR 2019). Ke stejnému závěru dospěl i LEIDINGER et al. (2020) s tím, že dub měl slabý účinek na saproxylické brouky, ale významně pozitivně ovlivňoval fytofágy v produkčních porostech. Naopak těžební zbytky dubu jsou nejlepšími hostiteli saproxylických brouků (LASSAUCE et al. 2012). Dub je považován za dřevinu s nejvyšším hostitelským potenciálem (ČÍŽEK 2010), zejména kvůli jeho růstovým vlastnostem: dlouhověkost, houževnatost a s nimi spojená tvorba dutin, silných větví, tlustá borka, míšení mrtvého dřeva s živým atp. (ČÍ-

ŽEK 2010; KRÁSA 2015). Nejvíce mikrostanovišť na jednom stromu je zjišťováno na dubu (VIDOT et al. 2011). Buk naopak poměrně rychle pozitivně regeneruje zásoby mrtvého dřeva v jeho přirozeném areálu výskytu (LARRIEU et al. 2019). Z toho vyplývá, že nejvíce ohrožených druhů hostí dub a následně buk, kdy dub má nejvíce specialistů (JONSELL et al. 1998), stejně tak pralesní relikty jsou nejvíce asociovány na dub a buk (WALENTOWSKI et al. 2014). Při umělém obohacování lesních porostů mrtvým dřevem dosahuje nejlepších výsledků mrtvé dřevo habru obecného (*Carpinus betulus*), a to poměrně brzy po odumření, což je zdůvodňováno rychlostí rozkladu a stínomilností dřeviny, což je vhodné i pro stinné druhy saproxylického hmyzu (MÜLLER et al. 2015a; GOSSNER et al. 2016). Tuto charakteristiku habrového, ale i bukového dřeva dokládá i LARRIEU et al. (2019), kdy do 15 let se malé rozměry tohoto dřeva zcela rozložily. To však předurčuje rychlou ztrátu vhodného dřevního substrátu pro saproxylické organismy, a proto v delším časovém horizontu budou vynikat dřeviny jako jsou dub a buk. Nejvyšší druhové rozmanitosti saproxylických druhů hmyzu z jehličnatých dřevin dosáhl smrk ztepilý (*Picea abies*), a to v porovnání s modřínem opadavým i s introdukovanou douglaskou tisolistou (GOSSNER et al. 2016; MÜLLER et al. 2015a). Kombinace mrtvého dřeva druhů *Carpinus-Picea* dosahují mimořádně vysokých hodnot alfa diverzity saproxylických brouků (GOSSNER et al. 2016). Obecně platí, že nevhodnější v tomto směru jsou vtroušené druhy stanovištné původní dřeviny (ØKLAND et al. 1996). S postupující rozkladnou fází dřeva se upozaduje potřeba určitého druhu dřeviny pro saproxylické brouky (JONSELL et al. 1998; KRÁSA 2015).

Vliv hospodaření v lesích na biologickou diverzitu

Obecná teze říká, že neobhospodařované lesy mají vyšší biodiverzitu než ty obhospodařované. Důvodem má být fakt, že lesnické hospodaření sterilizuje porosty od mrtvého dřeva a mikrostanovišť (DIELER et al. 2017). Např. PAILLET et al. (2010) uvádí, že neobhospodařované porosty hostí signifikantně více druhů saproxylických brouků, mechorostů a lišejníků, ptáků a netopýrů nežli porosty s běžným lesnickým hospodařením. Hlavními skupinami v rezervacích jsou ptáci, houby a netopýři, což potvrzuje i LEIDINGER et al. (2020). V některých případech se však hospodářské porosty ukázaly jako větší nositelé druhové diverzity rostlin (MATĚJKA, VIEWEGH 2010; PAILLET et al. 2010; LEIDINGER et al. 2019), brouků čeledi Staphylinidae a Carabidae (WARNAFFE, LEBRUN 2004; NEGRO et al. 2014; LANGE et al. 2014), některých taxonomických skupin rostlin, saproxylických i nesaproxylických brouků (DOERFLER et al. 2018; LEIDINGER et al. 2020) a dřevokazných hub (BLASER et al. 2013). Přesto je vyšší druhová bohatost saproxylického hmyzu zpravidla sledována v neobhospodařovaných porostech opadavých a smíšených lesů temperátního pásma (PAILLET et al. 2010; ROTH et al. 2019) i v neobhospodařovaných porostech boreálních lesů (MARTIKAINEN et al. 2000), nebo v přírodě blízkých porostech (SIMILÄ et al. 2003; JACOBSEN et al. 2020) zejména proto, že je v nich zpravidla mnohem více mrtvého dřeva (VIDOT et al. 2011; PULETTI et al. 2019).

Nárůst objemu mrtvého dřeva ve spojení s nárůstem počtu mikrostanovišť vede k vzestupu běžných i ohrožených druhů (MÜLLER et al. 2008; BRUNET, ISACSSON 2009; BRIN et al. 2009; MÜLLER, BUTLER 2010; GOSSNER et al. 2013, 2016; SANDSTRÖM et al. 2019). To však neplatí pro nově zřízená bezzásahová území, kde může být výsledná biodiverzita stejná nebo i nižší než v hospodářských lesích (SCHALL et al. 2018; DOERFLER et al. 2018; LEIDINGER et al. 2020). SCHALL et al. (2018) pozoroval vyšší rozmanitost všech taxonomických skupin v lesích věkových tříd nežli v rezervacích. Což bylo dáno hlavně krátkodobostí zřízených rezervací (tab. 5), se kterými byla prováděna komparace a které si zachovávají charakter hospodářských lesů bez mrtvého dřeva. To je v souladu s konstatováním PAILLETA et al. (2010), že biodiverzita lesa se při změně hospodaření na bezzásahový režim do 20 let neliší od výchozího stavu. Obnovuje se až po minimál-

Tab. 5.

Stáří rezervací studované v jednotlivých studiích a jejich porovnání s ohledem na objem mrtvého dřeva a výslednou biodiverzitu zejména saproxylických brouků

Age of reserves studied in individual studies and their comparison with respect to the volume of dead wood and the resulting biodiversity, especially saproxylic beetles

Stáří rezervací/ Period of protection		MNG		UNMG	
		VDW	BD	VDW	BD
Blaser et al. (2013) [▫]	10–30	17–25	↑	9,7	-
Bouget et al. (2014)	30–100	22,67	-	79,9	↑
Doerfler et al. (2018)	8–40	18,8	-	69,9	↑
Gossner et al. (2016)	20–70	-	-	-	↑*
Leidinger et al. (2020)	7–19	17	↑	21	-
Müller et al. (2008)	15–30	17–40	-	103–272	↑*
Roth et al. (2019)	24–41	18,9	-	69,9	↑
Schall et al. (2018)	20–70	27,8	↑	21,6	-

Stáří rezervací a jejich objem mrtvého dřeva s porovnáním hodnot druhů saproxylických brouků, symbol BD ↑ vyšší rozmanitost v daném typu hospodaření MNG (hospodářský), UNMG (rezervace), symbol ↑* pouze vyšší počty druhů ohrožených saproxylických brouků, (-) data neznamenávána, [▫] hodnoceny pouze dřevobytné houby

Age of the reserves and their volume of dead wood with comparison of values of saproxylic beetle species, symbol BD ↑ higher diversity in the given type of management MNG (commercial), UNMG (reservation), symbol ↑* only higher numbers of endangered saproxylic beetle species, (-) no data collection, [▫] only wood-inhabiting fungi are evaluated

ně 40 letech samovolného, přirozeného vývoje (PAILLET et al. 2010), nebo dokonce až po 80 letech (LARRIEU et al. 2019). To je dáno zejména rozpadem porostů a akumulací mrtvé biomasy. Během 40 let samovolného vývoje se objem mrtvé biomasy může mnohonásobně zvýšit (6×; VACEK et al. 2015) a může být roven hodnotám ve starých rezervacích (CHRISTENSEN et al. 2005) a v přírodních lesích (SANIGA et al. 2019). Vyšší biodiverzita v mladých rezervacích oproti produkčním lesům může být zřejmě způsobena mimořádně chudými produkčními porosty, anebo tím, že v rezervaci v době vzniku dominovaly přestarlé porosty, kde následně došlo k rychlejšímu rozpadu porostů a vzniku mikrostanovišť (MÜLLER et al. 2008; ROTH et al. 2019). Protože dostupnost potenciálního zdroje mrtvého dřeva je důležitější nežli doba ochrany (GOSSNER et al. 2013). Neobhospodařované bučiny s porosty na hranici fyziologického věku (≥ 200 let) hostí 3× více ohrožených saproxylických brouků než porosty intenzivně obhospodařované a 2× více než přírodě blíže pěstované porosty (MÜLLER et al. 2008). Jak se však ukázalo v řadě studií, u běžných saproxylických druhů není pozorován rozdíl v závislosti na typu managementu, kdežto ohrožené saproxylické druhy jsou významně četnější v rezervacích (DAVIES et al. 2008; MÜLLER et al. 2008; BRUNET, ISACSSON 2009; BOUGET et al. 2014; GOSSNER et al. 2016). Je to dáno zejména vysokými objemy mrtvého dřeva (viz tab 1), protože v průměru se v rezervacích a přírodních lesích objem mrtvé biomasy pohybuje v rozmezí 40–200 m³/ha (DUDLEY, VALLAURI 2005). V těchto podmínkách se mohou vyskytovat běžné i ohrožené saproxylické druhy brouků (GOSSNER et al. 2013). Přehled rezervací a hospodářských porostů s jejich indikovanými objemy mrtvé biomasy je uveden v tabulce 6 a 7.

V lesích České republiky je značný nedostatek mrtvého dřeva zejména v porovnání s jeho objemy mrtvého dřeva v rezervacích nebo s do-

Tab. 6.

Přehled objemů mrtvého dřeva v rezervacích a hospodářských porostech
Volume of dead wood in protected areas and managed stands

Rezervace/Protected areas Autoři/Authors	Objem mrtvého dřeva/ Volume of dead wood	Země/Country
Oettel et al. (2020)	109 m ³ /ha	AUT
Motta et al. (2011, 2015)	327 m ³ /ha	BIH
Christensen et al. (2005)	100*–220 m ³ /ha	Evropa
Dudley, Vallauri (2005)	136 m ³ /ha	Evropa
Saniga et al. (2019)	105–160 m ³ /ha	SK
Bílek et al. (2011)	48* m ³ /ha	CZ
Vacek et al. (2015)	170–242* m ³ /ha	CZ
Hospodářské porosty/Managed stands		
Leidinger et al. (2020)	19,3 m ³ /ha	DE
Roth et al. (2019)	18,9 m ³ /ha	DE
Puletti et al. (2019)	9,8 m ³ /ha	CZ
Vítková et al. (2018)	9,1 m ³ /ha	CZ
Christensen et al. (2005)	10 m ³ /ha	Evropa
Fridmana, Walheima (2000)	6,1 m ³ /ha	SWE
Siitonen (2001)	14 m ³ /ha	FIN

*Hodnoty objemů jsou získány z recentních rezervací (<50 let)/Volume of dead wood measured in recent forest reserves (< 50 years)

Tab. 7.

Detailnější objemy zjištěné na území ČR z pohledu nadmořské výšky a kategorie lesů
More detailed volumes found in the Czech Republic in terms of altitude and forest category

CZECHTERRA II inventarizace/Inventory	Výškové pásmo/Altitude (m)		
	≤400	401–700	≥700
Stojící/Staying			
čerstvé souše/fresh snag	0,4	0,6	0,6
staré souše/old snag	3,3	2,5	10,2
Ležící/Lying			
čerstvé a lehce rozložené/fresh and weak decay	3,2	3,3	7,7
středně a silně rozložené/medium and strong decay	0,5	0,9	5
Celkem/In total (m³/ha)	7,4	7,3	23,5
Národní inventarizace lesů (NIL1, NIL2)/ National forest inventory (first, second phase)	Kategorie lesů/ Category of forest		
Ležící/Lying (m³/ha)	HL	LZU	OL
Vašíček (2007) NIL1	5,5	9	18,4
Kučera, Adolt (2019) NIL2	6,7	13,8	28,8

Zdroj/Source: <http://www.czechterra.cz/>

Kategorie lesů: HL – hospodářské lesy, LZU – lesy zvláštního určení, OL – ochranné lesy/Forest categories: HL – commercial forests, LZU – special purpose forests, OL – protective forests

poručenými objemy pro udržení biodiverzity (tab. 5, 6). Například GOSSNER et al. (2013), MÜLLER et al. (2015b) doporučují 20–60 m³/ha, HAASE et al. (1998), PROCHÁZKA, SCHLAGHAMERSKÝ (2019) stanovili minimální hodnotu pro lesy alespoň 40 m³/ha mrtvého dřeva. To odpovídá tvrzení MÜLLERA, BÜTLER (2010), kteří stanovili pro udržení biodiverzity prahovou hodnotu mrtvého dřeva pro nížinné lesy 30–50 m³/ha a 30–40 m³/ha pro smíšené porosty vyšších poloh.

Kromě mrtvého dřeva však hospodaření v lesích ovlivňuje další aspekty lesních porostů, jako je druhová skladba, prostorová a věková struktura (KRAUT et al. 2016; HORÁK et al. 2019). Různé způsoby hospodaření v lesích vytvářejí prostředí pro jiné komunity brouků (WARNAFFE, LEBRUN 2004; JOELSSON et al. 2018a). Výběrný hospodářský způsob ve střední Evropě tvoří hlavně stinné dřeviny buk, jeďle a smrk (VACEK et al. 2007; AMMON 2009) a je pro něho typická silná vertikální diferenciacie porostů, kdy vertikální korunový zápoj propouští poměrně nízkou intenzitu slunečního záření do nitra porostu. Z pohledu mrtvého dřeva se jedná o nejhudší hospodářský způsob, protože se zde zpravidla neprovádějí výchovné zásahy, při kterých se dřevní hmota ponechává v porostech k zetlení a je většinou jediným zdrojem mrtvého dřeva ponechávaným v produkčních lesích. Avšak i tento malý atribut ve výběrném lese odpadá (SCHALL et al. 2018). Rozmanitost brouků ve strukturálně diferencovaných porostech obhospodařovaných výběrným způsobem je poměrně malá (PODRÁZSKÝ et al. 2010; SCHALL et al. 2018). Také DOERFLER et al. (2018) konstatují, že vznik malých mezer v porostním zápoji nemá kýžený světelný efekt, i když i malý světelný prožitek je z pohledu diverzity žádoucí. SCHALL et al. (2018) zjistil z bukových lesů, že výběrný způsob snižuje regionální biodiverzitu téměř o 80 % napříč všemi taxonomickými skupinami. Biodiverzita lesa věkových tříd byla podporována jak vzácnými, tak i hojnými druhy. Střídání vývojových fází jednotlivým výběrem stromů vede k vysoké strukturální heterogenitě uvnitř porostu, což je reprezentováno vysokou variabilitou věků a dimenzí stromů. V krajinném měřítku je však takový vzor poměrně monotónní a vede k homogenizaci struktur porostů a snížení regionální biodiverzity. Přesto jsou porosty obhospodařované výběrným způsobem stanovišti, ve kterých se mohou zachovat specifické lesní druhy (WARNAFFE, LEBRUN 2004), zatímco holosečné hospodaření

na určitou dobu inhibuje typické lesní druhy vytvářením dočasných bezlesí. V některých případech se ukázalo, že výběrné hospodaření hostí srovnatelné druhy a podobnou abundanci lesních druhů jako recentní rezervace (WARNAFFE, LEBRUN 2004; JOELSSON et al. 2018b). V mladších porostech lesa věkových tříd je mnohem méně mrtvého dřeva (FRIDMAN, WALHEIM 2000; DOERFLER et al. 2017; PULETTI et al. 2019). LARRIEU et al. (2019) zjistili, že do 15 let od poslední těžby významně klesl objem menších frakcí mrtvého dřeva, tedy právě toho typu biomasy, kterého je v produkčních lesích nejvíce (BAČE, SVOBODA 2016). Holoseče vytvářejí podmínky raně sukcesní a hostí druhy těchto lokalit (WARNAFFE, LEBRUN 2004), zatímco ve výběrných lesích se tyto druhy vyskytovat nebudou. Ani po 50 letech od opuštění od holoseči a přechodu na výběrný způsob se však komunity druhů neblíží rezervacím a vlivem konstantního prostředí se udržují v podstatě v nezměněné podobě (JOELSSON et al. 2018b).

Mikrostanoviště: klíč pro saproxylické brouky

Vyšší hustota tzv. mikrostanovišť v chráněných lesích může vysvětlit rozdíly v biologické rozmanitosti v porovnání s obhospodařovanými lesy (VUIDOT et al. 2011). Nárůst vzácných saproxylických brouků je často ve spojení s nárůstem mrtvého dřeva (MÜLLER et al. 2008; BRIN et al. 2009) a počtu mikrostanovišť (WINTER MÖLLER 2008; BRUNET, ISACSSON 2009). Mikrostanovištěm se rozumí dřevokazné houby všech druhů, mrtvá koruna z menší či větší části, rozlomený dvoják, torzo kmene s živořícím, malým asimilačním aparátem, torzo kmene s vitální dorůstající sekundární korunou, korní spála, různé druhy dutin, rakovina kmene atd. (WINTER, MÖLLER 2008; VUIDOT et al. 2011; PAILLET et al. 2017). Se stárnutím porostů (od založení rezervace) se průkazně zvyšuje množství a typová rozmanitost mikrostanovišť, čímž rezervace hostí stále více mikrostanovišť v porovnání s produkčními porosty (WINTER et al. 2015; PAILLET et al. 2017; tab. 8). Doba od vzniku rezervace nemusí být vždy významný faktor pro množství mikrostanovišť, ale pro jejich rozmanitost ano (LARRIEU et al. 2017). Proto se doporučuje srovnávat chráněné porosty s porosty hospodářskými alespoň po 100letém období bez lidských zásahů (LARRIEU et al. 2017).

Tab. 8.

Počet zjištěných mikrostanovišť s různým typem hospodaření a druhovou skladbou
Number of identified microhabitats with different type of management and species composition

Autoři/Authors	UNMG	RUNMG	MNG	SP	TS
Winter, Möller (2008)	250	120	80	↑*	BK
Paillet et al. (2017)	-	210	175	-	DB
Parisi et al. (2016)	-	160	-	-	JD
Parisi et al. (2019)	-	330	-	-	DB
Parisi et al. (2020)	-	330/160	-	↑	DB/JD
Larrieu, Cabanettes (2012)	-	-	50	-	BK/JD
Larrieu et al. (2017)	50	85–105	10–50	-	dbBK

Pozn.: Tabulka ukazující přehled jednotlivých autorů zabývajících se mikrostanovišti. Lze pozorovat, že se stá-
rím ochrany roste počet mikrostanovišť (UNMG – rezervace, RUMNG – recentní rezervace, MNG – hospo-
dářské porosty). ↑ vyšší rozmanitost sapro. druhů v porostech RUNMG, SP- ↑* vyšší diverzita hodnocena
pouze u ohrožených sap. druhů v UNMG. Symbol (-) nehodnoceno, TS – hlavní dřevina BK – *Fagus sylvatica*,
DB – *Quercus* sp. JD – *Abies alba*

Note: Table is an overview of uniform authors dealing with microhabitats. It can be observed that with the age of
protection the number of microhabitats increases (UNMG – reservation, RUMNG – recent reservation, MNG
– commercial stands). ↑ higher diversity of sapro. species in stands RUNMG, SP- ↑* higher diversity evaluated
only for endangered sap. species in the UNMG. Symbol (-) not rated, TS – main tree species BK – *Fagus sylvatica*,
DB – *Quercus* sp. JD – *Abies alba*

Listnaté dřeviny vytvářejí zpravidla vyšší počet mikrostanovišť (VÍTKOVÁ et al. 2018), zejména dub (VIDOT et al. 2011). Nárůst mikrostanovišť v porostech závisí hlavně na tloušťce stromů, jejich vitalitě (WINTER et al. 2015) a na velikosti torz stojících kmenů. Stromy s výčetní tloušťkou nad 80 až 100 cm dokáží hostit více než dva druhy mikrostanovišť (WINTER, MÖLLER 2008; VIDOT et al. 2011; LARRIEU, CABANETTES 2012). U buku bylo zjištěno, že s každým 1 cm nárůstem tloušťky se navyšuje šance na vytvoření mikrostanoviště o 3 % (WINTER et al. 2015). Nositelem největšího množství mikrostanovišť a klíčovým faktorem hrajícím rozhodující roli ve prospěch rezervací je mrtvé stojící dřevo – torza stromů (PAILLET et al. 2017). Bylo zjištěno, že od založení rezervace v rozmezí 10–50 let vzrostl objem mrtvého dřeva o 40 m³/ha, přičemž zejména od 30–50 let nastal prudký nárůst stromových torz z 0 na 30 % z celkového objemu dřevní mrtvé biomasy (LARRIEU et al. 2019). Přesto 60% podíl mrtvého dřeva v průběhu 80 let tvořily stále padlé kmeny. S narůstajícím množstvím mrtvého dřeva a vlhkým prostředím v rezervacích se vytvářejí podmínky, které vyhovují více dřevokazným houbám, v chráněných bučinách hlavně druhu *Fomes fomentarius* (L.) Fr., který je zde běžný, zato v produkčních lesích takřka vymizel (MÜLLER et al. 2007). *F. fomentarius* hostí velké množství bezobratlých a stává se jedním z klíčových mikrostanovišť pro biodiverzitu např. bukových lesů (MÜLLER et al. 2008; FRIESS et al. 2018; ROTH et al. 2019). Rozmanitost mrtvého dřeva a dřevokazné houby jsou nejdůležitější nositelé vzácných druhů brouků v listnatých lesích (BOUGET et al. 2013). S rostoucí tloušťkou torz kmenů taktéž roste počet mikrostanovišť, proto torza větších dimenzí hostí vyšší počet druhů (BOUGET et al. 2012). Velká torza (≥40 cm) se však v krajině téměř nevyskytují (KIRBY et al. 1998). VIDOT et al. (2011) dodává, že nezávisí přímo na použitém hospodářském způsobu. Pakliže se totiž dané atributy (velké stromy a torza atd.) nacházejí v rezervaci nebo v produkčních porostech, jsou si v počtu mikrostanovišť rovny. Nicméně stromy velkých dimenzí s různými poruchami se ve většině produkčních lesů nedožijí vysokého věku a zejména torza stromu jsou odstraněna z důvodu uplatňování zdravotního výběru při pěstebních zásazích (WINTER, MÖLLER 2008; MÜLLER et al. 2008; BOUGET et al. 2013; WINTER et al. 2015; PARISI et al. 2016; PAILLET et al. 2017). Tento zdravotní výběr churavých stromů je zásadní rizi-

ko pro ohrožené druhy, avšak z hlediska škodících druhů Scolytidae je jejich odstraňování naopak žádoucí (KAPPES, TOPP 2004). Jestliže tedy torza kmenů hostí největší počty mikrostanovišť na jednotku plochy, tak se stávají jednoznačně klíčovým elementem pro biodiverzitu saproxylických brouků, oproti ležícím kmenům (BERG et al. 1994; SVERDRUP-THYGESON 2001; KAPPES, TOPP 2004; BOUGET et al. 2012, 2013; LARRIEU et al. 2019), ptáků a netopýrů (CHRISTENSEN et al. 2005; ROBERGE et al. 2008; ETTWEIN et al. 2020). Je to především spojeno s výskytem dutin, které se na torzech velmi často vyskytují (PAILLET et al. 2010; DOERFLER et al. 2018; LEIDINGER et al. 2020). Také mimořádně vzácné druhy brouků byly pozorovány na torzech (HORÁK, RÉBL 2009; ZUMR 2019). Dutiny jsou důležitá proměnná v celkové hojnosti brouků (PAIRMAN, BOUGET 2018). Torza stromů jsou však velmi ojedinělá v produkčních lesích, a i v rezervacích se jejich počet zvyšuje až od 30–50 let od založení rezervace (PAILLET et al. 2017; LARRIEU et al. 2019). Po stabilizaci se objem mrtvého dřeva torz v rezervacích pohybuje v rozmezí 20–30 % z celkového objemu dřevní mrtvé biomasy (CHRISTENSEN et al. 2005; VACEK et al. 2015; PAILLET et al. 2017; LARRIEU et al. 2019; OETTEL et al. 2020), v horských rezervacích může být tento podíl až 50 % (CHRISTENSEN et al. 2005). Také v boreálních smrkoborových lesích Švédska se podíl torz pohybuje na podobné úrovni 27 % (FRIDMAN, WALHEIM 2000). Také mrtvé větve korun stojících stromů (SEIBOLD et al. 2018) nebo spodní části korun (PLEWA et al. 2017), výlučně u listnatých dřevin (FLOREN et al. 2014), jsou nositeli velké biodiverzity saproxylických druhů brouků, i když objem mrtvého dřeva v korunách stromů („crown dead wood“) se téměř neliší v recentních rezervacích nebo v produkčních lesích (LEIDINGER et al. 2020) a v průběhu času se pohybuje v rozmezí 15–20 % (LARRIEU et al. 2019). Většina saproxylylů žijících na veteránských stromech často dokáže osídlit torza stromů a padlé kmeny (SPEIGHT 1989). Výrazně vyšší počty ohrožených i běžných saproxylických druhů brouků jsou v dutých stromech, nižší na veteránských stromech a nejnižší na zdravých stromech (MÜLLER et al. 2014). Hlavními rozdílnými mikrostanovišti byly poslední fáze rozkladu dřeva, stromy velké dimenze a udržování stinného a vlhkého stanoviště (MÜLLER et al. 2014).

Tab. 9.

Rozbor počtů saproxylických druhů v jednotlivých expozičních porostů
 Analysis of numbers of saproxylic species in individual stands exposures

Citovaní autoři/ Cited authors	Země/ Country	Druhy/Species		
		Expozice/Exposure		
		S/W	ED/SS	IN/C
Lachat et al. (2012)*	EUR	74	-	28
Sebek et al. (2016)	CZ	182	155	110
Lachat et al. (2016)	UK	60	55	57
Wermelinger et al. (2017)	CHE	20	-	9
Müller et al. (2015b)	EUR	30	-	20
Seibold et al. (2016)	DE	50	-	35
Horák, Rébl (2013)**	CZ	6	4	3

*počet indikátorových druhů; **počet saproxylických druhů Elateridae; Expozice: S – slunné, W – teplé, ED – porostní hranice, SS – polostín, IN – uvnitř porostů, C – chladné porosty

*number of indicator species; **number of saproxylic species Elateridae; Exposure: S – sunny, W – warm, ED – stand edge, SS – semishade; IN – inside stands, C – cold stands

Slunce jako významná složka v životě bezobratlých

Každé hospodářské zásahy ovlivňují světelné podmínky uvnitř lesních porostů. Poloha mrtvého dřeva v interakci s pěstebními zásahy rozhoduje o jeho oslunění či zastínění (KRÁSA 2015). V průměru se počty saproxylických druhů brouků zvyšují o více než 50 % ve prospěch osluněných expozičních a teplejších porostů, viz detailnější rozbor v tab. 9.

Oslunění je tedy velmi důležité pro celkovou diverzitu a abundanci saproxylických brouků, přičemž do starých porostů a porostních mezer proniká větší množství světla. Hlavní a signifikantní faktor pro množství a rozmanitost druhů brouků na starých veteránských stromech je také oslunění, viz např. VODKA et al. (2009), HORÁK, RÉBL (2013), HORÁK et al. (2014), SEBEK et al. (2016), PARMAN, BOUGET (2018) a ZUMR (2019). Pro běžné saproxylické druhy brouků je důležitější otevřenost zápoje nežli množství a velikost dřevní mrtvé biomasy (BOUGET et al. 2013; PROCHÁZKA, SCHLAGHAMERSKÝ 2019). Spolu s rostoucím objemem mrtvého dřeva rostou počty i ohrožených druhů (MÜLLER, BÜTLER 2010; BOUGET et al. 2013; LACHAT et al. 2016). Vysoké hodnoty výčetní kruhové základny a plný korunový zápoj velmi silně negativně ovlivňují saproxylický hmyz (GOSSNER et al. 2016). Například pouze 9 % ohrožených druhů Švédska preferuje stinné lokality s posledními fázemi rozkladného procesu mrtvého dřeva, druhy na něj závislé jsou více tolerantní k zástínu (JONSELL et al. 1998). U saproxylických brouků se zvyšující se teplotou okolí a s vyššími objemy mrtvého dřeva narůstá druhová pestrost a zároveň se mohou tyto faktory vzájemně kompenzovat (MÜLLER et al. 2015b). Na slunném místě nemá takový význam množství a druh odumřelého mrtvého dřeva, zatímco na stinných místech je důležitější rozmanitost a množství mrtvého dřeva (LACHAT et al. 2012; SEIBOLD et al. 2016). Tato vlastnost se může pozorovat ve studiích např. LACHAT et al. (2016) nebo PARISI et al. (2020). Vždy je však výhodnější vyšší rozmanitost mrtvého dřeva, neboť více saproxylických brouků si může nalézt vhodný substrát (LACHAT et al. 2012; BOUGET et al. 2013; MÜLLER et al. 2015b). Zároveň nelze nahradit několik velkých kmenů větším množstvím malých kmenů anebo dokonce nehroubím (BOUGET et al. 2014). Kmeny jsou hodnotnější než větve (BRIN et al. 2011). Jelikož celá řada druhů nedokáže žít v malých rozměrech mrtvé biomasy a má stanovenou minimální prahovou tloušťku (BRIN

et al. 2011; KRAUS, KRUMM 2013), stejně tak s tloušťkou roste počet saproxylických druhů brouků (LASSAUCE et al. 2012; MACAGNO et al. 2015). Druhy obecně pozitivně reagují na těžbu dřeva, která snižuje korunový zápoj a pustí tak do nitra porostů více světla a podpoří mikrostanoviště, která byla do té doby opomíjena z hlediska atraktivity hmyzu (GUSTAFSSON et al. 2020; KOIVULA, VANHA-MAJAMAA 2020). Díky propustnějšímu zápoji prosvětlených porostů se na půdu dostává dostatečné množství sluneční radiace, a tím se podporuje bylinné patro (PAILLET et al. 2010; MATĚJKA, VIEWEGH 2010; LEIDINGER et al. 2019), což pozitivně působí i na výskyt saproxylických brouků, protože se zvyšuje možnost potravy v podobě kvetoucích rostlin (MÜLLER et al. 2008; BOUGET et al. 2013). U druhů, které prodělávají vývoj na mrtvém dřevě, např. tesaříci (*Cerambycidae*), se totiž dospělci musejí živit nektarem z rostlin; pakliže vypadne zdroj potravy v podobě květů, tak tesařík danou lokalitu obývat nebude (MÜLLER et al. 2008; HORÁK 2012). Proto jsou tyto skupiny saproxylických brouků čtenější právě v prosluněných porostech, např. v doubravách (BOUGET et al. 2013) nebo v porostních mezerách či na kalamitních plochách (BOUGET, DUELLI 2004; HORÁK 2008). Pro posílení porostní biodiverzity se proto doporučuje udržovat lesy ve volnějším zápoji (HORÁK, RÉBL 2013; HORÁK et al. 2014; LEIDINGER et al. 2019), otevřenost zápoje pozitivně ovlivňuje i epigeické druhy brouků (PODRÁZSKÝ et al. 2010; LANGE et al. 2014).

Shrnutí poznatků

Způsob využívání lesa má zásadní dopad na biodiverzitu saproxylických druhů hmyzu, protože ovlivňuje všechny hlavní atributy, které jsou pro výskyt saproxylických druhů důležité. Rezervace jsou nositeli většího množství mrtvého dřeva a mikrostanovišť v porovnání s hospodářskými lesy, a tím jsou velmi důležitým fragmentem vysoké biodiverzity v krajině. Množství mrtvého dřeva a množství mikrostanovišť se u běžně aplikovaných způsobů hospodaření příliš neliší a jsou stále velmi nízká z důvodu ekonomického zhodnocení dřevní hmoty a taktéž z obav z rozmnožení biotických škůdců lesních porostů.

Z pohledu oslunění jsou recentní rezervace zpravidla plně zapojené, jelikož se jedná ještě o pozůstatek hospodářských porostů, jejichž management je dosud založen na pěstování plně zapojených a zakmeněných porostů. Tento fakt se mění ve starých rezervacích, kde postupně nastupuje rozpad původního lesního porostu, čímž dochází k prolomování zápoje a přísunu insolace do nitra porostu. U hospodářských lesů nastává větší přísun světla do porostů pouze ve fázi obnovy, což se může projevovat postupně a relativně dlouhodobě uvnitř porostu (u podrostitního způsobu hospodaření s delší obnovní dobou), nebo náhle s osluněním porostních stěn (u holosečného způsobu), případně se uplatňují oba efekty (u násečného způsobu hospodaření). Výběrný způsob hospodaření je z pohledu oslunění porostů nejméně příznivý, protože vertikální zápoj porostu vyniká vysokou intercepací.

Dřevinná skladba se v recentních rezervacích taktéž vyskytuje jako relikv po lesním hospodaření. Staré rezervace se v tomto ohledu již mění, jelikož se v průběhu samovolného vývoje spíše uplatňují stinné dřeviny a slunné se zpravidla nedokáží ve větší míře prosadit, pokud nedojde k plošně rozsáhlejší disturbanci. Dřevinná skladba je v hospodářských lesích odvozena ze záměru lesního hospodáře a závisí také na ekologických podmínkách, které se vytvářejí při aplikaci zvoleného hospodářského způsobu. U některých způsobů hospodaření panuje u volby druhové skladby poměrně velká volnost (holosečný způsob s umělou obnovou, násečný způsob s kombinovanou obnovou), u jiných způsobů je druhová skladba významně determinována druhovou skladbou předchozího porostu (podrostitní způsob s přirozenou obnovou), u výběrného způsobu se vzhledem k permanentnímu zástínu mohou obnovovat především stinné dřeviny. Vliv typu lesnického managementu na hlavní atributy ovlivňující biodiverzitu saproxylických druhů hmyzu je sumarizován v tabulce 10.

Tab. 10.

Vliv běžného lesnického hospodaření na hlavní aspekty ovlivňující diverzitu saproxylických brouků v porovnání s rezervacemi
The effect of basic forest management on the main aspects affecting the diversity of saproxylic beetles compared to reserves

	Mrtvé dřevo/Dead wood	Tenké/ Small	Tlusté/ Large	Mikrosta- noviště/ Microhabitats	Slunce/ Sun	Dřevinná skladba/ Tree species composition	Obmýtlí nebo dimenze/Timber time or dimension
Rezervace/ Protected area	recentní/recent (< 50 let/years)	+	-	?	-	?	x
	stará/old (> 50 let/years)	+	+	+	*	-	x
Hospodářské způsoby/ Silviculture systems	holosečný/clear felling	-	-	-	*	?	-
	násečný/border felling	-	-	-	*	+	-
	podrovní/shelterwood	-	-	-	*	-	+
	výběrný/selection	-	-	-	-	-	+

(+) pozitivní a častý výskyt daného aspektu důležitého pro saproxylické brouky; (-) výskyt zcela nepatrný nebo žádný; (*) proměnlivá proměnná; (?) odvislé od vůle lesnického hospodáře; x proměnná v daném typu se nevyskytuje

(+) positive and frequent occurrence of a given aspect important for saproxylic beetles; (-) slight or no occurrence; (*) variable; (?) depending on the will of the forest manager; x variable does not occur in the given type

ZÁVĚR

Na základě provedené analýzy je zřejmé, že z pohledu biodiverzity je v České republice nejpálčivější problém v nedostatku mrtvého dřeva ponechaného v lesních porostech k úplnému rozkladu. Zejména takřka úplně chybí frakce větších rozměrů a celé kmeny, ať stojící nebo ležící, které jsou hlavním útočištěm ohrožených druhů. Na jejich podporu je nutné se zaměřit, jelikož běžné druhy se budou navyšovat simultánně. Zejména stojící torza jsou klíčovým domovem vzácných saproxylických brouků. Absence tohoto typu mrtvého dřeva zapříčinila, že mnoho druhů hmyzu bylo zařazeno do penz červených seznamů. Relativně novým problémem, který by mohl inhibovat i počty běžných saproxylických druhů, je potenciální energetické využívání těžebního odpadu, což by mohlo mít neblahý vliv i na stav lesních půd. Druhým omezujícím aspektem jsou stinné, plně zapojené porosty, které brání vstupu sluneční radiace do nitra porostů. Z tohoto důvodu je z pohledu biodiverzity vysoce žádoucí kombinovat různé hospodářské způsoby a za vhodných podmínek i tvary lesa, jelikož každý z nich vytváří jiné mikroklimatické podmínky a také změni ráz krajiny, i když někde pouze dočasně. Tím je možné vytvořit podmínky pro různé komunity bezobratlých a pro druhy rané sukcesních stadií lesů, zároveň se zde může uplatnit i jiné dřevinné složení. Jednotlivé hospodářské způsoby nelze z pohledu biodiverzity jednostranně plošně upřednostňovat, protože by to vedlo k homogenizaci krajiny, a tím ke ztrátě regionální biologické rozmanitosti. Při uplatňování vhodných pěstebních postupů dochází k vyšší insolaci slunečního záření do nitra porostů, což pozitivně ovlivňuje aktivitu bezobratlých, a objem mrtvého dřeva pak není pro biodiverzitu tak zásadní. Samozřejmě se tím nesnižují požadavky druhů na dimenze mrtvého dřeva, ty zůstávají zachovány. Za předpokladu vyšších objemů mrtvého dřeva by se jevil jako vhodný podrovní, eventuálně výběrný hospodářský způsob, při nižších objemech mrtvého dřeva lesních porostech je pak z pohledu biodiverzity vhodnější maloplošný holosečný a násečný způsob. U lesních porostů vyňatých z hospodaření se biodiverzita zvyšuje v průběhu poměrně dlouhého časového období, což je zapříčiněno rozpadem původního porostu, který vede k velkému objemu mrtvého dřeva a ke vzniku mnoha a rozmanitých mikrostanovišť. Tento bezzásahový režim je vhodný ve středních a vyšších polohách a na extrémních stanovištích, například edafické kategorie X, Y, Z. Naopak nevhodná se pro biodiverzitu jeví konzervářská strategie v nížinných a slunných porostech. Mimo klasické pěstování porostů pro produkci dřeva je nutná podpora a tvorba dřívě

běžných typů hospodaření, kterými jsou např. slunné (oborně) pas-
tevní lesy, aleje a jiné struktury se starými osluněnými stromovými
veterány.

Poděkování:

Tento článek vznikl za pomoci projektu IGA 43120/1312/3106.

LITERATURA

- ALEXANDER K.N.A. 2002. The invertebrates of living and decaying timber in Britain and Ireland – a provisional annotated checklist. Peterborough, English Nature: 142 s. English Nature Research Reports, 467.
- ALEXANDER K.N.A. 2008. Tree biology and saproxylic coleoptera: issues of definitions, and conservation language. *Revue d'Écologie – la terre et la vie*, 63 (Suppl.) 10: 9–13.
- ALEXANDER K. 2013. Ancient trees, grazing landscapes and the conservation of deadwood and wood decay invertebrates. In: Rotherham, I.D. (ed.): *Trees, forested landscapes and grazing Animals*. London: Routledge, Taylor & Francis Group: 330–337.
- AMMON W. 2009. Výběrný princip v lesním hospodářství. *Závěry ze 40-ti let švýcarské praxe. Překlad 4. vydání*. Kostelec nad Černými lesy, Lesnická práce: 157 s.
- AUDISIO P., ALONSO ZARAZANGA M., SLIPINSKI A., NILSSON et al. 2015. Fauna Europaea: Coleoptera 2 (excl. series Elateriformia, Scarabaeiformia, Staphyliniformia and superfamily Curculionioidea). *Biodiversity Data Journal*, 3: e4750. DOI: 10.3897/BDJ.3.e4750
- BAČE R., SVOBODA M. 2016. Management mrtvého dřeva v hospodářských lesích. Certifikovaná metodika. Strnady, VÚLHM: 44 s. Lesnický průvodce 6/2016.
- BALDRIAN P. L., VALÁŠKOVÁ V. 2008. Degradation of cellulose by basidiomycetous fungi. *FEMS Microbiology Reviews*, 32: 501–540. DOI: 10.1111/j.1574-6976.2008.00106.x
- BAUHAUS J., PUETTSMANN K., MESSIER C. 2009. Silviculture for old-growth attributes. *Forest Ecology and Management*, 258: 525–537. DOI: 10.1016/j.foreco.2009.01.053

- BERG A., EHNSTRÖM B., GUSTAFSSON L., HALLINGBÄCK T., JONSELL M., WESLIEN J. 1994. Threatened plant, animal, and fungus species in Swedish forests – distribution and habitat associations. *Conservation Biology*, 8: 718–731.
- BÍLEK L., REMEŠ J., ZAHRADNÍK D. 2011. Managed vs. unmanaged. Structure of beech forest stands (*Fagus sylvatica* L.) after 50 years of development, Central Bohemia. *Forest Systems*, 20: 122–138. DOI: 10.5424/fs/2011201-10243
- BLASER S., PRATI D., SENN-IRLET B., FISCHER M. 2013. Effects of forest management on the diversity of deadwood-inhabiting fungi in Central European forests. *Forest Ecology and Management*, 304: 42–48. DOI: /10.1016/j.foreco.2013.04.043
- BOBIEC A. (ed.) 2005. The after life of a tree. Warsaw, WWF Poland: 252 s.
- BODDY L., SWIFT M.J. 1984. Wood decomposition in an abandoned beech and oak coppiced woodland in SE England: III. Decomposition and turnover of twigs and branches. *Ecography*, 7: 229–238. DOI: 10.1111/j.1600-0587.1984.tb01125.x
- BODDY L., WATKINSON S.C. 1995. Wood decomposition, higher fungi, and their role in nutrient redistribution. *Canadian Journal of Botany*, 73: 1377–1383. DOI: 10.1139/b95-400
- BOUGET C., DUELLI P. 2004. The effects of windthrow on forest insect communities: a literature review. *Biological Conservation*, 118: 281–299. DOI: 10.1016/j.biocon.2003.09.009
- BOUGET C., BRUSTEL H., ZAGATTI P. 2008. The French Information System on Saproxylic BEetle Ecology (FRISBEE): an ecological and taxonomical database to help with the assessment of forest conservation status. *Revue d'Ecologie (suite de La Terre et la Vie)*, 10: 33–36.
- BOUGET C., NUSILLARD B., PINEAU X., RICOU C. 2012. Effect of deadwood position on saproxylic beetles in temperate forests and conservation interest of oak snags. *Insect Conservation and Diversity*, 5: 264–278. DOI: 10.1111/j.1752-4598.2011.00160.x
- BOUGET C., LARRIEU L., NUSILLARD B., PARMAIN G. 2013. In search of the best local habitat drivers for saproxylic beetle diversity in temperate deciduous forests. *Biodiversity and Conservation*, 22: 2111–2130. DOI: 10.1007/s10531-013-0531-3
- BOUGET C., PARMAIN G., GILG O. et al. 2014. Does a set-aside conservation strategy help the restoration of old-growth forest attributes and recolonization by saproxylic beetles? *Animal Conservation*, 17: 342–353. DOI: 10.1111/acv.12101
- BRIN A., BRUSTEL H., JACTEL H. 2009. Species variables or environmental variables as indicators of forest biodiversity: a case study using saproxylic beetles in Maritime pine plantations. *Annals of Forest Science*, 66: 306. DOI: 10.1051/forest/2009009
- BRIN A., BOUGET C., BRUSTEL H., JACTEL H. 2011. Diameter of downed woody debris does matter for saproxylic beetle assemblages in temperate oak and pine forests. *Journal of Insect Conservation*, 15: 653–669.
- BRIN A., VALLADARES L., LADET S., BOUGET C. 2016. Effects of forest continuity on flying saproxylic beetle assemblages in small woodlots embedded in agricultural landscapes. *Biodiversity and Conservation*, 25: 587–602. DOI: 10.1007/s10531-016-1076-z
- BRUNET J., ISACSSON G. 2009. Restoration of beech forest for saproxylic beetles – effects of habitat fragmentation and substrate density on species diversity and distribution. *Biodiversity and Conservation*, 18: 2387–2404. DOI: 10.1007/s10531-009-9595-5
- BUSE J., RANIUS T., ASSMANN T. 2008. An endangered long horn beetle associated with old oaks and its possible role as an ecosystem engineer. *Conservation Biology*, 22: 329–337.
- CÁLIX M., ALEXANDR K.N.A., NIETO A., DODELIN B., SOLDATI F., TELNOV D. et al. 2018. European red list of saproxylic beetles. Brussels, Belgium: IUCN. 19 s. Available at: <http://www.iucnredlist.org/initiatives/europe/publications>
- CORNWELL W.K., CORNELISSEN J.H.C., ALLISON S.D., BAUHUS J., EGGLETON P., PRESTON C.M., SCARFF F., WEEDONN J.T. WIRTH C., ZANNE A.E. 2009. Plant traits and wood fates across the globe: rotted, burned, or consumed? *Global Change Biology*, 15: 2431–2449. DOI: 10.1111/j.1365-2486.2009.01916.x
- ČÍŽEK L. 2008. Les nebo plantáž? Lesní hospodaření a jeho vliv na biodiverzitu 2008. In: Horák J. (ed.): Brouci vázaní na dřeviny = Beetles Associated with Trees. Sborník referátů. 26. února 2008, Pardubice. Praha, Česká lesnická společnost: 12–14.
- ČÍŽEK L. 2010. Metodika na ochranu saproxylického hmyzu. Studie pro AOPK ČR. 40 s.
- ČÍŽEK L., SCHLAGHAMERSKY J., BORUCKY J., HAUCK D., HELESIC J. 2009. Range expansion of an endangered beetle: Alpine Longhorn *Rosalia alpina* (Coleoptera: Cerambycidae) spreads to the lowlands of Central Europe. *Entomologica Fennica*, 20: 200–206.
- ČÍŽEK L., PROCHÁZKA J. 2010. Příklad Břeclavské aleje aneb jak peníze na ochranu přírody zaplatily likvidaci ohrožených tvorů. *Živa*, 3: 131–133.
- DAVIES Z.G., TYLER C., STEWARD G.B., PULLIN A.S. 2008. Are current management recommendations for saproxylic invertebrates effective? A systematic review. *Biodiversity and Conservation*, 17: 209–234. DOI: 10.1007/s10531-007-9242-y
- DHIEDT E., DE KEERSMAEKER L., VANDEKERKHOVE K., VERHEYEN K. 2019. Effects of decomposing beech (*Fagus sylvatica*) logs on the chemistry of acidified sand and loam soils in two forest reserves in Flanders (northern Belgium). *Forest Ecology and Management*, 445: 70–81. DOI: 10.1016/j.foreco.2019.05.006
- DIELER J., JUCHL E., BIBER P., MÜLLER J., RÖTZER T., PRETZSCH P. 2017. Effect of forest stand management on species composition, structural diversity, and productivity in the temperate zone of Europe. *European Journal of Forest Research*, 136: 739–766. DOI: 10.1007/s10342-017-1056-1
- DOERFLER I., MÜLLER J., GOSSNER M., HOFNER B., WEISSER W. 2017. Success of a deadwood enrichment strategy in production forests depends on stand type and management intensity. *Forest Ecology and Management*, 400: 607–620. DOI: 10.1016/j.foreco.2017.06.013
- DOERFLER I., GOSSNER M., MÜLLER J., SEIBOLD S., WEISSER W.W. 2018. Deadwood enrichment combining integrative and segregative conservation elements enhances biodiversity of multiple taxa in managed forests. *Biological Conservation*, 228: 70–78. DOI: 10.1016/j.biocon.2018.10.013
- DUDLEY N., VALLAURI D. 2005. Restoration of deadwood as a critical microhabitat in forest landscapes. *Forest Restoration in Landscapes*, 203–207. DOI: 10.1007/0-387-29112-1_29
- ECKELT A., MÜLLER J., BENSE U., BRUSTEL H., BUSSLER H., CHITTARO Y., CÍZEK L., FREI A., HOLZER E., KADEJ M., KAHLEN M., KÖHLER F., MÖLLER G., MÜHLE H., SANCHEZ A. et al. 2018. “Primeval forest relict beetles” of Central Europe: a set of 168 umbrella species for the protection of primeval forest remnants. *Journal of Insect Conservation*, 22: 15–28. DOI: 10.1007/s10841-017-0028-6

- ETTWEIN A., KORNER O., LANZ M., LACHAT T., KOKKO H., PASINELLI G. 2020. Habitat selection of an old-growth forest specialist in managed forests. *Animal Conservation*, 23: 547–560. DOI: 10.1111/acv.12567
- FARKAČ J., KRÁL D., ŠKORPÍK M. 2005. Červený seznam ohrožených druhů České republiky. Bezobratlí. Red list of threatened species in the Czech Republic. Invertebrates. Praha, AOPK ČR: 760 s.
- FLOREN A., MÜLLER T., DITTRICH M., WEISS M., LINSENMAYER K. 2014. The influence of tree species, stratum and forest management on beetle assemblages responding to deadwood enrichment. *Forest Ecology and Management*, 323: 57–64. DOI: 10.1016/j.foreco.2014.03.028
- FRIDMAN J., WALHEIM M. 2000. Amount, structure, and dynamics of dead wood on managed forestland in Sweden. *Forest Ecology and Management*, 131: 23–36. DOI: 10.1016/S0378-1127(99)00208-X
- FRIESS N., MÜLLER J., ARAMENDI P., BÄSSLER C., BRÄNDLE M., BOUGET C., BRIN A., BUSSLER H., GEORGIEV K.B., GIL R., GOSSNER M.M., HELLMANN-CLAUSEN J., ISACSSON G., KRIŠTIN A., LACHAT T., LARRIEU L., MAGNANOU E., MARINGER A., MERGNER U., MIKOLÁŠ M., OPGENOORTH L., SCHMIDL J. 2018. Arthropod communities in fungal fruitbodies are weakly structured by climate and biogeography across European beech forests. *Diversity and Distributions*, 25: 783–796. DOI: 10.1111/ddi.12882
- GOSSNER M., LACHAT T., BRUNET J., ISACSSON G., BOUGET C., BRUSTEL H., BRANDL R., WEISSER W., MÜLLER J. 2013. Current near-to-nature forest management effects on functional trait composition of saproxylic beetles in beech forests. *Conservation Biology*, 27: 605–614. DOI: 10.1111/cobi.12023
- GOSSNER M.M., WENDE B., LEVICK S., SCHALL P., FLOREN A., LINSENMAYER K.E., STEFFAN-DEWENTER I., SCHULZE E.D., WEISSER W. 2016. Deadwood enrichment in European forests – Which tree species should be used to promote saproxylic beetle diversity? *Biological Conservation*, 201: 92–102. DOI: 10.1016/j.biocon.2016.06.032
- GROVE S.J. 2002. Saproxylic insect ecology and the sustainable management of forests. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 33: 1–23. DOI: 10.1146/annurev.ecolsys.33.010802.150507
- GUSTAFSSON L., HANNERZ M., KOIVULA M., SHOROHVA E., VANHAMAJAMAA I., WESLIEN J. 2020. Research on retention forestry in Northern Europe. *Ecological Processes*, 9: Article number 3. DOI: 10.1186/s13717-019-0208-2
- HAASE V., TOPP W., ZACH P. 1998. Eichen-Totholz im Wirtschaftswald als Lebensraum für xylobionte Insekten. *Zeitschrift für Ökologie und Naturschutz*, 7: 137–153.
- HANDERSEN S., MACAGNO A., CHIARI S., AUDISIO P., GASPARINI P., IO GIUDICE G., NARDI G., MASON F. 2020. Forest management, canopy cover and geographical distance affect saproxylic beetle communities of small-diameter beech deadwood. *Forest Ecology and Management*, 467: 118152. DOI: 10.1016/j.foreco.2020.118152
- HANNAH L., CARR J., LANKERANI A. 1995. Human disturbance and natural habitat: a biome level analysis of a global data set. *Biodiversity and Conservation*, 4: 128–155. DOI: 10.1007/BF00137781
- HARARUK O., KURZ W.A., DIDION M. 2020. Dynamics of dead wood decay in Swiss forests. *Forest Ecosystems*, 7: Article number 36. DOI: 10.1186/s40663-020-00248-x
- HARMON M.E., FRANKLIN J.F., SWANSON F.J., SOLLINS P., GREGORY S.W., 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: 133–302. DOI: 10.1016/S0065-2504(08)60121-X
- HARMON M.E., SEXTON J. 1995. Water balance of conifer logs in early stages of decomposition. *Plant and Soil*, 172: 141–152. DOI: 10.1007/BF00020868
- HARMON M., FASTH B., YATSKOV M., KASTENDICK D., ROCK J., WOODALL C.W. 2020. Release of coarse woody detritus-related carbon: a synthesis across forest biomes. *Carbon Balance and Management*, 15: Article number 1. DOI: 10.1186/s13021-019-0136-6
- HERRMANN S., KAHL T., BAUHUS J. 2015. Decomposition dynamics of coarse woody debris of three important central European tree species. *Forest Ecosystems*, 2: Article number 27. DOI: 10.1186/s40663-015-0052-5
- HOFSTETTER R.W., DINKINS, BOOKWALTER J., DAVIS T.S., KLEPZIG K.D. 2015. Chapter 6 – Symbiotic associations of bark beetles. In: Vega, F.E., Hofstetter, R.W. (eds.): *Bark beetles. Biology and ecology of native and invasive species*. San Diego, Academic Press: 209–245.
- HOLUB S.M., SPEARS J.D., LAITHA K.A. 2001. A reanalysis of nutrient dynamics in coniferous coarse woody debris. *Canadian Journal of Forest Research*, 31: 1894–1902. DOI: 10.1139/cjfr-31-11-1894
- HORÁK J. 2008. Ochrana saproxylického hmyzu: chceme řešit příčiny nebo pouze následky? In: Horák J. (ed.): *Brouci vázaní na dřeviny – Beetles Associated with Trees. Sborník referátů*. 26. února 2008, Pardubice. Praha, Česká lesnická společnost: 14–17.
- HORÁK J., RÉBL K. 2009. Inventarizační průzkum saproxylických brouků (Coleoptera) na území Lánské obory. Manuskript uložen na správě CHKO Křivoklátsko 2009.
- HORÁK J. 2012. Stanovištní činitele ovlivňující rozšíření brouků vázaných na mrtvé dřevo. *Živa*, 2012 (6): 294–299.
- 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): 307–318. DOI: 10.1007/s10841-012-9511-2
- HORÁK J., VODKA S., KOUT J., HALDA J.P., BOGUSCH P., PECH P. 2014. Biodiversity of most dead wood-dependent organisms in thermophilic temperate oak woodlands thrives on diversity of open landscape structures. *Forest Ecology and Management*, 315: 80–85. DOI: 10.1016/j.foreco.2013.12.018
- HORÁK J., BRESTOVANSKÁ T., MLADENVIČ S., KOUT J., BOGUSCH P., HALDA J., ZASADIL P. 2019. Green desert? Biodiversity patterns in forest plantations. *Forest Ecology and Management*, 433: 343–348. DOI: 10.1016/j.foreco.2018.11.019
- CHRISTENSEN M., HAHN K., MOUNTFORD E., ÓDOR P., STANDOVÁR T., ROZENBERGAR D., DIACI J., WIJDEVEN S., MEYER P., WINTER S., VRŠKA T. 2005. Dead wood in European beech (*Fagus sylvatica*) forest reserve. *Forest Ecology and Management*, 210: 267–282. DOI: 10.1016/j.foreco.2005.02.032
- IRMLER U., ARP H., NÖTZOLD R. 2010. Species richness of saproxylic beetles in woodlands is affected by dispersion ability of species, age and stand size. *Journal of Insect Conservation*, 14: 227–235. DOI: 10.1007/s10841-009-9249-7
- JACOBSEN R., BURNER R., OLSEN S., SKARPAAS O., SVERDRUP-THYGESON A. 2020. Near-natural forests harbor richer saproxylic beetle communities than those in intensively managed forests. *Forest Ecology and Management*, 466: 118124. DOI: 10.1016/j.foreco.2020.118124

- JANSSEN P., FUHR M., CATEAU E., NUSILLARD B., BOUGET C. 2017. Forest continuity acts congruently with stand maturity in structuring the functional composition of saproxylic beetles. *Biological Conservation*, 205: 1–10. DOI: 10.1016/j.biocon.2016.11.021
- JAWORSKI T., PLEWA R., TARWACKI G., SUĆKO K., HILSZCZAŃSKI J., HORÁK J. 2019. Ecologically similar saproxylic beetles depend on diversified deadwood resources: From habitat requirements to management implications. *Forest Ecology and Management*, 449: 117462. DOI: 10.1016/j.foreco.2019.117462
- JOELSSON K., HJÄLTÉN J., WOKR T. 2018a. Uneven-aged silviculture can enhance within stand heterogeneity and beetle diversity. *Journal of Environmental Management*, 205: 1–8. DOI: 10.1016/j.jenvman.2017.09.054
- JOELSSON K., HJÄLTÉN J., GIBB H. 2018b. Forest management strategy affects saproxylic beetle assemblages: A comparison of even and uneven-aged silviculture using direct and indirect sampling. *PLoS ONE*, 13: e0194905. DOI: 10.1371/journal.pone.0194905
- JONSELL M., WESLIEN J., EHNSTRÖM B. 1998. Substrate requirements of red-listed saproxylic invertebrates in Sweden. *Biodiversity and Conservation*, 7: 749–764. DOI: 10.1023/A:1008888319031
- JONSELL M. 2004. Old park trees: a highly desirable resource for both history and beetle diversity. *Journal of Arboriculture*, 30: 238–244.
- KAPPES H., TOPP W. 2004. Emergence of Coleoptera from deadwood in a managed broadleaved forest in Central Europe. *Biodiversity and Conservation*, 13: 1905–1924. DOI: 10.1023/B:BIOC.0000035873.56001.7d
- KIRBY K.J., REID C.M., THOMAS R.C., GOLDSMITH F.B. 1998. Preliminary estimates of fallen dead wood and standing dead trees in managed and unmanaged forests in Britain. *Journal of Applied Ecology*, 35: 148–155. DOI: 10.1046/j.1365-2664.1998.00276.x
- KLETEČKA Z. 2008. Sukcese xylofágního hmyzu na dubech (*Quercus* spp.) na Třeboňsku. In: Horák J. (ed.): Brouci vázaní na dřeviny = Beetles Associated with Trees. Sborník referátů. 26. února 2008, Pardubice. Praha, Česká lesnická společnost: 26–33.
- KOIVULA M., VANHA-MAJAMAA I. 2020. Experimental evidence on biodiversity impacts of variable retention forestry, prescribed burning, and deadwood manipulation in Fennoscandia. *Ecological processes*, 9: Article number 11. DOI: 10.1186/s13717-019-0209-1
- KOSTANJSEK F., SEBEK P., BARANOVA B., JELASKA L.S., RIEDL V., CIZEK L. 2018. Size matters! Habitat preferences of the wrinkled bark beetle, *Rhyssodes sulcatus*, the relict species of European primeval forests. *Insect Conservation and Diversity*, 11: 545–553. DOI: 10.1111/icad.12295
- KRAIGHER H., JURC D., KALAN P., KUTNAR L., LEVANIČ T., RUPEL M., SMOLEJ I. 2002. Beech coarse woody debris characteristics in two virgin forest reserves in southern Slovenia. *Zbornik gozdarstva in lesarstva*, 69: 91–134.
- KRÁSA A. 2015. Ochrana saproxylického hmyzu a opatření na jeho podporu. *Metodika AOPK ČR*. Praha, AOPK ČR: 147 s.
- KRAUS D., KRUMM F. 2013. Integrative approaches as an opportunity for the conservation of forest biodiversity. *Freiburg, European Forest Institute*: 283 s.
- KRAUT A., LIIRA J., LÖHMUS A. 2016. Beyond a minimum substrate supply: Sustaining saproxylic beetles in semi-natural forest management. *Forest Ecology and Management*, 360: 9–19. DOI: 10.1016/j.foreco.2015.10.016
- KUČERA M., ADOLT R. (eds.) 2019. Národní inventarizace lesů v České republice – výsledky druhého cyklu 2011–2015 [online]. *Brandýs nad Labem, Ústav pro hospodářskou úpravu lesů Brandýs nad Labem*: 439 s. [cit. 2020-07_14] Dostupné na/Available on: http://nil.uhul.cz/downloads/kniha_nil2_web.pdf.
- LACHAT T., WERMELINGER B., GOSSNER M., BUSSLER H., ISACSSON G., MÜLLER J. 2012. Saproxylic beetles as indicator species for dead-wood amount and temperature in European beech forests. *Forest Ecology and Management*, 23: 323–331. DOI: 10.1016/j.ecolind.2012.04.013
- 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: 559–573. DOI: 10.1111/icad.12188
- LAMBECK R.J. 1997. Focal species: A multi-species umbrella for nature conservation. *Conservation Biology*, 11: 849–856. DOI: 10.1046/j.1523-1739.1997.96319.x
- LANGE M., TÜRKE M., PAŠALIĆ E., BOCH S., HESSENMÖLLER D., MÜLLER J., PRATI D., SOCHER S.A., FISCHER M., WEISSER W.W., GOSSNER M.M. 2014. Effects of forest management on ground-dwelling beetles (Coleoptera; Carabidae, Staphylinidae) in Central Europe are mainly mediated by changes in forest structure. *Forest Ecology and Management*, 329: 166–176. DOI: 10.1016/j.foreco.2014.06.012
- LARRIEU L., CABANETTES A. 2012. Species, live status, and diameter are important tree features for diversity and abundance of tree microhabitats in subnatural montane beech-fir forest. *Canadian Journal of Forest Research*, 42: 1433–1445. DOI: 10.1139/x2012-077
- LARRIEU L., CABANETTES A., GOUIX N., BURNEL L., BOUGET C., DECONCHAT M. 2017. Development over time of the tree-related microhabitat profile: the case of lowland beech-oak coppice-with-standards set-aside stands in France. *European Journal of Forest Research*, 136: 37–49. DOI: 10.1007/s10342-016-1006-3
- LARRIEU L., CABANETTES A., GOUIX N., BURNEL L., BOUGET C., DECONCHAT M. 2019. Postharvesting dynamics of the deadwood profile: the case of lowland beech-oak coppice-with-standards set-aside stands in France. *European Journal of Forest Research*, 138: 239–251. DOI: 10.1007/s10342-019-01164-8
- LASSAUCE A., LIEUTIER F., BOUGET C. 2012. Woodfuel harvesting and biodiversity conservation in temperate forests: Effects of logging residue characteristics on saproxylic beetle assemblages. *Biological Conservation*, 147: 204–212.
- LEIDINGER J., SEIBOLD S., WEISSER W., LANGE M., SCHALL P., TÜRKE M., GOSSNER M. 2019. Effects of forest management on herbivorous insects in temperate Europe. *Forest Ecology and Management*, 437: 232–245. DOI: 10.1016/j.foreco.2019.01.013
- LEIDINGER J., WEISSER W., KIENLEIN S., BLASCHKE M., JUNG K., KOZAK J., FISCHER A., MOSANDL R., MICHLER B., EHRHARDT M., ZECH A., SALER D., GRANER M., SEIBOLD S. 2020. Formerly managed forest reserves complement integrative management for biodiversity conservation in temperate European forests. *Biological Conservation*, 242: 108437. DOI: 10.1016/j.biocon.2020.108437
- LIANG J., CROWTHER T., PICARD N., WISER S., ZHOU M., ALBERTI G., SCHULZE E-D., MCGUIRE A. D. et al. 2016. Positive biodiversity-productivity relationship predominant in global forests. *Science*, 354 (6309): aaf8957. DOI: 10.1126/science.aaf8957
- LINDENMAYER D.B., LAURANCE W.F., FRANKLIN J.F. 2012. Global decline in large old trees. *Science*, 338 (6112): 1305–1306. DOI: 10.1126/science.1231070
- LOMBARDI F., CHERUBINI P., LASSERRE B., TOGNETTI R., MARCHETTI M. 2008. Tree rings used to assess time since death of deadwood of different decay classes in beech and silver fir forests in the central

- Appenines (Molise, Italy). *Canadian Journal of Forest Research*, 38: 821–833. DOI: 10.1139/X07-195
- LONSDALE D., PAUTASSO M., HOLDENRIEDER O. 2008. Wood-decaying fungi in the forest: conservation needs and management options. *European Journal of Forest Research*, 127: 1–22. DOI: 10.1007/s10342-007-0182-6
- MACAGNO A., HARDERSEN S., NARDI G., LO GIUDICE G., MASON F. 2015. Measuring saproxylic beetle diversity in small and medium diameter dead wood: the “grab-and-go” method. *European Journal of Entomology*, 112 (3): 510–519. DOI: 10.14411/eje.2015.049
- MARHOUL P. 2008. Význam červených seznamů a červených knih pro ochranu ohrožených druhů. In: Horák J. (ed.): Brouci vázání na dřeviny = Beetles Associated with Trees. Sborník referátů. 26. února 2008, Pardubice. Praha, Česká lesnická společnost: 58–62.
- MARTIKAINEN P., SIITONEN J., PUNTTILA P., KAILA L., RAUH J. 2000. Species richness of Coleoptera in mature managed and old-growth boreal forests in southern Finland. *Biological Conservation*, 94 (2): 199–209. DOI: 10.1016/S0006-3207(99)00175-5
- MATĚJKA K., VIEWEGH J. 2010. Druhová diverzita a bohatost v lesích s různým typem hospodaření. [Species diversity and richness in forests under different management practices]. *Zprávy lesnického výzkumu*, 55: 28–39.
- MERTLIK J. 2014. Faunistické mapování *Crepidophorus mutilatus* (Coleoptera: Elateridae) na území České republiky a Slovenska. [Faunistics of *Crepidophorus mutilatus* (Coleoptera: Elateridae) in the Czech Republic and Slovakia]. *Elateridarium*, 8: 36–56. <http://www.elateridae.com/elateridarium/page.php?idcl=224>
- MIKLÍK J., HAUCK D., KONVIČKA O., ČÍŽEK L. 2017. Veteran trees and saproxylic insects in the floodplains of Lower Morava and Dyje rivers, Czech Republic. *Journal of Maps*, 13 (2): 291–299. DOI: 10.1080/17445647.2017.1300785
- MOTTA R., BERRETTI R., CASTAGNERI D., DUKIC V., GARBARINO M., GOVEDAR Z., LINGUA E., MAUNAGA Z., MELONI F. 2011. Toward a definition of the range of variability of central European mixed *Fagus-Abies-Picea* forests: the nearly steady-state forest of Lom (Bosnia and Herzegovina). *Canadian Journal of Forest Research*, 41: 1871–1884. DOI: 10.1139/x11-098
- MOTTA R., GARBARINO M., BERRETTI R., MELONI F., NOSENZO A., VACHIANO G. 2015. Development of fold-growth characteristics in uneven-aged forests of the Italian Alps. *European Journal of Forest Research*, 134: 19–31. DOI: 10.1007/s10342-014-0830-6
- MÜLLER J., BUSSLER H., BENSE U., BRUSTEL H., FLECHTNER G., FOWLES A., KAHLEN M., MÖLLER G., MÜHLE H., SCHMIDT J., ZÁBRANSKÝ P. 2005. Urwald relict species – Saproxylic beetles indicating structural qualities and habitat tradition. *Waldökologie online*, Heft 2: 106–113. https://www.afsv.de/download/literatur/waldökologie-online/waldökologie-online_heft-2-9.pdf
- MÜLLER J., ENGEL H., BLASCHKE M. 2007. Assemblages of wood-inhabiting fungi related to silvicultural management intensity in beech forests in southern Germany. *European Journal of Forest Research*, 126: 513–527. DOI: 10.1007/s10342-007-0173-7
- MÜLLER J., BUSSLER H., KNEIB T. 2008. Saproxylic beetle assemblages related to silvicultural management intensity and stand structures in a beech forest in Southern Germany. *Journal of Insect Conservation*, 12: 107–124. DOI: 10.1007/s10841-006-9065-2
- MÜLLER J., 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: 981–992. DOI: 10.1007/s10342-010-0400-5
- MÜLLER J., JARZABEK-MÜLLER A., BUSSLER H., GOSSNER M.M. 2014. Hollow beech trees identified as keystone structures for saproxylic beetles by analyses of functional and phylogenetic diversity. *Animal Conservation*, 17: 154–162. DOI: 10.1111/acv.12075
- MÜLLER J., WENDE B., STROBL C., EUGSTER M., GALLENBERGER I., FLOREN A., STEFFAN-DEWENTER I., LINSENMAIR K.E., WEISSER W.W., GOSSNER M.M. 2015a. Forest management and regional tree composition drive the host preference of saproxylic beetle communities. *Journal of Applied Ecology*, 52: 753–762. DOI: 10.1111/1365-2664.12421
- MÜLLER J., BRUSTEL H., BRIN A., BUSSLER H., BOUGET C., OBERMAIER E., HEIDINGER I.M.M., LACHAT T., FÖRSTER B., HORÁK J., PROCHÁZKA J. et al. 2015b. Increasing temperature may compensate for lower amounts of dead wood in driving richness of saproxylic beetles. *Ecography*, 38: 499–509. DOI: 10.1111/ecog.00908
- NEGRO M., VACCHIANO G., BERRETTI R., CHAMBERLAIN D.E., PALESTRINI C., MOTTA R., ROLANDO A. 2014. Effects of forest management on ground beetle diversity in alpine beech (*Fagus sylvatica* L.) stands. *Forest Ecology and Management*, 328: 300–309. DOI: 10.1016/j.foreco.2014.05.049
- NIETO A., ALEXANDER K.N.A. 2010. European red list of saproxylic beetles. Luxembourg, Publications Office of the European Union: 45 s.
- OETTEL J., LAPIN K., KINDERMANN G. et al. 2020. Patterns and drivers of dead wood volume and composition in different forest types of the Austrian natural forest reserves. *Forest Ecology and Management*, 463: 118016. DOI: 10.1016/j.foreco.2020.118016
- ØKLAND B., BAKKE A., HAGVAR S., KVAMME T. 1996. What factors influence the diversity of saproxylic beetles? A multi scaled study from a spruce forest in southern Norway. *Biodiversity and Conservation*, 5: 75–100.
- PAILLET Y., BERGES L., HJÄLTEN J., ODOR P., AVON C., BERNHARDT-RÖRMERMANN M., BIJLSMA R-J., DE BRUYN L., FUHR M., GRANDIN U., KANKA R., LUNDIN L., LUQUE S. et al. 2010. Biodiversity differences between managed and unmanaged forests: meta-analysis of species richness in Europe. *Conservation Biology*, 24: 101–111. DOI: 10.1111/j.1523-1739.2009.01399.x
- PAILLET Y., ARCHAUX F., BOULANGER V., DEBAIVE N., FUHR M., GILG O., GOSSELIN F., GUILBERT E. 2017. Snags and large trees drive higher tree microhabitat densities in strict forest reserves. *Forest Ecology and Management*, 389: 176–186. DOI: 10.1016/j.foreco.2016.12.014
- PARISI F., LOMBARDI F., SCIARRETTA A., TOGNETTI R., CAMPANARO A., MARCHETTI M., TREMATERRA P. 2016. Spatial patterns of saproxylic beetles in a relict fir forest (Central Italy), relationship with forest structure and biodiversity indicators. *Forest Ecology and Management*, 381: 217–234. DOI: 10.1016/j.foreco.2016.09.041
- PARISI F., FEBBRARO M., LOMBARDI F., BISCACCANTI A.B., CAMPANARO A., TOGNETTI R., MARCHETTI M. 2019. Relationships between stand structural attributes and saproxylic beetle abundance in a Mediterranean broadleaved mixed forest. *Forest Ecology and Management*, 432: 957–966. DOI: 10.1016/j.foreco.2018.10.040
- PARISI F., FRATE S., LOMBARDI F., TOGNETTI R., CAMPANARO A., BISCACCANTI A.B., MARCHETTI M. 2020. Diversity patterns of Coleoptera and saproxylic communities in unmanaged forests of Mediterranean mountains. *Ecological Indicators*, 110: 105873. DOI: 10.1016/j.ecolind.2019.105873
- PARMAIN G., BOUGET C. 2018. Large solitary oaks as keystone structures for saproxylic beetles in European agricultural

- landscapes. *Insect Conservation and Diversity*, 11: 100–115. DOI: 10.1111/icad.12234
- PLEWA R., JAWORSKI T., HILSZCZANSKI J., HORÁK J. 2017. Investigating the biodiversity of the forest strata: The importance of vertical stratification to the activity and development of saproxylic beetles in managed temperate deciduous forests. *Forest Ecology and Management*, 402: 186–193. DOI: 10.1016/j.foreco.2017.07.052
- PODRÁZSKÝ V., REMEŠ J., FARKAČ J. 2010. Složení společenstev střevlíkovitých brouků (Coleoptera: Carabidae) v lesních porostech s různou druhovou strukturou a systémem hospodaření. *Zprávy lesnického výzkumu*, 55: 10–15.
- PROCHÁZKA J., SCHLAGHAMERSKÝ J. 2019. Does dead wood volume affect saproxylic beetles in montane beech-fir forests of Central Europe? *Journal of Insect Conservation*, 23: 157–173. DOI: 10.1007/s10841-019-00130-4
- PŘÍVĚTIVÝ T., ADAM D., VRŠKA T. 2018. Decay dynamics of *Abies alba* and *Picea abies* deadwood in relation to environmental conditions. *Forest Ecology and Management*, 427: 250–259. DOI: 10.1016/j.foreco.2018.06.008
- PULETTI N., CANULLO R., MATTIOLI W., GAWRYŚ R., CORONA P., CZEREPKO J. 2019. A dataset of forest volume deadwood estimates for Europe. *Annals of Forest Science*, 76: Article number 68. DOI: 10.1007/s13595-019-0832-0
- ROBERGE J-M., ANGELSTAM P., VILLARD M-A. 2008. Specialised woodpeckers and naturalness in hemiboreal forests – Deriving quantitative targets for conservation planning. *Biological Conservation*, 141: 997–1012. DOI: 10.1016/j.biocon.2008.01.010
- ROCK J., BADECK F-W., HARMON M.E. 2008. Estimating decomposition rate constants for European tree species from literature sources. *European Journal of Forest Research*, 127: 301–313. DOI: 10.1007/s10342-008-0206-x
- ROTH N., DOEFLER I., BÄSSLER C., BLASCHKE M., BUSSLER H., GOSSNER M.M., HEIDERTH A., THORN S., WEISSER W.W., MÜLLER J. 2019. Decadal effects of landscape-wide enrichment of dead wood on saproxylic organisms in beech forests of different historic management intensity. *Diversity and Distributions*, 25: 430–441. DOI: 10.1111/ddi.12870
- ROUBAL J. 1915. Osud xylophágů (A spolu příspěvek k historii našich lesů). *Časopis České společnosti entomologické*, XII (1–2): 23–27.
- RUSSEL MB., WOODALL CW., FEAVER S., D'AMATO AW., DOMKE GM., SKOG KE. 2014. Residence times and decay rates of downed woody debris biomass/carbon in eastern US forests. *Ecosystems*, 17: 765–777. DOI: 10.1007/s10021-014-9757-5
- SANDSTRÖM J., BERNES C., JUNNINEN K., LÖHMUS A., MACDONALD E., MÜLLER J., JONSSON B-G. 2019. Impacts of dead wood manipulation on the biodiversity of temperate and boreal forests. A systematic review. *Journal of Applied Ecology*, 56: 1770–1781. DOI: 10.1111/1365-2664.13395
- SANIGA M., PITTNER J., KUCBEL S., FILÍPEK M., JALOVÍAR P., SEDMÁKOVÁ D., VENCÚRIK J. 2019. Dynamické zmeny štruktúry, regeneračné procesy a zmena objemu mŕtveho dreva v rámci vývojového cyklu bukoveho pralesa NPR Stužica (časová štúdia). Zvolen, Technická univerzita vo Zvolene: 61 s.
- SEBEK, P., VODKA, S., BOGUSCH, P., PECH, P., TROPEK, R., WEISS, M., ZIMOVÁ, K., CIZEK, L. 2016. Open-grown trees as key habitats for arthropods in temperate woodlands: The diversity, composition, and conservation value of associated communities. *Forest Ecology and Management*, 380: 172–181.
- SEIBOLD S., BRANDL R., BUSE J., HOTHORN T., SCHMIDL J., THORN S., MÜLLER J. 2015. Association of extinction risk of saproxylic beetles with ecological degradation of forests in Europe. *Conservation Biology*, 28 (2): 382–390. DOI: 10.1111/cobi.12427
- SEIBOLD S., BÄSSLER C., BRANDL R., BÜCHE B., SZALLIES A., THORN S., ULYSHEN M.D., MÜLLER J. 2016. Microclimate and habitat heterogeneity as the major drivers of beetle diversity in dead wood. *Journal of Applied Ecology*, 53: 934–943. DOI: 10.1111/1365-2664.12607
- SEIBOLD S., HAGGE J., MÜLLER J., GRUPPE A., BRANDL R., BÄSSLER C., THORN S. 2018. Experiments with dead wood reveal the importance of dead branches in the canopy for saproxylic beetle conservation. *Forest Ecology and Management*, 409: 564–570. DOI: 10.1016/j.foreco.2017.11.052
- SCHALL P., GOSSNER M.M., HEINRICH S., FISCHER M., BOCH S., PRATI D., JUNG K., BAUMGARTNER V., BLASER S., BÖHM S., BUSCOT F., DANIEL R., GOLDMANN K., KAISER K., KAHL T. et al. 2018. The impact of even-aged and uneven-aged forest management on regional biodiversity of multiple taxa in European beech forests. *Journal of Applied Ecology*, 55: 267–278. DOI: 10.1111/1365-2664.12950
- SITONEN I. 2001. Forest management, coarse woody debris and saproxylic organisms: fennoscandian boreal forests as an example. *Ecological Bulletins*, 49: 11–41.
- SIMILÄ M., KOUKI J., MARTIKAINEN P. 2003. Saproxylic beetles in managed and seminatural Scots pine forests: Quality of dead wood matters. *Forest Ecology and Management*, 1 (3): 365–381. DOI: 10.1016/S0378-1127(02)00061-0
- SPEIGHT M. 1989. Saproxylic invertebrates and their conservation. Council of Europe. *Nature and Environment Series*, 42: 1–79.
- STOKLAND J.N., TOMTER S.M., SÖDERBERG U. 2004. Development of dead wood indicators for biodiversity monitoring: experiences from Scandinavia. In: Marchetti M. (ed.): *Monitoring and indicators of forest biodiversity in Europe - From ideas to operationality*. Joensuu, EFI: 207–226. EFI Proceedings No. 51, 2004.
- STORAUNET K.O., ROLSTAD J. 2002. Time since death and fall of Norway spruce logs in old-growth and selectively cut boreal forest. *Canadian Journal of Forest Research*, 32: 1801–1812.
- SVERDRUP-THYGESON A. 2001. Can 'continuity indicator species' predict species richness or red-listed species of saproxylic beetles? *Biodiversity and Conservation*, 10: 815–832. DOI: 10.1023/A:1016679226554
- SVOBODA M., FRAVER S., JANDA P., BAČE R., ZENÁHLÍKOVÁ J. 2010. Natural development and regeneration of a Central European montane spruce forest. *Forest Ecology and Management*, 260: 707–714. DOI: 10.1016/j.foreco.2010.05.027
- ŠAMONIL P., ANTOLÍK L., SVOBODA M., ADAM D. 2009. Dynamics of windthrow events in a natural fir-beech forest in the Carpathian mountains. *Forest Ecology and Management*, 257: 1148–1156. DOI: 10.1016/j.foreco.2008.11.024
- ŠEBKOVÁ B., ŠAMONIL P., JANÍK D., ADAM D., KRÁL K., VRŠKA T., HORT L., UNAR P. 2011. Spatial and volume patterns of an unmanaged submontane mixed forest in Central Europe: 160 years of spontaneous dynamics. *Forest Ecology and Management*, 262: 873–885. DOI: 10.1016/j.foreco.2011.05.028
- ŠKORPÍK M. 1999. Odumřelé dřevo jako mikrobiotop významných druhů hmyzu. In: Vrška T. (ed.): *Význam a funkce odumřelého dřeva v lesních porostech*. Sborník příspěvků ze semináře. Znojmo, Správa národního parku Podyjí: 107–119.

- TAYLOR S.L., MACLEAN D.A. 2007. Dead wood dynamics in declining balsam fir and spruce stands in New Brunswick, Canada. *Canadian Journal of Forest Research*, 37: 750–762. DOI: 10.1139/X06-272
- THORN S., BRÄSSLER C., BRANDL R., BURTON P., CAHALL R., CAMPBELL J.L., CASTRO J., CHOI C-Y., COBB T., DONATO D.C. et al. 2018. Impacts of salvage logging on biodiversity: A meta – analysis. *Journal of Applied Ecology*, 55: 279–289. DOI: 10.1111/1365-2664.12945
- VACEK S., SIMON J., REMEŠ J. 2007. Obhospodařování bohatě strukturovaných a přírodě blízkých lesů. Kostelec nad Černými lesy, Lesnická práce: 447 s.
- VACEK S. (ed). 2007. Pěstební výkladový slovník. In: Poleno Z. et al. (ed.): Pěstování lesů I. Ekologické základy pěstování lesů. Kostelec nad Černými lesy, Lesnická práce: 223–280.
- VACEK Z., VACEK S., BÍLEK L., REMEŠ J., ŠTEFANČÍK I. 2015. Changes in horizontal structure of natural beech forests on an altitudinal gradient in the Sudetes. *Dendrobiology*, 73: 33–45. DOI: 10.12657/denbio.073.004
- VÁŠÍČEK J. et al. 2007. Národní inventarizace lesů v České republice 2001-2004. Úvod, metody, výsledky. Brandýs nad Labem. ÚHUL: 222 s.
- 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: 394–405. DOI: 10.1016/j.foreco.2018.07.034
- VODKA S., KOVICKA M., CIZEK L. 2009. Habitat preferences of oak-feeding xylophagous beetles in a temperate woodland: implications for forest history and management. *Journal of Insect Conservation*, 13: Article number 553. DOI: 10.1007/s10841-008-9202-1
- VIDOT A., PAILLET Y., ARCHAUX F., GOSSELIN F. 2011. Influence of tree characteristics forest management on tree microhabitats. *Biological Conservation*, 144: 441–450.
- Vyhláška č. 395/1992 Sb. Vyhláška ministerstva životního prostředí České republiky, kterou se provádějí některá ustanovení zákona České národní rady č. 114/1992 Sb., o ochraně přírody a krajiny. Online: <https://www.zakonyprolidi.cz/cs/1992-395>
- WALENTOWSKI H., MÜLLER-KROEHLING S., BERGMEIER E., BERNHARDT-RÖMERMANN M., GOSSNER M.M., REIF A., SCHULZE E-D., BUSSLER H., STRÄTZ C., ADELMANN W. 2014. Faunal diversity of *Fagus sylvatica* forests: A regional and European perspective based on three indicator groups. *Annals of Forest Research*, 57: 215–231. DOI: 10.15287/af.2014.172
- WARNAFFE G., LEBRUN P. 2004. Effects of forest management on carabid in Belgium: implications for biodiversity conservation. *Biological Conservation*, 118: 219–234. DOI: 10.1016/j.biocon.2003.08.015
- WERMELINGER B., MORETTI M., DUELLI P., LACHAT T., PEZZATTI G.B., OBRIST M.K. 2017. Impact of windthrow and salvage-logging on taxonomic and functional diversity of forest arthropods. *Forest Ecology and Management*, 391: 9–18. DOI: 10.1016/j.foreco.2017.01.033
- WESLIEN J., DJUPSTRÖM L., SCHROEDER M., WIDENFALK O. 2011. Long-term priority effects among insects and fungi colonizing decaying wood. *Journal of Animal Ecology*, 80: 1155–1162. DOI: 10.1111/j.1365-2656.2011.01860.x
- WINTER S., MÖLLER G. 2008. Microhabitats in lowland beech forests as monitoring tool for nature conservation. *Forest Ecology and Management*, 255: 1251–1261. DOI: 10.1016/j.foreco.2007.10.029
- WINTER S., HÖFLER J., MICHEL A.K., BÖCK A., ANKERST D.P. 2015. Association of tree and plot characteristics with microhabitat formation in European beech and Douglas-fir forests. *European Journal of Forest Research*, 134: 335–347. DOI: 10.1007/s10342-014-0855-x
- ZACH P., KULFAN J. 2003. Significance of dead wood for biodiversity conservation and close to nature. Zvolen, SAV, Institut Ekologie lesa.
- Zákon č. 114/1992 Sb. Zákon České národní rady o ochraně přírody a krajiny. Online: <https://www.zakonyprolidi.cz/cs/1992-114>
- ZIELONKA T. 2006. When does dead wood turn into a substrate for spruce replacement? *Journal of Vegetation Science*, 17 (6): 739–746. DOI: 10.1111/j.1654-1103.2006.tb02497.x
- ZUMR V. 2019. Biodiverzita saproxylických brouků (Coleoptera) vázaná na veteránské stromy na území Staré Obory (Hluboká nad Vltavou). Diplomová práce. Praha, ČZU: 105 s.
- ZUMR V., KARAS V. 1981. V. Faunistický příspěvek k poznání brouků (Coleoptera) v lesích u Hluboké nad Vltavou v jižních Čechách. *Sborník Jihočeského muzea v Českých Budějovicích, Přírodní vědy*, 21: 13–20.

SAPROXYLIC BEETLES AS AN INDICATOR OF FOREST BIODIVERSITY AND THE INFLUENCE OF FOREST MANAGEMENT ON THEIR CRUCIAL LIFE ATTRIBUTES: REVIEW

SUMMARY

Forest management has affected most forests in Europe over the last centuries. Intensive forest management reduces biodiversity mainly due to the absence of dead wood, which is very important for creating rich forest biodiversity (CHRISTENSEN et al 2005; MÜLLER, BÜTLER 2010; HORÁK 2012). In managed forests with full-canopy closure and no dead wood, the environment for saproxylic beetles is almost uninhabitable. The saproxylic beetle group has become a frequently used bioindicator of forest biodiversity, especially endangered species (HORÁK 2008; ECKELT et al. 2018). The total number of saproxylic beetle species is estimated at around 4,000 species across Europe (CÁLIX et al. 2018), 21.5% of which are threatened in the EU (CÁLIX et al. 2018). Saproxylic organisms are dependent on dead wood at any stage of their own development and at any stage of wood decomposition (SPEIGHT 1989; ALEXANDER 2008; JAWORSKI et al. 2019). This has caused a large number of saproxylic species to be listed on red lists across Europe (NIETO, ALEXANDER 2010; CÁLIX et al. 2018). One group of saproxylic beetles are called old forest relics, which are species that depend on the forest environment without interrupting forest continuity, with large quantities of large-scale dead wood (MÜLLER et al. 2005; ECKELT et al. 2018). Endangered saproxylic beetles have a low dispersal capacity (BRUNET, ISACSSON 2009), the mobility of old forest relics is even lower, and this is one of the reasons why they are so rare. The main threat to saproxylic beetles is intensive logging with the removal of dead wood (ROUBAL 1915; ZUMR, KARAS 1981; ČÍŽEK 2008; HORÁK 2012; MARHOUL 2008; NIETO, ALEXANDER 2010; CÁLIX et al. 2018). Furthermore, it is a change in the tree species composition of the stands, the creation of homogeneous and even-aged stands (KRÁSA 2015), the loss of forest continuity with an interruption in the stability of the age structure and the loss of old veteran trees (NIETO, ALEXANDER 2010; ZUMR 2019). A key refuge for many beetle species is the old sun-exposed veteran trees (HORÁK, RÉBL 2013; HORÁK et al. 2014; SEBEK et al. 2016; PARMAN, BOUGET 2018; ZUMR 2019) with many linked microhabitats. The largest hosts of microhabitats are standing stumps and large trees (WINTER et al. 2015; PAILLET et al. 2017). For common saproxylic beetle species, the openness of canopy is more important than the quantity and size of wood dead biomass (PROCHAZKA, SCHLAGHAMERSKÝ 2019). The total amount of dead wood in forests is shown in Tables 5, 6 and 7, usually less than 10 m³/ha in managed forests. Oaks (*Quercus* sp.), on which most saproxylic insects are likely to depend, have a special status (VODKA et al. 2009; BAČE, SVOBODA 2016) with the greatest host potential for microhabitats (VUIDOT et al. 2011) at the same time for saproxylic beetles (ČÍŽEK 2010) and for the most endangered species (JONSELL et al. 1998). Sunny locations have diversity and abundance more than 50% higher than shady and cold sites (LACHAT et al. 2012, 2016; MÜLLER et al. 2015b; SEBEK et al. 2016).

The use of the forest has a major impact on the biodiversity of saproxylic insect species, as it affects all the main attributes that are important for the occurrence of saproxylic species. Forest reserves carry more dead wood and micro-habitats compared to production forests, and are thus a very important fragment of high biodiversity in the landscape. The amount of dead wood and the amount of micro-habitats are not very different for commonly used forest management methods, and are still very low due to the economic valuation of wood biomass as well as concerns about the proliferation of biotic forest pests.

From the sunshine perspective, recent forest reserves are generally fully closure, as they are still a remnant of the former management. This fact is different in the old reserves, where the decay of the original forest stand gradually sets in, causing the break of the canopy and the influx of insolation into the undergrowth. As for managed production forests, there is a greater inflow of light into the stands only in the regeneration phase, which can occur gradually and over a long period within the stand (in the shelterwood system with a longer regeneration period), or suddenly with the sun exposure of the stand wall (in the clear-felling system). Alternatively, both effects (in the regeneration by border felling) may be applied at the same time. The selective silviculture system is the least favourable from the point of view of the sun exposure inside the stands, as the vertical canopy of the stands excels in high interception.

Tree species composition is also found in recent reserves as a relic from forest management. Old reserves are already changing in this respect, as shade tolerant species are more likely to be used during spontaneous development and sunny ones are generally unable to assert themselves more widely unless there is a more widespread disturbance. Tree species composition in managed forests is derived from the intention of the forester and depends on the ecological conditions created by the application of the chosen silviculture method. For some silviculture methods, there is quite a lot of latitude in the choice of the species composition (clear-felling system with artificial regeneration, regeneration by border felling with combined regeneration). For other methods, the species composition is significantly determined by the species composition of the previous stand (shelterwood system with natural regeneration), for the selection method, in particular shade tolerant species can be regenerated.

From a biodiversity perspective, it is highly desirable to combine different silviculture systems, as each creates different microclimatic conditions and changes the landscape, albeit only temporarily. This makes it possible to create conditions for different invertebrate communities and for species of early succession stages of forests, while other species compositions can also be applied here. Individual silviculture systems cannot be prioritised unilaterally in large scale from a biodiversity perspective, as this would lead to homogenisation of the landscape and thus loss of regional biodiversity.

Zasláno/Received: 01. 09. 2020

Přijato do tisku/Accepted: 02. 11. 2020

7.2. Posílení biodiverzity modelové skupiny brouků v hospodářských porostech.

Zumr, V.; Remeš, J.; Pulkrab, K. (2021). How to Increase Biodiversity of Saproxyllic Beetles in Commercial Stands through Integrated Forest Management in Central Europe. *Forests* 12, no. 6: 814. <https://doi.org/10.3390/f12060814>

Review

How to Increase Biodiversity of Saproxylic Beetles in Commercial Stands through Integrated Forest Management in Central Europe

Václav Zumr ¹, Jiří Remeš ^{1,*} and Karel Pulkrab ²

¹ Department of Silviculture, Faculty of Forestry and Wood Sciences, Czech University of Life Sciences Prague, Kamýcká 129, 165 00 Praha, Czech Republic; zumr@fld.czu.cz

² Department of Forestry and Wood Economics, Faculty of Forestry and Wood Sciences, Czech University of Life Sciences Prague, Kamýcká 129, 165 00 Praha, Czech Republic; pulkrab@fld.czu.cz

* Correspondence: remes@fld.czu.cz; Tel.: +420-724-900-691

Abstract: Due to traditional forest management, the primary goal of which is the production of raw wood material, commercial forest stands are characterized by low biodiversity. At the same time, commercial forests make up the majority of forests in the Central European region, which means a significant impact on the biodiversity of the entire large region. Saproxylic species of organisms are a frequently used criterion of biodiversity in forests. Based upon the analysis of 155 scientific works, this paper defines the fundamental attributes of the active management supporting biodiversity as well as the preservation of the production function. Using these attributes, a model management proposal was created for three tree species, which takes into account the results of research carried out in the territory of the University Forest Enterprise of the Czech University of Life Sciences Prague, since 2019. The optimum constant volume of deadwood in commercial stands was set at 40–60 m³/ha, 20% of which should be standing deadwood. The time framework is scheduled for an average rotation period of the model tree species, while the location of deadwood and frequency of enrichment must comply with the rate of decomposition, the requirement for the bulkiest dimensions of deadwood possible, and the planned time of tending and regeneration operations in accordance with the models used in the Czech Republic. The goal of active management is to maintain the continuity of suitable habitats for sensitive and endangered species. The estimates of the value of retained wood for decomposition can be as high as 45–70 EUR/ha/year for spruce and beech, and about 30 EUR/ha/year for oak.

Keywords: saproxylic beetles; deadwood; integrated forest management; deadwood enrichment; species richness; managed stands



Citation: Zumr, V.; Remeš, J.; Pulkrab, K. How to Increase Biodiversity of Saproxylic Beetles in Commercial Stands through Integrated Forest Management in Central Europe. *Forests* **2021**, *12*, 814. <https://doi.org/10.3390/f12060814>

Academic Editor: Felipe Bravo

Received: 17 May 2021

Accepted: 18 June 2021

Published: 21 June 2021

Publisher's Note: MDPI stays neutral with regard to jurisdictional claims in published maps and institutional affiliations.



Copyright: © 2021 by the authors. Licensee MDPI, Basel, Switzerland. This article is an open access article distributed under the terms and conditions of the Creative Commons Attribution (CC BY) license (<https://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>).

1. Introduction

The importance of deadwood for the biodiversity of saproxylic species of insects and fungi, as well as for the natural functioning of forest ecosystems, has long been the subject of research. Over the last 20 years, this topic has become the focus of attention for commercial forests too, as deadwood is no longer seen as a product of poor forest management. However, this issue has not been comprehensively settled in order to be a tangible and acceptable forestry practice. To date, there have been isolated research studies [1–3] or various original experiments, e.g., [4–8]. Saproxylic organisms are dependent on deadwood at all stages of their development, and throughout any stage of wood decomposition [1,9–11]. The largest groups bound to deadwood are fungi and insects [12,13]. Fungi are the most important factor in the decomposition process [14,15], especially the division Basidiomycetes [16], and insects are the most important vector with active wood-seeking movement, while their way of life helps to spread fungi to more distant places [17–19]. Saproxylic beetles are very popular because they provide reliable

data on the preservation of the environment and are often used as indicators of forest biodiversity [2,9,13,20–22]. Nature reserves are one of the options to preserve and create conditions for many specific species of animals. A forest area excluded from management, however, may not always be the most advantageous environment for saproxylic beetles. In this respect, suitable habitats for a non-intervention regime are found especially at higher and middle altitudes in stands predominantly consisting of three main tree species—Norway spruce, European beech, and silver fir [23]. The non-intervention regime is also suitable for extreme positions, steep slopes, and drying sites where the canopy is not fully closed, and the stands remain strongly differentiated [24]. Nevertheless, a conservation (non-intervention) strategy is inappropriate for lowland forests where local species depend on sunny habitats, e.g., oak forests [25,26]. The absence of management would lead to the homogenization of species composition, the closure of the canopy, and a strong reduction of species richness of saproxylic beetles [24,27–33]. In addition, there are a number of typical attributes of the natural forest in the reserves, towards which the development spontaneously leads. In particular, we are talking about large volumes of coarse woody debris (CWD), spatial heterogeneity, and the limited use of tree species, among other factors [1]. Societally, these facets are mostly considered as beneficial, but the owners to some extent view them as negative [1]. It is the wood production function that the owners perceive as positive, while it is excluded in nature reserves. Therefore, a compromise is sought between wood biomass production, and the expansion of the typical characteristics of natural forests, as high volumes of deadwood are problematic for the economy of forest enterprises [34]. One way to combine the production functions of forests and high biodiversity is functionally integrated forest management, with an emphasis on active enrichment of stands with deadwood [6], or retention management, which is preferred in Scandinavia, e.g., [35]. The implementation of different methods of management depends on several factors: socio-cultural, economic, and political [36]. In contrast to nature reserves, the goal of silvicultural interventions in functionally integrated forest management is the gradual increase in stand volumes and the improvement of production quality, accompanied by active enrichment with wood necromass [37]. Active enrichment with wood necromass may be in fact faster than the natural increase of deadwood volumes in newly established reserves [4–7]. While conventional forest management reduces the amount of deadwood, the number of microhabitats and the diameter differentiation of trees [37], functionally integrated management seeks to take into account all of these attributes [4]. However, it must be remembered that in commercial forests, it is still necessary to observe the basic principles of forest protection and the struggle against pests with special regard to climate change, reflected in rising temperatures and the uneven distribution of precipitation—including periods of intense drought, which has manifested itself over the last years in Central Europe. These factors induce long-term stress on forest stands, reducing the natural resistance of forest tree species, and conversely, increasing the risk of an outbreak of insect pests, e.g., [38–41].

The application of scientific findings on the importance of deadwood in the management of production forests, which form the main share of woodlands in Central Europe, is essential for the biological diversity in the wider region of forests. Based on a thorough analysis of scientific findings, this work aims to define the attributes of functionally integrated forest management supporting the biological diversity of the saproxylic beetle species. The goal is to propose appropriate management measures in the context of common forestry practice in the Central Europe region. This paper is focused on commercial forests and does not discuss other types of management, such as game parks, grazing forests, pheasantries, orchard meadows, and other agroforestry systems, or similar entities in the category of special-purpose or protection forests. Although these are undoubtedly the most important areas for saproxylic insects in general, their share in Europe is very low [42,43]. It is necessary to find out how much deadwood there is in natural forests, where it is, and what its time dynamics are, in order to apply the findings for forest management [1]. For long-term sustainability, it is necessary to take into account the spatial and temporal relativity of

deadwood habitats [44]. It is also necessary to determine production loss estimations for forest owners, and thus quantify the compensation associated with the application of the specific deadwood-enrichment management [45]. In the analytical part, the work aims to answer questions related to the deadwood management with an exclusive focus on creating suitable conditions for saproxylic beetles:

- What is the optimal volume of deadwood?
- What provides effective enrichment?
- How to maintain the continuity of deadwood?
- Where is the best place to start enrichment?

In the synthetic section of the paper, an active management model was proposed to increase biodiversity for three important tree species in Central Europe.

2. Analysis

2.1. What Is the Optimal Constant Volume of Deadwood?

Discussions are often held on the amount of deadwood left to decompose, which is needed to comprehensively fulfill all its functions, while at the same time balance the reproductive offer for the widest possible range of saproxylic beetles. This question is important for the planning of wood-necromass management, as the number of saproxylic beetles are known to increase with the amount of deadwood [6,46–52] and wood-inhabiting fungi [23,53,54]. The number of large logs in the late stage of decay, and the constant volume per hectare are the variables that best explain the species richness of this group of beetles [55–57] and fungi [54]. With each m^3 of deadwood per hectare, the number of saproxylic beetle and fungal species increases on average by an additional 1.2 species [5]. To some extent, even the exact optimal volume is relative, as it encounters acceptable economic loss and other risks associated with deadwood [1]. In some published studies, we can find a specified universal volume of deadwood for increasing and maintaining the biological diversity of saproxylic beetles in commercial forests. This volume most often fluctuates between 20 and 60 m^3/ha [34,44,47,58,59].

These values correlate to the diversity of wood-decaying fungi, for which the optimal volume of deadwood might exceed 100 m^3/ha , and only from 20 m^3/ha do the first endangered species begin to appear [60]. Wood-decaying fungi generally require high volumes of necromass, sometimes exceeding 300 m^3/ha [23]. Many saproxylic beetles are linked to wood-decaying fungi [7,17,61,62]. The solar influence is essential for the abundance and diversity of saproxylic beetles [28,63,64], and at the same time, sun exposure can compensate for the amount of deadwood [23]. A greater amount of insolation in sunny stands reduces the required volume of deadwood for saproxylic beetles, and vice versa in shady cold stands [47,65,66]. The strength of the effect of sun exposure on species richness of saproxylic beetles is more likely related to the local climate—the importance of sun exposure diminishes and may not become a limiting factor in warmer climatic conditions. By contrast, wood-decaying fungi react negatively to changed or opened canopy [23]. Humid and warmer environments are very important factors for many fungal decomposers [53,67,68]. Thus, in the case of high volumes of deadwood, sun exposure may be a limiting factor for biodiversity [48]. At the same time, several large logs cannot be replaced by a larger number of thin logs or even smallwood [69]. Logs are more valuable than branches [49], as numerous species cannot live on small dimensions of dead biomass and have a set minimum threshold diameter [49,70]. Similarly, the number of saproxylic beetle species increases with biomass diameter [71,72].

If we compare these recommended volumes of deadwood in managed stands to the current state of forests in 19 European countries, where there is an average of 15.6 m^3/ha of deadwood, we find significant differences [73]. More precise volumes of deadwood identified in commercial forests are given in Table 1. The small volume of deadwood is the main reason why commercial stands are very poor in saproxylic beetles [44,74,75]. The same applies to the most endangered species in forest ecosystems, where these volumes are well below the limits at which they begin to appear [44], e.g., typically over 60 m^3/ha [34,48,65].

Table 1. Volume of deadwood in managed stands (m³/ha).

	Volume (m ³ /ha)	Tree Species	Country
Fridman and Walheim (2000) [76]	6.1	Coniferous	Sweden
Siitonen (2001) [77]	14	Coniferous	Finland
Christensen et al. (2005) [78]	10	Beech	Europe
Vašíček (2007) [79]	5.5–9	Mix	Czech Republic
Vítková et al. (2018) [3]	9.1	Mix	Czech Republic
Puletti et al. (2019) [73]	9.8	Mix	Czech Republic
Roth et al. (2019) [7]	18.9	Beech	Germany
Kučera and Adolt (2019) [80]	6.7–13.8	Mix	Czech Republic
Leidinger et al. (2020) [8]	19.3	Beech-oak	Germany
Bujoczek et al. (2021) [81]	4.1–15	Mix	Poland

Tree species—the main tree species occurring in studied forest stands. Mix: forest stands with coniferous and deciduous tree species combined.

Up to three times higher volumes of deadwood were detected in commercial stands in mountain areas [81]. However, even this condition strongly limits the biodiversity of saproxylic beetles because in such cold locations, a higher volume of deadwood is required compared to warm ecosystems [47,65]. The diversity of deadwood is also important [66]. Increased volumes of deadwood—and consequently, the saproxylic beetles' diversity—are highly correlated with the diversity of other taxonomic saproxylic groups, which leads to an increase in the overall multidiversity of saproxylics [74]. This is due to the inhabitation of the same or similar types of deadwood microhabitats, e.g. by fungi, lichens, and mosses [34,54,82], also the group of Diptera [83]. This is also confirmed by the proven causality in the number of nesting birds in tree snags only when robustly colonized by saproxylic beetles [84].

2.2. How to Effectively Enrich the Stands

It is simple to enrich the stands just by leaving the felled logs, felling residues, and fallen wood in place [1]. The enrichment of forest stands with only small fractions of wood biomass is insufficient in terms of increasing biodiversity [3]. It is necessary to focus on bulky specimens of deadwood, as this type of wood is certainly missing in the commercial stands [85]. Therefore, thick wood fractions need to be applied [2,86]. The minimum diameter is 15 cm [87,88], but at the same time, the increasing diameter of deadwood increases the possibility to host bigger species of beetles [49] and a larger number of saproxylic beetles [72] and fungi [54]. Also, Grossner et al. [34] recommend preserving deadwood of larger dimensions in the stands, with a diameter of 50 cm and more, as much as possible. Primeval forest relics, which are species that depend upon forest habitats without interrupting the continuity of the forest with large amounts of bulky (>40 cm) deadwood [11,89–93].

Diameters over 70 cm of veteran trees have a demonstrably positive effect on all saproxylic beetles [48]. Sizeable deadwood deposits can host more saproxylic species, both endangered and common, simultaneously [94]. However, such large fractions are very scarce in forests [95], while they are essential for highly endangered and rare saproxylic beetle species [11,34,59,86,92,93]. Although smaller wood necromass also hosts many saproxylic beetles [72,96], these are mainly groups of common species [59,96]. However, some studies still favor smaller deadwood mass over large fractions [97]. The difference is probably due to the greater abundance of early species of saproxylic beetles rather than the later species, which are dependent upon the later stages of wood decomposition.

Active enrichment brings about a more complicated issue—standing deadwood, the so-called snags, or microhabitat trees [4,5]. Good results in terms of biodiversity are provided by so-called ring-barked trees [98] or stumps of up to 4 m high (Figure 1), often used and studied in Scandinavian countries [35,99–101]. High stumps are parts of the trees that remain in the stand after they have been felled at a greater height. Normally, trees are felled at a height just above the ground utilizing the lower part of the trunk to

produce wood products. The importance of standing deadwood and its greater impact on biodiversity than that of lying logs, especially in endangered species, is illustrated in many cases [56,69,87,102,103]. They carry the highest number of microhabitats per unit area [104]. For this reason, it is necessary to focus on standing deadwood. The simplest, safest, and at the same time the most economically viable way seems to be the formation of high stumps, when at this height, we can then talk about the equivalent of snags. Nevertheless, leaving live trees in the stands is the most frequently recommended method [1], even though there is a far greater safety risk due to the unpredictable fall of a dying tree [3]. Leaving live coniferous species in commercial stands does not develop high-quality microhabitats for saproxylic organisms even after an extended period of time. It is much more convenient to leave deciduous tree species to die naturally in the stands [105] due to their high potential for microhabitat formation [3,106].

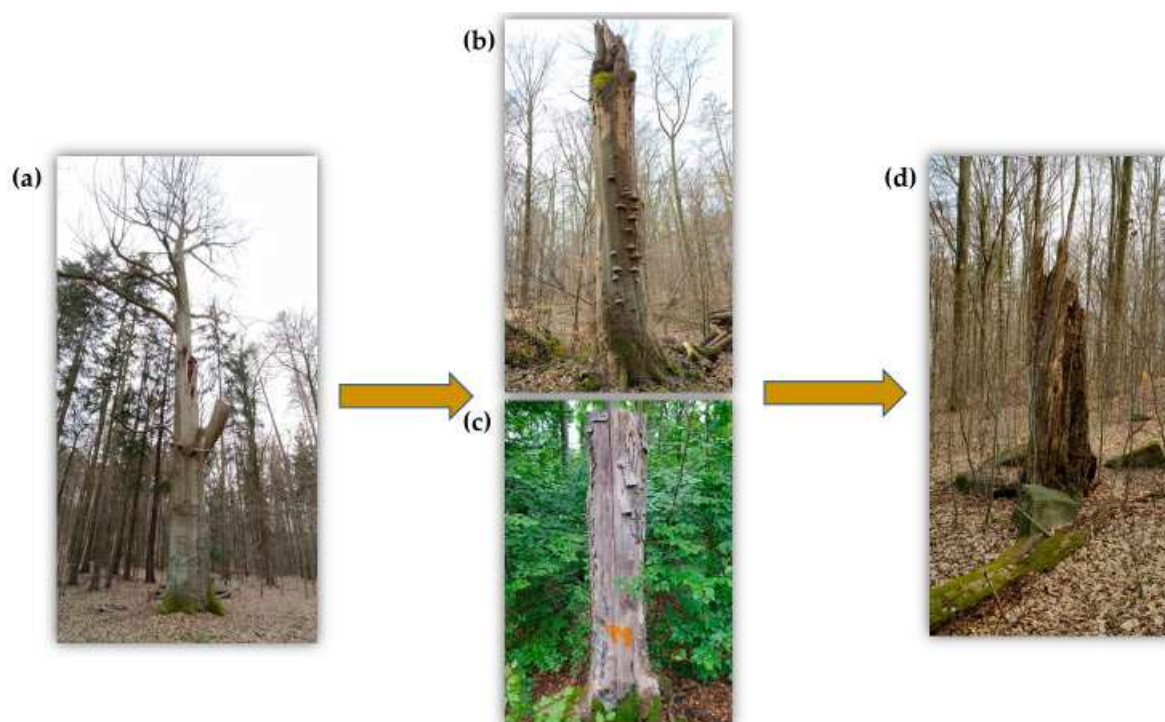


Figure 1. Development of a veteran tree. (a) Solitary tree, which is slowly approaching the limit of physical age and creates a variety of microhabitats. (b) The snags are very valuable for saproxylic beetles. (c) The man-made snags (high stumps) are a suitable substitute in places where trees cannot be left to develop spontaneously. (d) Very advanced stage of decomposition process of the snags.

In high stumps, it will take longer for the wood to become attractive to saproxylic species of the later stages of the decomposition process, because the decomposition of higher stumps takes longer [68]. In some cases, decomposition took up to 3 times longer, and was due to substantially lower moisture of the snag's wood [76,107–109]. The point of the attractiveness to beetles was confirmed by Jonsell and Weslien [99]. It was found that even man-made stumps that are several years old match the species richness of natural stumps [100]. For species of the early stages of deadwood decomposition, insolation is more important than the diameter of the stump [101]. As the decomposition phase of deadwood progresses, the species dependent on these stages of deadwood decomposition will also occur [17]. With larger dimensions, however, deadwood in the form of trunk torsos and high stumps can host more microhabitats such as cavities, and thus be a hotspot for saproxylic beetles as well as nesting birds and bats. The larger the diameter of the tree, the more species of common and endangered beetles [110–112], as well as *Picidae* birds are found [84]. By contrast, fungi prefer lying deadwood [54].

It has been confirmed that the volume of lying wood has effectively increased since the introduction of integrated management, but special support for standing deadwood is still a necessity. Even after the introduction of integrated management, the number of torsos has not increased, while habitat trees have even decreased [4]. The share of standing deadwood is 20–30% (mode) of the total volume of deadwood, exceeding 100 m³/ha. This share was found in natural forests and old reserves [78,104,108,113–115]. Too many snags on the local level (e.g., in one stand) can reduce the occupancy of individual snags, as resource availability would be greater than the ability of beetle communities to colonize these habitats [98]. At the same time, keeping in mind that isolation is negative, it is important to maintain the connection between these habitats [111], preferably in groups [2]. Functionally, the trunk torsos and veteran trees are also suitable for biological forest protection due to their great host potential. They often host large numbers of predatory, parasitoid insects, birds, and bats, and the synergistic effect of these groups can inhibit the growing number of pests to some extent. Deadwood itself is the host of many pest antagonists [87]. The enrichment strategy and the subsequent change over several years were evaluated by Doerfler et al. [5], who found that deadwood mass in production forests increased from 8 m³ (set 1) and 18.9 m³ (set 2) to 13.6 m³ and 67.9 m³ (set 1 \geq 20 cm, set 2 \geq 12 cm of deadwood for timber inventory). In standard production management, the annual increase in the average level of deadwood is only 0.18 m³/h [76]. As a result of active enrichment, saproxylic species respond positively to the increased amounts of deadwood in stands [5–7,116] and simultaneously increase multidiversity, including non-saproxylic insect species [5]. It has even been found that the biodiversity of the saproxylics in production stands has exceeded recent reserves [8], or at least equalized them [7]. This can be proof of how suitable integrated forest management is for supporting an abundance of insects without the need for permanent and strict conservation activities that exclude the production function of forests. A positive effect of close-to-nature integrated management on saproxylic beetles is also confirmed by Jacobsen et al. [117].

2.3. Maintaining Constant Volume Continuity

The continuity of deadwood over time is essential for the maintenance of biodiversity, so that the supply of microhabitats for invertebrates is constantly evolving and emerging [50,118,119]. If a species does not find their particular type of microhabitat to establish in the landscape, they will persist in their current location, and upon losing it, they will completely disappear and become regionally extinct [120]. Therefore, it is necessary to supply deadwood more often than only once during the entire production period (rotation), as the decomposition process of wood is relatively short in some cases. The metadata assessment shows that wood of European beech (*Fagus sylvatica*, L.) decomposes fastest, in 20–60 years. The wood of Norway spruce (*Picea abies*, L. H. Karst) decomposes within 50–100 years on average, and wood of silver fir (*Abies alba*, Mill.) within 70–110 years, depending on the conditions and dimensions [67,68,108,109,121–128]. By contrast, oak (*Quercus* sp.) is rather stable, and its wood standardly decomposes for at least 90 years in all circumstances [129].

For this reason, it is necessary to carry out the enrichment at least three times within the European beech rotation period, two times in the case of Norway spruce, and once is sufficient for the average oak rotation period, which is 115 years in the Czech Republic (Information on Forest and Forestry 2019). Similarly, enrichment in the range of 25–40 years is recommended by Přivětivý et al. [67]. Alternatively, it is recommended to keep standing trees in the stand to decay naturally, to bridge the period when deadwood is not left purposely in place after regeneration felling [1,3]. In order to create a practical methodology for forest owners—in connection with financial compensation—it will be necessary to calculate in more detail the necessary enrichment phases according to the site conditions and their original rotation periods.

2.4. Where to Enrich the Stands?

To select appropriate deadwood management, it is necessary to consider the mobility of species [81]. Generally, beetles disperse poorly due to their seasonal development, and because the stage of the active adult is relatively short [119]. Thus, saproxylic insects have a low ability for dispersion, decreasing with the rarity of individual species [130]. It also weakens the mobility of endangered and primeval forest relics [9,50,131]. It has been found that the continuity of microhabitats and large pieces of deadwood in forest stands perhaps play a more important role for saproxylic beetles, fungi, and lichens than the amount of wood necromass alone [119,131], or at least the continuity has an additive effect [50,57]. In production forests, however, the continuity of deadwood has disappeared, and so the implementation of integration principles based on increasing necromass begins at “square one” (Figures 2 and 3). For this reason, it is advantageous to start enriching the stands with deadwood in production stands near natural forests, old reserves, and other forest refugia of rare saproxylic beetle species. The distance must be as close as possible to the boundaries of these locations because the mobility and dispersal space capacity of saproxylic beetles, fungi, and lichens were found to be very low. The extent of dispersion activities is reported for 100–150 m [118,132], 20–200 m [82,133], and 100–400 m² [59,134]. Cavity-living species only occur in close proximity to the cavities, some of them not leaving them at all, e.g., [135,136].



Figure 2. Development of the natural accumulation of deadwood in unmanaged stands within 70 years of abandonment in the University Forest Enterprise of the Czech University of Life Sciences Prague.

Regardless of location, however, it has been documented that the very enrichment in shelterwood and selection-managed production beech stands has led to an increase in saproxylic insects [5,7], as beetles respond very positively to an increase in deadwood in all area scales [82]. Integrated management with an emphasis on deadwood accelerates high biodiversity and reinforces ecosystem services in production stands, whose fulfillment of these attributes so far has been rather problematic, e.g., [7]. At present, it is forest reserves—often former production forests that have been taken out of management—which serve as biodiversity hotspots. However, in newly established forest reserves, biodiversity does not significantly increase until at least 40 years of development [74]. If close-to-nature integrated management is applied on a larger scale, forest reserves can be used to spread endangered saproxylic organisms that necessarily need specific types of deadwood microhabitats. At the same time, the reserves will be used to monitor the natural dynamics of the development of forest stands left to natural influences. Even after the widespread use

of integrated principles in production forests, it is not intended nor economically feasible to increase deadwood to 130 m³/ha, as is the average in beech forest reserves—hence the unfailing importance of reserves [78], Table 2. Such high volumes of deadwood are necessary for the life of many species of primeval forest relics.

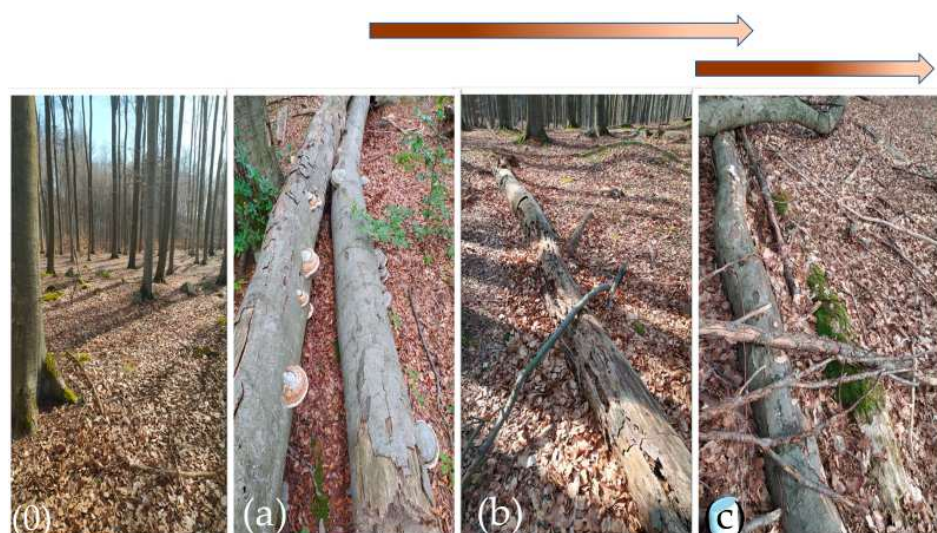


Figure 3. Stages of enrichment: (0) A stand with no deadwood. (a) The first leaving of the wood to disintegrate. (b) A medium-intensity decomposition degree at about 2/3 of the time period of the enrichment. (c) A barely visible, highly decomposed log and the following phase of the purposeful leaving of the deadwood in the site. The arrow above the picture indicates the decomposition process, the lighter the shade, the more decomposed the wood.

Table 2. Volume of deadwood in the forest reserve.

	Volume (m ³ /ha)	Tree Species	Country
Christensen et al. (2005) [78]	100 *–220	Beech	Europe
Dudley and Vallauri (2005) [85]	40–200	Broadleaved	Europe
Bílek et al. (2011) [137]	48 *	Beech	Czech Republic
Motta et al. (2011, 2015) [138,139]	327	Mix	Bosnia & Herzegovina, Italy
Vacek et al. (2015) [108]	170–242 *	Mix	Czech Republic
Saniga et al. (2019) [140]	105–160	Beech	Slovakia
Oettel et al. (2020) [115]	109	Mix	Austria

Tree species—the main tree species occurring in studied forest stands. Mix: forest stands with coniferous and deciduous tree species combined, * recent reserve.

Deadwood is one of the features typical of natural forests [1]. From this point of view, even commercial stands with rather substantial amounts of deadwood cannot fully substitute natural forests with all their attributes [141]. On the other hand, the artificial enrichment of stands with deadwood increases biodiversity relatively quickly compared to newly established reserves, while maintaining the important wood production function of the forest [5–7]. Larrieu et al. [114] found that in lowland oak-beech stands left to spontaneously develop for over 10–50 years, the volume of deadwood increased by 40 m³/ha, yet after 65 years of development, the incidence of larger pieces of deadwood (diameter > 30 cm) was very scarce. Fallen logs are mostly small in size ≤10 cm [95]. This low number of thick dead logs, even after such a long period of spontaneous development, is a problem for primeval forest relics and other highly endangered saproxylic beetles that are dependent on large fractions of wood necromass. Within integrated management, it is possible to intentionally enrich with deadwood, even those with large dimensions, quickly

and easily, but on the other hand, it significantly increases the economic loss for the forest owner, even though the stands will perform this ecosystem function for a very long time.

3. Synthesis—A Case Study of Active Management

The attributes of forest management supporting biodiversity were derived from the above-mentioned extensive analysis of published scientific findings. The attributes of active forest management were defined for three important tree species in the commercial forests of the Czech Republic and wider Central Europe: Norway spruce (*Picea abies* [L.] H. Karst.); European beech (*Fagus sylvatica* L.); and oaks (*Quercus* sp., including *Quercus robur* L. and *Quercus petraea* [Matt.] Liebl.). These are the conditions of a temperate forest at the altitudes of 100–1200 m a.s.l., which correspond to the average annual temperature: 3–10 °C, and the annual total precipitation of 450–1300 mm. Active management is designed to create the best possible conditions in terms of biodiversity, which means leaving a significant volume of deadwood in the stands. However, its practical application may be less extensive, depending on the potential and motivation of the forest owner. Management measures are designed for all three tree species groups within the whole range of site conditions. The model is developed for three site indexes (SI): 34 (30), 28 (24), and 18 (14, 16), which represent the best, average, and least favorable growth conditions of the model species. The SI number stands for an average height of the tree species at 100 years of age. The time scheme of active management aimed at increasing the diversity of saproxylic beetle species is designed for one average rotation period of commercial stands (100 years for beech and spruce/fir, 130 years for oak), which is based on Decree No. 298/2018 Coll. (Ministry of Agriculture 2018). The enrichment of forest stands with necromass is planned for the scheduled period of tending and regeneration interventions in accordance with the used models of tending and regeneration of commercial stands in the Czech Republic [142–144]. Potential yields of forest production, corresponding to the volume of wood left in forest stands under active management, were calculated on the basis of the yield tables [145,146]. The design of active management is shown in the diagram (Figures 3 and 4). The visualization respects the different rates of decomposition and the need to maintain the overlap of decomposition stages during the enrichment with wood at the age of thinning (pole stage), and at the time of regeneration felling (stemwood stage). The quantification of enrichment is given for the particular tree species in Tables 3–5. The calculations also reflect the different production conditions of the sites, SI: 34 (30), 28 (24), and 18 (14, 16). The model does not expect deviations from the usual silvicultural practice applied for the particular tree species; the difference compared to the standard management lies in leaving a certain amount of wood in the stands to decompose.

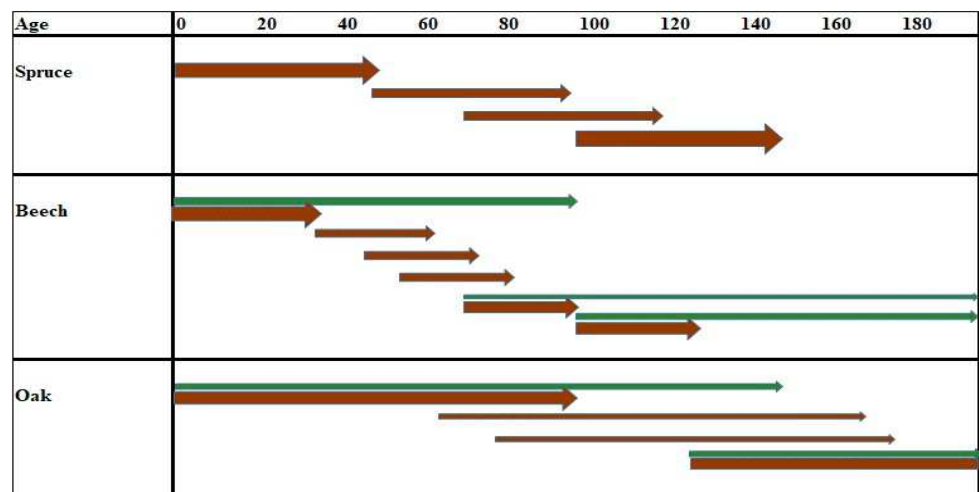


Figure 4. Simplified visualization of dendromass enrichment phases (green color) and necromass (brown color) according to tree species.

Table 3. Design of active deadwood (DW) management for Norway spruce/silver fir.

SI	Age	Volume DW m ³ /ha	Standing DW m ³ /ha	Mean DBH cm	Volume Stock m ³ /ha	Total Volume Production m ³ /ha	Loss in Volume Production %
34	100/0	60		38			
	55	20		25			
	75	20		33			
	Σ	100			827	1046	9.6
28	100/0	60		32			
	55	20		20			
	70	20		25			
	Σ	100			620	737	13.6
16	100/0	64		24			
	50	20		14			
	70	16		20			
	Σ	100			324	360	27.8

Table 4. Design of active deadwood (DW) management for European beech.

ASI	Age	Volume DW m ³ /ha	Standing DW m ³ /ha	Mean DBH cm	Volume Stock m ³ /ha	Total Volume Production m ³ /ha	Loss in Volume Production %	
34	100/0	60	15	26				
	35	20		13				
	45	20		19				
	55	20		22				
	70	30	15	28				
	Σ	150	30			648	874	17.1
28	100/0	60	15	32				
	35	20		10				
	45	20		14				
	55	20		17				
	70	30	15	18				
	Σ	150	15			478	596	25.2
18	100/0	93	15	24				
	50	18		12				
	65	19		17				
	80	20	15	22				
	Σ	150	30			260	317	47.3

Table 5. Design of active deadwood (DW) management for oak.

ASI	Age	Volume DW m ³ /ha	Standing DW m ³ /ha	Mean DBH cm	Volume Stock m ³ /ha	Total Volume Production m ³ /ha	Loss in Volume Production %
30	130/0	30	10	41			
	65	10		20			
	80	10		25			
	Σ	50	10		622	789	6.3
24	130/0	30	10	52			
	70	10		27			
	85	10		32			
	Σ	50	10		424	516	9.7
14	130/0	34	10	23			
	55	11		12			
	75	5		17			
	Σ	50	10		182	201	24.9

3.1. Norway Spruce

A necromass enrichment model was designed for this tree species in accordance with the expected decomposition time, which corresponds to approximately half of the rotation period. With the planned continuous volume of 50 m³/ha, it means leaving 100 m³/ha in the stands for the entire rotation. The first stage of enrichment with deadwood occurs during the major harvest, when 60 m³/ha of wood is left to decay. This is about 7% of the mature stand volume in the SI 34, 10% in the SI 28, and 20% in the SI 16. Another enrichment with deadwood begins at the age of 55 (20 m³/ha) and then at the age of 70 (75) (again, 20 m³/ha), when thinning is carried out (Figure 4, Table 3). Preferably, sterile snags and trees of low economic value are left to decompose. If there is a risk of bark pest

infestation, it is necessary to debark the wood mass, which significantly increases the costs. In terms of forest protection, Norway spruce is the most delicate tree species in deadwood enrichment. For this reason, active enrichment with standing spruce deadwood is not computed.

3.2. European Beech

Due to the fact that beech wood decomposes rather quickly, it is necessary to supply it quite often to ensure the planned continuous volume and to leave about 150 m³/ha during the rotation period, which is the largest volume among the examined tree species. The first phase of enrichment with deadwood occurs during the major harvest, when 60 m³/ha of wood is left to decay. This is about 9.3% of the mature stand volume in the SI 34 and 12.6% in the SI 28. In the worst sites represented by ASI 18, it was necessary to increase the enrichment at the time of the major harvest to 93 m³/ha (39.7% of the mature stand volume), because the available volume of wood from standard thinning would not be enough to provide the necessary amount of wood to decay. At the time of the major harvest, approx. 15 m³/ha of the planned volume of trees would be left standing to die naturally and then decompose, which represents approximately 3–5 trees. Standing trees can be combined with at least 4 m high stumps. Another enrichment with deadwood would begin at the age of 35, 45, and 55 years (always 20 m³/ha) and then at 70 years (30 m³/ha), at the time of standard thinning (Figure 4, Table 4). In the poorest sites, further enrichment would be limited to thinning at the age of 50, 65, and 80, every time leaving approx. 20 m³/ha to decay. During the last enrichment, about 15 m³/ha of the planned volume would be left standing to die naturally. Trees with low economic value (trees with cavities and visible rot, crooked, forked, and damaged trees) would preferably be left to decay.

3.3. Oak

Unlike spruce—and especially beech—oak wood decomposes relatively slowly. For this reason, it is sufficient to enrich the oak stands with the smallest volume of deadwood, which is equal to the recommended amount of 50 m³/ha during the rotation period. The first stage of enrichment with deadwood takes place during the major harvest, when 30 m³/ha of wood is left to decay. This is about 5% of the mature stand volume in the SI 30 and 7% in the SI 24. In the poorest sites, represented by SI 14, it was necessary to increase the enrichment during the major harvest to 33 m³/ha (18% of the mature stand), because the available volume of wood from the standard thinning would not be sufficient to ensure the necessary amount of wood to decompose. At the time of major harvest, approx. 10 m³/ha of the intended volume of trees would be left standing to die naturally and then to rot, which represents approximately 1–3 trees. Standing trees can be combined with at least 4 m high stumps. Further enrichment with deadwood should take place at the age of 65 (70), and 80 (85) years (always 10 m³/ha) in accordance with the tending models (Figure 4, Table 5). In the poorest sites, further enrichment might be limited to thinning at the age of 55 and 75, leaving 11 m³/ha and 5 m³/ha. Trees with low economic value (trees with cavities and visible rot, crooked, forked, and damaged trees) would preferably be left to decay.

4. Discussion and Conclusions

The proposed management model suggests a relatively rapid enrichment of stands with deadwood, which is a key factor in increasing the diversity of saproxylic organisms. At the same time, the production function of forest stands—and thus the use of wood—is not suppressed. Management is designed to be applicable to current standard forest management models. However, it is obvious that alternative, close-to-nature silvicultural methods are also important for increasing biodiversity in commercial forests. Changing silviculture systems are creating different conditions for many invertebrate communities [128,147] and the landscape is regionally heterogeneous [148]. Based on an analysis of scientific findings, the volume of wood mass actively left to decay, which is supposed to

be continuously present in forest stands, was calculated at 40–60 m³/ha. This is a volume attempting to balance a wide range of requirements for saproxylic beetles, other ecosystem functions and economic considerations. This volume will ensure the survival of many endangered species, with the exception of critically endangered primeval forest relics, for which this volume may be insufficient, but is already approaching a stage where they are likely to occur [44,65]. Compared to actual volumes in Europe, there is at least 3 times less dead biomass on average in commercial stands [149]. The actual enrichment process is assessed in relation to the rate of decomposition of the examined tree species deadwood, and on the models of tending and regeneration silviculture measures. The most intensive management model is designed for beech stands (150 m³/ha per rotation period), while the least intensive enrichment is designed for oak stands (50 m³/ha per rotation period). Enrichment during the stand development is shifted to more advanced stages, when it is possible to leave wood of larger dimensions in the stand, which is especially important for increasing the diversity and abundance of rare species of saproxylic beetles. Deadwood over 15 cm of diameter has the best properties. These larger fractions maintain suitable conditions for extended periods of time. Standing deadwood should be kept in groups, with at least a few individuals representing a share of 20–30% of the total volume of deadwood. High stumps are available and safe standing deadwood. Due to economic aspects, labor intensity, and the effect on biodiversity, it is clear that creating such high stumps should be performed on trees with diameter at breast height (DBH) >35 cm. When created by harvester technology, even occupational safety precautions are met. In terms of the diversity of dead biomass, it is necessary to naturally preserve dead trees and their parts, as they are often damaged and contain important microhabitats—provided that there is no threat to forest stands by pests. This type of deadwood can be expected in the longer term from the trees that will be left standing to die naturally in the stand. Advantageously, a tree left in the stand gains space and time to grow to large dimensions, thus increasing the number of microhabitats [106,150,151]. A future veteran tree growing outside the closed stands will be preferable to saproxylic species, as evidenced by many studies, e.g., [27,32,112], while numerous rare species live only on these veteran trees. Considering the significant decline of old trees in the landscape [152,153], it is also possible to slightly reverse the unfavorable situation. However, the forest manager will find it difficult to select convenient places where these unique trees can be left to die naturally. Suitable sites include places where a substantial loss of the stand-growing area does not pose a problem, and where no significant crown projection is an obstacle to the growth of the new forest. From a safety perspective, it is necessary to avoid places frequently visited by people.

A continuity of nutrient/residence stability is undoubtedly a key issue. To maintain stability, it is necessary to enrich several times during the rotation period, depending on the type of species. It is three times for *F. sylvatica*, two times for *P. abies*, and once for *Quercus* sp. during their rotation period. In terms of standing wood, the production of high stumps in regeneration felling will be combined with leaving several live trees in place to die naturally. To conserve rare early-successional species, it is necessary to ensure a continuous input of dying trees by prolonging rotation times in mature forests [154] and other rare species [92]. The starting point of functionally integrated management is not tied to specific sites or conditions. This management concept can be used almost wherever the diversity of the landscape is observed. However, from the point of view of saproxylic beetles with rather limited mobility, it is appropriate to start enrichment in the immediate vicinity of forest reserves or other important refugia of endangered beetles. This will create a backbone network in the sense of a green corridor to more distant localities for easier dispersal of these species into the landscape. As a matter of fact, reserves are not a complex solution in the landscape where an area several times larger is occupied by commercial stands.

The proposed management for increasing the biodiversity of saproxylic species reduces timber production. Nevertheless, our concept of active forest management can be classified as Medium-Combined Objective Forestry in the sense of the Duncker et al. [155]

classification, as it attempts to combine the fulfilment of multiple functions and needs in a single stand. The absolute amount of loss is influenced by the proposed management parameters, which reflect the tree species. The lowest production loss is in oak because the proposed volume of wood to be left in the stand is the smallest (50 m³/ha for 130 years). In contrast, the highest loss is recorded for beech (150 m³/ha for 100 years). The relative amount of loss in relation to the total volume production is significantly affected by the quality of the site. It varies between 6.3% (oak, SI 34) and 47.3% (beech, SI 18). An approximate estimate of the financial damage for the given tree species and the circumstances of the Czech Republic can be made using the study by Pulkrab [156], who calculated the economic effect of the timber-production function for all main tree species and habitat types. If we assume that the level of monetization will be the same, then the potential economic loss would be in the range of ca 20 EUR/ha.year (oak) to 45 EUR/ha.year (spruce). However, when applying the recommended methods in the management proposal, a reduction of this loss can be expected due to the preferential leaving of low-value trees to decay. While the economic loss in the application of the proposed model is comparable between sites, the share of this loss in total profit varies considerably, from ca. 10% (SI 30, oak) to ca. 100% (ASI 28, beech). This financial loss is somewhat less than reported by Doerfler et al. [5] and Roth et al. [7], who documented a loss of 80–90 EUR/ha-year in Germany. In our case, however, we calculated the actual potential loss by subtracting the estimated costs of harvesting and transporting the wood to the customer from the value of the deadwood left. If we considered only the value of the left wood, we get an amount of 45–70 EUR/ha.year for spruce and beech, and about 30 EUR/ha.year for oak. Moreover, in the poorest beech and oak habitats (SI 14, 18), standard management is unprofitable, so the application of the proposed management in payments for ecosystem services could mean a positive economic outcome and therefore a high incentive for forest owners. These values correspond to the potential ecosystem function of these stands and could be used to derive payments for this service to the forest owner. By comparison, these amounts are equivalent to 20–30% of the flat rate payment in 2020 for agricultural land in the Czech Republic, or 15–25% of the subsidy for organic farming. When applied generally to all commercial forests in the Czech Republic, this would mean an annual payment of approximately 1.9 billion CZK, which corresponds to about 76 million EUR. Still, these financial values are only indicative ones; it is necessary to provide a more precise analysis in a separate economic study.

Author Contributions: Conceptualization, V.Z. and J.R.; methodology, V.Z. and J.R.; analysis, J.R. and K.P.; investigation, V.Z. and J.R.; resources, V.Z.; writing—original draft preparation, V.Z. and J.R.; visualization, V.Z. and J.R. All authors have read and agreed to the published version of the manuscript.

Funding: This research was funded by Internal Grant Agency of the Faculty of Forestry and Wood Sciences, No. 43120/1312/3106 and with the support of The Ministry of Agriculture of the Czech Republic, NAZV No. QK1910292.

Data Availability Statement: The study (review) was based on the data provided in the publications cited in the paper.

Acknowledgments: We are grateful to Jitka Šišáková and native speaker Richard Lee Manore (USA), who checked the English language.

Conflicts of Interest: The authors declare no conflict of interest.

References

1. Bauhus, J.; Puettmann, K.; Messier, C. Silviculture for old-growth attributes. *For. Ecol. Manag.* **2009**, *258*, 525–537. [[CrossRef](#)]
2. Bače, R.; Svoboda, M. *Management Mrtvého Dřeva v Hospodářských Lesích; Certifikovaná metodika*; VÚLHM: Strnady, Czechia, 2016; 44p.
3. Vítková, L.; Bače, R.; Kjučukov, P.; Svoboda, M. Deadwood management in Central European forests: Key considerations for practical implementation. *For. Ecol. Manag.* **2018**, *429*, 394–405. [[CrossRef](#)]
4. Doerfler, I.; Müller, J.; Gossner, M.M.; Hofner, B.; Weisser, W. Success of a deadwood enrichment strategy in production forests depends on stand type and management intensity. *For. Ecol. Manag.* **2017**, *400*, 607–620. [[CrossRef](#)]

5. Doerfler, I.; Gossner, M.M.; Müller, J.; Seibold, S.; Weisser, W. Deadwood enrichment combining integrative and segregative conservation elements enhances biodiversity of multiple taxa in managed forests. *Biol. Conserv.* **2018**, *228*, 70–78. [[CrossRef](#)]
6. Doerfler, I.; Cadotte, M.W.; Weisser, W.W.; Müller, J.; Gossner, M.M.; Heibl, C.; Bässler, C.; Thorn, S.; Seibold, S. Restoration-oriented forest management affects community assembly patterns of deadwood-dependent organisms. *J. Appl. Ecol.* **2020**, *57*, 2429–2440. [[CrossRef](#)]
7. Roth, N.; Doerfler, I.; Bässler, C.; Blaschke, M.; Bussler, H.; Gossner, M.M.; Heideroth, A.; Thorn, S.; Weisser, W.W.; Müller, J. Decadal effects of landscape-wide enrichment of dead wood on saproxylic organisms in beech forests of different historic management intensity. *Divers. Distribut.* **2019**, *25*, 430–441. [[CrossRef](#)]
8. Leidinger, J.; Weisser, W.W.; Kienlein, S.; Blaschke, M.; Jung, K.; Kozak, J.; Fischer, A.; Mosandl, R.; Michler, B.; Ehrhardt, M.; et al. Formerly managed forest reserves complement integrative management for biodiversity conservation in temperate European forests. *Biol. Conserv.* **2020**, *242*, 108437. [[CrossRef](#)]
9. Speight, M. Saproxylic invertebrates and their conservation. Council of Europe. *Nat. Environ. Ser.* **1989**, *42*, 79p.
10. Alexander, K.N.A. Tree biology and saproxylic coleoptera: Issues of definitions, and conservation language. *Revue d'Écologie la Terre et la vie* **2008**, *63* (Suppl. 10), 9–13.
11. Jaworski, T.; Plewa, R.; Tarwacki, G.; Sućko, K.; Hilszczański, J.; Horák, J. Ecologically similar saproxylic beetles depend on diversified deadwood resources: From habitat requirements to management implications. *For. Ecol. Manag.* **2019**, *449*, 117462. [[CrossRef](#)]
12. Stokland, J.N.; Tomter, S.M.; Söderberg, U. Development of dead wood indicators for biodiversity monitoring: Experiences from Scandinavia. *Monit. Indic. For. Biodivers. Eur. Ideas Oper.* **2004**, *51*, 207–226.
13. Davies, Z.G.; Tyler, C.; Stewart, G.; Pullin, A. Are current management recommendations for saproxylic invertebrates effective? A systematic review. *Biodivers. Conserv.* **2008**, *17*, 209–234. [[CrossRef](#)]
14. Boddy, L.; Watkinson, S.C. Wood decomposition, higher fungi, and their role in nutrient redistribution. *Can. J. Bot.* **1995**, *73*, 1377–1383. [[CrossRef](#)]
15. Janovský, L.; Vágner, A.; Apltauer, J. The decomposition of wood mass under conditions of climax spruce stands and related mycoflora in the Krkonoše Mountains. *J. For. Sci.* **2002**, *48*, 70–79. [[CrossRef](#)]
16. Baldrian, P.; Valášková, V. Degradation of cellulose by basidiomycetous fungi. *FEMS Microbiol. Rev.* **2008**, *32*, 501–521. [[CrossRef](#)] [[PubMed](#)]
17. Weslien, J.; Djupström, L.; Schroeder, M.; Widenfalk, O. Long-term priority effects among insects and fungi colonizing decaying wood. *J. Anim. Ecol.* **2011**, *80*, 1155–1162. [[CrossRef](#)] [[PubMed](#)]
18. Hofstetter, R.; Dinkins-Bookwalter, J.; Davis, T.S.; Klepzig, K.D. Symbiotic Associations of Bark Beetles. In *Bark Beetles: Biology and Ecology of Native and Invasive Species*; Elsevier Inc.: Amsterdam, The Netherlands, 2015; pp. 209–245. [[CrossRef](#)]
19. Vogel, S.; Alvarez, B.; Bässler, C.; Müller, J.; Thorn, S. The Red-belted Bracket (*Fomitopsis pinicola*) colonizes spruce trees early after bark beetle attack and persists. *Fungal Ecol.* **2017**, *27*, 182–188. [[CrossRef](#)]
20. Horák, J. Ochrana saproxylického hmyzu: Chceme řešit příčiny nebo pouze následky? In *Brouci Vázaní na Dřeviny—Beetles Associated with Trees*; Sborník referátů; Horák, J., Ed.; Česká Lesnická Společnost: Pardubice, Czech Republic, 2008; pp. 14–17.
21. Nieto, A.; Alexander, K.N.A. *European Red List of Saproxylic Beetles*; Publications Office of the European Union: Luxembourg, 2010; 45p.
22. Parisi, F.; Frate, L.; Lombardi, F.; Tognetti, R.; Campanaro, A.; Biscaccianti, A.B.; Marchetti, M. Diversity Patterns Of Coleoptera and Saproxylic Communities in Unmanaged Forests of Mediterranean Mountains. *Ecol. Indic.* **2020**, *110*. [[CrossRef](#)]
23. Horák, J.; Kout, J.; Vodka, Š.; Donato, D. Dead wood dependent organisms in one of the oldest protected forests of Europe: Investigating the contrasting effects of within-stand variation in a highly diversified environment. *For. Ecol. Manag.* **2016**, *363*, 229–236. [[CrossRef](#)]
24. Krása, A. *Ochrana Saproxylického Hmyzu a Opatření na Jeho Podporu*; Metodika AOPK ČR; vyd.–Agentura ochrany přírody a krajiny České republiky: Praha, Czechia, 2015; 156p, ISBN 978-80-88076-15-5.
25. Vodka, S.; Konvicka, M.; Cizek, L. Habitat preferences of oak-feeding xylophagous beetles in a temperate woodland: Implications for forest history and management. *J. Insect Conserv.* **2009**, *13*, 553–562. [[CrossRef](#)]
26. Vogel, S.; Bussler, H.; Finnberg, S.; Müller, J.; Stengel, E.; Thorn, S. Diversity and conservation of saproxylic beetles in 42 European tree species: An experimental approach using early successional stages of branches. *Insect Conserv. Divers.* **2021**, *14*, 132–143. [[CrossRef](#)]
27. Ranius, T.; Jansson, N. The influence of forest regrowth, original canopy cover and tree size on saproxylic beetles associated with old oaks. *Biol. Conserv.* **2000**, *95*, 85–94. [[CrossRef](#)]
28. Widerberg, M.K.; Ranius, T.; Drobyshev, I.; Nilsson, U.; Lindbladh, M. Increased openness around retained oaks increases species richness of saproxylic beetles. *Biodivers. Conserv.* **2012**, *21*, 3035–3059. [[CrossRef](#)]
29. Horák, J.; Rébl, K. The species richness of click beetles in ancient pasture woodland benefits from a high level of sun exposure. *J. Insect Conserv.* **2013**, *17*, 307–318. [[CrossRef](#)]
30. Sebek, P.; Vodka, S.; Bogusch, P.; Pech, P.; Tropek, R.; Weiss, M.; Zimova, K.; Cizek, L. Open-grown trees as key habitats for arthropods in temperate woodlands: The diversity, composition, and conservation value of associated communities. *For. Ecol. Manag.* **2016**, *380*, 172–181. [[CrossRef](#)]

31. Mertlik, J. Review of the saproxylic click-beetles (Coleoptera: Elateridae) in Eastern Bohemia (Czech Republic), with special emphasis on species of the oak forests. *Elateridarium* **2017**, *11*, 17–110.
32. Horak, J.; Vodka, S.; Kout, J.; Halda, J.P.; Bogusch, P.; Pech, P. Biodiversity of most dead wood-dependent organisms in thermophilic temperate oak woodlands thrives on diversity of open landscape structures. *For. Ecol. Manag.* **2014**, *315*, 80–85. [[CrossRef](#)]
33. Horák, J.; Pavlíček, J.; Kout, J.; Halda, J. Winners and losers in the wilderness: Response of biodiversity to the abandonment of ancient forest pastures. *Biodivers. Conserv.* **2018**, *27*, 3019–3029. [[CrossRef](#)]
34. Gossner, M.M.; Lachat, T.; Brunet, J.; Isacsson, G.; Bouget, C.; Brustel, H.; Brandl, R.; Weisser, W.W.; Müller, J. Current Near-to-Nature Forest Management Effects on Functional Trait Composition of Saproxylic Beetles in Beech Forests. *Conserv. Biol.* **2013**, *27*, 605–614. [[CrossRef](#)] [[PubMed](#)]
35. Gustafsson, L.; Hannerz, M.; Koivula, M.; Shorohova, E.; Vanha-Majamaa, I.; Weslien, J. Research on retention forestry in Northern Europe. *Ecol. Proces.* **2020**, *9*, 3. [[CrossRef](#)]
36. Aggestam, F.; Konczal, A.; Sotirov, M.; Wallin, I.; Paillet, Y.; Spinelli, R.; Lindner, M.; Derks, J.; Hanewinkel, M.; Winkel, G. Can nature conservation and wood production be reconciled in managed forests? A review of driving factors for integrated forest management in Europe. *J. Environ. Manag.* **2020**, *268*, 9. [[CrossRef](#)] [[PubMed](#)]
37. Dieler, J.; Uhl, E.; Biber, P.; Müller, J.; Rötzer, T.; Pretzsch, H. Effect of forest stand management on species composition, structural diversity, and productivity in the temperate zone of Europe. *Eur. J. For. Res.* **2017**, *136*, 739–766. [[CrossRef](#)]
38. Stadelmann, G.; Bugmann, H.; Wermelinger, B.; Meier, F.; Bigler, C. A predictive framework to assess spatio-temporal variability of infestations by the European spruce bark beetle. *Ecography* **2013**, *36*, 1208–1217. [[CrossRef](#)]
39. Netherer, S.; Matthews, B.; Katzensteiner, K.; Blackwell, E.; Henschke, P.; Hietz, P.; Pennerstorfer, J.; Rosner, S.; Kikuta, S.; Schume, H.; et al. Do water-limiting conditions predispose Norway spruce to bark beetle attack? *New Phytol.* **2015**, *205*, 1128–1141. [[CrossRef](#)]
40. Marini, L.; Økland, B.; Jönsson, A.M.; Bentz, B.J.; Carroll, A.; Forster, B.; Grégoire, J.-C.; Hurling, R.; Nageleisen, L.M.; Netherer, S.; et al. Climate drivers of bark beetle outbreak dynamics in Norway spruce Forests. *Ecography* **2017**, *40*, 1426–1435. [[CrossRef](#)]
41. Matthews, B.; Netherer, S.; Katzensteiner, K.; Pennerstorfer, J.; Blackwell, E.; Henschke, P.; Hietz, P.; Rosner, S.; Jansson, P.-E.; Schume, H.; et al. Transpiration deficits increase host susceptibility to bark beetle attack: Experimental observations and practical outcomes for *Ips typographus* hazard assessment. *Agric. For. Meteorol.* **2018**, *263*, 69–89. [[CrossRef](#)]
42. Plieninger, T.; Hartel, T.; Martin-Lopez, B.; Beaufoy, G.; Bergmeier, E.; Kirby, K.; Montero, M.J.; Moreno, G.; Oteros-Rozas, E.; Van Uytvanck, J. Wood-pastures of Europe: Geographic coverage, social–ecological values, conservation management, and policy implications. *Biol. Conserv.* **2015**, *190*, 70–79. [[CrossRef](#)]
43. Plieninger, T.; Levers, C.; Mantel, M.; Costa, A.; Schaich, H.; Kuemmerle, T. Patterns and Drivers of Scattered Tree Loss in Agricultural Landscapes: Orchard Meadows in Germany (1968–2009). *PLoS ONE* **2015**, *10*, e0126178. [[CrossRef](#)]
44. Müller, J.; Büttler, R. A review of habitat thresholds for dead wood: A baseline for management recommendations in European forests. *Eur. J. For. Res.* **2010**, *129*, 981–992. [[CrossRef](#)]
45. Thorn, S.; Seibold, S.; Leverkus, A.B.; Michler, T.; Müller, J.; Noss, R.F.; Stork, N.; Vogel, S.; Lindenmayer, D.B. The living dead: Acknowledging life after tree death to stop forest degradation. *Front. Ecol. Environ.* **2020**, *18*, 505–512. [[CrossRef](#)]
46. Ranius, T.; Fahrig, L. Targets for maintenance of dead wood for biodiversity conservation based on extinction thresholds. *Scand. J. For. Res.* **2006**, *21*, 201–208. [[CrossRef](#)]
47. Müller, J.; Brustel, H.; Brin, A.; Bussler, H.; Bouget, C.; Obermaier, E.; Heidinger, I.M.M.; Lachat, T.; Förster, B.; Horak, J.; et al. Increasing temperature may compensate for lower amounts of dead wood in driving richness of saproxylic beetles. *Ecography* **2015**, *38*, 499–509. [[CrossRef](#)]
48. Lachat, T.; Chumak, M.; Chumak, V.; Jakoby, O.; Müller, J.; Tanadini, M.; Wermelinger, B.; Didham, R.; Jonsell, M. Influence of canopy gaps on saproxylic beetles in primeval beech forests: A case study from the Uholka-Shyrokyi Luh forest, Ukraine. *Insect Conserv. Divers.* **2016**, *9*, 559–573. [[CrossRef](#)]
49. Brin, A.; Bouget, C.; Brustel, H.; Jactel, H. Diameter of downed woody debris does matter for saproxylic beetle assemblages in temperate oak and pine forests. *J. Insect Conserv.* **2011**, *15*, 653–669. [[CrossRef](#)]
50. Brin, A.; Valladares, L.; Ladet, S.; Bouget, C. Effects of forest continuity on flying saproxylic beetle assemblages in small woodlots embedded in agricultural landscapes. *Biodivers. Conserv.* **2016**, *25*, 587–602. [[CrossRef](#)]
51. Sandström, J.; Bernes, C.; Junninen, K.; Lohmus, A.; Macdonald, E.; Müller, J.; Jonsson, B.G.; Mukul, S. Impacts of dead wood manipulation on the biodiversity of temperate and boreal forests. A systematic review. *J. Appl. Ecol.* **2019**, *56*, 1770–1781. [[CrossRef](#)]
52. Cours, J.; Larrieu, L.; Lopez-Vaamonde, C.; Müller, J.; Parmain, G.; Thorn, S.; Bouget, C. Contrasting responses of habitat conditions and insect biodiversity to pest—Or climate-induced dieback in coniferous mountain forests. *For. Ecol. Manag.* **2021**, *482*. [[CrossRef](#)]
53. Müller, J.; Engel, H.; Blaschke, M. Assemblages of woodinhabiting fungi related to silvicultural management intensity in beech forests in southern Germany. *Eur. J. For. Res.* **2007**, *126*, 513–527. [[CrossRef](#)]
54. Atrena, A.; Banelytė, G.G.; Læssøe, T.; Riis-Hansen, R.; Bruun, H.H.; Rahbek, C.; Heilmann-Clausen, J. Quality of substrate and forest structure determine macrofungal richness along a gradient of management intensity in beech forests. *For. Ecol. Manag.* **2020**, *478*, 118512. [[CrossRef](#)]

55. Økland, B.; Bakke, A.; Hagvar, S.; Kvamme, T. What factors influence the diversity of saproxylic beetles? A multi scaled study from a spruce forest in southern Norway. *Biodivers. Conserv.* **1996**, *5*, 75–100. [CrossRef]
56. Sverdrup-Thygeson, A. Can 'continuity indicator species' predict species richness or red-listed species of saproxylic beetles? *Biodivers. Conserv.* **2001**, *10*, 815–832. [CrossRef]
57. Janssen, P.; Fuhr, M.; Cateau, E.; Nusillard, B.; Bouget, C. Forest continuity acts congruently with stand maturity in structuring the functional composition of saproxylic beetles. *Biol. Conserv.* **2017**, *205*, 1–10. [CrossRef]
58. Haase, V.; Topp, W.; Zach, P. Eichen-Totholz im Wirtschaftswald als Lebensraum für xylobionte Insekten. *Z. Ökologie Nat.* **1998**, *7*, 137–153.
59. Procházka, J.; Schlaghamerský, J. Does dead wood volume affect saproxylic beetles in montane beechfir forests of Central Europe? *J. Insect Conserv.* **2019**, *23*, 157–173. [CrossRef]
60. Penttilä, R.; Siitonen, J.; Kuusinen, M. Polypore diversity in managed and old-growth boreal *Picea abies* forests in southern Finland. *Biol. Conserv.* **2004**, *117*, 271283. [CrossRef]
61. Müller, J.; Bußler, H.; Kneib, T. Saproxylic beetle assemblages related to silvicultural management intensity and stand structures in a beech forest in Southern Germany. *J. Insect Conserv.* **2008**, *12*, 107–124. [CrossRef]
62. Friess, N.; Müller, J.C.; Aramendi, P.; Bässler, C.; Brändle, M.; Bouget, C.; Brin, A.; Bussler, H.; Georgiev, K.B.; Gil, R.; et al. Arthropod communities in fungal fruitbodies are weakly structured by climate and biogeography across European beech forests. *For. Ecol. Manag.* **2019**, *25*, 783–796. [CrossRef]
63. Müller, J.; Ulyshen, M.; Seibold, S.; Cadotte, M.; Chao, A.; Bässler, C.; Vogel, S.; Hagge, J.; Weiß, I.; Baldrian, P.; et al. Primary Determinants Of Communities In Deadwood Vary Among Taxa But Are Regionally Consistent. *Oikos* **2020**, *129*, 1579–1588. [CrossRef]
64. Vogel, S.; Gossner, M.M.; Mergner, U.; Müller, J.; Thorn, S.; Cheng, L. Optimizing Enrichment Of Deadwood For Biodiversity By Varying Sun Exposure And Tree Species: An Experimental Approach. *J. Appl. Ecol.* **2020**, *57*, 2075–2085. [CrossRef]
65. Lachat, T.; Wermelinger, B.; Gossner, M.M.; Bussler, H.; Isacson, G.; Müller, J. Saproxylic Beetles As Indicator Species For Dead-Wood Amount And Temperature In European Beech Forests. *Ecol. Indic.* **2012**, *23*, 323–331. [CrossRef]
66. Seibold, S.; Bässler, C.; Brandl, R.; Büche, B.; Szallies, A.; Thorn, S.; Ulyshen, M.D.; Müller, J.; Baraloto, C. Microclimate and Habitat Heterogeneity As The Major Drivers of Beetle Diversity In Dead Wood. *J. Appl. Ecol.* **2016**, *53*, 934–943. [CrossRef]
67. Prívětivý, T.; Adam, D.; Vrška, T. Decay Dynamics of *Abies Alba* And *Picea Abies* Deadwood in Relation to Environmental Conditions. *For. Ecol. Manag.* **2018**, *427*, 250–259. [CrossRef]
68. Hararuk, O.; Kurz, W.A.; Didion, M. Dynamics of Dead Wood Decay In Swiss Forests. *For. Ecosyst.* **2020**, *7*. [CrossRef]
69. Bouget, C.; Larrieu, L.; Brin, A. Key Features For Saproxylic Beetle Diversity Derived From Rapid Habitat Assessment In Temperate Forests. *Ecol. Indic.* **2014**, *36*, 656–664. [CrossRef]
70. Kraus, D.; Krumm, F. *Integrative Approaches as an Opportunity for the Conservation of Forest Biodiversity*; European Forest Institute: Joensuu, Finland, 2013; 284p.
71. Lassauce, A.; Lieutier, F.; Bouget, C. Woodfuel Harvesting And Biodiversity Conservation in Temperate Forests: Effects of Logging Residue Characteristics On Saproxylic Beetle Assemblages. *Biol. Conserv.* **2012**, *147*, 204–212. [CrossRef]
72. Macagno, A.L.M.; Hardersen, S.; Nardi, G.; Lo Giudice, G.; Mason, F. Measuring Saproxylic Beetle Diversity In Small And Medium Diameter Dead Wood: The "Grab-And-Go" Method. *Eur. J. Entomol.* **2015**, *112*, 510–519. [CrossRef]
73. Puletti, N.; Canullo, R.; Mattioli, W.; Gawryś, R.; Corona, P.; Czerepko, J. A Dataset Of Forest Volume Deadwood Estimates For Europe. *Ann. For. Sci.* **2019**, *76*, 68. [CrossRef]
74. Paillet, Y.; Bergès, L.; Hjältén, J.; Ódor, P.; Avon, C.; Bernhardt-Römermann, M.; Bijlsma, R.-J.; De Bruyn, L.; Fuhr, M.; Grandin, U.; et al. Biodiversity Differences between Managed and Unmanaged Forests: Meta-Analysis of Species Richness in Europe. *Conserv. Biol.* **2010**, *24*, 101–112. [CrossRef]
75. Thorn, S.; Bässler, C.; Brandl, R.; Burton, P.J.; Cahall, R.; Campbell, J.L.; Castro, J.; Choi, C.-Y.; Cobb, T.; Donato, D.C.; et al. Impacts of salvage logging on biodiversity: A meta-analysis. *J. Appl. Ecol.* **2018**, *55*, 279–289. [CrossRef]
76. Fridman, J.; Walheim, M. Amount, structure, and dynamics of dead wood on managed forestland in Sweden. *For. Ecol. Manag.* **2000**, *131*, 23–36. [CrossRef]
77. Siitonen, I. Forest management, coarse woody debris and saproxylic organisms: Fennoscandian boreal forests as an example. *Ecol. Bull.* **2001**, *49*, 11–41.
78. Christensen, M.; Hahn, K.; Mountford, E.P.; Ódor, P.; Standovár, T.; Rozenbergar, D.; Diaci, J.; Wijdeven, S.; Meyer, P.; Winter, S.; et al. Dead wood in European beech (*Fagus sylvatica*) forest reserves. *For. Ecol. Manag.* **2005**, *210*, 267–282. [CrossRef]
79. Vašíček, J. (Ed.) *Národní Inventarizace Lesů v České Republice 2001–2004*; ÚHUL: Brandýs nad Labem, Czech Republic, 2007.
80. Kučera, M.; Adolt, R. (Eds.) *Národní inventarizace lesů v České republice—výsledky druhého cyklu 2011–2015* [online]. Vydání první. Brandýs nad Labem: Ústav pro hospodářskou úpravu lesů Brandýs nad Labem. 2019. Available online: http://nil.uhul.cz/downloads/kniha_nil2_web.pdf (accessed on 20 June 2021).
81. Bujoczek, L.; Bujoczek, M.; Zięba, S. How much, why and where? Deadwood in forest ecosystems: The case of Poland. *Ecol. Indic.* **2021**, *121*, 107027. [CrossRef]
82. Haeler, E.; Bergamini, A.; Blaser, S.; Ginzler, C.; Hindenlang, K.; Keller, C.; Kiebacher, T.; Kormann, U.G.; Scheidegger, C.; Schmidt, R.; et al. Saproxylic species are linked to the amount and isolation of dead wood across spatial scales in a beech forest. *Landsc. Ecol.* **2021**, *36*, 89–104. [CrossRef]

83. Jonsell, M.; Widenfalk, L.; Hellqvist, S. Substrate specificity among Diptera in decaying bioenergy wood: Can they be conserved by the same measures as are currently applied to beetles? *Biodivers. Conserv.* **2020**, *29*, 2623–2662. [[CrossRef](#)]
84. Ettwein, A.; Korner, P.; Lanz, M.; Lachat, T.; Kokko, H.; Pasinelli, G. Habitat selection of an old-growth forest specialist in managed forests. *Anim. Conserv.* **2020**, *23*, 547–560. [[CrossRef](#)]
85. Dudley, N.; Vallauri, D. Restoration of Deadwood as a Critical Microhabitat in Forest Landscapes. *For. Restor. Landsc.* **2006**, 203–207. [[CrossRef](#)]
86. Seibold, S.; Brandl, R.; Buse, J.; Hothorn, T.; Schmidl, J.; Thorn, S.; Müller, J. Association of extinction risk of saproxylic beetles with ecological degradation of forests in Europe. *Conserv. Biol.* **2015**, *29*, 382–390. [[CrossRef](#)]
87. Kappes, H.; Topp, W. Coleoptera from dead wood in a managed broadleaved forest in Central Europe. *Biodivers. Conserv.* **2004**, *13*, 1905–1924. [[CrossRef](#)]
88. Brin, A.; Brustel, H.; Jactel, H. Species variables or environmental variables as indicators of forest biodiversity: A case study using saproxylic beetles in Maritime pine plantations. *Ann. For. Sci.* **2009**, *66*, 306. [[CrossRef](#)]
89. Müller, J.; Bußler, H.; Bense, U.; Brustel, H.; Flechtner, G.; Fowles, A.; Kahlen, M.; Möller, G.; Mühle, H.; Schmidl, J.; et al. Urwald relict species—Saproxylic beetles indicating structural qualities and habitat tradition. *Wald. Online* **2005**, *2*, 106–113.
90. Buse, J.; Ranius, T.; Assmann, T. An Endangered Longhorn Beetle Associated with Old Oaks and Its Possible Role as an Ecosystem Engineer. *Conserv. Biol.* **2008**, *22*, 329–337. [[CrossRef](#)]
91. Cizek, L.; Schlaghamerský, J.; Bořucký, J.; Hauck, D.; Helešic, J. Range expansion of an endangered beetle: Alpine Longhorn *Rosalia alpina* (Coleoptera: Cerambycidae) spreads to the lowlands of Central Europe. *EĚntomol. Fenn.* **2009**, *20*, 200–206. [[CrossRef](#)]
92. Eckelt, A.; Müller, J.; Bense, U.; Brustel, H.; Bußler, H.; Chittaro, Y.; Cizek, L.; Frei, A.; Holzer, E.; Kadej, M.; et al. “Primeval forest relict beetles” of Central Europe: A set of 168 umbrella species for the protection of primeval forest remnants. *J. Insect Conserv.* **2017**, *22*, 15–28. [[CrossRef](#)]
93. Kostanjsek, F.; Sebek, P.; Baranova, B.; Jelaska, L.S.; Riedl, V.; Cizek, L. Size matters! Habitat preferences of the wrinkled bark beetle, *Rhyssodes sulcatus*, the relict species of European primeval forests. *Insect Conserv. Divers.* **2018**, *11*, 545–553. [[CrossRef](#)]
94. Lonsdale, D.; Pautasso, M.; Holdenrieder, O. Wood-decaying fungi in the forest: Conservation needs and management options. *Eur. J. For. Res.* **2007**, *127*, 1–22. [[CrossRef](#)]
95. Kirby, K.; Reid, C.; Thomas, R.; Goldsmith, F. Preliminary estimates of fallen dead wood and standing dead trees in managed and unmanaged forests in Britain. *J. Appl. Ecol.* **1998**, *35*, 148–155. [[CrossRef](#)]
96. Hardersen, S.; Macagno, A.L.M.; Chiari, S.; Audisio, P.; Gasparini, P.; Giudice, G.L.; Nardi, G.; Mason, F. Forest management, canopy cover and geographical distance affect saproxylic beetle communities of small-diameter beech deadwood. *For. Ecol. Manag.* **2020**, *467*, 118152. [[CrossRef](#)]
97. Schiegg, K. Saproxylic insect diversity of beech: Limbs are richer than trunks. *For. Ecol. Manag.* **2001**, *149*, 295–304. [[CrossRef](#)]
98. Dufour-Pelletier, S.; Tremblay, J.A.; Hébert, C.; Lachat, T.; Ibarzabal, J. Testing the Effect of Snag and Cavity Supply on Deadwood-Associated Species in a Managed Boreal Forest. *Forests* **2020**, *11*, 424. [[CrossRef](#)]
99. Jonsell, M.; Weslien, J. Felled or standing retained wood—it makes a difference for saproxylic beetles. *For. Ecol. Manag.* **2003**, *175*, 425–435. [[CrossRef](#)]
100. Jonsell, M.; Nittérus, K.; Stighäll, K. Saproxylic beetles in natural and man-made deciduous high stumps retained for conservation. *Biol. Conserv.* **2004**, *118*, 163–173. [[CrossRef](#)]
101. Lindhe, A.; Lindelöw, Å.; Åsenblad, N. Saproxylic Beetles in Standing Dead Wood Density in Relation to Substrate Sun-exposure and Diameter. *Biodivers. Conserv.* **2005**, *14*, 3033–3053. [[CrossRef](#)]
102. Berg, A.; Ehnström, B.; Gustafsson, L.; Hallingbäck, T.; Jonsell, M.; Weslien, J. Threatened plant, animal, and fungus species in Swedish forests—Distribution and habitat associations. *Conserv. Biol.* **1994**, *8*, 718–731. [[CrossRef](#)]
103. Bouget, C.; Nusillard, B.; Pineau, X.; Ricou, C. Effect of deadwood position on saproxylic beetles in temperate forests and conservation interest of oak snags. *Insect Conserv. Divers.* **2011**, *5*, 264–278. [[CrossRef](#)]
104. Paillet, Y.; Archaux, F.; Boulanger, V.; Debaive, N.; Fuhr, M.; Gilg, O.; Gosselin, F.; Guilbert, E. Snags and large trees drive higher tree microhabitat densities in strict forest reserves. *For. Ecol. Manag.* **2017**, *389*, 176–186. [[CrossRef](#)]
105. Rosenvald, R.; Löhmus, P.; Rannap, R.; Remm, L.; Rosenvald, K.; Runnel, K.; Löhmus, A. Assessing long-term effectiveness of green-tree retention. *For. Ecol. Manag.* **2019**, *448*, 543–548. [[CrossRef](#)]
106. Vuidot, A.; Paillet, Y.; Archaux, F.; Gosselin, F. Influence of tree characteristics and forest management on tree microhabitats. *Biol. Conserv.* **2011**, *144*, 441–450. [[CrossRef](#)]
107. Taylor, S.L.; MacLean, D.A. Dead wood dynamics in declining balsam fir and spruce stands in New Brunswick, Canada. *Can. J. For. Res.* **2007**, *37*, 750–762. [[CrossRef](#)]
108. Vacek, S.; Vacek, Z.; Bílek, L.; Hejčmanová, P.; Štícha, V.; Remeš, J. The dynamics and structure of dead wood in natural spruce-beech forest stand—A 40 year case study in the Krkonoše National Park. *Dendrobiol.* **2015**, *73*, 21–32. [[CrossRef](#)]
109. Harmon, M.E.; Fasth, B.G.; Yatskov, M.; Kastendick, D.; Rock, J.; Woodall, C.W. Release of coarse woody detritus-related carbon: A synthesis across forest biomes. *Carbon Balance Manag.* **2020**, *15*, 1. [[CrossRef](#)]
110. Sverdrup-Thygeson, A.; Skarpaas, O.; Ødegaard, F. Hollow oaks and beetle conservation: The significance of the surroundings. *Biodivers. Conserv.* **2009**, *19*, 837–852. [[CrossRef](#)]

111. Pilskog, H.E.; Birkemoe, T.; Framstad, E.; Sverdrup-Thygeson, A. Effect of Habitat Size, Quality, and Isolation on Functional Groups of Beetles in Hollow Oaks. *J. Insect Sci.* **2016**, *16*, 26. [[CrossRef](#)]
112. Parmain, G.; Bouget, C. Large solitary oaks as keystone structures for saproxylic beetles in European agricultural landscapes. *Insect Conserv. Divers.* **2018**, *11*, 100–115. [[CrossRef](#)]
113. Hort, L.; Vrška, T. Podíl odumřelého dřeva v pralesovitých útvarech ČR. In *Význam a Funkce Odumřelého Dřeva v Lesních Porostech: Česká Lesnická Společnost Pobočka Pro Silva Bohemica*; VRŠKA, T., Ed.; Vydala Správa Národního parku Podyjí: Znojmo, Czechia, 1999; pp. 75–87; ISBN 80-238-4739-2.
114. Larrieu, L.; Cabanettes, A.; Gouix, N.; Burnel, L.; Bouget, C.; Deconchat, M. Post-harvesting dynamics of the deadwood profile: The case of lowland beech-oak coppice-with-standards set-aside stands in France. *Eur. J. For. Res.* **2019**, *138*, 239–251. [[CrossRef](#)]
115. Oettel, J.; Lapin, K.; Kindermann, G.; Steiner, H.; Schweinzer, K.-M.; Frank, G.; Essl, F. Patterns and drivers of deadwood volume and composition in different forest types of the Austrian natural forest reserves. *For. Ecol. Manag.* **2020**, *463*, 118016. [[CrossRef](#)]
116. Floren, A.; Müller, T.; Dittrich, M.; Weiss, M.; Linsenmair, K.E. The influence of tree species, stratum and forest management on beetle assemblages responding to deadwood enrichment. *For. Ecol. Manag.* **2014**, *323*, 57–64. [[CrossRef](#)]
117. Jacobsen, R.M.; Burner, R.C.; Olsen, S.L.; Skarpaas, O.; Sverdrup-Thygeson, A. Near-natural forests harbor richer saproxylic beetle communities than those in intensively managed forests. *For. Ecol. Manag.* **2020**, *466*, 118124. [[CrossRef](#)]
118. Schiegg, K. Effects of dead wood volume and connectivity on saproxylic insect species diversity. *Écoscience* **2000**, *7*, 290–298. [[CrossRef](#)]
119. Schiegg, K. Are the saproxylic beetle species characteristic of high dead wood connectivity? *Ecography* **2000**, *23*, 579–587. [[CrossRef](#)]
120. Škorpič, M. Odumřelé dřevo jako mikrobiotop významných druhů hmyzu. In *Význam a Funkce Odumřelého Dřeva v Lesních Porostech: Česká Lesnická Společnost Pobočka Pro Silva Bohemica*; VRŠKA, T., Ed.; Vydala Správa Národního parku Podyjí: Znojmo, Czechia, 1999; pp. 107–119. ISBN 80-238-4739-2.
121. Kraigher, H.; Jurc, D.; Kalan, P.; Kutnar, L.; Levanič, T.; Rupel, M.; Smolej, I. Beech coarse woody debris characteristics in two virgin forest reserves in southern Slovenia. *Zb. Gozdarstva Lesar.* **2002**, *69*, 91–134.
122. Storaunet, K.O.; Rolstad, J. Time since death and fall of Norway spruce logs in old-growth and selectively cut boreal forest. *Can. J. For. Res.* **2002**, *32*, 1801–1812. [[CrossRef](#)]
123. Zielonka, T. When does dead wood turn into a substrate for spruce replacement? *J. Veg. Sci.* **2006**, *17*, 739–746. [[CrossRef](#)]
124. Lombardi, F.; Cherubini, P.; Lasserre, B.; Tognetti, R.; Marchetti, M. Tree rings used to assess time since death of deadwood of different decay classes in beech and silver fir forests in the central Apennines (Molise, Italy). *Can. J. For. Res.* **2008**, *38*, 821–833. [[CrossRef](#)]
125. Šamonil, P.; Antolík, L.; Svoboda, M.; Adam, D. Dynamics of windthrow events in a natural fir-beech forest in the Carpathian mountains. *For. Ecol. Manag.* **2009**, *257*, 1148–1156. [[CrossRef](#)]
126. Šebková, B.; Šamonil, P.; Janík, D.; Adam, D.; Král, K.; Vrška, T.; Hort, L.; Unar, P. Spatial and volume patterns of an unmanaged submontane mixed forest in Central Europe: 160 years of spontaneous dynamics. *For. Ecol. Manag.* **2011**, *262*, 873–885. [[CrossRef](#)]
127. Herrmann, S.; Kahl, T.; Bauhus, J. Decomposition dynamics of coarse woody debris of three important central European tree species. *For. Ecosyst.* **2015**, *2*, 106. [[CrossRef](#)]
128. Zumr, V.; Remeš, J. Saproxylic beetles as an indicator of forest biodiversity and the influence of forest management on their crucial life attributes: Review. *Rep. For. Res.* **2020**, *65*, 242–257.
129. Míchal, I. Ponechávání odumřelého dřeva z hlediska péče o biologickou rozmanitost. In *Význam a Funkce Odumřelého Dřeva v Lesních Porostech: Česká Lesnická Společnost Pobočka Pro Silva Bohemica*; VRŠKA, T., Ed.; Vydala Správa Národního parku Podyjí: Znojmo, Czechia, 1999; pp. 9–19. ISBN 80-238-4739-2.
130. Irmeler, U.; Arp, H.; Nötzold, R. Species richness of saproxylic beetles in woodlands is affected by dispersion ability of species, age and stand size. *J. Insect Conserv.* **2009**, *14*, 227–235. [[CrossRef](#)]
131. Ódor, P.; Heilmann-Clausen, J.; Christensen, M.; Aude, E.; van Dort, K.; Piltaver, A.; Siller, I.; Veerkamp, M.; Walley, R.; Standovár, T.; et al. Diversity of dead wood inhabiting fungi and bryophytes in semi-natural beech forests in Europe. *Biol. Conserv.* **2006**, *131*, 58–71. [[CrossRef](#)]
132. Brunet, J.; Isacson, G. Restoration of beech forest for saproxylic beetles—Effects of habitat fragmentation and substrate density on species diversity and distribution. *Biodivers. Conserv.* **2009**, *18*, 2387–2404. [[CrossRef](#)]
133. Parisi, F.; Lombardi, F.; Sciarretta, A.; Tognetti, R.; Campanaro, A.; Marchetti, M.; Trematerra, P. Spatial patterns of saproxylic beetles in a relic silver fir forest (Central Italy), relationships with forest structure and biodiversity indicators. *For. Ecol. Manag.* **2016**, *381*, 217–234. [[CrossRef](#)]
134. Bouget, C.; Larrieu, L.; Nusillard, B.; Parmain, G. In search of the best local habitat drivers for saproxylic beetle diversity in temperate deciduous forests. *Biodivers. Conserv.* **2013**, *22*, 2111–2130. [[CrossRef](#)]
135. Mertlik, J. Faunistics of *Crepidophorus mutilatus* (Coleoptera: Elateridae) in the Czech Republic and Slovakia. *Elateridarium* **2014**, *8*, 36–56, ISSN 1802-4858.
136. Mertlik, J. Faunistics of *Ischnodes sanguinicollis* (Coleoptera: Elateridae) in the Czechia and Slovakia. *Elateridarium* **2019**, *13*, 49–74, ISSN 1802-4858.
137. Bílek, L.; Remes, J.; Zahradník, D. Managed vs. unmanaged. Structure of beech forest stands (*Fagus sylvatica* L.) after 50 years of development, Central Bohemia. *For. Syst.* **2011**, *20*, 122. [[CrossRef](#)]

138. Motta, R.; Berretti, R.; Castagneri, D.; Dukić, V.; Garbarino, M.; Govedar, Z.; Lingua, E.; Maunaga, Z.; Meloni, F. Toward a definition of the range of variability of central European mixed Fagus–Abies–Picea forests: The nearly steady-state forest of Lom (Bosnia and Herzegovina). *Can. J. For. Res.* **2011**, *41*, 1871–1884. [\[CrossRef\]](#)
139. Motta, R.; Garbarino, M.; Berretti, R.; Meloni, F.; Nosenzo, A.; Vacchiano, G. Development of old-growth characteristics in uneven-aged forests of the Italian Alps. *Eur. J. For. Res.* **2015**, *134*, 19–31. [\[CrossRef\]](#)
140. Saniga, M.; Pittner, J.; Kucbel, S.; Filípek, M.; Jaloviar, P.; Sedmáková, D.; Vencurik, J. *Dynamické Zmeny Štruktúry, Regeneračné procesy a Zmena Objemu Mŕtveho Dрева v Rámci Vývojového Cyklu Bukového Pralesa NPR Stučica (Časová Štúdia)*; Technická univerzita vo Zvolene: Zvolen, Slovakia, 2019; 61p.
141. Kraut, A.; Liira, J.; Lõhmus, A. Beyond a minimum substrate supply: Sustaining saproxylic beetles in semi-natural forest management. *For. Ecol. Manag.* **2016**, *360*, 9–19. [\[CrossRef\]](#)
142. Slodičák, M.; Novák, J. *Growth, Structure and Static Stability of Norway Spruce Stands with Different Thinning Regimes*. Kostelec nad Černými Lesy; Lesnická práce; Folia Forestalia Bohemica: Brno, Czechia, 2007; 128p, ISBN 978-80-86386-91-1.
143. Remeš, J.; Novák, J.; Štefančík, I.; Dušek, D.; Slodičák, M.; Bílek, L.; Pulkrab, K. *Methods of Thinning for Silvicultural, Ecological and Economic Optimum of Beech Forest Stands in Forest Management Units 43 And 45*; VÚLHM: Strnady, Czechia, 2016; ISBN 978-80-7417-123-9.
144. Remeš, J.; Novák, J.; Štefančík, I.; Dušek, D.; Slodičák, M.; Bílek, L.; Pulkrab, K. *Methods of Thinning for Silvicultural, Ecological and Economic Optimum of Spruce Forest Stands in Forest Management Units 43 And 45*; VÚLHM: Strnady, Czechia, 2016; ISBN 978-80-7417-124-6.
145. Černý, M.; Pařez, J.; Malík, Z. *Yield and Mensurational Tables of the Principal Tree Species of the Czech Republic (Norway Spruce, Scots Pine, European Beech, Oak)*; Ústav pro Výzkum Lesních Ekosystémů, s.r.o.: Jílové u Prahy, Czech Republic, 1996; 245p.
146. Černý, M.; Pařez, J.; Malík, Z. *Yield and Mensurational Tables of Tree Species of the Czech Republic, Ústav pro Hospodářskou Úpravu lesů, Brandýs nad LABEM*; Ústav pro Výzkum Lesních Ekosystémů, s.r.o.: Jílové u Prahy, Czech Republic, 1996; 156p.
147. Weiss, M.; Kozel, P.; Zapletal, M.; Hauck, D.; Prochazka, J.; Benes, J.; Cizek, L.; Sebek, P. The Effect Of Coppicing On Insect Biodiversity. Small-Scale Mosaics Of Successional Stages Drive Community Turnover. *For. Ecol. Manag.* **2021**, *483*. [\[CrossRef\]](#)
148. Schall, P.; Gossner, M.M.; Heinrichs, S.; Fischer, M.; Boch, S.; Prati, D.; Jung, K.; Baumgartner, V.; Blaser, S.; Böhm, S.; et al. The impact of even-aged and uneven-aged forest management on regional biodiversity of multiple taxa in European beech forests. *J. Appl. Ecol.* **2017**, *55*, 267–278. [\[CrossRef\]](#)
149. Müller, J.; Noss, R.F.; Bussler, H.; Brandl, R. Learning from a “benign neglect strategy” in a national park: Response of saproxylic beetles to dead wood accumulation. *Biol. Conserv.* **2010**, *143*, 2559–2569. [\[CrossRef\]](#)
150. Fay, N. Environmental Arboriculture, Tree Ecology And Veteran Tree Management. *Arboric. J.* **2002**, *26*, 213–238. [\[CrossRef\]](#)
151. Winter, S.; Möller, G.C. Microhabitats in lowland beech forests as monitoring tool for nature conservation. *For. Ecol. Manag.* **2008**, *255*, 1251–1261. [\[CrossRef\]](#)
152. Lindenmayer, D.B.; Laurance, W.F.; Franklin, J.F. Global Decline in Large Old Trees. *Science* **2012**, *338*, 1305–1306. [\[CrossRef\]](#)
153. Pilskog, H.E.; Birkemoe, T.; Evju, M.; Sverdrup-Thygeson, A. Species composition of beetles grouped by host association in hollow oaks reveals management-relevant patterns. *J. Insect Conserv.* **2020**, *24*, 65–86. [\[CrossRef\]](#)
154. Laaksonen, M.; Punttila, P.; Siitonen, J. Early-successional saproxylic beetles inhabiting a common host-tree type can be sensitive to the spatiotemporal continuity of their substrate. *Biodivers. Conserv.* **2020**, *29*, 2883–2900. [\[CrossRef\]](#)
155. Duncker, P.S.; Barreiro, S.M.; Hengeveld, G.M.; Lind, T.; Mason, W.L.; Ambrozy, S.; Spiecker, H. Classification of Forest Management Approaches: A New Conceptual Framework and Its Applicability to European Forestry. *Ecol. Soc.* **2012**, *17*, 51. [\[CrossRef\]](#)
156. Pulkrab, K. Economic effectiveness of sustainable forest management. *J. For. Sci.* **2012**, *52*, 427–437. [\[CrossRef\]](#)

7.3. Struktura a přirozený vývoj bukových porostů z hlediska modelové skupiny brouků.

Zumr, V., Remeš, J., Nakládal, O. (2022). Small-scale spontaneous dynamics in temperate beech stands as an importance driver for beetle species richness. *Scientific Reports*, 12(1). <https://doi.org/10.1038/s41598-022-16352-7>



OPEN

Small-scale spontaneous dynamics in temperate beech stands as an importance driver for beetle species richness

Václav Zumr[✉], Jiří Remeš & Oto Nakládal

Natural dynamics in forests play an important role in the lives of many species. In the landscape of managed forests, natural disturbances are reduced by management activities. This usually has a significant effect on insect diversity. The effect of small-scale natural dynamics of protected beech stands on the richness of saproxylic and non-saproxylic beetles was investigated. Sampling was carried out by using flight interception traps in the framework of comparing different developmental stages: optimum, disintegration, and growing up, each utilizing 10 samples. We recorded 290 species in total, of which 61% were saproxylic. The results showed that the highest species richness and thus abundance was in the disintegration stage. In each developmental stage, species variation was explained differently depending on the variable. Deadwood, microhabitats, and canopy openness were the main attributes in the later stages of development for saproxylic beetles. For non-saproxylics, variability was mostly explained by plant cover and canopy openness. Small-scale disturbances, undiminished by management activities, are an important element for biodiversity. They create more structurally diverse stands with a high supply of feeding and living habitats. In forestry practice, these conclusions can be imitated to the creation of small-scale silvicultural systems with active creation or retention of high stumps or lying logs.

Forest ecosystems are one of the most important carriers of regional biodiversity¹. Over several centuries, forests have been largely changed into managed stands with simple stand structures². Few untouched natural forests have been conserved³, usually only in the higher, inaccessible areas⁴. The early stages and final stages of forest development have almost disappeared from the landscape⁵. They are typically caused by natural disturbances^{6,7}.

Invertebrates are strongly affected by anthropogenic landscape changes and are, therefore, in decline globally^{8–10}. Beetles are the most studied group of insects, especially saproxylic, deadwood-dependent beetle species¹¹, which are also one of the most threatened groups in forests^{12,13}. In fact, for many saproxylic species, the continuity of habitat conditions is more important than the amount of deadwood itself¹⁴, which is primarily determined by the previous management. Removing all deadwood leads to a decline in saproxylic species¹³. Natural beech forests are of high value for conservation of this group of beetles^{15,16}. Therefore, forest reserves are often newly established in areas where at least an autochthonous tree species composition is observed^{17,18}. The main aim of establishing reserves is to maintain and enhance biodiversity in a specific area^{12,19}. The number of species found in reserves that have been protected for a relatively short period of time is generally lower when compared to ancient protected forests¹². However, these sites may be a regional refuge for a high number of saproxylic species in the future. In recent years, so-called integrative management, which is characterized by active deadwood enrichment, has been frequently studied^{20–22}. If stands around protected areas are managed in this alternative way, species that exclusively inhabit the current reserves may spread to more distant locations²³.

The reason for protection is also to maintain the natural dynamics of forest stands^{24–26}. As a rule, intensive logging has adverse consequences for saproxylic beetle biodiversity when removing wood after a disturbance⁷. The natural development of forests results in the gradual disturbance of homogeneous structures, usually by wind^{27,28}, but also by insect outbreaks and fire²⁹. Forests were also shaped by large herbivores in the past^{30,31}. These disturbances resulted in a highly structured heterogeneous landscape³². Naturally formed forest stands contain numerous attributes that support biodiversity. Typically, these are high volume and large deadwood

Faculty of Forestry and Wood Sciences, Czech University of Life Sciences Prague, Kamýcká 129, 165 00 Prague 6-Suchdol, Czech Republic. ✉email: zumr@fld.czu.cz

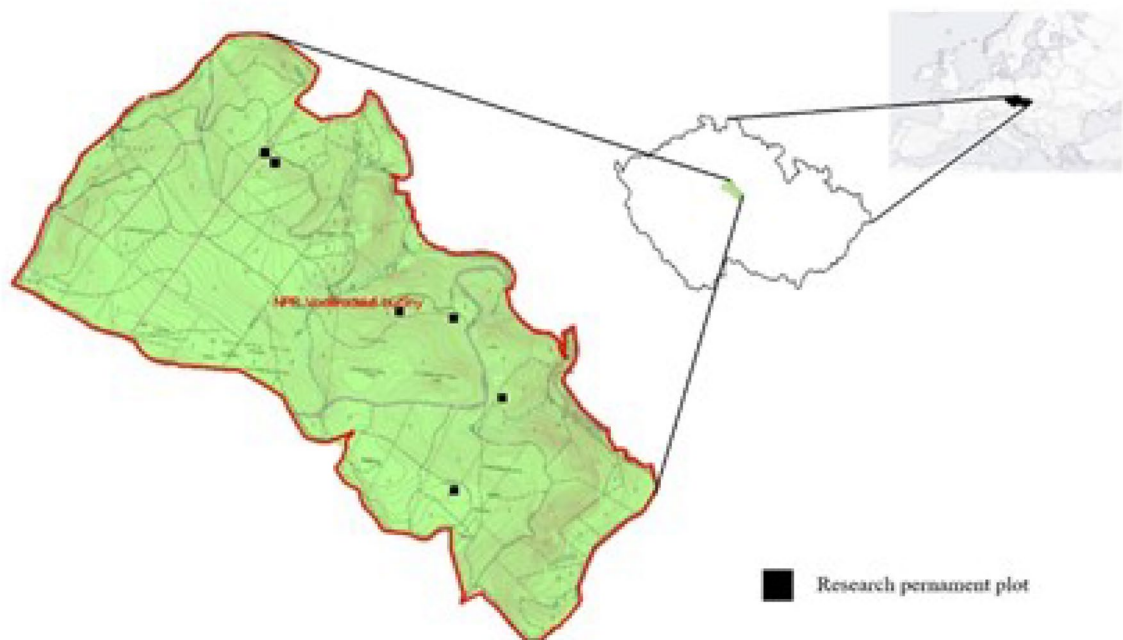


Figure 1. Location of the study area and adjustment of permanent plots in the study area. The map was created in the Paint 3D application (Microsoft, Win10).

dimensions³³, which are required for the most endangered saproxylic beetle species^{34,35}. Other important attributes for saproxylic beetles are microhabitats^{36,37} and, due to canopy openness, increased exposure of the interior of stands^{38,39}.

The research focused on the response of beetle (Coleoptera) richness to the natural small-scale dynamics of recently protected beech stands. These dynamics periodically appear in climax forests⁴⁰. Disturbance typically takes place over areas of several acres through the death of a few trees in the group^{41,42}. However, scientific work has focused mostly on large-scale disturbances such as windstorms^{43–45}. For this study, three basic derived growth stages of small-scale natural forest development were used according to Korpel⁴⁶ and Emborg⁴⁷. Two research questions were posed: (1) Does species richness differ between developmental stages? (2) What variables of the stand in each stage best explain species preference?

Materials and methods

Study location. The study was carried out in Czech Republic (Central Europe) in the area of the Voděradské bučiny (49° 58' N, 14° 48' E). The area is located 40 km east of Prague (Fig. 1). The Voděradské bučiny has an area of 682 ha, dominated by beech (*Fagus sylvatica* L.) stands 180+ years old. The present beech stands were renewed between 1800 and 1820 by natural regeneration through the shelterwood silvicultural system. Predominant forest types are *Fagetum acidophilum* and *Querceto-Fagetum acidophilum*. The completely dominant soil types are Cambisols: modal oligotrophic, dystric, and arenic. The average annual temperature is 7.8 °C (8.5 °C in recent years) and the average annual precipitation is about 650 mm. The forest area lies at an altitude of 345–501 m. The area has been excluded from management activities since 1955. The area is used to conserve natural beech forests to support regional biodiversity, as well as for research purposes, e.g., to monitor spontaneous regeneration and the dynamics of stand structure^{18,49}.

Design of study. The developmental stages of natural beech forest within the small developmental cycle were identified in permanent research plot in study area (Fig. 1). These permanent research plots, each with an area of 1 ha (100 × 100 m), were established in the period 1980 with aim to describe growth and development of old beech stands⁴⁹. Based on these data, it is possible to classify parts of the stands into developmental stages. In this study, each developmental stage was represented by 2 plots on which 5 traps were regularly placed. Traps were at a minimum distance of 25 m from the nearest adjoining trap.

The development stages: (A) the optimum stage; (B) the disintegration stage; and (C) the growing-up stage on based typically attributes according^{46,47}. Each stage is characterized by specific forest stand characteristics: (A) Optimum stage—high stock volume, low number of trees, horizontal canopy. (B) Disintegration stage—canopy break down, tree mortality, large volume of deadwood, reduction of stand stock. (C) Growing-up stage—large number of trees per area, majority of young trees, autoreduction of young stands, vertical canopy - the crowns touch each other and interpenetrate in the vertical direction (Fig. 2). The study area is situated inside a large forest complex, thus avoiding edge effects on beetle communities.

For this research, input environmental variables were quantified (Table 1) on the research plots in the close proximity of monitoring samples (radius 10 m, area 314 m²). This included all lying dead wood from diameter

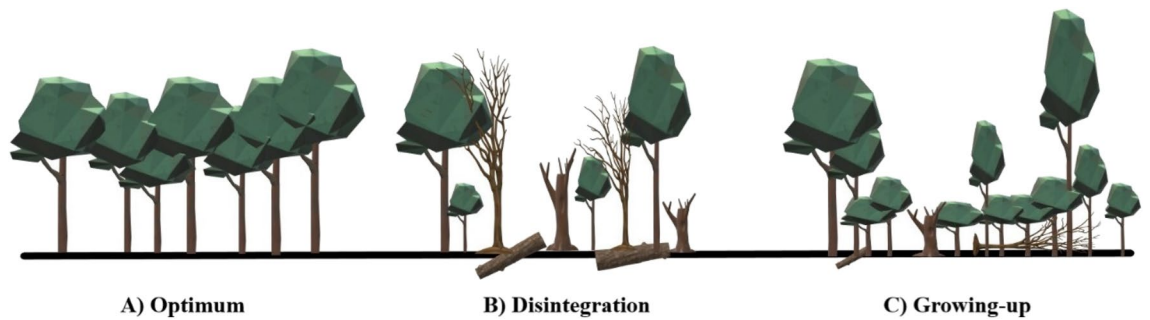


Figure 2. Schematic drawing of the developmental stages of beech forests with their typical structure. The schematic drawing was created in the Paint 3D application (Microsoft, Win10).

		Optimum	Disintegration	Growing up
Deadwood	m ³ /ha	13.7 (0–95) ± 30.39	92.2 (0–207) ± 86.5	40.1 (0–143) ± 53.5
Microhabitats	pc/plot	1.3 (0–4) ± 1.25	7.4 (1–20) ± 5.6	5.2 (0–30) ± 8.89
Generation	%	5.0 (0–30) ± 9.4	48.5 (10–80) ± 23.1	52.5 (0–95) ± 30.4
Plants	%	2.5 (0–5) ± 2.6	14.5 (5–45) ± 13.0	3.5 (0–15) ± 5.3
Canopy openness	%	5.9 (2.9–9.5) ± 1.84	13.2 (6.9–22.5) ± 5.24	9.5 (5.3–15.0) ± 2.9

Table 1. Table showing the variables surveyed by stage. The mean value is marked in bold. In brackets is range (minimum–maximum) and followed by the Std. Dev.

$d > 7$ cm volumes measured as $l \times g_{1,2}$ (length \times basal area at half the length of the log) and standing dead wood from size $d > 7$ cm; $h > 1.3$ m volumes measured as $\pi \times d_{1.3}^2 \times h$ ($3.14 \times$ diameter at breast height²). The dead wood dimensions obtained by manual measurement. Dead wood was then converted to m³/ha. Furthermore, the number of microhabitats was summarized according to the methodology³⁶. Plant cover and natural renewal (generation) was assessed as a percentage of the buffer around the trap. Tree canopy openness was assessed by analyzing hemispherical photographs (fisheye lens) using Gap Light Analyzer 2.0. The program analyzes the percentage of light transmission through the tree canopy to the ground at the trap location and converts it into % values.

Beetle sampling. The model group for the study was the order Coleoptera. Data were collected during April–September 2021 using 30 passive interception flight traps (unbaited). Traps were picked every 2–3 weeks. Each traps consisted of a roof, plexiglass barrier, funnel, and collection container. The roof of the trap was made of a plastic dish that was 45 cm in diameter. Underneath the roof, there were two plexiglass panes perpendicular to one another, forming a 40 \times 50 cm (width \times height) barrier (Fig. 3). The preservative was propylene glycol solution (1:1.5) with a drop of degreasing agent as detergent. Traps were placed on poles at 1.5 m above the ground (Fig. 3) representing the optimal flight height of the beetles⁵⁰. Ten monitoring samples were placed at each developmental stage. The collected material were determined into species level, except for the family Staphylinidae due to problematic determination. However, the absence of this family will not affect the final assessment, because it is highly correlated with other beetle species⁵¹. Species were classified follow by list Schmidl and Bußler⁵², and Seibold et al.⁵³ into saproxylic species and non-saproxylic. Saproxylic beetles are depend on deadwood of all types and sizes and also on other organisms living on deadwood, e.g., mycetophages on tree fungi or carnivor to other obligate saproxylic species. Species were ranked according to their degree of threat according to the Red-List of Endangered Species of the Czech Republic, Invertebrates⁵⁴. The taxonomy of species corresponds to the concept of Zich O. (ed.) (2022) BioLib. <http://www.biolib.cz>.

Data analysis

One-way analysis of variance ANOVA was used to compare differences in species richness of saproxylic, non-saproxylic and endangered species (mean observed richness per trap) between the three developmental stages of natural beech stands. Verification of normality was performed by Shapiro–Wilk tests (no normality distribution for endangered species group—was used nonparametric ANOVA Kruskal–Wallis test). The post hoc Tukey HSD method was used to compare differences between stages. For all group was checked the homogeneity of variance using Bartlett test According by⁵⁵. Analysis were performed in Statistica 13 software (StatSoft, Inc.)

In addition, species accumulation curves were generated by classic formula for Chao1^{56,57} was used to estimate the total site number of beetle species. Analyses were computed in the EstimateSWin910 software with the number of randomizations 1000⁵⁸. Rarefaction- extrapolation approach that estimated the rate of increase in the number of species per number of samples, was used similarly to Seibold et al.⁵⁹. Curves were generated to compare developmental stages with each other based on Chao et al. Chao et al.⁶⁰ in the Inext program Chao et al.⁶¹. Data were calculated based on incidence data with 200 bootstraps, and 3 sets of cumulative curves were calculated according to Hill's numbers $q = 0$ (species richness), $q = 1$ (exponential of Shannon's entropy index), and



Figure 3. Passive interception flight traps located in optimum stage of beech forest.

$q = 2$ (inverse of Simpson's concentration index). Hill numbers offer some distinct advantages over other diversity indices⁶⁰. The method of non-overlapping confidence intervals was used for the significance of diversity curves⁶².

Redundancy analysis (RDA) with log transformation using the all constrained canonical axes test was used to monitor the significance of species preferences by stage distribution. This analysis used a scheme of Van Dobben circles (T value biplots) to test the significance of a specific species preference on the explained variable. All ordination calculations were with 4499 unrestricted Monte Carlo permutations. Canonical correspondence analysis (CCA) was used for dimensional representation of species richness on a categorical variable development stage, was used split-plot design (restricted 4499 Monte Carlo permutations) with the whole plot freely exchangeable, according⁶³. RDA(log) method to test individual canonical axes, it was determined which environmental variables explained the greatest variability from the observed sample of captured species separately by stage—summarized the effects of explanatory variables using a Monte Carlo permutation test of significance of variables separately for each group of beetles. All ordination calculations were with 4499 unrestricted Monte Carlo permutations. All ordination calculations were performed in the CANOCO 5 program for multivariate statistical analysis using ordination methods^{64,65}.

Results

Study site. A total of 290 species were recorded (supplementary 4S), with a total number of 8380 individuals. The species of 26 adults could not be identified. Saproxylic species totaled 177 (61%), and 113 species (39%) were non-saproxylic. There were 22 saproxylic species from the Red-List, and no non-saproxylic endangered species were found. Estimates of the maximum numbers of species (Chao1) inhabiting the study site varied considerably by beetle group, with an increase of probably 31% (54 + species) estimated for saproxylic species and an increase of 28% (32 + species) for non-saproxylic species. For this group (non-saproxylic), this sum of species is probably the maximum for the locality (Fig. 4).

Developmental stages. Absolute numbers of species recorded in development stages are shown in the Venn diagram (Fig. 5).

PCoA diagram showed different composition of beetle communities within development stages (Fig. 6). Within the group of saproxylic $F(2;27) = 10.7514$; $p = 0.0004$ and non-saproxylic species $F(2;27) = 7.5971$; $p = 0.0024$, a significant difference between the stages was detected. For the endangered species, the difference between stages was on the edge of significance $KW-H(2;30) = 5.4687$; $p = 0.0649$ (Fig. 7). Multiple comparisons showed that the disintegration phase was tendency richer for all dependent variables (Fig. 7).

The species preference for developmental stages according to RDA is exclusively directed to the disintegration stage and partially to the optimum stage (Fig. 8). Similarly, traps located in disintegration stage captured a much higher number of species compared to other developmental stages (Fig. 9). Diversity indices according to Hill's numbers ($q = 0,1,2$) were also highest in the disintegration stage, non-overlapping confidence intervals especially compared to growing up phase (Fig. 10). Saproxylic species dominated the stages 59–67% and thus did not show large proportional differences. The lowest ratio of saproxylic to non-saproxylic species occurred

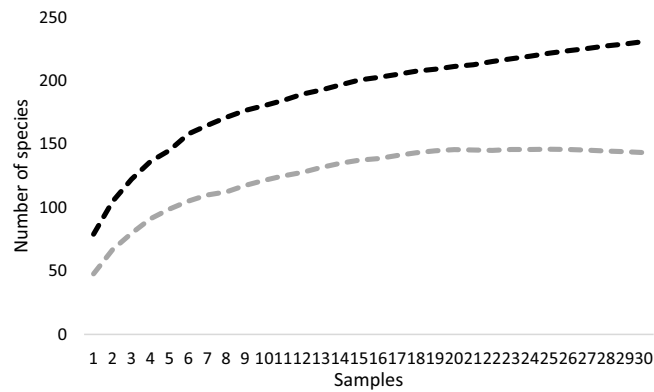


Figure 4. Total species estimates of study site by Chao1. The curves show the accumulation of saproxylic (black) and non-saproxylic (grey) species at the site.

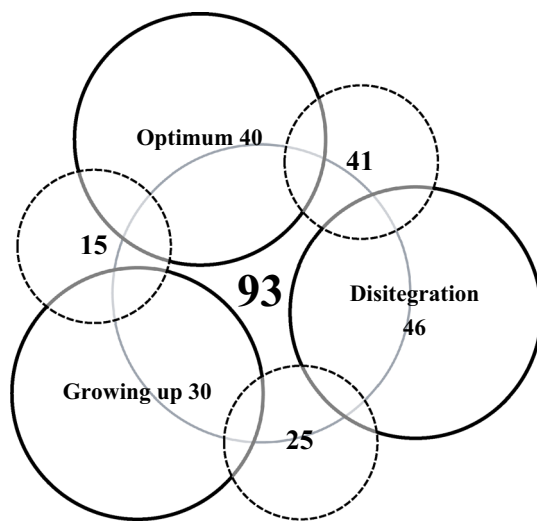


Figure 5. Venn diagram – shows the absolute recorded unique numbers of species in each stage (solid circles). Between each stage are the species that are shared within the stages (dashed circles) and in the middle is the sum of species shared for all stages simultaneously.

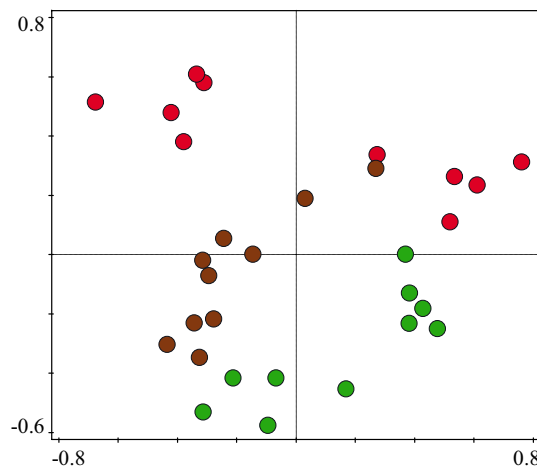


Figure 6. PCoA summarize the beetle species communities similarity/dissimilarity by development stage of beech stands. Red circle indicates optimum stage. Brown circle indicates disintegration stage and Green circle indicates growing up stage.

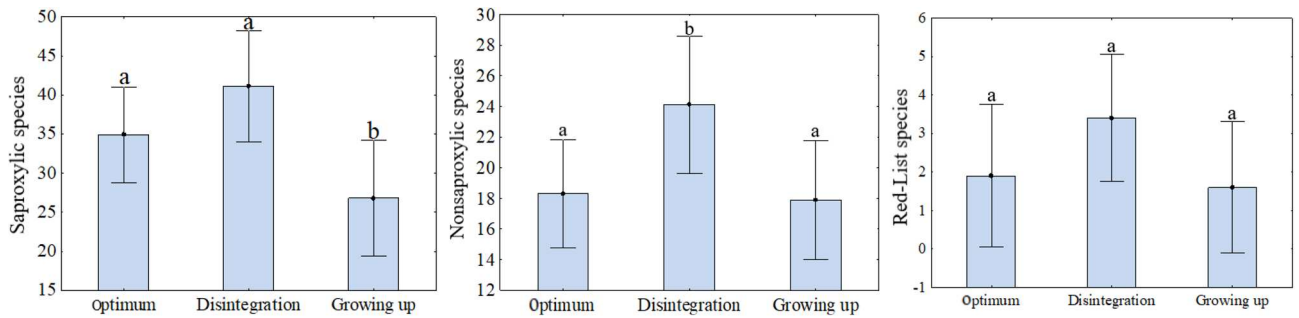


Figure 7. Mean number of beetle species by stage over the study period. According to beetle group (1) saproxylic species (2) non-saproxylic species (3) red-listed species. Vertical error bars denote standard deviation (SD), end of chart mean (mean ± SD) Letters above error bars indicated differences by Tukey HSD Post Hoc test.

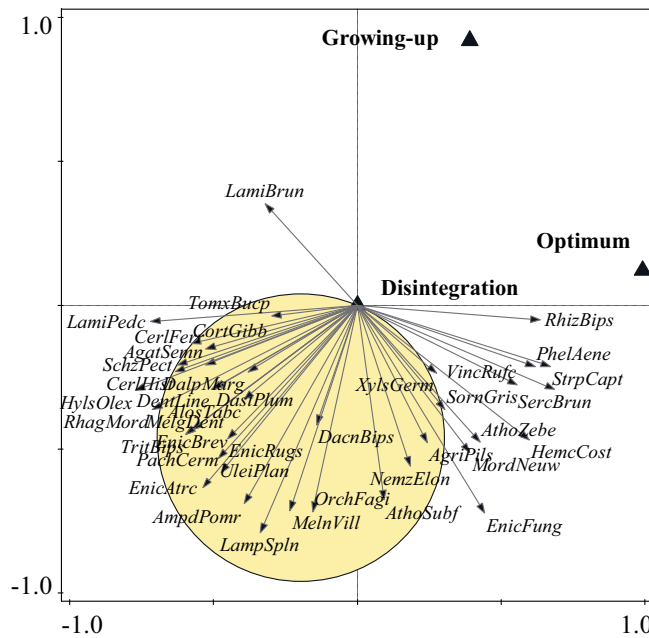


Figure 8. Van Dobben (T value biplot): visualization of overall species preference at stages of autonomous development of beech stands. Test of all canonical axes (pF 2.8; $p = 0.002$). The test was performed from the entire list of recorded species ($N > 1$), and the 40 best-fit species were selected for visualization. Species whose arrow ends in a yellow circle are significantly associated with the disintegration stage.

in the disintegration stage and the highest in the optimum stage. The occurrence of Red-Listed species ranged from 6 to 8% of the total number of species.

At each stage, a different environment was created. Redundancy analysis (RDA) was used to find the variables that best explained the species preference. At the optimum stage, a single significant variable was found—plant cover for both groups of beetles (Table 2, Fig. 1S). This was in contrast to the disintegration stage, where the number of microhabitats and the volume of deadwood were conclusively positive. For non-saproxylic species, plant cover was borderline significant (Table 2, Fig. 2S). As the development progressed, the canopy openness, deadwood, and microhabitats, which preferred saproxylic species, became significantly more pronounced at the growing-up stage. For non-saproxylic species, canopy openness explained most of the preference (Table 2, Fig. 3S).

Discussion

Study site. In the recently unmanaged beech forests, 177 saproxylic species (Chao1 estimate up to 231 species) were observed, slightly over 60% of the total number of species. This is consistent with the percentage values found by Parisi et al.⁶⁶ and supports the assumption that saproxylic beetle species make up the majority of beetle biodiversity in forests. This relatively high number of species demonstrates that beech forests are of high conservation value for this group of beetles. In European beech forests, the number of saproxylic species is estimated at 800–860¹⁵. In comparison with Müller et al.¹⁵, between 20 and 22% of the total saproxylic beetle species richness was observed in this study (Chao1 estimates up to 27–29%). Flight interception traps are an effective tool for evaluating beetle biodiversity in the landscape. This type of trap captures local beetle species effectively^{67, 68} and

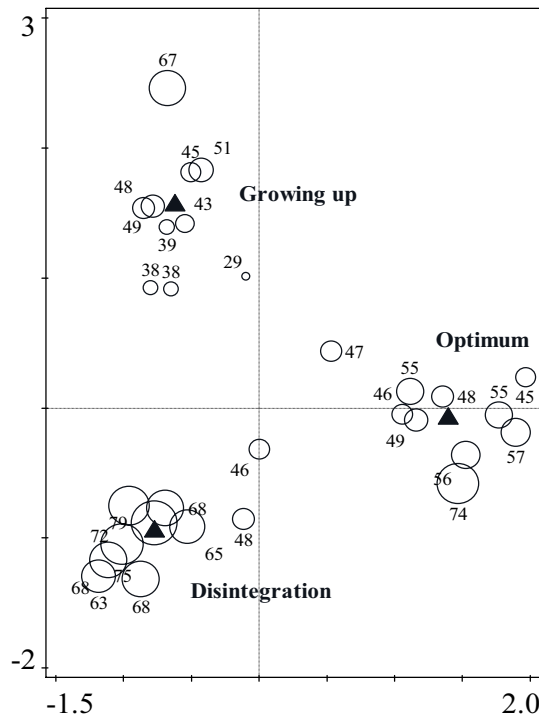


Figure 9. Diagram of sample by development stage of beech stands, which the size of each circle indicates the species richness of the samples (absolute number of species in the trap) CCA ($pF = 1.3$; $p = <0.001$).

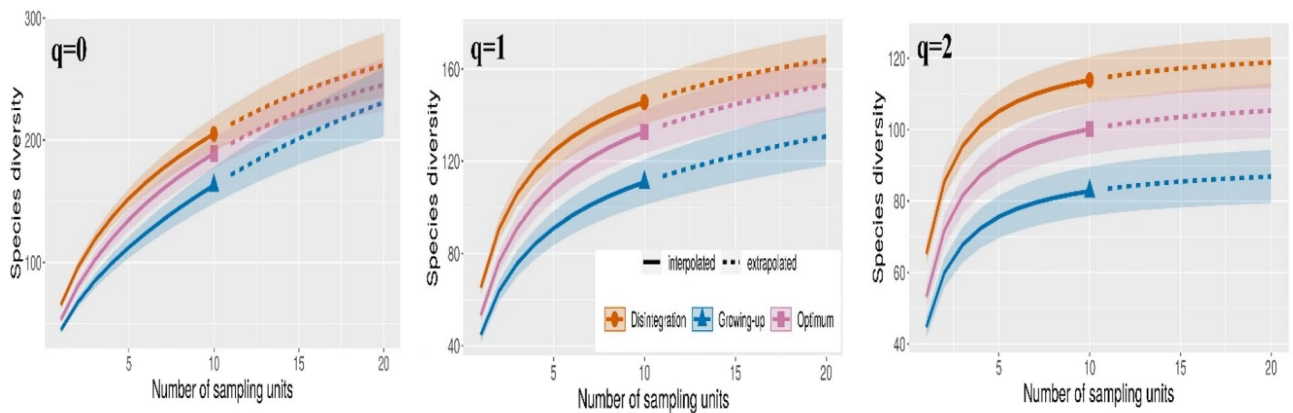


Figure 10. Species gamma diversity curves split separately by cycles divided into Hill's numbers $q = 0$ (species richness), $q = 1$ (exponential of Shannon's entropy index), and $q = 2$ (inverse of Simpson's concentration index). The curves were extrapolated by the same number of samples, the colored shaded areas are the 95% confidence interval. Solid symbols represent the total number of study samples.

	Saproxyllic species	Non-saproxyllic species
Optimum	Plants (28.3%; $pF\ 3.2$; $p = 0.01$)	Plants (50.6%; $pF\ 8.2$; $p = 0.01$)
Disintegration	Microhabitats (16.2%; $pF\ 1.5$; $p = 0.01$)	Plants (15.5%; $pF\ 1.5$; $p = 0.07$)
	Deadwood (15.2%; $pF\ 1.4$; $p = 0.05$)	
Growing up	Canopy openness (22.0%; $pF\ 2.3$; $p = 0.05$)	Canopy openness (24.1%; $pF\ 2.5$; $p = 0.05$)
	Microhabitats (19.3%; $pF\ 1.9$; $p = 0.05$)	
	Deadwood (18.8%; $pF\ 1.9$; $p = 0.05$)	

Table 2. Table of variables that best explained species preference in each stage separately.

is an appropriate method for comparisons between different forest habitats⁶⁹. Flight intercept traps are a highly complementary method of beetle monitoring to wood incubation comparisons, and thus well capture the true density of beetle communities, not only capturing the more active species^{70,71}.

In general, beetles have a limited dispersal potential due to their long larval development and the short-term stage of actively dispersing adults. Species dispersal is time-limited, and having suitable deadwood to colonize during this period is essential⁷². Indeed, in terms of life-history strategies, saproxylic species are not very dispersive^{66,73}. New suitable sites are colonized very slowly by endangered species because they have limited mobility⁷⁴. Particularly important is the group of so-called forest relicts, which needs uninterrupted habitat continuity and large amounts of deadwood⁷⁵. For these reasons, saproxylic species are considered bioindicators of forest ecosystems⁷⁶ and are therefore the most studied insect group¹¹ and one of the priority groups in conservation strategies¹².

Developmental stages. We detected natural dynamics as an important driver of species richness in forests. Beetles are sensitive to environmental change, but this may also be due to management activities, especially in terms of insolation⁷⁷. On the other hand, they respond negatively to the removal of all deadwood, e.g., Thorn et al.⁷, Zúñiga and Remes⁷⁸. Each developmental stage creates different natural conditions, and therefore, beetles respond differently to each stage⁷⁹. The disintegration stage is the early successional stage of the newly forming beech stand. In this study, areas of early disturbance were confirmed to be sites of high beetle richness^{4,39,80}. However, this phase lasts for a relatively short time, typically up to 20 years⁴⁷, after which species richness declines rapidly, according to our observations. Compared to large-scale disturbance, however, this period of high diversity seems to last longer in small-scale disturbances. Declines in invertebrate species and reductions in plant and tree richness have been observed as early as 3–5 years after the onset of large-scale disturbances^{45,79}. Small-scale dynamics may be more favorable to beetles, as the patch is generally not disturbed enough to homogenize the entire area with a strong successional cover of herbs and shrubs, supporting the thesis⁸¹. In the disintegration stage, the higher species diversity was mainly due to the presence of deadwood and microhabitats in our analysis. The importance of microhabitats was thus confirmed^{19,36}. In protected beech stands, the most common wood-boring fungus is *Fomes fomentarius*⁸². The most abundant microhabitats in our study were wood-decay fungi, especially of the genus *Fomes*, which are very important microhabitats for saproxylic beetles⁸³.

The role of deadwood for saproxylic beetle species richness has also been confirmed^{84,85}. The natural small-scale dynamics of development creates structurally heterogeneous stands, which is important for beetle diversity^{75,86}. Due to its complexity, small-scale disturbances appear to be preferable and able to substitute large-scale disturbances⁸¹. At different stages, plant cover, among others, was found to be the best explanatory variable for both saproxylic and non-saproxylic species. For saproxylic species, this could be an extension of the food supply of florivorous species. Non-saproxylic species are much more plant-associated, as they are generally plant or plant root eaters. For example, the family Nitidulidae and its genera *Brassicogethes*⁸⁷ and *Lamiogethes*⁸⁷ are dependent on forest plants of the *Brassicaceae* B. and *Lamiaceae* L. The larvae of *Strophosoma melannogramum* (Forster, 1771) of the family Curculionidae feed on roots of the genera *Rumex* L. and *Deschampsia* L.⁸⁸. Also, species of the genus *Athous* (Esch. 1829) devour roots, and some species have trophism similar to the genus *Dalopius* (Esch. 1829), whose predatory larvae seek food in the root system of herbs. The genus *Agriotes* (Esch. 1829) feeds directly on the roots of herbs⁸⁹. The investigated significance of plant cover in our study can be confirmed by the importance for a wider range of non-saproxylic species, as also found for the non-saproxylic Carabidae and Staphylinidae by the authors⁹⁰. Beech stands enter a stage of disintegration at around 250 years of age⁴⁷. The spatiotemporal formation of new suitable conditions for beetles in the growing-up stage can be complicated, as beech wood decomposes rapidly, and even large logs decompose within 50 years^{91,92}. Under dense natural regeneration, highly decomposed deadwood can occur as early as the initial period of the growing-up stage. The invertebrates inhabiting this substrate tend to be shade-tolerant species⁹³, usually earthworms (Lumbricidae), and the beetles are mainly the epigeic, usually non-saproxylic Carabidae and Staphylinidae⁹⁴. In beetles, it is observed that some species have adapted to tree shade and are more shade tolerant^{95,96}. For example, oak (*Quercus* sp.) grows in the warm lowland parts of Europe. Saproxylic beetle species living on oak, therefore, respond sensitively and positively to the increase in temperature⁹⁷ and are therefore strongly influenced by the canopy openness^{98,99}. The importance of insolation for beetle diversity is far more significant in oak forests than in beech forests, especially for the threatened species¹⁰⁰. Nevertheless, it was confirmed in this study that insolation is an important factor in increasing beetle diversity also in beech stands^{33,71,101,102}. Other invertebrates, such as spiders¹⁰³ and Carabidae^{101,104,105}. In the disintegration stage, there were not only more beetle species but also more adult individuals recorded in this study. Compared to the optimum stage, the beetle abundance was twice as high, and when compared to the growing-up stage, the abundance was almost 1.5 times higher. This finding is consistent with the assumption that invertebrate biomass increases linearly with higher temperatures (caused by canopy openness). However, the positive effect of temperature increase for invertebrate biomass growth has its limits and leads to a decrease in biodiversity in cases of temperature increase beyond the optimum¹⁰⁶. From the perspective of climate change adaptation, a small-scale silvicultural scheme seems to be the best option¹⁰⁷. This, when supporting beetle feeding substrates in managed forests using small-scale restoration elements, can lead to the creation of adapted resilient forest stands with widely advanced biodiversity.

Conclusion

This research confirmed that the reserve, although recently established, may be a suitable habitat for saproxylic beetles. Some species have been found and confirmed from sites many tens of kilometers away. Thus, it can be inferred that the study area has supported several microhabitats in the past where these rare beetles have survived, and after the establishment of the reserve, many suitable microhabitats have occurred, and where the species

have naturally proliferated and are easier to detect. The results obtained from this research allow us to answer the research questions that were defined in the introduction.

- (1) It has been confirmed that the natural small-scale dynamics of native stand development creates many essential habitats for saproxylic beetles, and the highest species diversity has been documented in the disintegration stage. Thus, we do not give weight to the time period since the establishment of the reserve according to Paillet et al.¹², but we are inclined toward the argument^{19, 34} that what is more important is how quickly suitable conditions for beetle life are established in the stands.
- (2) The synergy of food and habitat heterogeneity enhanced canopy openness and has been shown to create the conditions for an increase in saproxylic beetle biodiversity^{45, 73}. Plant cover was another important variable for non-saproxylic species. If the goal is to increase species diversity on a broader landscape scale, management of commercial, managed forests must be modified in addition to the establishment of reserves (the extent of which faces economic and social limits). As a non-management conservation strategy, it can be very inappropriate for many beetle species, especially sun-preferring species⁵³. Any preference for one management method leads to a substantial homogenization of regional biodiversity¹⁰⁸. Solutions can be sought in integrative management^{23, 109}, creating suitable ecological niches through deadwood enrichment. There, rarer species from small-area reserves that abound with high volumes of deadwood may gradually spread¹¹⁰. It is also advisable to maintain a mosaic of habitats with specific forms of management, e.g., open sunny pasture forests, which are extremely unique in biodiversity¹¹¹ as well as, e.g., coppice forests¹¹².

Data availability

All data generated or analysed during this study are included in this published article [and its supplementary information files.

Received: 8 April 2022; Accepted: 8 July 2022

Published online: 13 July 2022

References

1. Lindenmayer, D. B., Cunningham, R. B., Donnelly, C. F. & Lesslie, R. On the use of landscape surrogates as ecological indicators in fragmented forests. *For. Ecol. Manag.* **159**(3), 203–216. [https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(01\)00433-9](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(01)00433-9) (2002).
2. Hannah, L., Carr, J. L. & Lanckerani, A. Human disturbance and natural habitat: a biome level analysis of a global data set. *Biodivers. Conserv.* **4**(2), 128–155. <https://doi.org/10.1007/BF00137781> (1995).
3. Sabatini, F. M. et al. Where are Europe's last primary forests?. *Divers. Distrib.* **24**(10), 1426–1439. <https://doi.org/10.1111/ddi.12778> (2018).
4. Mikoláš, M. et al. Primary forest distribution and representation in a central European landscape: results of a large-scale field-based census. *For. Ecol. Manag.* <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2019.117466> (2019).
5. Hilmers, T. et al. Biodiversity along temperate forest succession. *J. Appl. Ecol.* **55**(6), 2756–2766. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.13238> (2018).
6. Nagel, T. A., Svoboda, M. & Diaci, J. Regeneration patterns after intermediate wind disturbance in an old-growth *Fagus-Abies* forest in southeastern Slovenia. *For. Ecol. Manag.* **226**(1–3), 268–278. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2006.01.039> (2006).
7. Thorn, S. et al. Estimating retention benchmarks for salvage logging to protect biodiversity. *Nat. Commun.* **11**, 4762. <https://doi.org/10.1038/s41467-020-18612-4> (2020).
8. Hallmann, C. A. et al. More than 75 percent decline over 27 years in total flying insect biomass in protected areas. *PLoS ONE* <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0185809> (2017).
9. Sánchez-Bayo, F. & Wyckhuys, K. A. G. Worldwide decline of the entomofauna: a review of its drivers. *Biol. Conserv.* **232**, 8–27. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2019.01.020> (2019).
10. Seibold, S. et al. Arthropod decline in grasslands and forests is associated with landscape-level drivers. *Nature* **574**, 671–674. <https://doi.org/10.1038/s41586-019-1684-3> (2019).
11. Seibold, S. et al. Experimental studies of dead-wood biodiversity — a review identifying global gaps in knowledge. *Biol. Conserv.* **191**, 139–149. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2015.06.006> (2015).
12. Paillet, Y. et al. Biodiversity differences between managed and unmanaged forests: meta-analysis of species richness in Europe. *Conserv. Biol.* **24**(1), 101–112. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2009.01399.x> (2010).
13. Cáliz, M., Alexander, K. N. A., Nieto, A., Dodelin, B. et al. *European Red List of Saproxylic Beetles* (IUCN, 19 s, Brussels, Belgium, 2018). Available at: <http://www.iucnredlist.org/initiatives/europe/publications>
14. Schiegg, K. Effects of dead wood volume and connectivity on saproxylic insect species diversity. *Écoscience* **7**(3), 290–298. <https://doi.org/10.1080/11956860.2000.11682598> (2016).
15. Müller, J. et al. Implications from large-scale spatial diversity patterns of saproxylic beetles for the conservation of European beech forests. *Insect Conserv. Divers.* **6**(2), 162–169. <https://doi.org/10.1111/j.1752-4598.2012.00200.x> (2013).
16. Schneider, A. et al. Animal diversity in beech forests – an analysis of 30 years of intense faunistic research in Hessian strict forest reserves. *For. Ecol. Manag.* <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2021.119564> (2021).
17. Brunet, J., Fritz, Ö. & Richnau, G. Biodiversity in European beech forests—a review with recommendations for sustainable forest management. *Ecol. Bull.* **53**, 77–94 (2010).
18. Bilek, L., Remes, J. & Zahradnik, D. Managed vs. unmanaged. Structure of beech forest stands (*Fagus sylvatica* L.) after 50 years of development central Bohemia. *For. Syst.* **20**(1), 122–138. <https://doi.org/10.5424/fs/2011201-10243> (2011).
19. Müller, J., Bußler, H. & Kneib, T. Saproxylic beetle assemblages related to silvicultural management intensity and stand structures in a beech forest in southern Germany. *J. Insect Conserv.* **12**(2), 107–124. <https://doi.org/10.1007/s10841-006-9065-2> (2008).
20. Doerfler, I., Müller, J., Gossner, M. M., Hofner, B. & Weisser, W. W. Success of a deadwood enrichment strategy in production forests depends on stand type and management intensity. *For. Ecol. Manag.* **400**, 607–620. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2017.06.013> (2017).
21. Doerfler, I., Gossner, M. M., Müller, J., Seibold, S. & Weisser, W. W. Deadwood enrichment combining integrative and segregative conservation elements enhances biodiversity of multiple taxa in managed forests. *Biol. Conserv.* **228**, 70–78. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2018.10.013> (2018).
22. Doerfler, I. et al. Restoration-oriented forest management affects community assembly patterns of deadwood-dependent organisms. *J. Appl. Ecol.* **57**(12), 2429–2440. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.13741> (2020).

23. Zumr, V., Remeš, J. & Pulkrab, K. How to increase biodiversity of saproxylic beetles in commercial stands through integrated forest management in central Europe. *Forests* <https://doi.org/10.3390/f12060814> (2021).
24. Svoboda, M., Fraver, S., Janda, P., Bače, R. & Zenáhlíková, J. Natural development and regeneration of a central European montane spruce forest. *For. Ecol. Manag.* **260**(5), 707–714. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2010.05.027> (2010).
25. Šebková, B. *et al.* Spatial and volume patterns of an unmanaged submontane mixed forest in central Europe: 160 years of spontaneous dynamics. *For. Ecol. Manag.* **262**(5), 873–885. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2011.05.028> (2011).
26. Bílek, L. *et al.* Gap regeneration in near-natural European beech forest stands in central Bohemia – the role of heterogeneity and micro-habitat factors. *Dendrobiology* <https://doi.org/10.12657/denbio.071.006> (2013).
27. Čada, V. *et al.* Frequent severe natural disturbances and non-equilibrium landscape dynamics shaped the mountain spruce forest in central Europe. *For. Ecol. Manag.* **363**, 169–178. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2015.12.023> (2016).
28. Thorn, S. *et al.* Impacts of salvage logging on biodiversity: a meta-analysis. *J. Appl. Ecol.* **55**(1), 279–289. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12945> (2018).
29. Schelhaas, M.-J., Nabuurs, G.-J. & Schuck, A. Natural disturbances in the European forests in the 19th and 20th centuries. *Glob. Change Biol.* **9**(11), 1620–1633. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2486.2003.00684.x> (2003).
30. Vera, F. W. M. (ed.) *Grazing Ecology and Forest History* (CABI, 2000). <https://doi.org/10.1079/9780851994420.0000>.
31. Vera, F. W. M. The dynamic European forest. *Arboric. J.* **26**(3), 179–211. <https://doi.org/10.1080/03071375.2002.9747335> (2012).
32. Swanson, M. E. *et al.* The forgotten stage of forest succession: early-successional ecosystems on forest sites. *Front. Ecol. Environ.* **9**(2), 117–125. <https://doi.org/10.1890/090157> (2011).
33. Lachat, T. *et al.* Influence of canopy gaps on saproxylic beetles in primeval beech forests: a case study from the Uholka-Shyrokyi Luh forest, Ukraine. *Insect Conserv. Divers.* **9**(6), 559–573. <https://doi.org/10.1111/icad.12188> (2016).
34. Gossner, M. M. *et al.* Current near-to-nature forest management effects on functional trait composition of saproxylic beetles in beech forests. *Conserv. Biol.* **27**(3), 605–614. <https://doi.org/10.1111/cobi.12023> (2013).
35. Procházka, J. & Schlaghamerský, J. Does dead wood volume affect saproxylic beetles in montane beech-fir forests of central Europe?. *J. Insect Conserv.* **23**(1), 157–173. <https://doi.org/10.1007/s10841-019-00130-4> (2019).
36. Winter, S. & Möller, G. C. Microhabitats in lowland beech forests as monitoring tool for nature conservation. *For. Ecol. Manag.* **255**(3–4), 1251–1261. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2007.10.029> (2008).
37. Bouget, C., Larrieu, L. & Brin, A. Key features for saproxylic beetle diversity derived from rapid habitat assessment in temperate forests. *Ecol. Ind.* **36**, 656–664. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2013.09.031> (2014).
38. Sebek, P. *et al.* Open-grown trees as key habitats for arthropods in temperate woodlands: the diversity, composition, and conservation value of associated communities. *For. Ecol. Manag.* **380**, 172–181. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2016.08.052> (2016).
39. Kozel, P. *et al.* Connectivity and succession of open structures as a key to sustaining light-demanding biodiversity in deciduous forests. *J. Appl. Ecol.* **58**(12), 2951–2961. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.14019> (2021).
40. Nagel, T. A., Svoboda, M. & Kobal, M. Disturbance, life history traits, and dynamics in an old-growth forest landscape of south-eastern Europe. *Ecol. Appl.* **24**(4), 663–679. <https://doi.org/10.1890/13-0632.1> (2014).
41. Christensen, M. *et al.* The forest cycle of Suserup Skov – revisited and revised. *Ecol. Bull.* **52**, 33–42 (2007).
42. Trotsiuk, V., Hobi, M. L. & Commarmot, B. Age structure and disturbance dynamics of the relic virgin beech forest Uholka (Ukrainian Carpathians). *For. Ecol. Manag.* **265**, 181–190. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2011.10.042> (2012).
43. Wermelinger, B., Duelli, P. & Obrist, M. K. Dynamics of saproxylic beetles (Coleoptera) in windthrow areas in alpine spruce forests. *For. Snow Landsc. Res.* **77**, 133–148 (2002).
44. Wermelinger, B. *et al.* Impact of windthrow and salvage-logging on taxonomic and functional diversity of forest arthropods. *For. Ecol. Manag.* **391**, 9–18. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2017.01.033> (2017).
45. Meyer, P., Schmidt, M., Feldmann, E., Willig, J. & Larkin, R. Long-term development of species richness in a central European beech (*Fagus sylvatica*) forest affected by windthrow—support for the intermediate disturbance hypothesis?. *Ecol. Evol.* **11**(18), 12801–12815. <https://doi.org/10.1002/ece3.8028> (2021).
46. Korpel, S. *Die Urwälder der Westkarpaten* (Gustav Fischer, Stuttgart, 1995) (in German).
47. Emborg, J., Christensen, M. & Heilmann-Clausen, J. The structural dynamics of Suserup Skov, a near natural temperate deciduous forest in Denmark. *For. Ecol. Manag.* **126**, 173–189 (2000).
48. Peňa, J., Remeš, J. & Bílek, L. Dynamics of natural regeneration of even-aged beech (*Fagus sylvatica* L.) stands at different shelterwood densities. *J. For. Sci.* **56**(12), 580–588 (2010).
49. Bílek, L., Peňa, J. F. B., Remeš, J. (2013b). *National Nature Reserve Voděradské Bučiny 30 Years of Forestry Research* Folia Forestalia Bohemica edn. Vol. 86 (Lesnická práce, 2013).
50. Ruchin, A. B. & Egorov, L. V. Vertical stratification of beetles in deciduous forest communities in the centre of European Russia. *Diversity* **13**, 508. <https://doi.org/10.3390/d13110508> (2021).
51. Parmain, G. *et al.* Can rove beetles (Staphylinidae) be excluded in studies focusing on saproxylic beetles in central European beech forests?. *Bull. Entomol. Res.* **105**(1), 101–109. <https://doi.org/10.1017/S0007485314000741> (2015).
52. Schmid, J. & Bußler, H. Ökologische gilden xylobionter Käfer Deutschlands. *Nat. Landsch.* **36**, 202–218 (2004).
53. Seibold, S. *et al.* Association of extinction risk of saproxylic beetles with ecological degradation of forests in Europe. *Conserv. Biol.* **29**(2), 382–390. <https://doi.org/10.1111/cobi.12427> (2015).
54. Hejda, R., Farkač, J. & Chobot, K. *Red List of Threatened Species of the Czech Republic* Vol. 36, 1–612 (Agentura ochrany přírody a krajiny České republiky, Praha, 2017).
55. Lepš, J., Šmilauer, P. *Biostatistika* (Nakladatelství Jihočeské univerzity v Českých Budějovicích, 2016)
56. Chao, A. Non-parametric estimation of the number of classes in a population. *Scand. J. Stat.* **11**, 265–270 (1984).
57. Chao, A. Estimating the population size for capture-recapture data with unequal catchability. *Biometrics* **43**, 783–791 (1987).
58. Colwell, R. K. *EstimateS: Statistical Estimation of Species Richness and Shared Species from Samples*. Version 9. User's Guide and application published at: <http://purl.oclc.org/estimates> (2013).
59. Seibold, S. *et al.* Experiments with dead wood reveal the importance of dead branches in the canopy for saproxylic beetle conservation. *For. Ecol. Manag.* **409**, 564–570. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2017.11.052> (2018).
60. Chao, A. *et al.* Rarefaction and extrapolation with Hill numbers: a framework for sampling and estimation in species diversity studies. *Ecol. Monogr.* **84**, 45–67. <https://doi.org/10.1890/13-0133.1> (2014).
61. Chao, A., Ma, K. H., Hsieh, T. C. *iNEXT (iNterpolation and EXtrapolation) Online: Software for Interpolation and Extrapolation of Species Diversity*. Program and User's Guide published at http://chao.stat.nthu.edu.tw/wordpress/software_download/ (2016).
62. Schenker, N. & Gentleman, J. F. On judging the significance of differences by examining the overlap between confidence intervals. *Am. Stat.* **55**, 182–186 (2001).
63. Horak, J. *et al.* Biodiversity of most dead wood-dependent organisms in thermophilic temperate oak woodlands thrives on diversity of open landscape structures. *For. Ecol. Manag.* **315**, 80–85. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2013.12.018> (2014).
64. Lepš, J. & Šmilauer, P. *Multivariate Analysis of Ecological Data Using Canoco* (Cambridge University Press, Cambridge, 2010). <https://doi.org/10.1017/CBO9780511615146>.
65. Šmilauer, P. & Lepš, J. *Multivariate Analysis of Ecological Data Using Canoco* 5 2nd edn. (New York, 2014).
66. Parisi, F. *et al.* Spatial patterns of saproxylic beetles in a relic silver fir forest (Central Italy), relationships with forest structure and biodiversity indicators. *For. Ecol. Manag.* **381**, 217–234. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2016.09.041> (2016).

67. Siitonen, J. Decaying wood and saproxylic coleoptera in two old spruce forests: a comparison based on two sampling methods. *Ann. Zool. Fenn.* **31**, 89–95 (1994).
68. Alinvi, O., Ball, J. P., Danell, K., Hjältén, J. & Pettersson, R. B. Sampling saproxylic beetle assemblages in dead wood logs: comparing window and elector traps to traditional bark sieving and a refinement. *J. Insect Conserv.* **11**(2), 99–112. <https://doi.org/10.1007/s10841-006-9012-2> (2007).
69. Økland, B. A comparison of three methods of trapping saproxylic beetles. *Eur. J. Entomol.* **93**, 195–209 (1996).
70. Quinto, J., Marcos-García, M. D. L. Á., Brustel, H., Galante, E. & Micó, E. Effectiveness of three sampling methods to survey saproxylic beetle assemblages in mediterranean Woodland. *J. Insect Conserv.* **17**(4), 765–776. <https://doi.org/10.1007/s10841-013-9559-7> (2013).
71. Müller, J. *et al.* Increasing temperature may compensate for lower amounts of dead wood in driving richness of saproxylic beetles. *Ecography* **38**(5), 499–509. <https://doi.org/10.1111/ecog.00908> (2015).
72. Schiegg, K. Are there saproxylic beetle species characteristic of high dead wood connectivity?. *Ecography* **23**, 579–587 (2000).
73. Bouget, C., Larrieu, L., Nusillard, B. & Parmain, G. In search of the best local habitat drivers for saproxylic beetle diversity in temperate deciduous forests. *Biodivers. Conserv.* **22**(9), 2111–2130. <https://doi.org/10.1007/s10531-013-0531-3> (2013).
74. Brunet, J. & Isacson, G. Restoration of beech forest for saproxylic beetles—effects of habitat fragmentation and substrate density on species diversity and distribution. *Biodivers. Conserv.* **18**(9), 2387–2404. <https://doi.org/10.1007/s10531-009-9595-5> (2009).
75. Eckelt, A. *et al.* “Primeval forest relict beetles” of central Europe: a set of 168 umbrella species for the protection of primeval forest remnants. *J. Insect Conserv.* **22**(1), 15–28. <https://doi.org/10.1007/s10841-017-0028-6> (2018).
76. Speight, M. C. D. (1989). *Saproxylic Invertebrates and Their Conservation*. *Saproxylic Invertebrates and Their Conservation*, Vol. 42, Nature and Environmental Series, Strasbourg, 81.
77. Gustafsson, L. *et al.* Research on retention forestry in northern Europe. *Ecol. Process.* <https://doi.org/10.1186/s13717-019-0208-2> (2020).
78. Zumr, V. & Remeš, J. Saproxylic beetles as an indicator of forest biodiversity and the influence of forest management on their crucial life attributes: review. *Rep. For. Res.* **65**, 242–257 (2020).
79. Bouget, C. & Duelli, P. The effects of windthrow on forest insect communities: a literature review. *Biol. Cons.* **118**(3), 281–299. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2003.09.009> (2004).
80. Gran, O. & Götmark, F. Long-term experimental management in Swedish mixed oak-rich forests has a positive effect on saproxylic beetles after 10 years. *Biodivers. Conserv.* **28**, 1451–1472. <https://doi.org/10.1007/s10531-019-01736-5> (2019).
81. Fahrig, L. & Storch, D. Why do several small patches hold more species than few large patches?. *Glob. Ecol. Biogeogr.* **29**(4), 615–628. <https://doi.org/10.1111/geb.13059> (2020).
82. Müller, J., Engel, H. & Blaschke, M. Assemblages of wood-inhabiting fungi related to silvicultural management intensity in beech forests in southern Germany. *Eur. J. For. Res.* **126**(4), 513–527. <https://doi.org/10.1007/s10342-007-0173-7> (2007).
83. Friess, N. *et al.* Arthropod communities in fungal fruitbodies are weakly structured by climate and biogeography across European beech forests. *Divers. Distrib.* **25**(5), 783–796. <https://doi.org/10.1111/ddi.12882> (2019).
84. Brin, A., Brustel, H. & Jactel, H. Species variables or environmental variables as indicators of forest biodiversity: a case study using saproxylic beetles in maritime pine plantations. *Ann. For. Sci.* <https://doi.org/10.1051/forest/2009009> (2009).
85. Müller, J. & Büttler, R. A review of habitat thresholds for dead wood: a baseline for management recommendations in European forests. *Eur. J. For. Res.* **129**(6), 981–992. <https://doi.org/10.1007/s10342-010-0400-5> (2010).
86. Alencar, J. B. R., Fonseca, C. R. V., Marra, D. M. & Baccaro, F. B. Windthrows promote higher diversity of saproxylic beetles (Coleoptera: Passalidae) in a central Amazon forest. *Insect Conserv. Divers.* <https://doi.org/10.1111/icad.12523> (2021).
87. Audisio, P. *et al.* Preliminary re-examination of genus-level taxonomy of the pollen beetle subfamily Meligethinae (Coleoptera: Nitidulidae). *Acta Entomol. Musei Natl. Pragae* **49**(2), 341–504 (2009).
88. Burakowski, B., Mroczkowski, M., Stefańska, J. *Chrzyszczce – Coleoptera. Ryjkowce – Curculionidae, Część 1. Katalog Fauny Polski* Vol. XXIII, no, 19 Warszawa.
89. Laibner, S. *Elateridae of the Czech and Slovak Republics* (Kabourek, Zlin, 2000).
90. Frank, T. & Reichhart, B. Staphylinidae and Carabidae overwintering in wheat and sown wildflower areas of different age. *Bull. Entomol. Res.* **94**(3), 209–217. <https://doi.org/10.1079/BER2004301> (2004).
91. Herrmann, S., Kahl, T. & Bauhus, J. Decomposition dynamics of coarse woody debris of three important central European tree species. *For. Ecosyst.* <https://doi.org/10.1186/s40663-015-0052-5> (2015).
92. Hararuk, O., Kurz, W. A. & Didion, M. Dynamics of dead wood decay in swiss forests. *For. Ecosyst.* <https://doi.org/10.1186/s40663-020-00248-x> (2020).
93. Jonsell, M., Weslien, J. & Ehnström, B. Substrate requirements of red-listed saproxylic invertebrates in Sweden. *Biodivers. Conserv.* **7**(6), 749–764. <https://doi.org/10.1023/A:100888319031> (1998).
94. Bobiec, A. (ed.) *The After Life of a Tree* 252 (Warsawa, WWF Poland, 2005).
95. Gossner, M. M. *et al.* Deadwood enrichment in European forests – which tree species should be used to promote saproxylic beetle diversity?. *Biol. Cons.* **201**, 92–102. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2016.06.032> (2016).
96. Vogel, S. *et al.* Optimizing enrichment of deadwood for biodiversity by varying sun exposure and tree species: an experimental approach. *J. Appl. Ecol.* **57**(10), 2075–2085. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.13648> (2020).
97. Gough, L. A. *et al.* Specialists in ancient trees are more affected by climate than generalists. *Ecol. Evol.* **5**(23), 5632–5641. <https://doi.org/10.1002/ece3.1799> (2015).
98. Koch Widerberg, M., Ranius, T., Drobyshev, I., Nilsson, U. & Lindblad, M. Increased openness around retained oaks increases species richness of saproxylic beetles. *Biodivers. Conserv.* **21**(12), 3035–3059. <https://doi.org/10.1007/s10531-012-0353-8> (2012).
99. Horák, J., Pavlíček, J., Kout, J. & Halda, J. P. Winners and losers in the wilderness: response of biodiversity to the abandonment of ancient forest pastures. *Biodivers. Conserv.* **27**(11), 3019–3029. <https://doi.org/10.1007/s10531-018-1585-z> (2018).
100. Vandekerkhove, K. *et al.* Saproxylic beetles in non-intervention and coppice-with-standards restoration management in meerdal forest (Belgium): an exploratory analysis. *IFor. Biogeosci. For.* **9**(4), 536–545. <https://doi.org/10.3832/ifer1841-009> (2016).
101. Lachat, T. *et al.* Saproxylic beetles as indicator species for dead-wood amount and temperature in European beech forests. *Ecol. Ind.* **23**, 323–331. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2012.04.013> (2012).
102. Müller, J. *et al.* Primary determinants of communities in deadwood vary among taxa but are regionally consistent. *Oikos* **129**(10), 1579–1588. <https://doi.org/10.1111/oik.07335> (2020).
103. Černecká, L., Mihál, I., Gajdoš, P. & Jarčuška, B. The effect of canopy openness of European beech (*Fagus sylvatica*) forests on ground-dwelling spider communities. *Insect Conserv. Divers.* **13**(3), 250–261. <https://doi.org/10.1111/icad.12380> (2020).
104. Spitzer, L. *et al.* Does closure of traditionally managed open woodlands threaten epigeic invertebrates? Effects of coppicing and high deer densities. *Biol. Cons.* **141**(3), 827–837. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2008.01.005> (2008).
105. Podrázský, V., Remeš, J. & Farkač, J. Složení společenstev střevlíkovitých brouků (Coleoptera: Carabidae) v lesních porostech s různou druhovou strukturou a systémem hospodaření. *Zpr. Lesn. Výzk.* **55**, 10–15 (2010).
106. Welti, E. A. R. *et al.* Temperature drives variation in flying insect biomass across a german malaise trap network. *Insect Conserv. Divers.* <https://doi.org/10.1111/icad.12555> (2021).
107. Brang, P. *et al.* Suitability of close-to-nature silviculture for adapting temperate European forests to climate change. *Forestry* **87**(4), 492–503. <https://doi.org/10.1093/forestry/cpu018> (2014).

108. Schall, P. *et al.* The impact of even-aged and uneven-aged forest management on regional biodiversity of multiple taxa in European beech forests. *J. Appl. Ecol.* **55**(1), 267–278. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12950> (2018).
109. Leidinger, J. *et al.* Shifting tree species composition affects biodiversity of multiple taxa in central European forests. *For. Ecol. Manag.* <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2021.119552> (2021).
110. Christensen, M. *et al.* Dead wood in European beech (*Fagus Sylvatica*) forest reserves. *For. Ecol. Manag.* **210**(1–3), 267–282. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2005.02.032> (2005).
111. Plieninger, T. *et al.* Wood-pastures of Europe: geographic coverage, social-ecological values, conservation management, and policy implications. *Biol. Cons.* **190**, 70–79. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2015.05.014> (2015).
112. Weiss, M. *et al.* The effect of coppicing on insect biodiversity. Small-scale mosaics of successional stages drive community turnover. *For. Ecol. Manag.* <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2020.118774> (2021).

Acknowledgements

We are grateful to experts for help with the determination of some families: Jiří Brestovanský (Mělník): Elateridae; Jan Horák (Praha): Scaptiidae, Mordellidae; Pavel Průdek (Brno): Ciidae, Cerylonidae, Cryptophagidae, Latridiidae; Josef Jelínek (Praha): Nitidulidae. We also thank Denisa Körberová for help with fieldwork and Jitka Šišáková and native speaker Richard Lee Manore (USA), who proofread the language of this paper. We are also grateful to the Nature Conservation Agency of the Czech Republic, The Forest Enterprise, in Kostelet nad Černými lesy for their consent to perform research in forests under their administration. The study was supported by the Internal Grant Agency of FFWS reg. no. A_01_22. Supported by Ministry of Agriculture of the Czech Republic, NAZV No. QK21020371. Also study was supported No. CZ.02.1.01/0.0/0.0/16_019/0000 803 financed by OP RDE.

Author contributions

All authors contributed to the study conception and design. Material preparation, data collection and analysis were performed by V.Z., J.R. and O.N.. The first draft of the manuscript was written by V.Z. and all authors commented on previous versions of the manuscript. All authors read and approved the final manuscript.

Competing interests

The authors declare no competing interests.

Additional information

Supplementary Information The online version contains supplementary material available at <https://doi.org/10.1038/s41598-022-16352-7>.

Correspondence and requests for materials should be addressed to V.Z.

Reprints and permissions information is available at www.nature.com/reprints.

Publisher's note Springer Nature remains neutral with regard to jurisdictional claims in published maps and institutional affiliations.



Open Access This article is licensed under a Creative Commons Attribution 4.0 International License, which permits use, sharing, adaptation, distribution and reproduction in any medium or format, as long as you give appropriate credit to the original author(s) and the source, provide a link to the Creative Commons licence, and indicate if changes were made. The images or other third party material in this article are included in the article's Creative Commons licence, unless indicated otherwise in a credit line to the material. If material is not included in the article's Creative Commons licence and your intended use is not permitted by statutory regulation or exceeds the permitted use, you will need to obtain permission directly from the copyright holder. To view a copy of this licence, visit <http://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>.

© The Author(s) 2022

7.4. Parametry mrtvého dřeva ovlivňující modelovou skupinu brouků.

Zumr, V., Nakládal, O., Bílek, L., Remeš, J. (2023). The diameter of beech snags is an important factor for saproxylic beetle richness: Implications for forest management and conservation. *Forest Ecosystems* (Vol. 10, p. 100143). <https://doi.org/10.1016/j.fecs.2023.100143>



The diameter of beech snags is an important factor for saproxylic beetle richness: Implications for forest management and conservation



Václav Zumr^{*}, Oto Nakládal, Lukáš Bílek, Jiří Remeš

Czech University of Life Sciences Prague, Faculty of Forestry and Wood Sciences, Kamýcká 129, Praha 6 – Suchbát, 16500, Czech Republic

ARTICLE INFO

Keywords:

Deadwood
Coleoptera
Biodiversity
Active management
Endangered beetles

ABSTRACT

Snags are an important component of beech forests that promote biodiversity. However, their occurrence is completely marginal in managed stands. Creating snags in these stands would greatly enhance biodiversity. We investigated whether snag dimensions were important for saproxylic beetle richness since they were easily transferable parameters to forest management and assessed the presence of other snag microhabitats affecting beetle communities. Data collection was performed using passive flight traps placed on thirty snags in a recent beech reserve. A total of 6706 adults belonging to 231 saproxylic species (53 Red List species, 23%) were captured. The results showed that the most important snag parameters were the diameter (thickness) and canopy openness of the surrounding stands. The occurrence of *Fomes fomentarius*, the volume of snag and decay class 3 were marginally significant in terms of the preference of all saproxylic species. Alpha diversity was reduced by an advanced degree of decay and a surprisingly deep stem cavity. After dividing snag thickness into categories (<35 cm; 35–70 cm and >70 cm DBH), we found that categories with snag diameter greater than 35 cm showed little differences in all saproxylic and Red List species richness and diversity indices and exhibited the highest similarity in beetle communities. Regarding recommendations to forest managers in terms of optimization and simplification of practical procedures, we suggest actively creating high stumps to act as snags greater than 35 cm in DBH diameter to promote biodiversity in beech management stands.

1. Introduction

Deadwood (DW) is a crucial element of natural forests for carbon sequestration (Martin et al., 2021), water storage, anti-erosion function, nutrient cycling, soil prosperity (Paletto and Tosi, 2010; Dhiedt et al., 2019; Klammer-Iwan et al., 2020) and biodiversity (Parajuli and Markwith, 2023). Deadwood is a key habitat for various saproxylic groups of invertebrates (Gao et al., 2015; Zumr et al., 2021), fungi (Friess et al., 2019; Yang et al., 2021), bryophytes, lichens, and vascular plants (Dittrich et al., 2014; Hofmeister et al., 2016) and for cavity-nesting bird and bats (Ettwein et al., 2020; Basile et al., 2023a), in recent studied deadwood may be important also for nonsaproxylic invertebrates taxa (Seibold et al., 2016; Graf et al., 2022). The often-studied group of invertebrates are saproxylic beetles (Seibold et al., 2015b). These beetles are among the most threatened in forests (Cálix et al., 2018). Saproxylic beetles, during at least part of their development, are associated with dead wood of different types and qualities. This is true even when they are linked to another obligate saproxylic species, such as mycetophagous beetles bound to wood-destroying fungi (Speight, 1989). Deadwood is

found in a very low volume in today's commercial forests (Puletti et al., 2019). A stand managed for timber production contains only approximately $10 \text{ m}^3 \cdot \text{ha}^{-1}$ of DW (Fridman and Walheim, 2000; Kapusta et al., 2020). These volumes are well below the observed optimal DW volumes in temperate deciduous and mixed forests which is $30\text{--}50 \text{ m}^3 \cdot \text{ha}^{-1}$ (Müller and Büttler, 2010). Moreover, forests with low DW volumes pose a challenge for saproxylic organisms (Bujoczek and Bujoczek, 2022). This is the reason why more and more saproxylic species are becoming endangered (Cálix et al., 2018). The consistent application of salvage logging also impacts many other animals (Thorn et al., 2018; Basile et al., 2023a). Large volumes of DW are typically reported in old-growth forest reserves (Christensen et al., 2005). Meanwhile, saproxylic beetles respond strongly to DW volumes (Gao et al., 2015; Müller et al., 2015), and, therefore, it is essential to enrich DW in managed stands to increase saproxylic beetle species abundance (Doerfler et al., 2018, 2020), partly also in nonsaproxylic species (Seibold et al., 2016). DW is thought to increase forest biodiversity by 30%–70% (Dudley and Vallauri, 2005; Graf et al., 2022). European beech (*Fagus sylvatica* L.) is one of the most important native tree species in Europe and is an essential component of

^{*} Corresponding author.

E-mail address: zumr@fd.czu.cz (V. Zumr).

most forests in Central Europe (Brunet et al., 2010). Beech and mixed forests have been converted to intensively managed coniferous forests over the last few centuries (Hahn and Fanta, 2001). However, this has disrupted the important continuity of the forest environment (Mollier et al., 2022), which is crucial for the most endangered species, referred to as primary forest relicts (Eckelt et al., 2018). Management stands differ greatly from the natural state in terms of their structure, including DW volumes (Christensen et al., 2005) and microhabitats (Winter and Möller, 2008; Vuidot et al., 2011; Asbeck et al., 2022), which also affects species composition in forests (Zumr et al., 2022a). Natural forests and protected forests are very biodiverse (Schneider et al., 2021; Zumr et al., 2022b). Müller et al. (2013) stated that saproxylic beetle species richness in beech forests represented 70% of the total Central European saproxylic beetle species. The distribution of lying and standing DW in natural forests corresponds to a ratio of approximately 70%: 30% (lying: standing), and standing DW volumes are higher in protected forests (Christensen et al., 2005; Tavankar et al., 2021). Standing DW exhibits lower moisture content, which promotes biodiversity because saproxylic beetle diversity decreases with higher wood moisture content (Macagno et al., 2015). Most microhabitats important for saproxylic beetles, e.g., fruiting bodies of fungi (Friess et al., 2019) and cavities (Henneberg et al., 2021), host standing log snags in forests (Vuidot et al., 2011; Paillet et al., 2017). Therefore, standing DW is richer regarding saproxylic beetle species compared to logs lying on the forest floor (Kappes and Topp, 2004; Bouget et al., 2012). Standing DW in beech forests highly influences saproxylic beetle richness (Redolfi De Zan et al., 2014) and the abundance of threatened species (Gibb et al., 2006; Bouget et al., 2014), as well as that of birds and bats (Roberge et al., 2008; Tillon et al., 2016; Urkijo-Letona et al., 2020; Basile et al., 2021). Actively created high stumps are almost identical to natural stumps in terms of the species composition of beetles (Jonsell et al., 2004). Stump diameter is one of the essential variables used in forest management. Zumr et al. (2021) recommend the creation of the equivalent of snags in the form of high stumps to support saproxylic beetles. At the same time, snags do not present major barriers to silvicultural management when compared to lying logs. Snags decompose much more slowly than lying DW (Vacek et al., 2015; Bradford et al., 2021) and, thus, could potentially perform environmental functions over a much longer period.

The aim of our study was to identify and quantify the effect of the variables that most influence the species richness of saproxylic beetles on snags. These variables included snag characteristics and canopy openness. Concerning the possible application of the results to forestry practice, a next question was whether there were differences between snag classes with small, medium and large snag thickness (Gossner et al., 2013). The results of the study could provide guidance that would effectively promote biodiversity of saproxylic beetles in managed beech stands. These findings should also contribute to establishing thresholds needed to maintain biodiversity in forest ecosystems (Tsikas and Karanikola, 2022; Oettel et al., 2022).

2. Materials and methods

2.1. Study area

The study area was located in Central Bohemia, 30–40 km southeast of Prague, in the National Nature Reserve (NNR) Beechwood of Voděrády (49°58'15.117" N, 14°46'56.541" E) at an altitude from 345 to 501 m a.s.l. The parent rock was granite, and the most represented soil categories are oligotrophic and mesotrophic Cambisols. The mean annual temperature was 7.9 °C, and the mean annual precipitation was 671 mm (Climate station Ondřejov; Czech Hydrometeorological Institute). The duration of the vegetation period with the mean temperature above 10 °C was more than 158 days. The predominant forest community was an acidophilous beech forest. The National Nature Reserve Voděrádské bučiny was established in 1955 on a total area of 658 ha with the objective to protect extended old beechwoods with semi-natural stand

structures (mainly associations *Luzulo-Fagetum* and *Asperulo-Fagetum*) and scattered geomorphological peri-glacial phenomena. The study area has been excluded from normal forest management since 1955. The territory was valuable due to its large areas of senescent beech stands supporting regional biodiversity and natural forest stand dynamics. These old beech stands were established by natural regeneration. Between 1820 and 1850, almost 500 ha of the area was regenerated using the three-phase shelterwood felling (Bílek et al., 2009, 2014).

2.2. Environmental variables

The study was conducted in an unmanaged beech forest. Traps were placed on snags of a similar overall development stage (Fig. 1). The snags were classified into three classes according to the modified methodology of Brunet and Isacsson (2009a):

1. Living snags and recently dead snags without fruitbodies of *Fomes fomentarius* and with hard dead wood ($n = 8$)
2. Dead snags with fruitbodies of *F. fomentarius* and slightly decayed wood ($n = 15$)
3. Dead snags without fruitbodies of *F. fomentarius* and moderately or highly decayed wood ($n = 7$)

The height of the snags (h-meters) was measured using a digital altimeter with a VERTEX ultrasonic rangefinder with an accuracy of 0.1 m. The thickness of the trunk, expressed as diameter at breast height (DBH-centimeters), was measured using a forestry belt initially in the field as circumference (O) and then converted to a diameter ($=\frac{O}{\pi}$). The volume of snags was estimated according to the formula for an ellipsoid cone according to Brunet and Isacsson (2009a). The volume of the snag was calculated by the formula $V = \frac{\pi \times d^2 \times h}{6}$ (V = volume, d = DBH, h = snag height in meters). The canopy openness was determined using hemispherical photographs taken with a fisheye lens over each trap. The analysis was performed using Gap Light Analyzer software. The software converted the transmittance of sunlight through the crown canopy into a percentage for each trap location. The presence/absence of a fallen log was recorded as a part of the broken stem lying around a studied snag, according to Brunet and Isacsson (2009a). Furthermore, we used the classification of four types of microhabitats, according to Winter and Möller (2008) and Paillet et al. (2017). 1) Cavities with an entrance > 5 cm formed mainly by woodpecker species (*Dryocopus martius*, *Dendrocopos* sp., *Picus viridis*). 2) Deep stem cavities with mould and rotten wood in the base of the tree. 3) Fruitbodies of *F. fomentarius* were white rot fungi decomposing polysaccharide (cellulose) as well as lignin. *F. fomentarius* was an important habitat for a high number of arthropods and represents one of the elements of the old-growth beech forest (Müller et al., 2007; Friess et al., 2019). 4) Bark loss: patches with bark loss of at least 5 cm were caused mainly by bark stripping after the tree has died or by the natural falling of surrounding trees. The recorded characteristics of the snags were shown in Table 1.

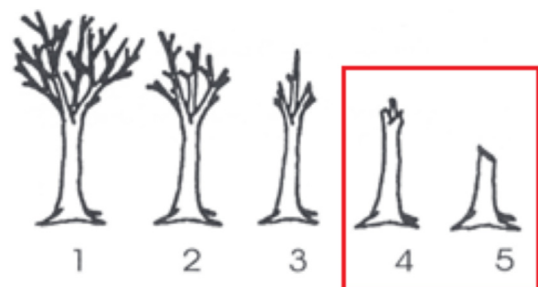


Fig. 1. The developmental stages of the snags used for beetle trapping were those indicated by the red square. Snag decay development classes were according to Hayden et al. (1995).

Table 1
Snag characteristics.

Variables	Type	Mean	Min	Max	
DBH (cm)	Continuous	55.3	20.7	130.9	
Height (m)	Continuous	11.1	3.6	22.2	
Volume (m ³)	Continuous	3.2	0.6	9.1	
Canopy openness (%)	Continuous	11.4	4.7	42.5	
Fruitbodies of <i>F. fomentarius</i> (pcs.)	Continuous	5.3	0.0	78.0	
Bark loss (%)	Continuous	42.5	5.0	100.0	
Cavity	bird (pcs.)	Continuous	0.6	0.0	7.0
	deep stem	Categorical	7 yes	23 no	
Fallen logs (presence-absence)	Categorical	16 yes	14 no		
Decay class	3 classes Categorical	1st: 9	2nd: 14	3rd: 7	

2.3. Beetle sampling

Data collection was carried out in 2022. An unbaited flight intercept trap was used to collect entomological material (Fig. 2). The trap consisted of a roof, a plexiglass barrier, a funnel, and a catch basin. The assembled trap measured 90–100 cm in length. A total of 30 traps were used, which were active during the period from April to September, and materials were collected regularly every 2–3 weeks. Traps were placed directly on beech tree trunks (trap-south direction, one trap per trunk) at a height of 1.5 m with a minimum spacing of 25 m, and the vast majority were separated by a much greater distance. The average distance was 100 m, and the distribution of traps was not uniform due to the irregular distribution of snags. The preservative solution was propylene glycol (1:1.5), with a drop of detergent to break surface tension. The collected material was identified to the species level. The families Staphylinidae and Scydmanidae were not identified due to the high degree of difficulty of determination and lack of experts. However, excluding the family Staphylinidae would not bias the results of the study, because it was highly correlated with other saproxylic beetle species (Parmain et al.,



Fig. 2. Traps hung on the snag.

2015). Species were categorized as saproxylic species or nonsaproxylic species according to Schmidl and Bußler (2004) and Seibold et al. (2015a). Captured species that were not included in these lists were classified as nonsaproxylic species and were not included in further analyses. Following Seibold et al. (2015a), we classified species by microhabitat guilds of larvae: 1) dead wood and bark substrates, 2) cavities, and 3) fungi. The taxonomy and nomenclature of the species corresponded to the concept of Zicha (2022) (<http://www.biolib.cz>). The species were further classified as critically endangered (CR), endangered (EN), vulnerable (VU), or near threatened (NT) according to the IUCN Red List of Endangered Species of the Czech Republic, Invertebrates (Hejda et al., 2017).

2.4. Data analysis

2.4.1. Microhabitats evaluation

We used ordination analyses to evaluate microhabitats for species preferences of saproxylic beetles. This approach evaluated individual beetle species and plotted them in ordination space. A forward selection method based on linear (gradient 1.9 SD units long) constrained redundancy analysis (RDA) was used to express the preference of all saproxylic beetle species to environmental conditions. Thus, the best subset of environmental variables was selected to summarize the variability in beetle species composition (all saproxylic species; Red List species). Abundance data of all saproxylic species were centered and log-transformed. Group Red List species were used in forward-constrained unimodal (gradient 4.7 SD units long) canonical correspondence analysis (CCA) without log-transformed abundance, using centered data. Calculations with 4999 unrestricted Monte Carlo permutations were used for all analyses. Contour plots of the number of beetle species and contour plots of the Shannon-Wiener index were generated for visualization of both model groups. Canoco 5 software (Šmilauer and Lepš, 2014) was used for ordination analyses. The number of species captured in traps (alpha diversity) was also analyzed. For this evaluation, we used stepwise parsimony of a generalized linear model (Poisson distribution, log link function) based on the lowest value of the Akaike information criterion (Akaike, 1978). The model was used for two dependent variables: species richness of all saproxylic beetles and Red List species. The significance of the variables was tested at the 0.05 confidence level. Analyses were performed in Statistica 13 software (StatSof, Inc.).

2.4.2. Thickness classes

Each snag was sorted into the thickness class following Gossner et al. (2013), into small, medium, and large (<35 cm; 35–70 cm; >70 cm) diameter at DBH of snag classes. In this frame, we analyzed alpha (α), beta (β), and gamma (γ) diversity of saproxylic beetle species.

The number of species per trap (alpha diversity) captured in thickness classes of snags was evaluated by the generalized linear model with Poisson error distribution (log link function) using package glmmTMB (Brooks et al., 2017). These data were analyzed using the post-hoc Tukey multiple comparison test within the package emmeans (Lenth, 2023). To study the similarity of saproxylic beetle communities (beta diversity) living on the surveyed snags, we expressed the similarity/dissimilarity of the investigated thickness classes using nonmetric multidimensional scaling (NMDS), which plots similarities in saproxylic beetle species communities. This method was appropriate for ecology to study communities (Minchin, 1987; Šmilauer and Lepš, 2014). For NMDS analysis, we used “metaMDS” function implemented in the “vegan” package with an abundance approach Bray-Curtis distance with two dimensions (Oksanen et al., 2022). The significance of the difference among thickness classes was calculated by permutational multivariate analysis of variance using the function “adonis2” in the package “vegan” with 9999 permutations (Anderson, 2001). Analyses were performed in R version 4.3.1 (R Core Team, 2023).

We generated species cumulative curves (gamma diversity) based on the approach Chao et al. (2014). Abundance data was used for the

assessment of Red list species, and for all saproxylic species incidence data were used according to the thickness class of snag. Data were replicated with 200 bootstraps, similar to [Chao and Jost \(2012\)](#). This rarefaction-extrapolation approach, which estimated the rate of increase in species per number of samples, was often used in studies (e.g. [Seibold et al., 2018](#); [Weiss et al., 2021](#)). The diversity indices were based on [Chao et al. \(2014\)](#) with Hill numbers: $q = 0$ (species richness) and $q = 2$ (the inverse of Simpson's concentration index). Hill's numbers have distinct advantages over other diversity indices ([Chao et al., 2014](#)). Subsequently, we also used a coverage-based approach according to [Chao and Jost \(2012\)](#) to determine the sample coverage and estimate of species richness ($q = 0$) of saproxylic beetles on the beech snags. Analyses were performed in Inext software ([Chao et al., 2016](#)).

Indicator species analysis (IndVal) was used to identify species that indicate specific classes of snag diameter ([Dufrene and Legendre, 1997](#)). Based on this approach, it is possible to detect species that reliably indicate habitat affiliation ([Šmilauer and Lepš, 2014](#)). Saproxylic beetle species with more than three samples' incidences were included in the analyses. We used presence-absence values (binary). The IndVal analyses were calculated using the CANOCO 5 software ([Šmilauer and Lepš, 2014](#)).

3. Results

A total of 6706 individuals of 231 saproxylic beetle species ([Supplementary Materials](#)) were recorded on the snags. Among them, 53 Red List (23%) species were found. Two were CR: *Ennearthron pruinosulum*, *Hylis cariniceps*; ten were EN: *Cerylon deplanatum*, *Corticus fraxini*, *Eucnemis capucina*, *Hylis olexai*, *Isorhipis melasoides*, *Melandrya caraboides*, *Pycnomerus terebrans*, *Synchita separanda*, *Synchita undata*, *Synchita variegata* and other 15 were VU, 26 were NT. The saproxylic species *Ptilinus pectinicornis* (Ptinidae) was the most abundant species, with 1367 adults. Curculionidae (including Scolytidae), Cerambycidae, Ciidae and Tenebrionidae were the most species-rich families ([Fig. 3](#)). High sample coverage of 96% was recorded with thirty traps. Extrapolation to 100% sample coverage would require 200 traps. The estimated species richness of the snags was 306 saproxylic beetle species (lower confidence level 267 – upper confidence level 346). The last 4% of sample coverage corresponded to a 31% increase in species richness.

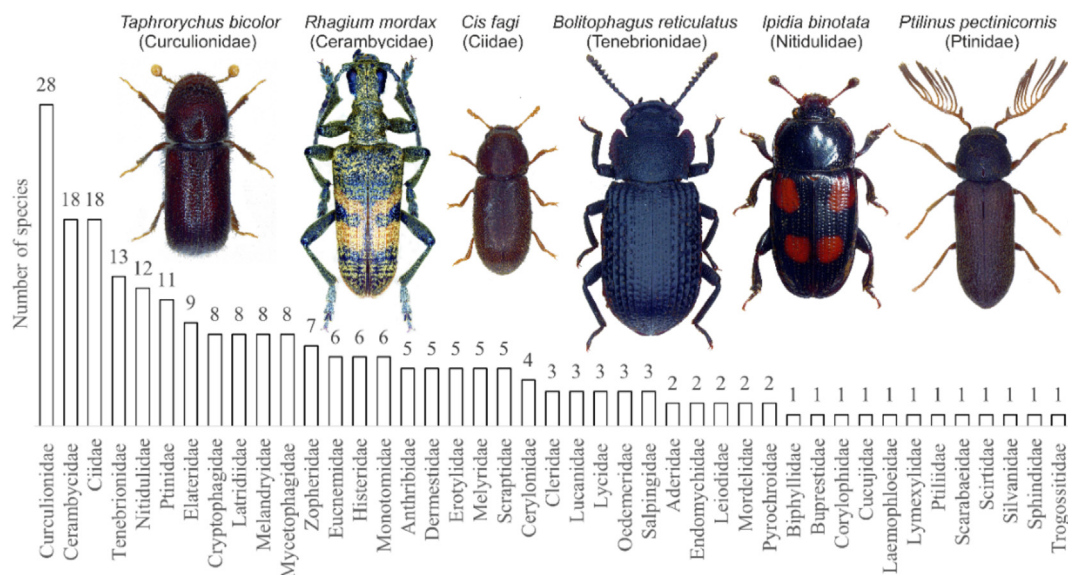


Fig. 3. The richness of saproxylic families recorded during the study. The six richest families were shown with their most abundant species (photos by Leica and edited with CorelDRAW, May 2021).

3.1. Microhabitats response

The alpha diversity response of the model groups to the environmental snag variables was significant for all saproxylic species ($Df = 6$; $AIC = 233.58$; $\chi^2 = 96.31$; $p < 0.0001$) and Red List species ($Df = 5$; $AIC = 160.08$; $\chi^2 = 51.39$; $p < 0.0001$) based on the regression model results ([Table 2](#)). Multivariate analysis of species preferences explained a significant proportion (40.1%) of the variability using a forward selection of the significant variables ([Fig. 4](#), [Table 3](#)) from a global permutation test with all variables, which was 55.9% ($pF = 2.1$; $p = 0.0002$). The preference for Red List species CCA explained 15.7% ([Fig. 5](#), [Table 3](#)) of the variability in the dataset, which was conclusively explained by a minority of the global permutation test of 44.8% ($pF = 1.3$; $p = 0.006$). The Shannon-Wiener index showed species richness preferences in both groups ([Figs. 4 and 5](#)). The diversity index in all saproxylic species increased with canopy openness, while in Red List species, this trend was observed with increasing volume of snags.

3.2. Thickness classes

Captured numbers of species per trap (alpha diversity) were significantly different between thickness classes for tested groups – all the saproxylic species ($\chi^2 = 18.40$, $Df = 2$, $p < 0.001$) and for the Red List species ($\chi^2 = 24.70$, $Df = 2$, $p < 0.0001$). Large and medium snags were similar, but differences increased between large and small snags for all species ([Fig. 6](#)). Species curves according to Hill numbers ($q = 0, 2$) were very similar (gamma diversity) in the medium and large thickness classes, showing conclusively higher values compared to the small snag class. Species cumulative richness did not differ between the medium and large classes ([Fig. 7](#)). According to NMDS, thickness classes were most similar in species composition (beta diversity) for medium and large snags. Small snags had the lowest degree of intersection within these classes. However, communities were marginal insignificant $p = 0.06$ ([Fig. 8](#)). Red List species were the most abundant in medium and large snag; however, the large snag had significantly the highest Simpson's diversity index ([Fig. 7](#)). A total of 113 (78%) of the 144 species tested were found to be indicative of the snag size class. The majority of species were associated with large snags 56 (50%), medium snags 37 (33%) and small snags 20 (27%). For Red List species, the preference of indicator species was similar patterns ([Table 4](#)).

Table 2

Results of the importance of environmental variables on the alpha diversity of the studied beetle groups. A sigma-restricted generalized linear model with a Poisson distribution stepwise parsimony model according to AIC values was used. Significant differences are marked ($p < 0.05$). S.E., Standard error.

All saproxylic species				Red list species					
Parameter		Estimate	S.E.	<i>p</i>	Parameter		Estimate	S.E.	<i>p</i>
Intercept		3.409	0.112	<0.001	Intercept		0.829	0.242	<0.001
Diameter		0.005	0.001	<0.001	Diameter		0.012	0.002	<0.001
Canopy		0.015	0.004	<0.001	Canopy		0.029	0.009	0.001
Bark loss %		-0.002	0.001	0.067					
Deep cavity	No	0.150	0.037	<0.001	Deep cavity	No	0.229	0.095	0.016
Decay class	2	0.130	0.040	0.001	Decay class	2	0.199	0.103	0.053
Decay class	1	0.036	0.045	0.423	Decay class	1	0.087	0.108	0.423

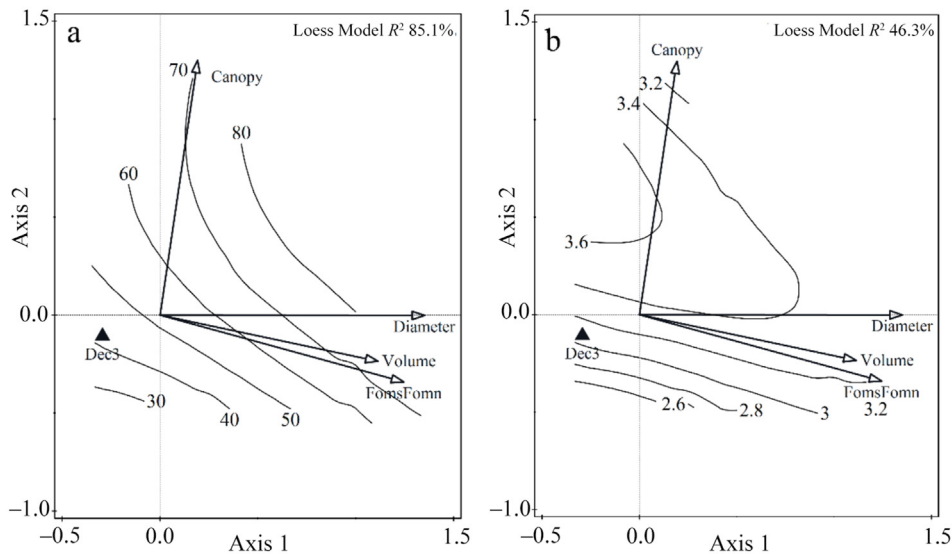


Fig. 4. The isolane trend of a) preference of species richness of all saproxylic species and b) Shannon-Wiener diversity indices of samples by stepwise selected variables. RDA ordination diagram of the first two axes was shown (Axis 1 eigenvalues 0.1802; Axis 2 eigenvalues 0.1105).

Table 3

Result of forward selection multivariate analysis of significant variables for beetle species of model groups related to variables of the snag habitats by multivariate analysis.

All saproxylic species				Red List saproxylic species			
Variables	Explains%	pF	<i>p</i>	Name	Explains%	pF	<i>p</i>
Diameter	12.7	4.1	0.0002				
Canopy	10.7	3.8	0.0002	Canopy	10.5	3.3	0.002
<i>F. fomentarius</i>	7.1	2.7	0.0012				
Decay class 3	5.4	2.1	0.0016				
Volume	4.2	1.7	0.0186	Volume	5.1	1.6	0.018

3.3. Guild composition

The most common species captured were wood-bark-dwelling (153 species), the next group was fungicolous (66 species), and the last was cavity-dwelling (13 species), as shown in Table 5. For the Wood-bark group, confirmatory variables explained 35.9% of the global permutation test explained variation 57.1% ($pF = 2.2$; $p = 0.0002$). For the Fungicolous group, confirmatory variables explained 36.0% of the total explained variation 53.0% ($pF = 2.1$; $p = 0.0004$), Cavity explained 24.7% of the total explained variation 45.3% ($pF = 1.6$; $p = 0.019$).

4. Discussion

Our study found that snag characteristics strongly influenced the saproxylic beetles attached to snags. The most important parameters were the thickness of the snag trunk and the openness of the stand patch.

Lindhe et al. (2005) also found a similar pattern on high stumps. Thus, we assume that natural snags are comparable to actively formed high stumps in this respect (Jonsson et al., 2004). The openness of the patch was a key factor for high beetle abundance, as confirmed by, e.g. Nakládal et al. (2022) and Lettenmaier et al. (2022). In contrast to some authors (Jonsson et al., 2004; Brunet and Isacsson, 2009a) who found snag thickness to be a variable of minimal importance, this variable's importance was crucial in our study. Our finding corresponded with Rappa et al. (2022), as well as beetle biomass increasing with tree thickness. The snag decomposition phase had a marginal but negative effect on alpha diversity, while Brunet and Isacsson (2009a,b) found the snag decomposition phase to be the most important negative variable. However, even the advanced decomposition phase represented a life niche for a number of species, which was also why we detected it as a conclusively marginally important variable in species preferences in our study, especially from the group of saproxylic species inhabiting DW substrates. This trend was mainly

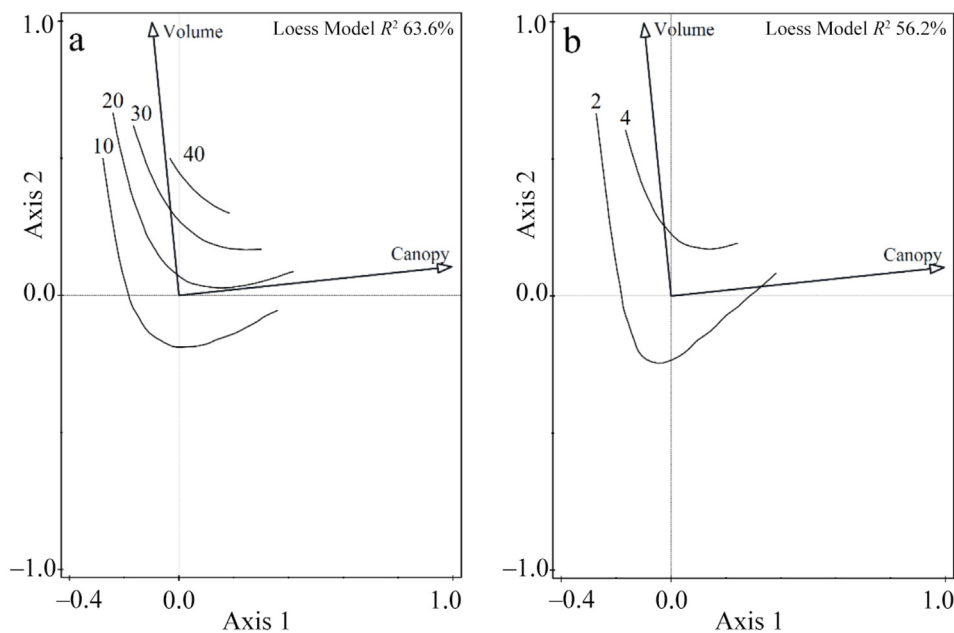


Fig. 5. The isolane trend of a) species richness of Red List species and b) Shannon-Wiener diversity indices of samples by stepwise selected variables. RDA ordination diagram of the first two axes was shown (Axis 1 eigenvalues 0.640; Axis 2 eigenvalues 0.306).

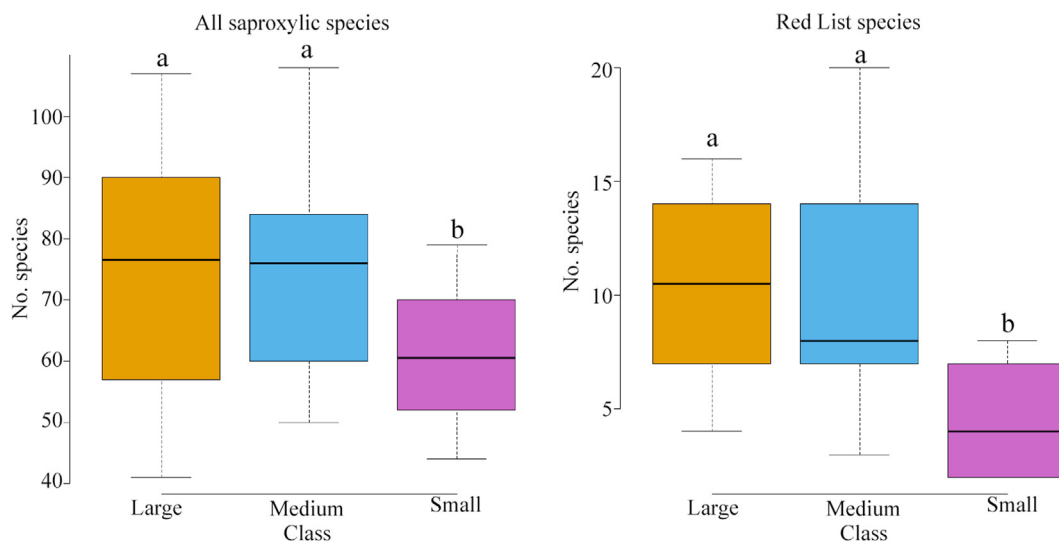


Fig. 6. Number of species recorded in the study among thickness classes. Solid lines in the box were median values; the box indicated the interquartile range (Q1–Q3) and whiskers min-max values. The letters above bars indicated significant differences by multiple comparison post hoc Tukey test.

observed in shaded advanced decomposed snags. This result was consistent with the finding of Jonsell et al. (1998), saying that higher decomposition stages can be inhabited by shade-dwelling saproxylic beetle species. We did not expect deep stem cavities to negatively affect saproxylic beetle alpha diversity, as they are widely known to be one of the most important microhabitats for this group of beetles (Müller et al., 2014; Henneberg et al., 2021). This could be explained by the fact that cavity-dwelling species very rarely leave their cavity, e.g., cavity-dwelling species of Elateridae (Mertlik, 2019a, 2019b). Nevertheless, Henneberg et al. (2021) noted that cavity communities are also influenced by stand-level structure. The low mobility of cavity species and rare species (Brunet and Isacson, 2009b) and the study area being a recent reserve with a history of managed stands may have lost the continuity of suitable cavity microhabitats, and recolonization of these microhabitats may only occur over a longer period. Continuity is an

important parameter for saproxylic species (Brin et al., 2016), especially for rare species (Eckelt et al., 2018). Increasing environmental temperature allows faster recolonization of suitable habitats, but cavity-nesting species hardly respond to this change (Della Rocca and Milanese, 2020). Other explanations for the negative effect of deep stem cavities may be that they occurred mainly on advanced decomposed snags, generally leading to lower species richness (Brunet and Isacson, 2009a), and cavity characteristics may also be less suitable for saproxylic species (Cuff et al., 2021). The abundance of *F. fomentarius* fruiting bodies was found to be a less important but statistically conclusive parameter for the group of all saproxylic species. The most central attribute was for the fungicolous guild of species mainly of the family Ciidae and, e.g., the species *Bolitophagus reticulatus*. Our findings support the conclusions of Friess et al. (2019), who suggests that snags represent an essential element that creates a refuge for many species, especially the fungicolous guild, but

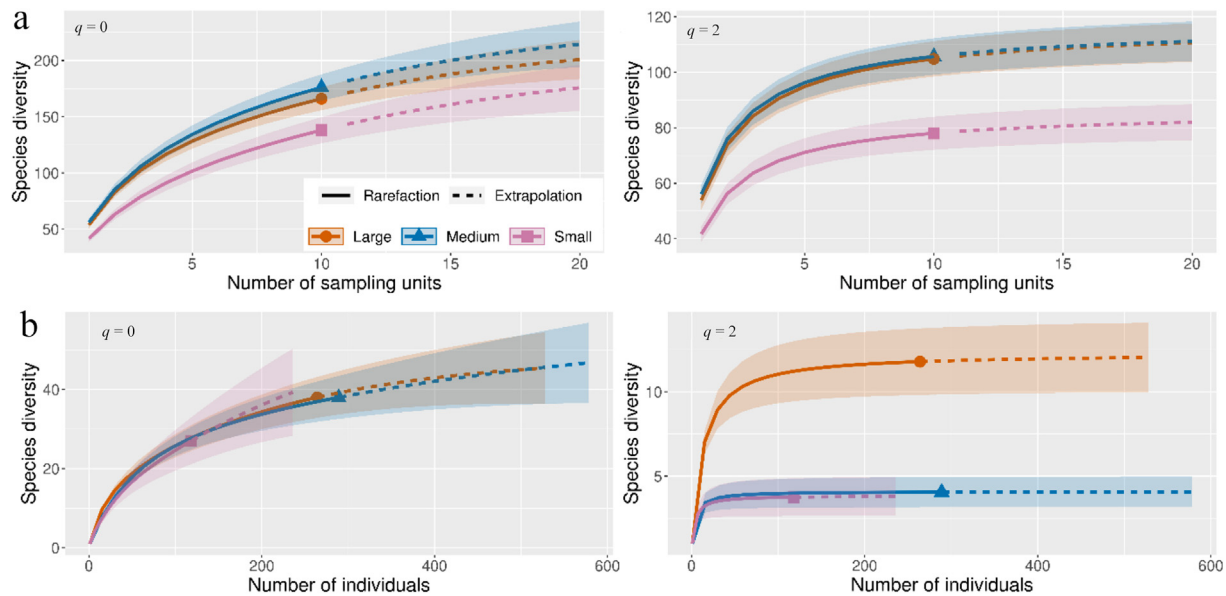


Fig. 7. Sample-size-based rarefaction and extrapolation sampling gamma diversity curve showing Hill's numbers. (a) All saproxylic species, incidence data; (b) Red List species, abundance data. $q = 0$ (species richness) and $q = 2$ (the inverse of Simpson's concentration index) of model groups of saproxylic species by the diameter classes of snags. Colored shaded areas are the 95% confidence intervals. Solid symbols represent the total number of study samples (a) and total number of species (b).

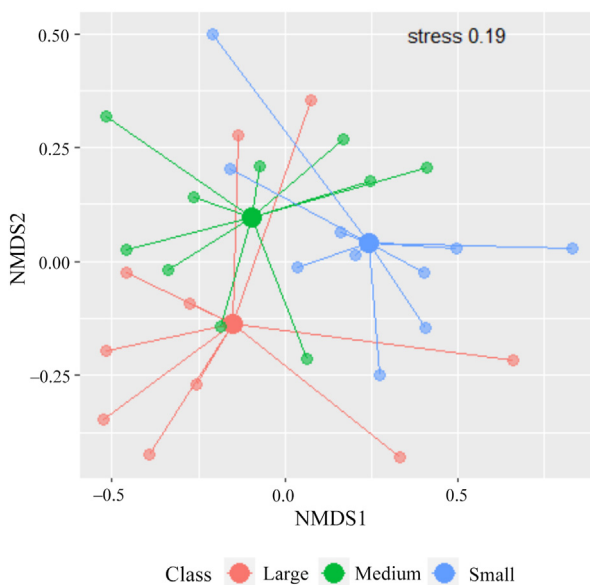


Fig. 8. The nonmetric multidimensional metric (NMDS) shows the similarity of samples based on thickness classes. Bray-Curtis distance was used. Solid points indicate centroids.

also for other saproxylic species in terms of wood decomposition. However, these fungal species are rarely present in beech-managed stands (Müller et al., 2007). The absence of *F. fomentarius* may partially explain why intensively managed beech stands are biologically poor (Müller et al., 2008; Roth et al., 2019). Endangered species preferences have been linked to canopy openness, snag thickness and volume. These parameters are the main reasons saproxylic species are red-listed and are related to the life history strategies of these species. The importance of large volume and thick snag dimensions for endangered species are also found by Müller et al. (2010) and Procházka and Schlaghamerský (2019). The most threatened species depend on the sunlit massive dimension of DW (Seibold et al., 2015a).

Table 4

Characteristic Red List species affiliated with the thickness classes of the beech snags. Binomial distribution was used, and a minimum of three incidences of species were included for IndVal analyses (Dufrene and Legendre, 1997).

Small (<35 cm DBH)	Medium (35–70 cm DBH)	Large (>70 cm DBH)
<i>Abdera flexuosa</i>	<i>Corticium bicolor</i>	<i>Aeletes atomarius</i>
<i>Anaspis melanostoma</i>	<i>Hylis olexai</i>	<i>Allecula morio</i>
<i>Conopalpus testaceus</i>	<i>Ipedia binotata</i>	<i>Colydium elongatum</i>
	<i>Melandrya caraboides</i>	<i>Corticium unicolor</i>
	<i>Nemadus colonoides</i>	<i>Cucujus cinnaberinus</i>
	<i>Stictoleptura scutellata</i>	<i>Dorcatoma chrysolina</i>
	<i>Synchita undata</i>	<i>Dorcatoma minor</i>
		<i>Ischnomera sanguinicollis</i>
		<i>Neomida haemorrhoidalis</i>
		<i>Palorus depressus</i>
		<i>Pseudocistela ceramboides</i>
		<i>Pycnomerus terebrans</i>
		<i>Uloma culinaria</i>

Species were classified according to the IUCN Red List of Endangered Species of the Czech Republic, Invertebrates (Hejda et al., 2017).

4.1. Implications for management

Conservation-oriented forestry aims to maintain populations of forest organisms by improving the conservation value of managed forests (Gibb et al., 2006). Stem diameter is the main dendrometric variable in forestry management. It is easily transferable to the active promotion of biodiversity in managed stands. According to our results, we recommend the use of high stumps as an artificial equivalent of a snag greater than 35 cm DBH in to promote saproxylic beetle species richness. From an economic point of view, the same level of snag dimensions is indicated (Zurr et al., 2021). This dimension will provide many other animals with a broader range of habitat options. Snags greater than 30 cm DBH have the most significant potential to occur in cavity-dwelling bird communities (Smith et al., 2008). At measurements greater than 30 cm, the white-backed woodpecker occupancy probability on snags increases significantly (Ettwein et al., 2020), as does the occurrence of tree fungi (Urkijo-Letona et al., 2020). Therefore, snags greater than 25 cm DBH are recommended to support cavity-nesting birds such as woodpeckers (Bush et al., 2009). Our findings may lead to a redirection of targeted attention to support biodiversity in beech management forests, as simple methodology is very

Table 5

Result of forward selection multivariate analysis of significant variables for beetle species of model groups related to variables of the snag habitats by multivariate analysis.

Variables	Wood-bark			Fungicolous			Cavity		
	Explains%	pF	p	Explains%	pF	p	Explains%	pF	p
Diameter	11.8	4.2	<0.001	6.1	2.5	0.01	18.4	6.3	<0.001
Canopy	11.8	3.7	<0.001	9.6	3.7	<0.01			
Decay class 3	7.8	2.9	<0.001						
Volume	4.6	1.8	<0.01						
<i>F. fomentarius</i>				20.3	7.1	<0.001			
Bird cavity							6.3	2.3	0.057

welcome in practical forestry management. This could lead to a very rapid increase in snag numbers, as they are almost absent in managed forests (Zúmr and Remeš, 2020), and the occurrence of snags greater than 30 cm in forest management stands at almost zero (Sweeney et al., 2010; Kapusta et al., 2020). Larger snag dimensions are critical because they are key attributes for the long-term persistence of the snag in the forest stand (Parish et al., 2010; Oettel et al., 2023), thus promoting biodiversity in forests in the longer term. In managed stands, this would create valuable longer-term DW microhabitats for many saproxylic species, even in terms of creating new habitats in a no-connectivity environment that saproxylic beetles will gradually colonize (Janssen et al., 2016; Basile et al., 2023). However, the creation and maintenance of good quality DW habitat is, in many cases, more important for saproxylic organisms than the explicit maintenance of the forest continuity (Komonen and Müller, 2018). At the same time, at the established minimum level (>35 cm DBH) and above, snag may provide a refuge for scarce saproxylic species in beech forests. One can agree with the high preference of endangered species for large deadwood diameters. Also, in several species, the highest preference for species occurrence was found to be in the range of 30–60 cm DBH, e.g., *Cucujus cinnaberinus* (Scopoli 1763), *Rosalia alpina* (Linnaeus 1758), and *Rhysodes sulcatus* (Farbrius 1787) (Cizek et al., 2009; Kostanjsek et al., 2018; Jaworski et al., 2019). Many authors have recommended a DW volume for saproxylic beetles in beech forests with an intersection of DW values of 40 m³·ha⁻¹ (Müller and Büttler, 2010; Gossner et al., 2013; Procházka and Schlaghamerský, 2019). The average snag volume in our study greater than 35 cm was 4 m³, or 10 snag pieces·ha⁻¹. A similar recommendation for maintaining ecological processes was suggested for an average of 9 large snags·ha⁻¹ (Marage and Lemperiere, 2005). This may be an economically viable rate for forest management companies, as a snag greater than 35 cm DBH occurs in a beech reserve at 30 snags·ha⁻¹ (Keren et al., 2018).

5. Conclusion

Our study identified a subattribute of forest stands that largely influences saproxylic beetle biodiversity. The search for applicable approaches transferable to forestry practice is essential for sustainable forest management and conservation. An unprecedented insect decline has been observed in recent decades (Kunin, 2019; Wagner et al., 2021), especially in forest ecosystems (Seibold et al., 2019). Therefore, efforts should be made to increase the amount of DW and focus on elements missing in managed stands, which are very often snags (Bujoczek and Bujoczek, 2022). Targeted creation of high stumps as the equivalent of snags greater than 35 cm DBH in beech-managed forests can be highly beneficial in promoting biodiversity. Combined with cyclical management practices that create diverse niches in managed stands, this approach can synergistically affect saproxylic beetle richness.

Funding

This research was supported by grant No. QK23020008, funded by the Ministry of Agriculture of the Czech Republic.

Authors' contributions

Conceptualization, V.Z.; Methodology, V.Z. and O.N.; Field work, V.Z., O.N. and J.R.; Investigation, V.Z. and O.N.; Analyses: V.Z.; Writing—original draft preparation, V.Z. and J.R.; Writing—review and editing, V.Z., O.N., J.R., and L.B.. All authors have read and agreed to the published version of the manuscript.

Data availability

Data are available on request from the authors.

Declaration of competing interest

The authors declare that they have no known competing financial interests or personal relationships that could have appeared to influence the work reported in this paper.

Acknowledgements

We are grateful to the following experts for help in the identification of some beetle families: Jan Horák (Praha): Scaptiidae, Mordelidae; Pavel Průdek (Brno): Cerylonidae, Ciidae, Corylophagidae, Cryptophagidae, Latridiidae, Monotomidae; Josef Jelínek (Praha): Nitidulidae. The English language of the manuscript has been proofread by certified American Journal Experts. We also thank anonymous reviewers for valuable comments to improve the manuscript.

Appendix A. Supplementary data

Supplementary data to this article can be found online at <https://doi.org/10.1016/j.fecs.2023.100143>.

References

- Akaike, H., 1978. A Bayesian analysis of the minimum AIC procedure. *Ann. Inst. Stat. Math.* 30 (1), 9–14. <https://doi.org/10.1007/BF02480194>.
- Anderson, M.J., 2001. A new method for non-parametric multivariate analysis of variance. *Austral Ecol.* 26, 32–46.
- Asbeck, T., Kozák, D., Spínu, A.P., Mikoláš, M., Zemlerová, V., Svoboda, M., 2022. Tree-related microhabitats follow similar patterns but are more diverse in primary compared to managed temperate mountain forests. *Ecosystems* 25 (3), 712–726. <https://doi.org/10.1007/s10021-021-00681-1>.
- Basile, M., Storch, I., Mikusiński, G., 2021. Abundance, species richness and diversity of forest bird assemblages – the relative importance of habitat structures and landscape context. *Ecol. Indic.* 133, 108402. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2021.108402>.
- Basile, M., Parisi, F., Tognetti, R., Francini, S., Lombardi, F., Marchetti, M., Travaglini, D., De Santis, E., Chirici, G., 2023. Diversity of beetle species and functional traits along gradients of deadwood suggests weak environmental filtering. *For. Ecosyst.* 10, 100090. <https://doi.org/10.1016/j.fecs.2023.100090>.
- Basile, M., Kristín, A., Mikusiński, G., Thorn, S., Żmihorski, M., Pasinelli, G., Brockerhoff, E.G., 2023a. Salvage logging strongly affects woodpecker abundance and reproduction: a meta-analysis. *Curr. For. Rep.* 9, 1–14. <https://doi.org/10.1007/s40725-022-00175-w>.
- Bílek, L., Remeš, J., Zahradník, D., 2009. Natural regeneration of senescent even-aged beech (*Fagus sylvatica* L.) stands under the conditions of central Bohemia. *J. For. Sci.* 55 (4), 145–155.
- Bílek, L., Remeš, J., Podrázský, V., Rozenberger, D., Diaci, J., Zahradník, D., 2014. Gap regeneration in near-natural European beech forest stands in Central Bohemia – the

- role of heterogeneity and micro-habitat factors. *Dendrobiology* 71, 59–71. <https://doi.org/10.12657/denbio.071.006>.
- Bouget, C., Nusillard, B., Pineau, X., Ricou, C., 2012. Effect of deadwood position on saproxylic beetles in temperate forests and conservation interest of oak snags. *Insect Conserv. Divers.* 5 (4), 264–278. <https://doi.org/10.1111/j.1752-4598.2011.00160.x>.
- Bouget, C., Larrieu, L., Brin, A., 2014. Key features for saproxylic beetle diversity derived from rapid habitat assessment in temperate forests. *Ecol. Indic.* 36, 656–664. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2013.09.031>.
- Bradford, M.A., Maynard, D.S., Crowther, T.W., Frankson, P.T., Mohan, J.E., Steinrueck, C., Veen, G.F.(C.), King, J.R., Warren, R.J., 2021. Belowground community turnover accelerates the decomposition of standing dead wood. *Ecology* 102 (11), e03484. <https://doi.org/10.1002/ecy.3484>.
- Brin, A., Valladares, L., Ladet, S., Bouget, C., 2016. Effects of forest continuity on flying saproxylic beetle assemblages in small woodlots embedded in agricultural landscapes. *Biodivers. Conserv.* 25 (3), 587–602. <https://doi.org/10.1007/s10531-016-1076-z>.
- Brunet, J., Isacson, G., 2009a. Influence of snag characteristics on saproxylic beetle assemblages in a south Swedish beech forest. *J. Insect Conserv.* 13 (5), 515–528. <https://doi.org/10.1007/s10841-008-9200-3>.
- Brunet, J., Isacson, G., 2009b. Restoration of beech forest for saproxylic beetles—effects of habitat fragmentation and substrate density on species diversity and distribution. *Biodivers. Conserv.* 18 (9), 2387–2404. <https://doi.org/10.1007/s10531-009-9595-5>.
- Brooks, M.E., Kristensen, K., van Benthem, K.J., Magnusson, A., Berg, C.W., Nielsen, A., Skaug, H.J., Mächler, M., Bolker, B.M., 2017. GlmmTMB balances speed and flexibility among packages for Zero-inflated generalized linear mixed modeling. *R J.* 9 (2), 378–400. <https://doi.org/10.32614/RJ-2017-066>.
- Brunet, J., Fritz, O., Richnau, G., 2010. Biodiversity in European beech forests – a review with recommendations for sustainable forest management. *Ecol. Bull.* 53, 77–94.
- Bujoczek, L., Bujoczek, M., 2022. Factors influencing the diversity of deadwood, a crucial microhabitat for many rare and endangered saproxylic organisms. *Ecol. Indic.* 142. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2022.109197>.
- Bush, P.G., Naylor, B.J., Duinker, P.N., 2009. Characteristics of habitat used by pileated woodpeckers in Great Lakes-St. Lawrence forest region of Ontario. *Prairie Persp.* 12, 97–117.
- Cálix, M., Alexander, K.N.A., Nieto, A., Dodelin, B., Soldati, F., Telnov, D., Vazquez Albalade, X., Aleksandrowicz, O., Audisio, P., Istrate, P., Jansson, N., Legakis, A., Libertò, A., Makris, C., Merkl, O., Mugerwa Pettersson, R., Schlaghamersky, J., Bologna, M.A., Brustel, H., Buse, J., Novak, V., Purchart, L., 2018. European Red List of Saproxylic Beetles. IUCN, Brussels, Belgium. <http://www.iucnredlist.org/initiatives/europe/publications>. (Accessed 9 February 2023).
- Chao, A., Jost, L., 2012. Coverage-based rarefaction and extrapolation: standardizing samples by completeness rather than size. *Ecology* 93, 2533–2547. <https://doi.org/10.1890/11-1952.1>.
- Chao, A., Gotelli, N.J., Hsieh, T.C., Sander, E.L., Ma, K.H., Colwell, R.K., Ellison, A.M., 2014. Rarefaction and extrapolation with Hill numbers: a framework for sampling and estimation in species diversity studies. *Ecol. Monogr.* 84 (1), 45–67. <https://doi.org/10.1890/13-0133.1>.
- Chao, A., Ma, K.H., Hsieh, T.C., 2016. iNEXT (iNterpolation and EXTrapolation) online: software for interpolation and extrapolation of species diversity. http://chao.stat.nthu.edu.tw/wordpress/software_download/. (Accessed 9 February 2023).
- Christensen, M., Hahn, K., Mountford, E.P., Ódor, P., Standovář, T., Rozenberger, D., Diaci, J., Wijdeven, S., Meyer, P., Winter, S., Vrska, T., 2005. Dead wood in European beech (*Fagus sylvatica*) forest reserves. *For. Ecol. Manag.* 210, 267–282. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2005.02.032>.
- Cizek, L., Schlaghamerský, J., Booucký, J., Hauck, D., Helesic, J., 2009. Range expansion of an endangered beetle: alpine Longhorn *Rosalia alpina* (Coleoptera: Cerambycidae) spreads to the lowlands of Central Europe. *Entomol. Fenn.* 20, 200–206.
- Cuff, J.P., Windsor, F.M., Gilmartin, E.C., Boddy, L., Jones, T.H., 2021. Influence of European beech (Fagales: Fagaceae) rot hole habitat characteristics on invertebrate community structure and diversity. *J. Insect Sci.* 21 (5), 7. <https://doi.org/10.1093/jisesa/ieab071>.
- Della Rocca, F., Milanese, P., 2020. Combining climate, land use change and dispersal to predict the distribution of endangered species with limited vagility. *J. Biogeogr.* 47 (7), 1427–1438. <https://doi.org/10.1111/jbi.13804>.
- Dhiedt, E., De Keersmaeker, L., Vandekerckhove, K., Verheyen, K., 2019. Effects of decomposing beech (*Fagus sylvatica*) logs on the chemistry of acidified sand and loam soils in two forest reserves in Flanders (northern Belgium). *For. Ecol. Manag.* 445, 70–81. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2019.05.006>.
- Dittrich, S., Jacob, M., Bade, C., Leuschner, C., Hauck, M., 2014. The significance of deadwood for total bryophyte, lichen, and vascular plant diversity in an old-growth spruce forest. *Plant Ecol.* 215 (10), 1123–1137. <https://doi.org/10.1007/s11258-014-0371-6>.
- Doerfler, I., Gossner, M.M., Müller, J., Seibold, S., Weisser, W.W., 2018. Deadwood enrichment combining integrative and segregative conservation elements enhances biodiversity of multiple taxa in managed forests. *Biol. Conserv.* 228, 70–78. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2018.10.013>.
- Doerfler, I., Cadotte, M.W., Weisser, W.W., Müller, J., Gossner, M.M., Heibl, C., Bässler, C., Thorn, S., Seibold, S., Nichols, E., 2020. Restoration-oriented forest management affects community assembly patterns of deadwood-dependent organisms. *J. Appl. Ecol.* 57 (12), 2429–2440. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.13741>.
- Dudley, N., Vallauri, D., 2005. Restoration of deadwood as a critical microhabitat in forest landscapes. In: Mansourian, S., Vallauri, D., Dudley, N. (Eds.), *Forest Restoration in Landscape*. Springer, New York, pp. 203–207. https://doi.org/10.1007/0-387-29112-1_29.
- Dufrenoy, M., Legendre, P., 1997. Species assemblages and indicator species: the need for a flexible asymmetrical approach. *Ecol. Monogr.* 67 (3), 345–366. [https://doi.org/10.1890/0012-9615\(1997\)067\[0345:SAAST\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9615(1997)067[0345:SAAST]2.0.CO;2).
- Eckelt, A., Müller, J., Bense, U., Brustel, H., Bußler, H., Chittaro, Y., Cizek, L., Frei, A., Holzer, E., Kadej, M., Kahlen, M., Köhler, F., Möller, G., Mühle, H., Sanchez, A., Schaffrath, U., Schmid, J., Smolis, A., Szallies, A., Németh, T., Wurst, C., Thorn, S., Christensen, R.H.B., Seibold, S., 2018. “Primeval forest relict beetles” of Central Europe: a set of 168 umbrella species for the protection of primeval forest remnants. *J. Insect Conserv.* 22 (1), 15–28. <https://doi.org/10.1007/s10841-017-0028-6>.
- Ettwein, A., Korner, P., Lanz, M., Lachat, T., Kokko, H., Pasinelli, G., 2020. Habitat selection of an old-growth forest specialist in managed forests. *Anim. Conserv.* 23 (5), 547–560. <https://doi.org/10.1111/acv.12567>.
- Fridman, J., Walheim, M., 2000. Amount, structure, and dynamics of dead wood on managed forestland in Sweden. *For. Ecol. Manag.* 131, 23–36. [https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(99\)00208-X](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(99)00208-X).
- Friess, N., Müller, J.C., Aramendi, P., Bässler, C., Brändle, M., Bouget, C., Brin, A., Bussler, H., Georgiev, K.B., Gil, R., Gossner, M.M., Heilmann-Clausen, J., Isacson, G., Kristín, A., Lachat, T., Larrieu, L., Magnanou, E., Maringer, A., Mergner, U., Mikoláš, M., Oppenorth, L., Schmid, J., Svoboda, M., Thorn, S., Vandekerckhove, K., Vrezec, A., Wagne, T., Winter, M.B., Zapponi, L., Brandl, R., Seibold, S., 2019. Arthropod communities in fungal fruitbodies are weakly structured by climate and biogeography across European beech forests. *Divers. Distrib.* 25 (5), 783–796. <https://doi.org/10.1111/ddi.12882>.
- Gao, T., Nielsen, A.B., Hedblom, M., 2015. Reviewing the strength of evidence of biodiversity indicators for forest ecosystems in Europe. *Ecol. Indic.* 57, 420–434. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2015.05.028>.
- Gibb, H., Pettersson, R.B., Hjältén, J., Hilszczański, J., Ball, J.P., Johansson, T., Atlegrim, O., Danell, K., 2006. Conservation-oriented forestry and early successional saproxylic beetles: responses of functional groups to manipulated dead wood substrates. *Biol. Conserv.* 129 (4), 437–450. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2005.11.010>.
- Gossner, M., Lachat, T., Brunet, J., Isacson, G., Bouget, C., Brustel, H., Brandl, R., Weisser, W.W., Müller, J., 2013. Current near-to-nature forest management effects on functional trait composition of saproxylic beetles in beech forests. *Conserv. Biol.* 27 (3), 605–614. <https://doi.org/10.1111/cobi.12023>.
- Graf, M., Seibold, S., Gossner, M.M., Hagge, J., Weiß, I., Bässler, C., Müller, J., 2022. Coverage based diversity estimates of facultative saproxylic species highlight the importance of deadwood for biodiversity. *For. Ecol. Manag.* 517, 120275. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2022.120275>.
- Hahn, K., Fanta, J., 2001. Contemporary Beech Forest Management in Europe: Working Report 1. https://www.academia.edu/94060577/Contemporary_beech_forest_management_in_Europe. (Accessed 9 February 2023).
- Hayden, J., Kerley, J., Carr, D., Kendi, T., Hallam, J., 1995. *Field Manual for Establishing and Measuring Permanent Sample Plots*. Queen’s Printer for Ontario, Toronto, ON.
- Hejda, R., Farkač, J., Chobot, K., 2017. *Red List of Threatened Species of the Czech Republic*. Agentura ochrany přírody a krajiny České republiky, Příroda.
- Henneberg, B., Bauer, S., Birkenbach, M., Mertl, V., Steinbauer, M.J., Feldhaar, H., Obermaier, E., 2021. Influence of tree hollow characteristics and forest structure on saproxylic beetle diversity in tree hollows in managed forests in a regional comparison. *Ecol. Evol.* 11 (24), 17973–17999. <https://doi.org/10.1002/ece3.8393>.
- Hofmeister, J., Hošek, J., Malíček, J., Palice, Z., Srovátková, L., Steinová, J., Černajová, I., 2016. Large beech (*Fagus sylvatica*) trees as ‘lifeboats’ for lichen diversity in central European forests. *Biodivers. Conserv.* 25 (6), 1073–1090. <https://doi.org/10.1007/s10531-016-1106-x>.
- Janssen, P., Cateau, E., Fuhr, M., Nusillard, B., Brustel, H., Bouget, C., 2016. Are biodiversity patterns of saproxylic beetles shaped by habitat limitation or dispersal limitation? A case study in unfragmented montane forests. *Biodivers. Conserv.* 25 (6), 1167–1185. <https://doi.org/10.1007/s10531-016-1116-8>.
- Jaworski, T., Plewa, R., Tarwacki, G., Sućko, K., Hilszczański, J., Horák, J., 2019. Ecologically similar saproxylic beetles depend on diversified deadwood resources: from habitat requirements to management implications. *For. Ecol. Manag.* 449, 117462. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2019.117462>.
- Jonsell, M., Weslien, J., Ehnström, B., 1998. Substrate requirements of red-listed saproxylic invertebrates in Sweden. *Biodivers. Conserv.* 7 (6), 749–764. <https://doi.org/10.1023/A:1008888319031>.
- Jonsell, M., Nittérus, K., Stighäll, K., 2004. Saproxylic beetles in natural and man-made deciduous high stumps retained for conservation. *Biol. Conserv.* 118 (2), 163–173. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2003.08.017>.
- Kappes, H., Topp, W., 2004. Emergence of Coleoptera from deadwood in a managed broadleaved forest in central Europe. *Biodivers. Conserv.* 13 (10), 1905–1924. <https://doi.org/10.1023/B:BIOC.0000035873.56001.7d>.
- Kapusta, P., Kurek, P., Piechnik, E., Szarek-Lukaszewska, G., Zielonka, T., Żywiec, M., Holecza, J., 2020. Natural and human-related determinants of dead wood quantity and quality in a managed European lowland temperate forest. *For. Ecol. Manag.* 459, 117845. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2019.117845>.
- Keren, S., Medarević, M., Obradović, S., Zlokapa, B., 2018. Five decades of structural and compositional changes in managed and unmanaged montane stands: a case study from south-east Europe. *Forests* 9 (8), 479. <https://doi.org/10.3390/f9080479>.
- Klammerus-Iwan, A., Lasota, J., Błońska, E., 2020. Interspecific variability of water storage capacity and absorbability of deadwood. *Forests* 11 (5), 575. <https://doi.org/10.3390/f11050575>.
- Komonen, A., Müller, J., 2018. Dispersal ecology of deadwood organisms and connectivity conservation. *Conserv. Biol.* 32 (3), 535–545. <https://doi.org/10.1111/cobi.13087>.

- Kostanjsek, F., Sebek, P., Baranova, B., Seric Jelaska, L., Riedl, V., Cizek, L., Didham, R., Müller, J., 2018. Size matters! Habitat preferences of the wrinkled bark beetle, *Rhyssodes sulcatus*, the relict species of European primeval forests. *Insect Conserv. Divers.* 11 (6), 545–553. <https://doi.org/10.1111/icad.12295>.
- Kunin, W.E., 2019. Robust evidence of declines in insect abundance and biodiversity. *Nature* 574 (7780), 641–642. <https://doi.org/10.1038/d41586-019-03241-9>.
- Lenth, R., 2023. Emmeans: Estimated Marginal Means, Aka Least-Squares Means. R package version 1.8.8. <https://CRAN.R-project.org/package=emmeans>. (Accessed 9 February 2023).
- Lettenmaier, L., Seibold, S., Bässler, C., Brandl, R., Gruppe, A., Müller, J., Hagge, J., 2022. Beetle diversity is higher in sunny forests due to higher microclimatic heterogeneity in deadwood. *Oecologia* 198 (3), 825–834. <https://doi.org/10.1007/s00442-022-05141-8>.
- Lindhe, A., Lindelöw, Å., Åsenblad, N., 2005. Saproxylid beetles in standing dead wood density in relation to substrate sun-exposure and diameter. *Biodivers. Conserv.* 14 (12), 3033–3053. <https://doi.org/10.1007/s10531-004-0314-y>.
- Macagno, A.L.M., Hardersen, S., Nardi, G., Lo Giudice, G., Mason, F., 2015. Measuring saproxylid beetle diversity in small and medium diameter dead wood: the "grab-and-go" method. *Eur. J. Entomol.* 112 (3), 510–519. <https://doi.org/10.14411/eje.2015.049>.
- Marage, D., Lemperiere, G., 2005. The management of snags: a comparison in managed and unmanaged ancient forests of the Southern French Alps. *Ann. For. Sci.* 62 (2), 135–142. <https://doi.org/10.1051/forest:2005005>.
- Martin, A.R., Domke, G.M., Doraisami, M., Thomas, S.C., 2021. Carbon fractions in the world's dead wood. *Nat. Commun.* 12 (1), 889. <https://doi.org/10.1038/s41467-021-21149-9>.
- Mertlik, J., 2019a. Faunistics of Megapenthini (Coleoptera: Elateridae) in Czechia and Slovakia. *Elateridarium* 13, 75–116. <https://www.elateridae.com/elateridarium/page.php?idcl=310>. (Accessed 9 February 2023).
- Mertlik, J., 2019b. Faunistics of Megapenthini (Coleoptera: Elateridae) in Czechia and Slovakia. *Elateridarium* 13, 49–74. <http://www.elateridae.com/elateridarium/page.php?idcl=309>. (Accessed 9 February 2023).
- Minchin, P.R., 1987. An evaluation of the relative robustness of techniques for ecological ordination. *Vegetatio* 69, 89–107. <https://doi.org/10.1007/BF00038690>.
- Mollier, S., Kunstler, G., Dupouey, J.L., Bergès, L., 2022. Historical landscape matters for threatened species in French mountain forests. *Biol. Conserv.* 269, 109544. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2022.109544>.
- Müller, J., Büßler, H., Kneib, T., 2008. Saproxylid beetle assemblages related to silvicultural management intensity and stand structures in a beech forest in Southern Germany. *J. Insect Conserv.* 12 (2), 107–124. <https://doi.org/10.1007/s10841-008-9065-2>.
- Müller, J., Büttler, R., 2010. A review of habitat thresholds for dead wood: a baseline for management recommendations in European forests. *Eur. J. For. Res.* 129 (6), 981–992. <https://doi.org/10.1007/s10342-010-0400-5>.
- Müller, J., Engel, H., Blaschke, M., 2007. Assemblages of wood-inhabiting fungi related to silvicultural management intensity in beech forests in southern Germany. *Eur. J. For. Res.* 126 (4), 513–527. <https://doi.org/10.1007/s10342-007-0173-7>.
- Müller, J., Noss, R.F., Büßler, H., Brandl, R., 2010. Learning from a "benign neglect strategy" in a national park: response of saproxylid beetles to dead wood accumulation. *Biol. Conserv.* 143 (11), 2559–2569. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2010.06.024>.
- Müller, J., Brunet, J., Brin, A., Bouget, C., Brustel, H., Büßler, H., Förster, B., Isacson, G., Köhler, F., Lachat, T., Gossner, M.M., 2013. Implications from large-scale spatial diversity patterns of saproxylid beetles for the conservation of European Beech forests. *Insect Conserv. Divers.* 6 (2), 162–169. <https://doi.org/10.1111/j.1752-4598.2012.00200.x>.
- Müller, J., Jarzabek-Müller, A., Büßler, H., Gossner, M.M., 2014. Hollow beech trees identified as keystone structures for saproxylid beetles by analyses of functional and phylogenetic diversity. *Anim. Conserv.* 17 (2), 154–162. <https://doi.org/10.1111/acv.12075>.
- Müller, J., Brustel, H., Brin, A., Büßler, H., Bouget, C., Obermaier, E., Heidinger, I.M.M., Lachat, T., Förster, B., Horak, J., Procházka, J., Köhler, F., Larrière, L., Bense, U., Isacson, G., Zapponi, L., Gossner, M.M., 2015. Increasing temperature may compensate for lower amounts of dead wood in driving richness of saproxylid beetles. *Ecography* 38 (5), 499–509. <https://doi.org/10.1111/ecog.00908>.
- Nakládal, O., Zurr, V., Remes, J., Macháčková, M., Pešková, V., 2022. Heritage trees as an important sanctuary for saproxylid beetles in the central European landscape: a case study from Litovelské Pomoraví, Czech Republic. *Forests* 13 (7), 1128. <https://doi.org/10.3390/f13071128>.
- Oettel, J., Braun, M., Hoch, G., Connell, J., Gschwantner, T., Lapin, K., Schöttl, S., Windisch-Ettenauer, K., Essl, F., Gossner, M.M., 2022. Rapid assessment of feeding traces enables detection of drivers of saproxylid insects across spatial scales. *Ecol. Indic.* 145, 109742. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2022.109742>.
- Oettel, J., Zolles, A., Gschwantner, T., Lapin, K., Kindermann, G., Schweinzer, K.M., Gossner, M.M., Essl, F., 2023. Dynamics of standing deadwood in Austrian forests under varying forest management and climatic conditions. *J. Appl. Ecol.* 60 (4), 696–713. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.14359>.
- Oksanen, J., Simpson, G.L., Blanchet, F.G., Kindt, R., Legendre, P., Minchin, P., O'Hara, R.B., Solymos, P., Stevens, M.H.H., Szoecs, E., Wagner, H., Barbour, M., Bedward, M., Bolker, B., Borcard, D., Carvalho, G., Chirico, M., De Caceres, M., Durand, S., Evangelista, H., FitzJohn, R., Friendly, M., Furneaux, B., Hannigan, G., Hill, M., Lahti, L., McGlenn, D., Ouellette, M., Ribeiro Cunha, E., Smith, T., Stier, A., Ter Braak, C., Weedon, J., 2022. *vegan: Community Ecology Package*. R package version 2.6-2. <https://CRAN.R-project.org/package=vegan>. (Accessed 9 February 2023).
- Paillet, Y., Archaux, F., Boulanger, V., Debaive, N., Fuhr, M., Gilg, O., Gosselin, F., Guilbert, E., 2017. Snags and large trees drive higher tree microhabitat densities in strict forest reserves. *For. Ecol. Manag.* 389, 176–186. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2016.12.014>.
- Paletto, A., Tosi, V., 2010. Deadwood density variation with decay class in seven tree species of the Italian Alps. *Scand. J. For. Res.* 25 (2), 164–173. <https://doi.org/10.1080/02827581003730773>.
- Parajuli, R., Markwith, S.H., 2023. Quantity is foremost but quality matters: a global meta-analysis of correlations of dead wood volume and biodiversity in forest ecosystems. *Biol. Conserv.* 283, 110100. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2023.110100>.
- Parish, R., Antos, J.A., Ott, P.K., Lucca, C.M.D., 2010. Snag longevity of Douglas-fir, western hemlock, and western redcedar from permanent sample plots in coastal British Columbia. *For. Ecol. Manag.* 259 (3), 633–640. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2009.11.022>.
- Parmain, G., Bouget, C., Müller, J., Horak, J., Gossner, M.M., Lachat, T., Isacson, G., 2015. Can rove beetles (Staphylinidae) be excluded in studies focusing on saproxylid beetles in central European beech forests? *Bull. Entomol. Res.* 105 (1), 101–109. <https://doi.org/10.1017/S0007485314000741>.
- Procházka, J., Schläghamerský, J., 2019. Does dead wood volume affect saproxylid beetles in montane beech-fir forests of Central Europe? *J. Insect Conserv.* 23 (1), 157–173. <https://doi.org/10.1007/s10841-019-00130-4>.
- Puletti, N., Canullo, R., Mattioli, W., Gawryś, R., Corona, P., Czerepko, J., 2019. A dataset of forest volume deadwood estimates for Europe. *Ann. For. Sci.* 76 (3), 68. <https://doi.org/10.1007/s13595-019-0832-0>.
- R Core Team, 2023. *R: A Language and Environment for Statistical Computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <https://www.R-project.org/>. (Accessed 9 February 2023).
- Rappa, N.J., Staab, M., Frey, J., Winiger, N., Klein, A.M., 2022. Multiple forest structural elements are needed to promote beetle biomass, diversity and abundance. *For. Ecosyst.* 9, 100056. <https://doi.org/10.1016/j.fecs.2022.100056>.
- Redolfi De Zan, L., Bellotti, F., D'Amato, D., Carpaneto, G.M., 2014. Saproxylid beetles in three relict beech forests of central Italy: analysis of environmental parameters and implications for forest management. *For. Ecol. Manag.* 328, 229–244. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2014.05.040>.
- Roberge, J.M., Angelstam, P., Villard, M.A., 2008. Specialised woodpeckers and naturalness in hemiboreal forests – deriving quantitative targets for conservation planning. *Biol. Conserv.* 141 (4), 997–1012. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2008.01.010>.
- Roth, N., Doerfler, I., Bässler, C., Blaschke, M., Büßler, H., Gossner, M.M., Heideroth, A., Thorn, S., Weisser, W.W., Müller, J., Fischer, J., 2019. Decadal effects of landscape-wide enrichment of dead wood on saproxylid organisms in beech forests of different historic management intensity. *Divers. Distrib.* 25 (3), 430–441. <https://doi.org/10.1111/ddi.12870>.
- Schmidl, J., Büßler, H., 2004. *Ökologische Gilden xylobionter Käfer deutschlands. Naturschutz Landschaftsplan*. 36, 202–218.
- Schneider, A., Blick, T., Köhler, F., Pauls, S.U., Römbke, J., Zub, P., Dorow, W.H.O., 2021. Animal diversity in beech forests – an analysis of 30 years of intense faunistic research in Hessian strict forest reserves. *For. Ecol. Manag.* 499, 199564. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2021.119564>.
- Seibold, S., Brandl, R., Buse, J., Hothorn, T., Schmidl, J., Thorn, S., Müller, J., 2015a. Association of extinction risk of saproxylid beetles with ecological degradation of forests in Europe. *Conserv. Biol.* 29 (2), 382–390. <https://doi.org/10.1111/cobi.12427>.
- Seibold, S., Bässler, C., Brandl, R., Gossner, M.M., Thorn, S., Ulyshen, M.D., Müller, J., 2015b. Experimental studies of dead-wood biodiversity — a review identifying global gaps in knowledge. *Biol. Conserv.* 191, 139–149. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2015.06.006>.
- Seibold, S., Bässler, C., Baldrian, P., Reinhard, L., Thorn, S., Ulyshen, M.D., Weiß, I., Müller, J., 2016. Dead-wood addition promotes non-saproxylid epigeal arthropods but effects are mediated by canopy openness. *Biol. Conserv.* 204, 181–188. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2016.09.031>.
- Seibold, S., Hagge, J., Müller, J., Gruppe, A., Brandl, R., Bässler, C., Thorn, S., 2018. Experiments with dead wood reveal the importance of dead branches in the canopy for saproxylid beetle conservation. *For. Ecol. Manag.* 409, 564–570. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2017.11.052>.
- Seibold, S., Gossner, M.M., Simons, N.K., Blüthgen, N., Müller, J., Ambarlı, D., Ammer, C., Bauhus, J., Fischer, M., Habel, J.C., Linsenmair, K.E., Naus, T., Penone, C., Prati, D., Schall, P., Schulze, E.D., Vogt, J., Wöllauer, S., Weisser, W.W., 2019. Arthropod decline in grasslands and forests is associated with landscape-level drivers. *Nature* 574 (7780), 671–674. <https://doi.org/10.1038/s41586-019-1684-3>.
- Šmilauer, P., Lepš, J., 2014. *Multivariate Analysis of Ecological Data Using CANOCO 5*. Cambridge University Press, Cambridge. <https://doi.org/10.1017/CBO9781139627061>.
- Smith, C.Y., Warkentin, I.G., Moroni, M.T., 2008. Snag availability for cavity nesters across a chronosequence of post-harvest landscapes in western Newfoundland. *For. Ecol. Manag.* 256 (4), 641–647. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2008.05.009>.
- Speight, M.C.D., 1989. *Saproxylid Invertebrates and Their Conservation*. Council of Europe, Strivastava, D.S.
- Sweeney, O.F.M.D., Martin, R.D., Irwin, S., Kelly, T.C., O'Halloran, J., Wilson, M.W., McEvoy, P.M., 2010. A lack of large-diameter logs and snags characterises dead wood patterns in Irish forests. *For. Ecol. Manag.* 259 (10), 2056–2064. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2010.02.016>.
- Tavankar, F., Latterini, F., Nikooy, M., Venanzi, R., Naghdi, R., Picchio, R., 2021. Influence of forest management and silvicultural treatments on abundance of snags

- and tree cavities in mountain mixed beech forests. *Environments* 8 (6), 55. <https://doi.org/10.3390/environments8060055>.
- Thorn, S., Bäessler, C., Brandl, R., Burton, P.J., Cahall, R., Campbell, J.L., Castro, J., Choi, C.Y., Cobb, T., Donato, D.C., Durska, E., Fontaine, J.B., Gauthier, S., Hebert, C., Hothorn, T., Hutto, R.L., Lee, E.J., Leverkus, A.B., Lindenmayer, D.B., Obrist, M.K., Rost, J., Seibold, S., Seidl, R., Thom, D., Waldron, K., Wermelinger, B., Winter, M.B., Zmihorski, M., Müller, J., 2018. Impacts of salvage logging on biodiversity: a meta-analysis. *J. Appl. Ecol.* 55 (1), 279–289. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12945>.
- Tillon, L., Bouget, C., Paillet, Y., Aulagnier, S., 2016. How does deadwood structure temperate forest bat assemblages? *Eur. J. For. Res.* 135 (3), 433–449. <https://doi.org/10.1007/s10342-016-0944-0>.
- Tsikias, A., Karanikola, P., 2022. To conserve or to control? Endangered saproxylic beetles considered as forest pests. *Forests* 13 (11), 1929. <https://doi.org/10.3390/f13111929>.
- Urkijo-Letona, A., Cárcamo, S., Peña, L., Fernández de Manuel, B., Onaindia, M., Ametzaga-Arregi, I., 2020. Key elements of the white-backed woodpecker's (*Dendrocopos leucotos lilfordi*) habitat in its European south-western limits. *Forests* 11 (8), 831. <https://doi.org/10.3390/f11080831>.
- Vacek, S., Vacek, Z., Bílek, L., Hejčmanová, P., Stícha, V., Remeš, J., 2015. The dynamics and structure of dead wood in natural spruce-beech forest stand – a 40 year case study in the Krkonoše National Park. *Dendrobiology* 73, 21–32. <https://doi.org/10.12657/denbio.073.003>.
- Vuidot, A., Paillet, Y., Archaux, F., Gosselin, F., 2011. Influence of tree characteristics and forest management on tree microhabitats. *Biol. Conserv.* 144 (1), 441–450. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2010.09.030>.
- Wagner, D.L., Grames, E.M., Forister, M.L., Berenbaum, M.R., Stopak, D., 2021. Insect decline in the Anthropocene: death by a thousand cuts. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 118 (2), e2023989118. <https://doi.org/10.1073/pnas.2023989118>.
- Weiss, M., Kozel, P., Zapletal, M., Hauck, D., Prochazka, J., Benes, J., Cizek, L., Sebek, P., 2021. The effect of coppicing on insect biodiversity. Small-scale mosaics of successional stages drive community turnover. *For. Ecol. Manag.* 483, 118774. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2020.118774>.
- Winter, S., Möller, G.C., 2008. Microhabitats in lowland beech forests as monitoring tool for nature conservation. *For. Ecol. Manag.* 255, 1251–1261. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2007.10.029>.
- Yang, S., Limpens, J., Sterck, F.J., Sass-Klaassen, U., Cornelissen, J.H.C., Hefting, M., van Logtestijn, R.S.P., Goudzwaard, L., Dam, N., Dam, M., Veerkamp, M.T., van den Berg, B., Brouwer, E., Chang, C., Poorter, L., 2021. Dead wood diversity promotes fungal diversity. *Oikos* 130 (12), 2202–2216. <https://doi.org/10.1111/oik.08388>.
- Zúmr, V., Remeš, J., 2020. Saproxylic beetles as an indicator of forest biodiversity and the influence of forest management on their crucial life attributes: review. *Rep. For. Res.* 65, 242–257.
- Zúmr, V., Remeš, J., Pulkrab, K., 2021. How to increase biodiversity of saproxylic beetles in commercial stands through integrated forest management in central Europe. *Forests* 12 (6), 814. <https://doi.org/10.3390/f12060814>.
- Zicha, O., 2022. BioLib: Biological Library. <https://www.biolib.cz>. (Accessed 9 February 2023).
- Zúmr, V., Nakládal, O., Remeš, J., Brestovanská, T., Zúmr, V., 2022a. Diversity of click beetles in managed nonnative coniferous and native beech stands: consequences of changes in the structural and species composition of tree stands in Central Europe. *For. Ecosyst.* 9, 100057. <https://doi.org/10.1016/j.fecs.2022.100057>.
- Zúmr, V., Remeš, J., Nakládal, O., 2022b. Small-scale spontaneous dynamics in temperate beech stands as an importance driver for beetle species richness. *Sci. Rep.* 12 (1), 11974. <https://doi.org/10.1038/s41598-022-16352-7>.

7.5. Optimální typ mrtvého dřeva a atributy integrovaného pěstebního managementu podporujícího diverzitu modelové skupiny brouků v hospodářských lesích.

Rukopis v recenzním řízení:

Deadwood position matters: diversity and biomass of saproxylic beetles in a temperate beech forest

Václav Zumr^{1*}, Oto Nakládal¹, Josef Gallo¹, Jiří Remeš¹

¹Czech University of Life Sciences Prague, Faculty of Forestry and Wood Sciences, Kamýcká 129, Praha 6 – Suchbát, 165 00, Czech Republic

nakladal@fld.czu.cz; remes@fld.czu.cz; gallo@fld.czu.cz *Correspondence: zumr@fld.czu.cz

Abstract

Deadwood plays a key role in supporting the biodiversity of saproxylic organisms, with saproxylic beetles representing one of the most diverse and extensively studied groups. A significant number of beetles from this group are currently listed as endangered in the Red List. The main reason for their vulnerability is the scarcity of dead wood in managed forest landscapes. In addition to other management recommendations, there have been recent efforts to enrich stands with dead wood to promote biodiversity.. An important parameter for forestry enterprises is the optimization of these interventions. The study investigated the abundance, species richness, gamma diversity, conservation value and biomass of key components of deadwood in natural forests using window traps. A total of 89 traps were used for saproxylic beetle monitoring, of which 29 were placed on lying logs, 30 on snags and 30 as controls in forest stand space. A total of 35,011 beetles were recorded in 564 species (61 families). Notably, 20,515 of these belong to saproxylic beetles (59%) in 311 species (55%), with 62 classified as Red-List species (20%). In the group of 'all saproxylic beetles', the results indicate that α diversity and γ diversity ($q=0$) remain consistent across various deadwood types, while β diversity showed significant differences. Significant differences were found in the Red-List species group, where α diversity and γ diversity differed, with higher values observed in snags.

Sample coverage to 100% (a sum of three years species dataset) showed richness of the whole studied locality of 391 species, including 74 Red-Listed species. Comparing the sample coverage of the studied stand categories showed that all saproxylic species exhibit a pronounced preference for inhabiting areas featuring lying logs. Conversely, Red-List species exclusively inhabit snags, with β diversity being more similar to snags and forest stand space. Notably, both the conservation value (weighted average by conservation status) and beetle biomass are significantly highest in snags, whereas stand space show the lowest values across all measured saproxylic beetle indices. Furthermore, the use of traps set on the poles in forest stand space resulted in an underestimation of the actual stand richness by 20-25%. Conclusion: Snags stand out as an indispensable feature in beech forests, playing a key role in promoting high species diversity, especially among Red-List species, and supporting the biomass of saproxylic beetles. Consequently, it becomes crucial to incorporate a higher percentage of standing deadwood in managed forests or actively create equivalent environments by introducing high stumps.

Key words: Snags, Coleoptera, *Fagus sylvatica*, Unmanaged forests, Red-List, Coarse woody debris

Introduction

A decline in insect abundance and diversity has been observed in the forest landscapes (Hallmann et al., 2017; Seibold et al., 2019). This decline is a consequence of the previously preferred clear-cutting silvicultural system based on even-aged monocultures (Brockerhoff et al., 2008; López-Bedoya, 2021; Aszalós et al., 2022; Mason et al., 2022). These practices lead to landscape diversity homogenization (Schall et al., 2018, 2020) and salvage logging of all deadwood (Thorn et al., 2018). Deadwood, an important component of ecosystems, serves essential functions such as carbon storage (Pan et al., 2011), nutrient cycling (Wambsganss et al., 2017; Błońska et al., 2023), and water retention (Klamerus-Iwan et al., 2020). Moreover, deadwood plays a key role in promoting biodiversity in forests (Parajuli and Markwith, 2023),

supporting various organisms such as saproxylic insects, soil fauna and other invertebrates (Jabin et al., 2004; Müller et al., 2008, 2015; Sandström et al., 2019; Jonsell et al., 2020; Graf et al., 2022; Zuo et al., 2023). It is also crucial for the habitat of wood-decaying fungi (Müller et al., 2007; Atrena et al., 2020) and provides nesting sites for cavity-dwelling birds and bats (Tillon et al., 2016; Basile et al., 2023). Saproxylic beetles (deadwood-dwelling species) represent one of the most studied groups of animals in forests (Seibold et al., 2015a). Currently, there is a shortage of deadwood in managed forests for this group of beetles (Müller and Bütler, 2010; Pulletti et al., 2019; Zumr and Remeš, 2020), leading to an increase in the list of endangered saproxylic species (Nieto and Alexander, 2010; Cáliz et al., 2018). In Central Europe, around 40% of all saproxylic species are listed on the Red List (Marhoul, 2008; Seibold et al., 2015b). For this reason, there is an effort to look for ways to enrich managed stands with deadwood (Roth et al., 2019; Doerfler et al., 2020), which can help to increase the species richness of saproxylic beetle species, but also many non-saproxylic (facultatively saproxylic) species (Seibold et al., 2016; Graf et al., 2022). The majority of naturally occurring deadwood in beech forests or reserves comprises lying logs to standing snags in a ratio of 70:30 (Christensen et al., 2005). The attractiveness of dead wood for saproxylic beetles is influenced by various factors: canopy openness (Lettenmaier et al., 2022), moisture content (Macagno et al., 2015), decomposition stage (Seibold et al., 2023), tree species (Gossner et al., 2016; Edelmann et al., 2022, 2023), dimensions (Zumr et al., 2023), position (Bouget et al., 2012), deadwood continuity (Schiegg, 2000a, 2000b), and microhabitats such as cavities or wood-boring fungi (Friess et al., 2019; Nakládal et al., 2023). Each beetle species requires a combination of several of these microhabitats for successful development, and saproxylic beetles actively seek appropriate substrates for living (Graf et al., 2022b). The higher the specialization and the smaller the intersection of conditions, the higher the risk of threat.

Beech is a widespread tree species in Europe. Beech reserves and old-growth forests with large amounts of dead wood are important for saproxylic beetles (Paillet et al., 2010; Müller et al., 2013; Schneider et al., 2021; Zúmr et al., 2022b). In past, beech forests were generally converted into coniferous monocultures (Brunet et al., 2010; Zúmr et al., 2022a), often grown in full canopy and low deadwood, which strongly reduce beetle species richness (Christensen et al., 2005; Müller et al., 2015; Seibold et al., 2016). However, active deadwood enrichment in managed beech forests can be advantageous in combination with different silvicultural systems, providing more diverse mosaic habitats in forest stands (Schall et al., 2018, 2020).

Studies assessing the size of lying beech logs have been addressed, e.g. by Schiegg (2001). The comparison of saproxylic beetles between deadwood types (lying x standing) in beech is not well studied, for example, compared to oak (Franc, 2007; Bouget et al., 2012). At the same time, beetle biomass studies and verified biomass quantities between deadwood types have not received sufficient attention in beech forests, which contrasts with the studies focused on the flying biomass of region scale (Seibold et al., 2019; Welti et al., 2022) or of beetle guilds (Rappa et al., 2022). Beetle biomass is an important aspect in the feed chain. Declining beetle biomass may indicate a lack of food for insectivorous organisms. Several recent studies focused on spatial diversity following the enrichment of different combinations of deadwood, for example, Rothacher et al. (2023). Using traps mounted on poles may underestimate stand biodiversity assessments, as many saproxylic species hardly leave their home substrate (Gouix et al., 2015; Kostanjsek et al., 2018; Nakládál et al., 2023). We sought to assess the extent to which the sampling method of saproxylic beetles underestimates the stand species richness. Foresters prioritize simplicity and ease of application in their efforts in active conservation. This study aimed to identify the most suitable attributes of deadwood in beech stands, contributing to the highest richness of saproxylic beetles and have greater conservation value.

Study objectives:

- I. Does the position of beech deadwood affect the community and richness, biomass, and diversity of saproxylic beetles? Are there any differences between groups of all saproxylic beetles and Red-List species?
- II. Does the placement of traps affect the assessment of the stand saproxylic beetle richness? Can the traps mounted on poles have a biasing effect on the richness of saproxylic beetles in stands?

Methods

Study area

The study was conducted in the Czech Republic (Central Europe) in the forest area of the Voděradské bučiny (49.96N,14.78E) (Fig. 1). The forest area is situated at an altitude of 345–501 m. The Voděradské bučiny forest reserve covers an area of 682 ha and is dominated by acidophilic beech stands (*Fagus sylvatica* L.) aged 180+ years old. The study site represents one of the best conserved deciduous forest complexes in the central part of the Czech Republic (Central Bohemia) (Care Plan, 2023). The current beech stands underwent natural regeneration through shelterwood system between 1800 and 1820. Since 1955, the area has been excluded from standard forest management. Presently, over sixty percent of the reserve is left for spontaneous development, as outlined in the Care Plan (2023). The study was situated in six permanent plots of 1 ha (100 × 100 m), Fig 1. These plots were established in 1980 and 2005 within the reserve to monitor the natural development of native beech stands (Bilek et al., 2011).

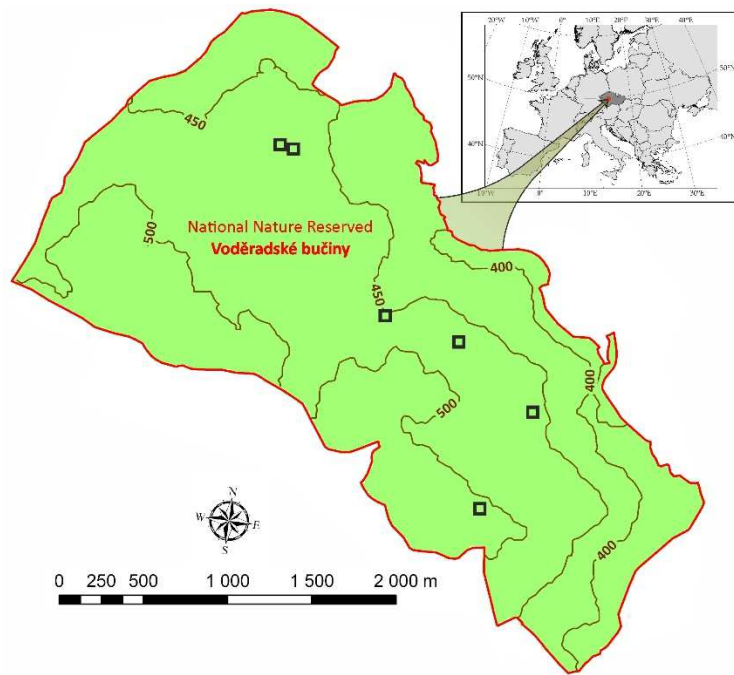


Figure 1 Location of the study area and placement of permanent research plots.

Design of study

The studied deadwood types (standing deadwood – snags; lying deadwood – logs) originated from the natural development of the stands, with no manipulation or creation of new deadwood pieces. Data collection in the permanent plots took place in the following study categories: forest space as control (2021), snags (2022) and lying logs (2023). In instances where suitable snags or logs were irregularly located in the study plot, traps were placed on snags or logs in the immediate vicinity of the research plots. However, these locations were still the same stands. The minimum distance between traps was 25 m. Deadwood pieces were selected for trap placement so that there were no significant deadwood pieces within the minimum distance (25 m). Individual deadwood types were selected based on thickness so that diameter was distributed evenly (lying log: mean 43.9 cm (min-max: 9–110 cm), snag: mean 55.3 cm (min-max: 21–131 cm). Differences in diameters were evaluated by one-way ANOVA, revealing non-significantly different results. Additionally, deadwood types were evenly distributed

according to decay classes: 1, freshly dead (1–2 years); 2, initiated decomposition (loose bark, tough sapwood); 3, advanced decomposition (soft sapwood, partly tough hardwood); and 4/5, extremely decomposed and moldered, following Gossner et al. (2013).

Beetle sampling

Data collection was carried out in 2021, 2022 and 2023, employing identical window traps for the study. Each trap was composed of a roof, plexiglass barrier, funnel, and a catch container. Thirty traps were used in each year, with 29 in 2023, resulting in a total of 89 traps used throughout the study. The traps were active from April to September and were regularly collected every 2-3 weeks. In 2021, the traps were mounted on poles at a flight height of 1.5 m, evenly spaced across the plots (Fig 1A). In 2022, the traps were set directly on beech snags, oriented in a southward direction, with one trap per trunk, positioned at a height of 1.5 m (Fig 1B). In 2023, traps were directly placed on lying logs, maintaining 5 cm above the ground (by using sticks, Fig 1C). Elevating the traps at the lying logs prevented epigeic organisms from directly entering the traps. The preservative solution was a propylene glycol solution (1:1.5) with a drop of detergent to disrupt surface tension. The collected material was determined to species level. Representatives of the family Staphylinidae were not determined due to the high difficulty of determination and the lack of experts for determination. The exclusion of the family Staphylinidae will probably not bias the study results (Parmain et al., 2015) because Staphylinidae species richness is highly correlated with saproxylic species richness and shows very similar responses to the environment. Species were grouped into saproxylic species and non-saproxylic species according to (Schmidl and Bußler, 2004; Seibold et al. 2015a). Any captured species not accounted for in these classifications were subsequently categorized as non-saproxylic species. The taxonomy of the species corresponded to the concept of Zich O. (ed.) (2022) BioLib. <http://www.biolib.cz>. Further categorization of the species included levels of threat (CR=Critically Endangered, EN=Endangered, VU=Vulnerable, NT= Near

Threatened), following the Red List of Endangered Species of the Czech Republic, Invertebrates (Hejda et al., 2017).

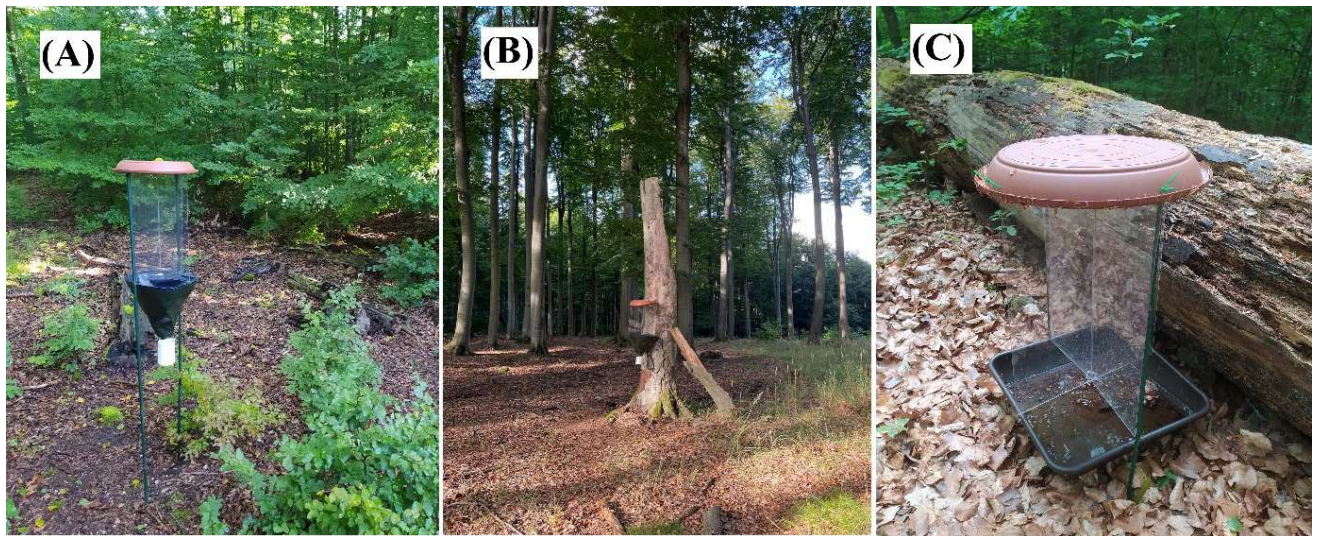


Fig. 2. Illustration of the position of traps to collect data: forest stand space/control (A), snag (B) and lying logs (C)

Data analysis

The following analyses were performed in R version 4.3.1 (R Core Team, 2023). A generalized linear χ^2 model (Poisson distribution and log function for a number of species and Negative binomial distribution for abundance) was used to compare the numbers of species and individuals captured per trap (α diversity). For models, we used the package `glmmTMB` (Brooks et al., 2017). For multiple comparisons, differences between study categories were analyzed in the package "emmeans" (Lenth, 2023) with post hoc Tukey HSD test and differences visualized by the package "multcompView" (Graves et al., 2023).

The calculation of conservation value followed a methodology similar to that of (Sebek et al., 2016) by weighting the average of captured species by point score and their individuals for each trap. Point score were assigned only for species on the Czech Red List (Hejda et al., 2017), namely CR = 4, EN = 3, VU = 2, NT = 1. In addition, species listed as primeval forest relicts (Eckelt et al., 2018) were allotted points based on their relict status, with those in the relict class

(A) receiving 2 points, and the relict group (B) receiving 1 point. For example, *Pycnomerus terebrans* has assigned a Red-List status of Endangered (EN) with a score of 3; additionally, *P. terebrans* belongs to primeval forest relict groups (B), earning one additional point. In total, this species enters the analysis (weighting average) with 4 points.

Biomass estimates were derived utilizing allometric formulas following the methodology in Rappa et al. (2022). Calculations were performed for each saproxylic species, incorporating mean lengths sourced from Seibold et al. (2015a), which were fitted into the formula for width (e.g. Elateridae, width allometry = $0.3672 \times (\text{length})^{0.796}$). These width values were then substituted into the formula for the biomass allometry of an individual of a given species, based on the family-level formulas (e.g. Elateridae, biomass allometry = $3E-05 \times (\text{width} \times \text{length})^{1.7878}$) as specified in Rappa et al. (2022). All values were calculated for each trap. Statistical comparisons between study categories, type's conservation values and biomass were evaluated by the Kruskal-Wallis test with the Dunn's post-hoc test (p-values adjusted with the Holm method) in the package "coin" (Hothorn et al., 2008).

We have quantified the community composition (β diversity) of saproxylic beetles using Non-metric multidimensional scaling (NMDS) based on abundance data. For calculation, we used the package "vegan" with function metaMDS (Oksanen et al., 2022) with dissimilarity matrix "bray". Differences in communities were evaluated through Permutational Multivariate Analysis of Variance using Distance Matrices (Anderson, 2001), applying the "adonis2" function included in the 'vegan' package with 9999 randomizations. To evaluate the association of saproxylic beetle species to study categories in the stand, we employed the Indicator Species Analysis (IndVal) approach (Dufrêne and Legendre, 1997). For this analysis, the package "indicspecies" was used with the "multipatt" function (De Cáceres and Legendre, 2009). The significance level of 0.01 was set to increase the importance of preference for saproxylic beetle species.

The estimation of γ diversity was approached using the sample coverage method by Chao and Jost (2012) and the Hill number ($q=0$, species richness, $q=1$ the exponential of Shannon's entropy index), as proposed by Chao et al. (2014). This method provides a simpler estimation of species richness (number of species) based on lower sampling effort, as described by Chao and Jost (2012). These calculations were performed to evaluate sample coverage, performed in the software iNEXT (Chao et al., 2016). To evaluate the effect of deadwood on the whole site richness, sample coverage was extrapolated to 100% based on the incidence data of saproxylic beetles spanning the entire 3-year dataset. Subsequently, sample coverage for each studied categories and beetle group was extended up to SC 100%, and the results were compared to the richness of the whole site.

Results

A total of 35,011 beetle individuals were captured, representing 564 species across 61 families. Additionally, 162 beetles individuals could be identified only at the genus level. Of this total, 20 515 individuals (59%) were saproxylic in 311 species (55%), among which 62 species (20%) were classified under the Red List category (1S - Supplement). The analyses were conducted only on saproxylic beetles. The distribution of unique and shared species is shown in the Venn diagram (Fig 2).

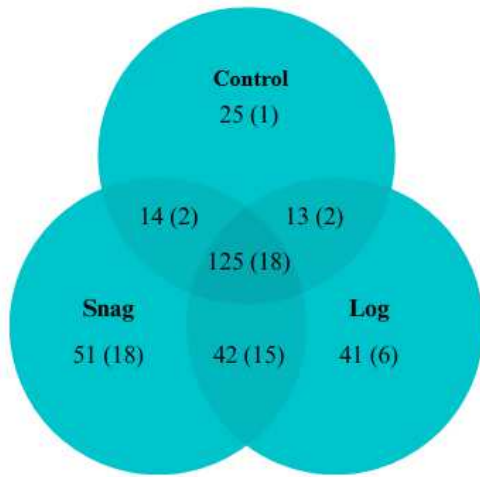


Fig. 3. Venn diagram – shows the absolute recorded unique and shared numbers of saproxylic species (Red-List species) in each study categories.

4.2 Species composition

Among study categories, significant differences were found among all saproxylic individuals (χ^2 6.98; $p=0.03$), Red-List individuals (χ^2 23.92; $p<0.001$), all saproxylic species (χ^2 116.31; $p<0.001$), and Red-List species (χ^2 88.08; $p<0.001$). The overall numbers of saproxylic beetle individuals and species were notably similar between logs and snags, in contrast to control. The largest differences in both species and individual counts were observed within the Red-List group, where snags showed higher numbers of species and adults captured per trap (Fig. 3). Sample coverage (SC) based on incidence data of saproxylic ($q=0$) beetle species collected over the three-year period reached 98.4%, encompassing 311 species (number of traps, $n = 89$). Extrapolation of SC to 100% showed a site richness of 391 species ($n = 480$). When considering all saproxylic beetles, there was no significant difference in the number of species captured and diversity ($q=0$, $q=1$) when comparing deadwood types (Snags, Logs). The lowest species richness and diversity was recorded in control ($q=0$ species richness, $q=1$ the exponential of Shannon's entropy index).

In comparison to the entire site, the lying logs slightly (non-significantly) contributed more to the increase in the study stands with common species, approaching more closely to the

maximum estimated species richness of the site (Fig 4). Regarding Red-List species, significant differences were evident between the study categories, with more species and diversity recorded on the snags. Extrapolation to 100% for snags showed a value for Red-List species close to that observed for the entire site (Fig. 5). The communities of all saproxylic beetles were strongly different from each other ($p < 0.001$) (Fig 6A), as were those of the Red-List species group ($p < 0.001$). However, the communities at the snags were notably close to those at the forest stand space (Fig 6B). Of the total 70 species tested, 30 (including 3 Red-List species, 10%) species were associated with lying logs (alpha 0.01); 28 species (9 Red-List, 32%) were associated with snags, and 8 species (1 Red-List, 13%) were associated with stand space (= control) (Table 1).

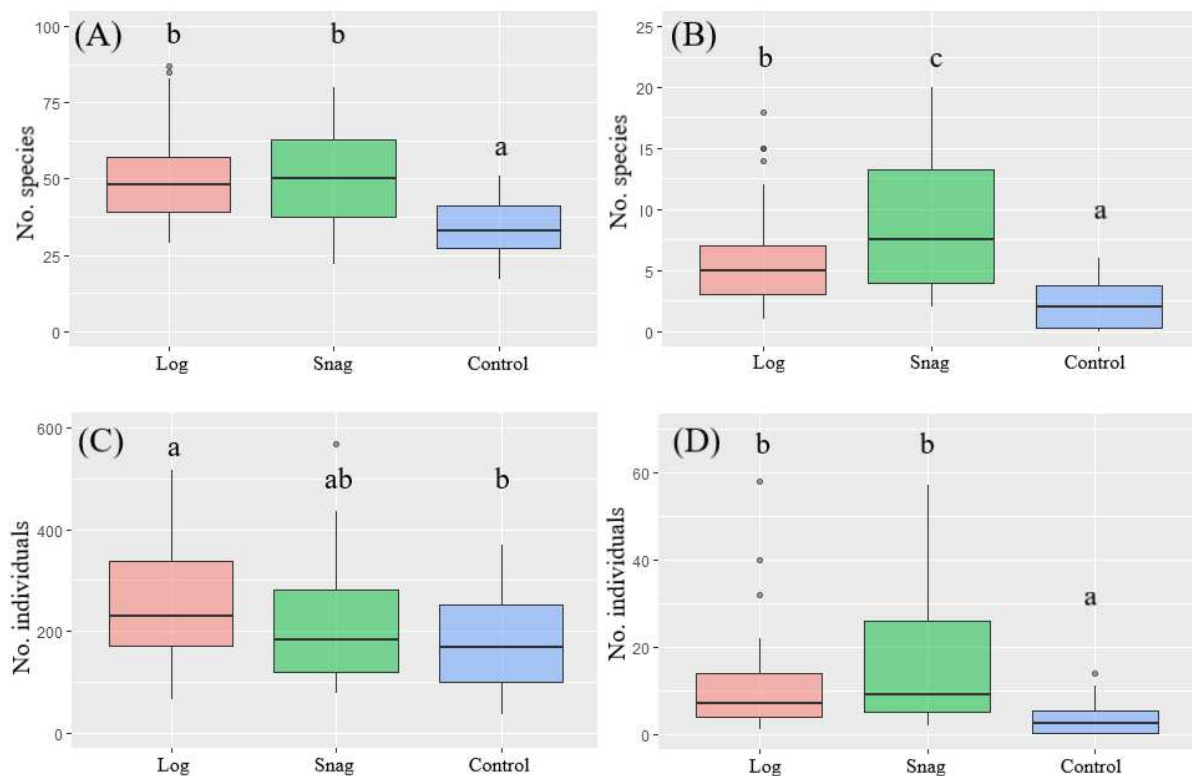


Fig. 4. The number of saproxylic beetle individuals per trap and the number of saproxylic beetle species recorded in three-year sampling. The number of all saproxylic species, individuals (A,C) and the number of the Red-List species and individuals (B,D). Boxes indicate the interquartile 1-3Q, the solid line in the box represents the median, and the error lines are min-max values. The letters above the bars show differences throughout the generalized linear model (Poisson distribution A, B, negative binomial distribution C,D).

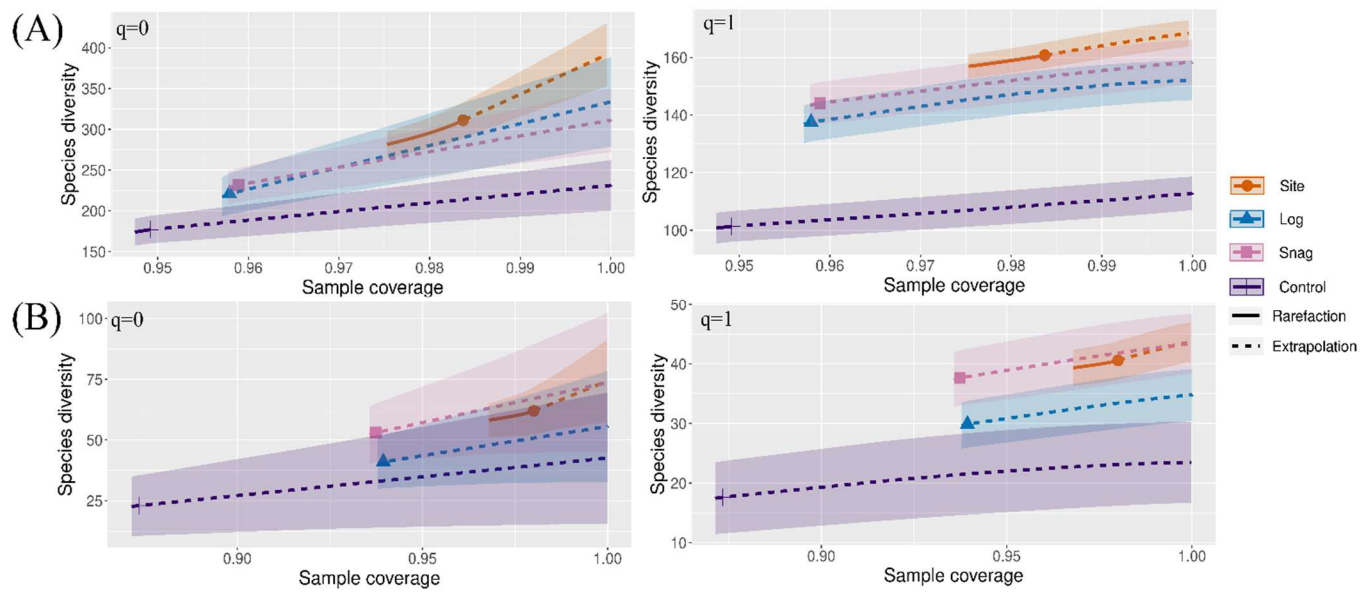


Fig. 5. Sample coverage-based rarefaction and extrapolation of species richness ($q=0$) and the exponential of Shannon's entropy index ($q=1$) divided by studied categories. (A) all saproxylic beetles (B) Red-List species. Solid points indicate observed sample coverage with number of recorded species. Dashed lines indicate extrapolation to 100% sample coverage. Shaded area represents 95% confidence intervals, enlarged from observed sample coverage (>0.85%)

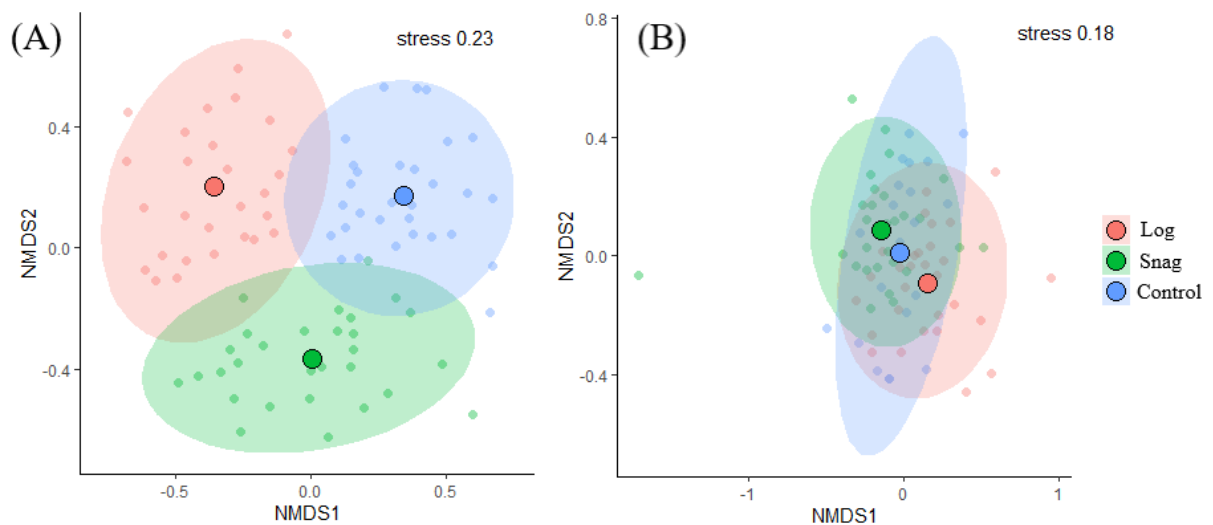


Fig. 6. Non-metric multidimensional scaling (NMDS) shows differences in beetle communities-All saproxylic species (A) and Red-List species (B) enclosed in ellipses. Ellipses indicate 95% confidence interval. Solid points are centroids.

Table 1. Saproxylic species associated with study categories. IndVal method was used, alpha = 0.01 (Dufrêne and Legendre, 1997). The Red-List species (Hejda et al., 2017) are underlined.

Log	Snag	Control
<i>Mycetophagus quadripustulatus</i>	<i>Cis fagi</i>	<i>Dasytes plumbeus</i>
<i>Rutera hypocrita</i>	<i>Tillus elongatus</i>	<i>Anoplodera sexguttata</i>
<i>Cryptophagus micaceus</i>	<i>Melasis buprestoides</i>	<i>Nemozoma elongatum</i>
<i>Orthoperus atomus</i>	<i>Stereocorynes truncorum</i>	<i>Judolia cerambyciformis</i>
<i>Anisotoma humeralis</i>	<u><i>Stictoleptura scutellata</i></u>	<i>Alosterna tabacicolor</i>
<i>Anaspis ruficollis</i>	<i>Ampedus nigroflavus</i>	<u><i>Anaspis marginicollis</i></u>
<i>Latridius consimilis</i>	<i>Paromalus flavicornis</i>	<i>Obrium brunneum</i>
<i>Anisotoma orbicularis</i>	<i>Melanotus villosus</i>	<i>Triplax lepida</i>
<u><i>Hylis foveicollis</i></u>	<i>Sulcaxis fronticornis</i>	
<i>Epuraea variegata</i>	<i>Crypturgus subcribrosus</i>	
<i>Aspidiphorus orbiculatus</i>	<i>Ischnomera caerulea</i>	
<i>Anaspis frontalis</i>	<i>Cryptophagus labilis</i>	
<i>Epuraea longula</i>	<u><i>Dorcatoma chrysomelina</i></u>	
<i>Cychramus variegatus</i>	<i>Paranovelsis punctatus</i>	Log+Snag
<i>Epuraea neglecta</i>	<i>Trypodendron lineatum</i>	<i>Ptilinus pectinicornis</i>
<i>Ptenidium turgidum</i>	<u><i>Allecula morio</i></u>	
<i>Platystomos albinus</i>	<i>Mycetophagus quadriguttatus</i>	
<i>Malthinus flaveolus</i>	<i>Procaerus tibialis</i>	Log+Control
<i>Cerylon fagi</i>	<u><i>Pycnomerus terebrans</i></u>	<i>Ernobius abietis</i>
<i>Mycetina cruciata</i>	<u><i>Mycetochara axillaris</i></u>	<i>Mordellistena neuwaldeggiana</i>
<i>Uleiota planatus</i>	<u><i>Eucnemis capucina</i></u>	
<i>Cis festivus</i>	<u><i>Abraeus granulum</i></u>	
<i>Anaspis flava</i>	<u><i>Mycetophagus piceus</i></u>	Snag+Control
<u><i>Cyllodes ater</i></u>	<u><i>Aeletes atomarius</i></u>	<i>Cis micans</i>
<u><i>Prionocyphon serricornis</i></u>	<i>Ptinomorphus imperialis</i>	
<i>Acalles camelus</i>	<i>Plegaderus caesus</i>	
<i>Orchesia undulata</i>	<i>Ampedus balteatus</i>	
<i>Schizotus pectinicornis</i>	<i>Xyleborinus saxesenii</i>	
<i>Stephostethus alternans</i>		
<i>Amphicyllis globiformis</i>		

4.3 Biomass and Conservation value

Conservation value was significantly different between study categories (χ^2 28.7; $p < 0.001$), and biomass also showed significant differences (χ^2 19.7; $p < 0.001$). The conservation value and biomass were significantly highest at snags (Fig. 7). Among Red-List species, *Hylis olexai* (188 ind.) recorded the highest abundance, *Corticeus unicolor* (34 incid.) showed the highest incidence, and *Stictoleptura scutellata* (1.2%) displayed the highest biomass. Notably, five families contributed the majority of the biomass (89%), with the family Elateridae accounting for 47% of the total biomass (Fig 8). The top ten captured species represented 83.7% of the total biomass (Fig 9), with *Melanotus villosus* standing out as the single species contributing the largest proportion at 33%.

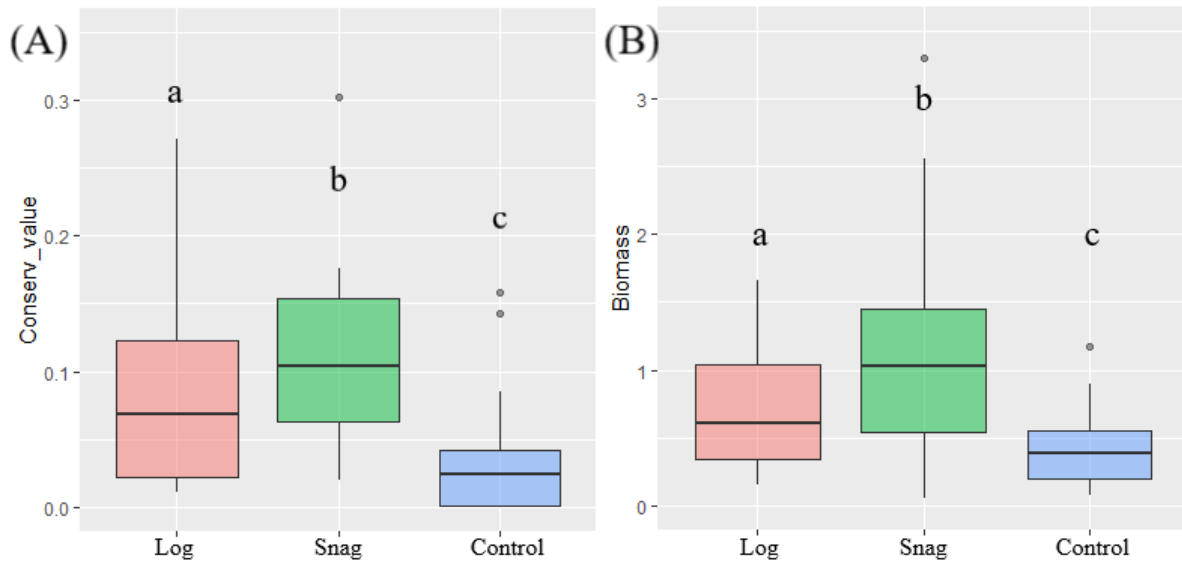


Fig. 7. Comparison of conservation values (A) and biomass estimates of saproxylic beetle per trap (B) across different study categories. Boxes indicate the interquartile 1-3Q, the solid line in the box represents the median, and the error lines are min-max values. The letters above the bars show differences determined by the Kruskal-Wallis test and Dunn's post-hoc test (p-values adjusted with the Holm method)

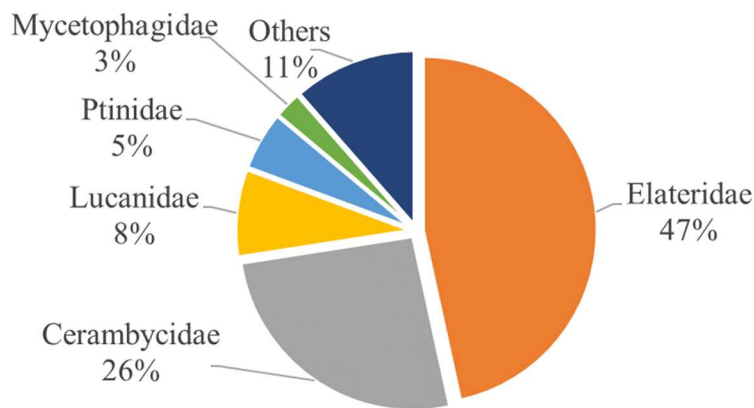


Fig. 8. The top five families covering the largest biomass proportions. Forty families represent the rest of the biomass (11 %).

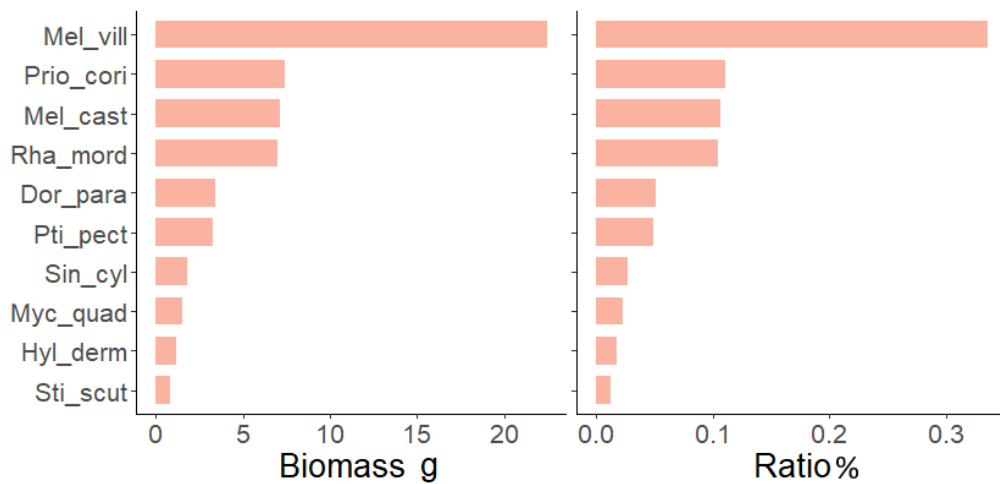


Fig. 9. Species contributing the largest biomass and their overall share of the total captured biomass. the top ten species are shown. Abbreviations: Mel_vill, *Melanotus villosus* (Elateridae); Prio_cori, *Prionus coriarius* (Cerambycidae); Mel_cast, *Melanotus castanipes* (Elateridae); Rha_mord, *Rhagium mordax* (Cerambycidae); Dor_para, *Dorcus parallelipipedus* (Lucanidae); Pti_pect, *Ptilinus pectinicornis* (Ptinidae); Sin_cyl, *Sinodendron cylindricum* (Lucanidae); Myc_quad, *Mycetophagus quadripustulatus* (Mycetophagidae); Hyl_derm, *Hylecoetus dermestoides* (Lymexylidae), Sti_scut, *Stictoleptura scutellata* (Cerambycidae).

Discussion

Deadwood is an essential habitat for saproxylic beetle species (Parajuli and Markwith, 2023). In managed forests, however, the amount of dead wood, especially of large dimensions, is usually low compared to forests that develop without management (Gossner et al., 2013; Seibold et al., 2015a). This may have a negative impact on saproxylic species diversity, as management forests are highly prevalent in Central European conditions. A simple solution seems to enrich managed forests with deadwood of large dimensions only after the recommended volumes (30-50 m³/ha) have been reached (Müller and Bütler, 2010). However, this may be problematic for forest management if the economic losses incurred are not financially compensated, e.g. through payments for ecosystem services (Zumr et al., 2021). But there are several other factors affecting the diversity of saproxylic beetle species, some of which can be achieved by intensive forest management. It has been found that effects of forest management on saproxylic beetles are complex and linked primarily to tree species composition, tree species associations of beetle species, and to canopy cover (Gossner et al.,

2016; Endelmann et al., 2022). If deadwood is available, saproxylic beetle species can benefit from the main silvicultural measures recommended for adapting forests to climate change: establishing mixed stands and carefully reducing canopy closure to reduce interception (Ammer, 2017). Nevertheless, it is clear that increased attention needs to be paid to deadwood, particularly with regard to its effectiveness in relation to biodiversity. Therefore, our study evaluated the contribution of standing and lying deadwood to diversity and abundance of saproxylic beetles in a beech forest.

The position of deadwood

We observed that the richness between lying logs and snags in the group of all saproxylic beetles showed relatively small variation. Moreover, lying logs were associated with slightly (non-significantly) more species of common saproxylic species within the stand. After extrapolation, gamma diversity ($q=0$) closely approximates the site richness. Uhl et al. (2022) found that lying logs are richer not only for saproxylic beetles but also for fungi. This stands in contrast to oak environments, where snags generally showed higher richness, as observed by Bouget et al. (2012), or Franc et al. (2007), who identified a similar pattern in oak comparable to what we found in beech in our study. Many studies have also compared richness between low and high stumps according to the management (Lindhe and Lindelöw, 2004; Jonsell et al., 2004). However, no stumps were present in our study reserve, as the study stands have not been managed in decades. In natural and beech reserves, the main components of deadwood volume are reportedly lying logs in a ratio of 70:30 (mean) with snags (Christensen et al., 2005). Saproxylic beetle communities were found to be very diverse, indicating that each study stand category hosts distinct beetle communities. Similar findings were reported by Graf et al. (2022b). Consequently, this heightened diversity of forest patches may support a greater diversity of species, particularly at the regional level (Schall et al., 2018). Also, microclimate conditions may influence saproxylic beetle species (Müller et al., 2015). While our study does

not include environmental variables, such as canopy openness, it is important to note that our research was conducted within the same research plot and identical stands. Therefore, the canopy openness conditions remained consistent across the study area. Additionally, prior research found that saproxylic beetle species richness is positively influenced by stand microclimatic conditions, including canopy openness (Lettenmaier et al., 2022; Rothacher et al., 2023).

However, major differences were found for the Red-List group of saproxylic beetles. Rare and Red-List species provide unique functional contributions, and their loss may disproportionately impact ecosystem functions (Burner et al., 2022). In this study group, the snags showed significantly higher richness and conservation value, including numerous indicator species from the Red-List category. A similar pattern was observed in oak wood (Kappes and Topp, 2004; Bouget et al., 2012). The importance of standing beech deadwood for Red-List species increases with deadwood diameter (Zumr et al., 2023). After extrapolation to 100% sample coverage ($q=0$), the richness of this beetle group notably expands for snags, almost completely matching the Red-List species richness of the entire site. This finding may indicate that snags serve as a crucial habitat for Red-List saproxylic species in beech stands. A comparable observation was reported by (Graf et al., 2022b), who suggested that saproxylic species could be aware of the suitability of the environment for their further development and dispersion even before landing on a specific type of deadwood. The presence of Red-List species was exclusively associated with snags. This alignment with the strong preference of Red-List species for standing deadwood, coupled with their limited mobility is evident as the fewest Red-List species were captured in the stand space (control). Hence, we agree with Ranius (2006) and Brunet and Isacson (2009), that colonization ability differs between common and Red-List species, the latter of which exhibit lower dispersal ability. At the same time, a limited ability to colonize suitable parts of the habitat may be due to small population size, a low dispersal rate and range,

high dispersal mortality, or low ability to establish a new population, for example, due to limited fecundity or ability to compete with other species (Ranius et al., 2006). The discussed findings are consistent with the principles of active deadwood enrichment in managed stands (Doerfler et al., 2017, 2018), emphasizing the importance of high stumps as equivalents to snags, as recommended by other authors (Lindhe and Lindelöw, 2004; Jonsell et al., 2004; Zúmr et al., 2021). Given the limited representation of snags in forest landscapes, stem residues from felling activities constitute the primary form of dead wood (Verkerk et al., 2011). In particular, the largest volumes of snags are found only in forest reserves (Christensen et al., 2005; Paillet et al., 2017; Zúmr and Remeš, 2020). However, the absence of snags in managed forests results in the deprivation of saproxylic beetle communities, particularly those associated with Red-List species.

Beetle biomass

In our study, the greatest biomass (all saproxylic beetles) values were measured in standing dead wood - snags. This contrasts with the findings of Rappa et al. (2022), who reported that lying logs increased saproxylic biomass in forest stands and decreasing with increase forest stand structural complexity. In our case, this may be explained by the fact that insect biomass increases with temperature (Welti et al., 2022). Snags, being more exposed to sunlight, could enhance the poikilothermic response of beetles, while lying logs, in contact with the forest floor, tend to be wetter and thus cooler. The important fungus *Fomes fomentarius* prefers snags (Lira Dyson et al., 2024), and the diversity of saproxylic beetles has been observed to rise in correlation with increasing *F. fomentarius* fruiting bodies biomass (Friess et al., 2019). However, this fungal species is generally not very abundant in managed beech forests (Müller et al., 2007). Invertebrate biomass, including saproxylic beetles, has been declining over the past decades (Seibold et al., 2019). Despite snags being an integral aspect of dead wood in forests, they are notably scarce (Verkerk et al., 2011). This could provide a partial explanation for the observed

decline in invertebrate biomass in forest landscapes. Notably, the family Elateridae contributed nearly 50% of the total biomass of saproxylic beetles. This highlights the high ecological variability of Elateridae, a family that has been frequently studied (Laibner, 2000; Horák and Rébl, 2013; Gouix et al., 2015; Zúmr et al., 2022a), and also accounts for the largest proportion of saproxylic beetle biomass in beech forests.

Trapping methods

For data collection, we used window traps, a widely adopted method of collecting beetles in entomological studies (Müller et al., 2015; Graf et al., 2022; Nakládal et al., 2023). Window traps are a highly efficient and effective tool for studying saproxylic beetles (Okland, 1996; Alinvi et al., 2007). Nevertheless, we observed different patterns of saproxylic beetles in different deadwood and trap placement types. While many studies assess biodiversity using traps mounted on poles within stand areas (Doerfler et al., 2018; Procházka and Chlighamerský, 2019; Rothacher et al., 2023), this method appears to underestimate the true richness of saproxylic beetles directly associated with deadwood by 20-25% (Hill number $q=0$). Notably, Red-List species were predominantly captured in traps directly placed on deadwood. Thus, the enriching effect of deadwood might be significantly higher than indicated in some studies.

The method of beetle capture itself may have implications for the results and conclusions of the study. Lying logs may possibly create a flight barrier and, therefore, making beetles less detectable. However, the abundance captured with lying logs was similar to that on snags. At snags, beetles can fly around the trunk and eventually fall into the traps. However, following Graf et al. (2022b), we assume that saproxylic species actively seek out their future dead wood substrate and are already aware of its suitability for their life cycle before landing on it. While data collection was carried out in different consecutive years, the stands remained identical. Changes and variations in stand structure within three years are negligible in old deciduous

forests, with the beetle community showing minimal alterations (Martikainen and Kaila, 2004). In cases of significant disturbances, such as windstorms, more sunlight may reach the interior of stands, leading to warmer localities and larger inter-annual variations in trap interceptions (Lachat et al., 2016). However, old-growth beech forests are mainly characterized by shaded and cooler microclimates with small interannual variations (Thom et al., 2020; Máliš et al., 2023). Therefore, we assume that inter-annual data collection is of limited importance in our study compared to the significance of the type of deadwood studied.

Reservation as an opportunity

The study was situated in a beech reserve, where a total of 311 saproxylic beetle species (SC 100%, 391) were recorded. Notably, Müller et al. (2013) published an estimate of 800-860 saproxylic beetle species in European beech forests. After excluding the families Staphylinidae, which were not identified in our study for a more accurate comparison, the species count ranged from 679 to 739. This corresponds to 42-46% of the estimated species richness (SC 100%, 53-58%) documented in European beech forests in our locality. Our extrapolated site species richness is estimated with lower trapping effort (89) compared to the more than one thousand window traps used in Müller et al. (2013). However, the sample coverage method yields less biased comparisons of richness between communities with a lower total sampling effort (Chao and Jost, 2012). The species counts discussed above underscores the significance of our study beech reserve as a crucial habitat for saproxylic beetles. Even recently established reserves can be very speciose, which is in agreement with Schneider et al. (2021). The richness of the studied beech reserve may be attributed to favorable geographical and climatic conditions (Schneider et al., 2021). The high number of saproxylic species emphasizes their key role as the primary component of beetle diversity in forests in their native state. Consequently, managed stands tend to be poorer in this beetle group (Paillet et al., 2010; Gossner et al., 2013). However, only 20 species from the Red List were found in one of the oldest beech reserves in Europe (Horák

et al., 2016). This might be attributed to the higher altitude, lower trapping effort, and also the possible effect of dense natural regeneration in long-term unmanaged beech, resulting in a permanently homogeneous environment and a decrease in species richness (Chytrý et al., 2019, Hilmers et al., 2018). Generally, sunny beech stands proved to be much higher in species richness compared to shady stands, as studied by many authors (Müller et al., 2015; Seibold et al., 2015; Lettenmaier et al., 2022). Additionally, the continuity of suitable habitat, crucial for many species, has generally disappeared in recent reserves (Brin et al., 2016; Mollier et al., 2022). Many recent beech forest reserves in Europe predominantly consist of protected formerly managed stands (Brunet et al., 2010), resulting in a starting point for biodiversity at low levels (Roth et al., 2019). Deadwood volumes and various microhabitats tend to increase with time since the abandonment of management (Paillet et al., 2017). Likely due to non-disturbed forest continuity, the study forest site history is dated back to at least 1735 (Šrámek 1983a, 1983b). Probably due to sensitive forest management in ancient times (mainly shelterwood system) Šrámek (1982), populations of very rare species, including many Red-List species, probably survived in our study area. For example, *Clypeorhagus clypeatus* (Eucnemidae), *Ennearthron palmi* and *E. pruinosulum* (Ciidae) are recorded at only three sites in the Czech Republic, including a one very ancient game park and two protected sites with lowland old oak stands (NCA CR, 2024).

Conclusion and management recommendations

The position of deadwood affects the richness and communities of saproxylic species in beech forests. For all saproxylic beetle species richness, there was no significant difference between lying log and standing snags, however communities were significantly different. Red-List species showed a significantly higher preference for snags. Each deadwood type hosted distinct beetle communities. Given the high conservation value and biomass of beetles captured on snags, it suggests that prioritizing snags, particularly those of larger dimensions (>35cm dbh)

(Zumr et al., 2023), during active deadwood enrichment could be beneficial. A positive aspect of snags is their longer-term persistence in the stand than lying logs, which undergo faster decomposition over time (Oettel et al., 2023). Additionally, once a snag stem falls to the forest floor, another stage in the evolution of deadwood is created, hosting a different community of saproxylic beetles. Protecting historically appropriately managed beech stands for biodiversity may be a good option, but complete abandonment from management can have a strong negative impact on biodiversity (Schall et al., 2018; Micó et al., 2022). Considering this, integrated forest management that includes the targeted creation of high stumps as the equivalent to snags can be recommended. This aspect can highly increase the overall stand richness of saproxylic beetles. However, dispersal activity of mainly Red-List species was found to be low, as they were exclusively recorded in traps mounted on deadwood compared to traps placed in the space stand. This highlights the need for integrated management schemes (Dufлот et al., 2022).

Funding

This research was supported by grant No. QK23020008, funded by the Ministry of Agriculture of the Czech Republic.

Data availability

Data are available on request from the authors.

Declaration of competing interest

The authors declare that they have no known competing financial interests or personal relationships that could have appeared to influence the work reported in this paper.

Acknowledgements

We are grateful to the following experts for help in the identification of some beetle families: Jan Horak (Praha): Scaptiidae, Mordelidae; Pavel Průdek (Brno): Cerylonidae, Ciidae, Corylophagidae, Cryptophagidae, Latridiidae, Monotomidae; Josef Jelínek (Praha): Nitidulidae. We are grateful to Markéta Macháčová, who proofread this manuscript.

References

Alinvi, O., Ball, J. P., Danell, K., Hjältén, J., Pettersson, R. B., 2006. Sampling saproxylic beetle assemblages in dead wood logs: comparing window and elector traps to traditional bark sieving and a refinement. *J Insect Conserv* (Vol. 11, Issue 2, pp. 99–112). <https://doi.org/10.1007/s10841-006-9012-2>

- Ammer, C., 2017. Unraveling the Importance of Inter- and Intraspecific Competition for the Adaptation of Forests to Climate Change. In F. M. Cánovas, U. Lüttge, R. Matyssek (Eds.), *Progress in Botany Vol. 78* (pp. 345-367). Springer International Publishing. https://doi.org/10.1007/124_2016_14
- Anderson, M.J., 2001. A new method for non-parametric multivariate analysis of variance. *Austral Ecol.* 26, 32–46. As
- Aszalós, R., Thom, D., Aakala, T., Angelstam, P., Brūmelis, G., Gálhidy, L., Gratzer, G., Hlásny, T., Katzensteiner, K., Kovács, B., Knoke, T., Larrieu, L., Motta, R., Müller, J., Ódor, P., Roženberger, D., Paillet, Y., Pitar, D., Standovár, T., et al. 2022. Natural disturbance regimes as a guide for sustainable forest management in Europe. *Ecological Application*, 32(5). <https://doi.org/10.1002/eap.2596>
- Atrena, A., Banelytė, G. G., Læssøe, T., Riis-Hansen, R., Bruun, H. H., Rahbek, C., Heilmann-Clausen, J. 2020. Quality of substrate and forest structure determine macrofungal richness along a gradient of management intensity in beech forests. *For Ecol Manage*, 478. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2020.118512>
- Basile, M., Krištín, A., Mikusiński, G., Thorn, S., Žmihorski, M., Pasinelli, G., Brockerhoff, E. G. 2023. Salvage Logging Strongly Affects Woodpecker Abundance and Reproduction: a Meta-analysis. *Curr For Rep*, 9(1), 1-14. <https://doi.org/10.1007/s40725-022-00175-w>
- Bilek, L., Remes, J., Zahradnik, D. 2011. Managed vs. unmanaged. Structure of beech forest stands (*Fagus sylvatica* L.) after 50 years of development, Central Bohemia. *Forest Systems*, 20(1), 122-138. <https://doi.org/10.5424/fs/2011201-10243>
- Błońska, E., Pražuch, W., Lasota, J. 2023. Deadwood affects the soil organic matter fractions and enzyme activity of soils in altitude gradient of temperate forests. *For Ecosyst*, 10. <https://doi.org/10.1016/j.fecs.2023.100115>
- Bouget, C., Nusillard, B., Pineau, X., Ricou, C., 2012. Effect of deadwood position on saproxylic beetles in temperate forests and conservation interest of oak snags. *Insect Conserv. Divers.* 5 (4), 264–278. <https://doi.org/10.1111/j.1752-4598.2011.00160.x>
- Bradford, M. A., Maynard, D. S., Crowther, T. W., Frankson, P. T., Mohan, J. E., Steinrueck, C., Veen, G. F. (C.), King, J. R., Warren, R. J. 2021. Belowground community turnover accelerates the decomposition of standing dead wood. *Ecology*, 102(11). <https://doi.org/10.1002/ecy.3484>
- Brin, A., Valladares, L., Ladet, S., Bouget, C. 2016. Effects of forest continuity on flying saproxylic beetle assemblages in small woodlots embedded in agricultural landscapes. *Biodiversity and Conservation*, 25(3), 587-602. <https://doi.org/10.1007/s10531-016-1076-z>
- Brockerhoff, E. G., Jactel, H., Parrotta, J. A., Quine, C. P., Sayer, J. 2008. Plantation forests and biodiversity: oxymoron or opportunity? *Biodivers Conserv*, 17(5), 925-951. <https://doi.org/10.1007/s10531-008-9380-x>
- Brooks, M.E., Kristensen, K., van Benthem, K.J., Magnusson, A., Berg, C.W., Nielsen, A., Skaug, H.J., M€achler, M., Bolker, B.M., 2017. GlimmTMB balances speed and flexibility among packages for Zero-inflated generalized linear mixed modeling. *R J.* 9 (2), 378–400. <https://doi.org/10.32614/RJ-2017-066>.
- Brunet, J., Isacsson, G. 2009. Restoration of beech forest for saproxylic beetles—effects of habitat fragmentation and substrate density on species diversity and distribution. *Biodivers Conserv*, 18(9), 2387-2404. <https://doi.org/10.1007/s10531-009-9595-5>
- Brunet, J., Fritz, O., Richnau, G., 2010. Biodiversity in European beech forests – a review with recommendations for sustainable forest management. *Ecol. Bull.* 53, 77–94.
- Burner, R. C., Drag, L., Stephan, J. G., Birkemoe, T., Wetherbee, R., Muller, J., Siitonen, J., Snäll, T., Skarpaas, O., Potterf, M., Doerfler, I., Gossner, M. M., Schall, P., Weisser, W. W., Sverdrup-Thygeson, A. 2022. Functional structure of European forest beetle communities is enhanced by rare species. *Biol Conserv*, 267. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2022.109491>

Cálix, M., Alexander, K.N.A., Nieto, A., Dodelin, B., Soldati, F., Telnov, D., Vazquez Albalate, X., Aleksandrowicz, O., Audisio, P., Istrate, P., Jansson, N., Legakis, A., Liberto, A., Makris, C., Merkl, O., Mugerwa Pettersson, R., Schlaghamersky, J., Bologna, M.A., Brustel, H., Buse, J., Novak, V., Purchart, L., 2018. European Red List of Saproxyllic Beetles. IUCN, Brussels, Belgium. <http://www.iucnredlist.org/initiatives/europe/publications>.

Care plan 2023. Care plan for the nature reserve Voděradské bučiny for the period 2021-2030.

Chao, A., Gotelli, N. J., Hsieh, T. C., Sander, E. L., Ma, K. H., Colwell, R. K., Ellison, A. M. 2014. Rarefaction and extrapolation with Hill numbers: a framework for sampling and estimation in species diversity studies. *Ecological Monographs*, 84(1), 45-67. <https://doi.org/10.1890/13-0133.1>

Chao, A., Jost, L., 2012. Coverage-based rarefaction and extrapolation: standardizing samples by completeness rather than size. *Ecology* 93, 2533–2547. <https://doi.org/10.1890/11-1952.1>.

Chao, A., Ma, K. H., and Hsieh, T. C. 2016. iNEXT (iNterpolation and EXTrapolation) Online: Software for Interpolation and Extrapolation of Species Diversity. Program and User's Guide published at http://chao.stat.nthu.edu.tw/wordpress/software_download/

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. For *Ecol Manage* (Vol. 210, Issues 1–3, pp. 267–282). <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2005.02.032>

Chytrý, M., Hájek, M., Kočí, M., Pešout, P., Roleček, J., Sádlo, J., Šumberová, K., Sychra, J., Boublík, K., Douda, J., Grulich, V., Härtel, H., Hédli, R., Lustyk, P., Navrátilová, J., Novák, P., Peterka, T., Vydrová, A., Chobot, K. 2019. Red List of Habitats of the Czech Republic. *Ecological Indicators*, 106. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2019.105446>

De Cáceres, M., Legendre, P., (2009). “Associations between species and groups of sites: indices and statistical inference.” *Ecology*, 90, 3566-3574. doi:10.1890/08-1823.1

Doerfler, I., Cadotte, M. W., Weisser, W. W., Müller, J., Gossner, M. M., Heibl, C., Bässler, C., Thorn, S., Seibold, S., 2020. Restoration-oriented forest management affects community assembly patterns of deadwood-dependent organisms. *J Appl Ecol*, (Vol. 57, Issue 12, pp. 2429–2440). <https://doi.org/10.1111/1365-2664.13741>

Doerfler, I., Gossner, M. M., Müller, J., Seibold, S., Weisser, W. W., 2018. Deadwood enrichment combining integrative and segregative conservation elements enhances biodiversity of multiple taxa in managed forests. *Biol Conserv*, 228, 70-78. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2018.10.013>

Doerfler, I., Müller, J., Gossner, M. M., Hofner, B., Weisser, W. W., (2017). Success of a deadwood enrichment strategy in production forests depends on stand type and management intensity. For *Ecol Manage*, 400, 607-620. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2017.06.013>

Duflot, R., Fahrig, L., Mönkkönen, M., 2022. Management diversity begets biodiversity in production forest landscapes. *Biol Conserv*, 268. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2022.109514>

Dufrêne, M., Legendre, P., 1997. Species assemblages and indicator species: the need for a flexible asymmetrical approach. *Ecol. Monogr.*, 67 (3), 345–366. [https://doi.org/10.1890/0012-9615\(1997\)067\[0345:SAAI\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9615(1997)067[0345:SAAI]2.0.CO;2).

Eckelt, A., Müller, J., Bense, U., Brustel, H., Bußler, H., Chittaro, Y., Cizek, L., Frei, A., Holzer, E., Kadej, M., Kahlen, M., Köhler, F., Möller, G., Mühle, H., Sanchez, A., Schaffrath, U., Schmidl, J., Smolis, A., Szallies, A., et al., 2018. “Primeval forest relict beetles” of Central Europe: a set of 168 umbrella species for the protection of primeval forest remnants. *J Insect Conserv* *Journal of Insect Conservation*, 22(1), 15-28. <https://doi.org/10.1007/s10841-017-0028-6>

Edelmann P, Ambarli D, Gossner MM, Schall P, Ammer Ch, Wende B, Schulze ED, Weisser WW, Seibold S., 2022. Forest management affects saproxyllic beetles through tree species composition and canopy cover. For *Ecol Manage* 524: 120532

- Edelmann P, Weisser WW, Ambarli D, Bässler C, Buscot F, Hofrichter M, Hoppe B, Kellner H, Minnich C, Moll J, Persoh D, Deibold S, Seilwinder C, Schulze ED, Wöllauer S, Borken W., 2023 Regional variation in deadwood decay of 13 tree species: Effects of climate, soil and forest structure. *For Ecol Manage* 541: 121094
- Franc, N., 2007. Standing or downed dead trees — does it matter for saproxylic beetles in temperate oak-rich forest? *Canadian Journal of Forest Research*, (Vol. 37, Issue 12, pp. 2494–2507). <https://doi.org/10.1139/x07-096>
- Friess, N., Müller, J. C., Aramendi, P., Bässler, C., Brändle, M., Bouget, C., Brin, A., Bussler, H., Georgiev, K. B., Gil, R., Gossner, M. M., Heilmann-Clausen, J., Isacsson, G., Krištín, A., Lachat, T., Larrieu, L., Magnanou, E., Maringer, A., Mergner, U., et al., 2019. Arthropod communities in fungal fruitbodies are weakly structured by climate and biogeography across European beech forests. *Diversity and Distributions*, 25(5), 783-796. <https://doi.org/10.1111/ddi.12882>
- Gossner, M. M., Wende, B., Levick, S., Schall, P., Floren, A., Linsenmair, K. E., Steffan-Dewenter, I., Schulze, E. -D., Weisser, W. W., 2016. Deadwood enrichment in European forests – Which tree species should be used to promote saproxylic beetle diversity? *Biol Conserv*, 201, 92-102. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2016.06.032>
- Gossner, M., Lachat, T., Brunet, J., Isacsson, G., Bouget, C., Brustel, H., Brandl, R., Weisser, W.W., Müller, J., 2013. Current near-to-nature forest management effects on functional trait composition of saproxylic beetles in beech forests. *Conserv. Biol.* 27 (3), 605–614. <https://doi.org/10.1111/cobi.12023>
- Gouix, N., Sebek, P., Valladares, L., Brustel, H., Brin, A., 2015. Habitat requirements of the violet click beetle (*Limoniscus violaceus*), an endangered umbrella species of basal hollow trees. *Insect Conserv. Diver.* 8 (5), 418–427. <https://doi.org/10.1111/icad.12119>.
- Graf, M., Lettenmaier, L., Müller, J., Hagge, J., 2022b. Saproxylic beetles trace deadwood and differentiate between deadwood niches before their arrival on potential hosts. *Insect Conserv Divers*, 15(1), 48-60. <https://doi.org/10.1111/icad.12534>
- Graf, M., Seibold, S., Gossner, M. M., Hagge, J., Weiß, I., Bässler, C., Müller, J., 2022. Coverage based diversity estimates of facultative saproxylic species highlight the importance of deadwood for biodiversity. *For Ecol Manage* (Vol. 517, p. 120275). <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2022.120275>
- Graves S, Piepho H, Dorai-Raj LSwhfS (2023). multcompView: Visualizations of Paired Comparisons . R package version 0.1-9. <<https://CRAN.R-project.org/package=multcompView>>.
- Hallmann CA, Sorg M, Jongejans E, Siepel H, Hofland N, Schwan H, et al., 2017. More than 75 percent decline over 27 years in total flying insect biomass in protected areas. *PLoS ONE* 12 (10): e0185809. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0185809>
- Hejda, R., J. Farkač, and K. Chobot. K., 2017 *Red List of Threatened Species of the Czech Republic*; Agentura Ochrany Přírody a Krajiny České Republiky; Praha, Czech Republic, 2017. ISBN 978-80-88076-53-7.
- Hilmers, T., Friess, N., Bässler, C., Heurich, M., Brandl, R., Pretzsch, H., Seidl, R., Müller, J., Butt, N., 2018. Biodiversity along temperate forest succession. *J Appl Ecol*, 55(6), 2756-2766. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.13238>
- Horák, J., Kout, J., Vodka, Š., Donato, D. C., 2016. Dead wood dependent organisms in one of the oldest protected forests of Europe: Investigating the contrasting effects of within-stand variation in a highly diversified environment. *For Ecol Manage* , 363, 229-236. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2015.12.041>
- Horák, J., Rébl, K., 2013. The species richness of click beetles in ancient pasture woodland benefits from a high level of sun exposure *J Insect Conserv*, 17(2), 307-318. <https://doi.org/10.1007/s10841-012-9511-2>
- Hothorn T, Hornik K, van de Wiel MA, Zeileis A., 2008. “Implementing a class of permutation tests: The coin package.” *Journal of Statistical Software*, *28*(8), 1-23. doi:10.18637/jss.v028.i08 <<https://doi.org/10.18637/jss.v028.i08>>.
- Jabin, M., Mohr, D., Kappes, H., Topp, W., 2004. Influence of deadwood on density of soil macro-arthropods in a managed oak–beech forest. *For Ecol Manage* , 194(1-3), 61-69. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2004.01.053>

- Jonsell, M., Nittérus, K., Stighäll, K., 2004. Saproxylic beetles in natural and man-made deciduous high stumps retained for conservation. *Biol Conserv*, 118(2), 163-173. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2003.08.017>
- Jonsell, M., Widenfalk, L. A., Hellqvist, S., 2020. Substrate specificity among Diptera in decaying bioenergy wood: can they be conserved by the same measures as are currently applied to beetles?. *Biodivers Conserv*, 29(8), 2623-2662. <https://doi.org/10.1007/s10531-020-01992-w>
- Kappes, H., Topp, W., 2004. Emergence of Coleoptera from deadwood in a managed broadleaved forest in central Europe. *Biodivers. Conserv.* 13 (10), 1905–1924. <https://doi.org/10.1023/B:BIOC.0000035873.56001.7d>.
- Klamerus-Iwan, A., Lasota, J., Błońska, E., 2020. Interspecific Variability of Water Storage Capacity and Absorbability of Deadwood. *Forests*, 11(5). <https://doi.org/10.3390/f11050575>
- Kostanjsek, F., Sebek, P., Baranova, B., Seric Jelaska, L., Riedl, V., Cizek, L., Didham, R., Müller, J., 2018. Size matters! Habitat preferences of the wrinkled bark beetle, *Rhysodes sulcatus*, the relict species of European primeval forests. *Insect Conserv Divers*, 11(6), 545-553. <https://doi.org/10.1111/icad.12295>
- Laibner, S., 2000. *Elateridae of the Czech and Slovak Republics: Elateridae České a Slovenské republiky*. Nakladatelství Kabourek.
- Lenth, R., 2023. Emmeans: Estimated Marginal Means, Aka Least-Squares Means. R package version 1.8.8. <https://CRAN.R-project.org/package=emmeans>.
- Lettenmaier, L., Seibold, S., Bäessler, C., Brandl, R., Gruppe, A., Müller, J., Hagge, J., 2022. Beetle diversity is higher in sunny forests due to higher microclimatic heterogeneity in deadwood. *Oecologia*, 198(3), 825-834. <https://doi.org/10.1007/s00442-022-05141-8>
- Lindhe, A., Lindelöw, Å., 2004. Cut high stumps of spruce, birch, aspen and oak as breeding substrates for saproxylic beetles. *For Ecol Manage*, 203(1-3), 1-20. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2004.07.047>
- Lira Dyson, B., Herpel, R., Karasch, P., Müller, J., Thom, D., Bäessler, C., 2024. Effects of forest management on the key fungal decomposer *Fomes fomentarius* in European beech forests – Lessons from a large-scale experiment. *For Ecol Manage*, 552. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2023.121580>
- López-Bedoya, P. A., Magura, T., Edwards, F. A., Edwards, D. P., Rey-Benayas, J. M., Lövei, G. L., Noriega, J. A., 2021. What level of native beetle diversity can be supported by forestry plantations? A global synthesis. *Insect Conserv Divers*, 14(6), 736-747. <https://doi.org/10.1111/icad.12518>
- Macagno, A. L. M., Hardersen, S., Nardi, G., Lo Giudice, G., Mason, F., (2015). Measuring saproxylic beetle diversity in small and medium diameter dead wood: The "grab-and-go" method. *EJE*, 112(3), 510-519. <https://doi.org/10.14411/eje.2015.049>
- Máliš, F., Ujházy, K., Hederová, L., Ujházyová, M., Csölleová, L., Coomes, D. A., Zellweger, F., 2023. Microclimate variation and recovery time in managed and old-growth temperate forests. *Agric For Meteorol*, 342. <https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2023.109722>
- Marhoul, P., 2008. Význam červených seznamů a červených knih pro ochranu ohrožených druhů. In: Horák J. (ed.): Brouci vázaní na dřeviny = Beetles Associated with Trees. Sborník referátů. 26. února 2008, Pardubice. Praha, Česká lesnická společnost: 58–62.
- Martikainen, P., Kaila, L., 2004. Sampling saproxylic beetles: lessons from a 10-year monitoring study. *Biol Conserv*, 120 (2), 171–181. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2004.02.009>.
- Mason, W. L., Diaci, J., Carvalho, J., Valkonen, S., 2022. Continuous cover forestry in Europe: usage and the knowledge gaps and challenges to wider adoption. *Forestry: An International J For Res Journal of Forest Research*, 95(1), 1-12. <https://doi.org/10.1093/forestry/cpab038>

- Meyer, P., Schmidt, M., Feldmann, E., Willig, J., Larkin, R., 2021. Long-term development of species richness in a central European beech (*Fagus(Fagus sylvatica)*) forest affected by windthrow—Support for the intermediate disturbance hypothesis?. *Ecology and Evolution*, 11(18), 12801-12815. <https://doi.org/10.1002/ece3.8028>
- Micó, E., Martínez-Pérez, S., Jordán-Núñez, J., Galante, E., Micó-Vicent, B. 2022. On how the abandonment of traditional forest management practices could reduce saproxylic diversity in the Mediterranean Region. *For Ecol Manage* , 520. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2022.120402>
- Mollier, S., Kunstler, G., Dupouey, J. -L., Bergès, L. 2022. Historical landscape matters for threatened species in French mountain forests. *Biol Conserv*, 269. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2022.109544>
- Müller, et al. 2013. Implications from large-scale spatial diversity patterns of saproxylic beetles for the conservation of European Beech forests. *Insect Conserv Divers*, 6(2), 162-169. <https://doi.org/10.1111/j.1752-4598.2012.00200.x>
- Müller, J., Brustel, H., Brin, A., Bussler, H., Bouget, C., Obermaier, E., Heidinger, I. M. M., Lachat, T., Förster, B., Horak, J., Procházka, J., Köhler, F., Larrieu, L., Bense, U., Isacson, G., Zapponi, L., Gossner, M. M. 2015. Increasing temperature may compensate for lower amounts of dead wood in driving richness of saproxylic beetles. *Ecography*, 38(5), 499-509. <https://doi.org/10.1111/ecog.00908>
- Müller, J., Bußler, H., Kneib, T. 2008. Saproxylic beetle assemblages related to silvicultural management intensity and stand structures in a beech forest in Southern Germany. *J Insect Conserv*, 12(2), 107-124. <https://doi.org/10.1007/s10841-006-9065-2>
- Müller, J., Büttler, R. 2010. A review of habitat thresholds for dead wood: a baseline for management recommendations in European forests. *Eur J Forest Res*, 129(6), 981-992. <https://doi.org/10.1007/s10342-010-0400-5>
- Müller, J., Engel, H., Blaschke, M. 2007. Assemblages of wood-inhabiting fungi related to silvicultural management intensity in beech forests in southern Germany. *Eur J Forest Res*, 126(4), 513-527. <https://doi.org/10.1007/s10342-007-0173-7>
- Nakládal, O., Synek, J., Zumr, V., 2023. Diurnal and Sex Ratio Flight Activity of Rare Cavity-Dweller *Eucnemis capucina* Ahrens, 1812 (Coleoptera: Eucnemidae) in Lowland Deciduous Forest. *Forests*, 14(4). <https://doi.org/10.3390/f14040720>
- NCA CR, 2024. Species Occurrence Database. Nature Conservation Agency of the Czech Republic, NCA CR [online; portal.nature.cz]. 10.1.2024; [cit.2024]
- Nieto, A., Alexander, K.N.A., (2010). European red list of saproxylic beetles. Luxembourg: Publications Office of the European Union: 45 s.
- Oettel, J., Zolles, A., Gschwantner, T., Lapin, K., Kindermann, G., Schweinzer, K. -M., Gossner, M. M., Essl, F., 2023. Dynamics of standing deadwood in Austrian forests under varying forest management and climatic conditions. *J Appl Ecol*, 60(4), 696-713. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.14359>
- Okland, B., 1996. A comparison of three methods of trapping saproxylic beetles. *Eur J Entomol*, 93:195–209
- Oksanen, J., Simpson, G.L., Blanchet, F.G., Kindt, R., Legendre, P., Minchin, P., O’Hara, R.B., Solymos, P., Stevens, M.H.H., Szoecs, E., Wagner, H., Barbour, M., Bedward, M., Bolker, B., Borcard, D., Carvalho, G., Chirico, M., De Caceres, M., Durand, S., Evangelista, H., FitzJohn, R., Friendly, M., Furneaux, B., Hannigan, G., Hill, M., Lahti, L., McGlenn, D., Ouellette, M., Ribeiro Cunha, E., Smith, T., Stier, A., Ter Braak, C., Weedon, J., 2022. *vegan: Community Ecology Package*. R package version 2.6-2. <https://CRAN.R-project.org/package=vegan>
- Paillet, Y., Archaux, F., Boulanger, V., Debaive, N., Fuhr, M., Gilg, O., Gosselin, F., Guilbert, E., 2017. Snags and large trees drive higher tree microhabitat densities in strict forest reserves. *For Ecol Manage* , 389, 176-186. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2016.12.014>

- Paillet, Y., et al., 2010. Biodiversity Differences between Managed and Unmanaged Forests: Meta-Analysis of Species Richness in Europe. *Conservation Biology*, 24(1), 101-112. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2009.01399.x>
- Pan, Y., Birdsey, R. A., Fang, J., Houghton, R., Kauppi, P. E., Kurz, W. A., Phillips, O. L., Shvidenko, A., Lewis, S. L., Canadell, J. G., Ciais, P., Jackson, R. B., Pacala, S. W., McGuire, A. D., Piao, S., Rautiainen, A., Sitch, S., Hayes, D., 2011. A Large and Persistent Carbon Sink in the World's Forests. *Science*, 333(6045), 988-993. <https://doi.org/10.1126/science.1201609>
- Parajuli, R., Markwith, S. H., 2023. Quantity is foremost but quality matters: A global meta-analysis of correlations of dead wood volume and biodiversity in forest ecosystems. *Biol. Conserv*, 283. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2023.110100>
- Parmain, G., Bouget, C., Müller, J., Horak, J., Gossner, M.M., Lachat, T., Isacsson, G., 2015. Can rove beetles (Staphylinidae) be excluded in studies focusing on saproxylic beetles in central European beech forests? *Bull. Entomol. Res.* 105 (1), 101–109. <https://doi.org/10.1017/S0007485314000741>
- Procházka, J., Schlaghamerský, J., 2019. Does dead wood volume affect saproxylic beetles in montane beech-fir forests of Central Europe? *J Insect Conserv* (Vol. 23, Issue 1, pp. 157–173). <https://doi.org/10.1007/s10841-019-00130-4>
- Przepióra, F., Loch, J., Ciach, M., 2020. Bark beetle infestation spots as biodiversity hotspots: Canopy gaps resulting from insect outbreaks enhance the species richness, diversity and abundance of birds breeding in coniferous forests. *For Ecol Manage* , 473. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2020.118280>
- Puletti, N., Canullo, R., Mattioli, W., Gawryś, R., Corona, P., Czerepko, J., 2019. A dataset of forest volume deadwood estimates for Europe. *Annals of Forest Science* (Vol. 76, Issue 3). <https://doi.org/10.1007/s13595-019-0832-0>
- R Core Team, 2023. *_R: A Language and Environment for Statistical Computing_*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <<https://www.R-project.org/>>.
- Ranius, T., 2006. Measuring the dispersal of saproxylic insects: a key characteristic for their conservation. *Population Ecology*, 48(3), 177-188. <https://doi.org/10.1007/s10144-006-0262-3>
- Rappa, N. J., Staab, M., Frey, J., Winiger, N., Klein, A. -M., 2022. Multiple forest structural elements are needed to promote beetle biomass, diversity and abundance. *For Ecosyst*, 9. <https://doi.org/10.1016/j.fecs.2022.100056>
- Roth, N., Doerfler, I., Bässler, C., Blaschke, M., Bussler, H., Gossner, M. M., Heideroth, A., Thorn, S., Weisser, W. W., Müller, J., 2018. Decadal effects of landscape-wide enrichment of dead wood on saproxylic organisms in beech forests of different historic management intensity. *Diversity and Distributions* (Vol. 25, Issue 3, pp. 430–441). <https://doi.org/10.1111/ddi.12870>
- Rothacher, J., Hage, J., Bässler, C., Brandl, R., Gruppe, A., Müller, J., 2023. Logging operations creating snags, logs, and stumps under open and closed canopies promote stand-scale beetle diversity. *For Ecol Manage* (Vol. 540, p. 121022). <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2023.121022>
- Sandström, J., Bernes, C., Junninen, K., Löhmus, A., Macdonald, E., Müller, J., Jonsson, B. G., Mukul, S., 2019. Impacts of dead wood manipulation on the biodiversity of temperate and boreal forests. A systematic review. *J Appl Ecol*, 56(7), 1770-1781. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.13395>
- Schall, P., Gossner, M. M., Heinrichs, S., Fischer, M., Boch, S., Prati, D., Jung, K., Baumgartner, V., Blaser, S., Böhm, S., Buscot, F., Daniel, R., Goldmann, K., Kaiser, K., Kahl, T., Lange, M., Müller, J., Overmann, J., Renner, S. C., et al., 2018. The impact of even-aged and uneven-aged forest management on regional biodiversity of multiple taxa in European beech forests. *J Appl Ecol*, 55(1), 267-278. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12950>
- Schall, P., Heinrichs, S., Ammer, C., Ayasse, M., Boch, S., Buscot, F., Fischer, M., Goldmann, K., Overmann, J., Schulze, E. -D., Sikorski, J., Weisser, W. W., Wubet, T., Gossner, M. M., Mori, A., 2020. Can multi-taxa diversity in European beech forest landscapes be increased by combining different management systems? *J Appl Ecol*, 57(7), 1363-1375. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.13635>

Schiegg, K., 2000a. Effects of dead wood volume and connectivity on saproxylic insect species diversity, *Écoscience*, 7:3, 290-298, DOI: 10.1080/11956860.2000.11682598

Schiegg, K., 2000b. Are there saproxylic beetle species characteristic of high dead wood connectivity? *Ecography* 23: 579-587.

Schiegg, K., 2001. Saproxylic insect diversity of beech: limbs are richer than trunks. *For. Ecol. Manage.*, 149. 295-304

Schmidl, J., Bußler, H., 2004. Okologické Gilde xylobiontů Kaferů Německa. *Naturschutz Landschaftsplan*. 36, 202–218.

Schneider, A., Blick, T., Köhler, F., Pauls, S. U., Römbke, J., Zub, P., Dorow, W. H. O., 2021. Animal diversity in beech forests – An analysis of 30 years of intense faunistic research in Hessian strict forest reserves. *For Ecol Manage*, 499. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2021.119564>

Sebek, P., Vodka, S., Bogusch, P., Pech, P., Tropek, R., Weiss, M., Zimova, K., Cizek, L., 2016. Open-grown trees as key habitats for arthropods in temperate woodlands: The diversity, composition, and conservation value of associated communities. *For Ecol Manage* (Vol. 380, pp. 172–181). <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2016.08.052>

Seibold, S., Bässler, C., Baldrian, P., Reinhard, L., Thorn, S., Ulyshen, M. D., Weiß, I., Müller, J., 2016. Dead-wood addition promotes non-saproxylic epigeal arthropods but effects are mediated by canopy openness. *Biol Conserv* (Vol. 204, pp. 181–188). <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2016.09.031>

Seibold, S., Bässler, C., Brandl, R., Gossner, M. M., Thorn, S., Ulyshen, M. D., Müller, J., 2015b. Experimental studies of dead-wood biodiversity — A review identifying global gaps in knowledge. *Biol Conserv*, 191, 139-149. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2015.06.006>

Seibold, S., Brandl, R., Buse, J., Hothorn, T., Schmidl, J., Thorn, S., Müller, J., 2015a. Association of extinction risk of saproxylic beetles with ecological degradation of forests in Europe. *Conservation Biology*, 29(2), 382-390. <https://doi.org/10.1111/cobi.12427>

Seibold, S., Gossner, M. M., Simons, N. K., Blüthgen, N., Müller, J., Ambarlı, D., Ammer, C., Bauhus, J., Fischer, M., Habel, J. C., Linsenmair, K. E., Nauss, T., Penone, C., Prati, D., Schall, P., Schulze, E. -D., Vogt, J., Wöllauer, S., Weisser, W. W., 2019. Arthropod decline in grasslands and forests is associated with landscape-level drivers. *Nature*, 574(7780), 671-674. <https://doi.org/10.1038/s41586-019-1684-3>

Seibold, S., Weisser, W. W., Ambarlı, D., Gossner, M. M., Mori, A. S., Cadotte, M. W., Hagge, J., Bässler, C., Thorn, S., 2023. Drivers of community assembly change during succession in wood-decomposing beetle communities. *Journal of Animal Ecology*, 92(5), 965-978. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.13843>

Šrámek O., 1982. Vývoj lesů na území státní přírodní rezervace Voděradské bučiny, VŠZ Praha, ŠLP Kostelec nad Černými lesy, 1982, – Ms., dep. in rezervační kniha AOPK ČR, RP Střední Čechy, 31pp.

Šrámek O., 1983a. SPR Voděradské bučiny – I. Část. Působení člověka a škodlivých přírodních činitelů na vývoj lesa. *Památky a příroda* 8: 166–171, Praha.

Šrámek O., 1983b. SPR Voděradské bučiny – II. Část. Vývoj lesů. *Památky a příroda* 8: 241–248, Praha.

Thom, D., Sommerfeld, A., Sebald, J., Hagge, J., Müller, J., Seidl, R., 2020. Effects of disturbance patterns and deadwood on the microclimate in European beech forests. *Agric For Meteorol*, 291. <https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2020.108066>

Thorn, S., Bässler, C., Brandl, R., Burton, P. J., Cahall, R., Campbell, J. L., Castro, J., Choi, C. -Y., Cobb, T., Donato, D. C., Durska, E., Fontaine, J. B., Gauthier, S., Hebert, C., Hothorn, T., Hutto, R. L., Lee, E. -J., Leverkus, A. B., Lindenmayer, D. B., et al., 2018. Impacts of salvage logging on biodiversity: A meta-analysis. *J Appl Ecol*, 55(1), 279-289. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12945>

- Tillon, L., Bouget, C., Paillet, Y., Aulagnier, S., 2016. How does deadwood structure temperate forest bat assemblages? *Eur J Forest Res*, 135(3), 433-449.
- Uhl, B., Krah, F.-S., Baldrian, P., Brandl, R., Hagge, J., Müller, J., Thorn, S., Vojtech, T., Bässler, C., 2022. Snags, logs, stumps, and microclimate as tools optimizing deadwood enrichment for forest biodiversity. *Biol Conserv* (Vol. 270, p. 109569). <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2022.109569>
- Wambsganss, J., Stutz, K. P., Lang, F., 2017. European beech deadwood can increase soil organic carbon sequestration in forest topsoils. *For Ecol Manage*, 405, 200-209. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2017.08.053>
- Welti, E. A. R., Zajicek, P., Frenzel, M., Ayasse, M., Bornholdt, T., Buse, J., Classen, A., Dziock, F., Engelmann, R. A., Englmeier, J., Fellendorf, M., Förchler, M. I., Fricke, U., Ganuza, C., Hippke, M., Hoenselaar, G., Kaus-Thiel, A., Kerner, J., Kilian, D., et al., 2022. Temperature drives variation in flying insect biomass across a German malaise trap network. *Insect Conserv Divers*, 15(2), 168-180. <https://doi.org/10.1111/icad.12555>
- Zumr, V., Nakládal, O., Bílek, L., Remeš, J., 2023. The diameter of beech snags is an important factor for saproxylic beetle richness: Implications for forest management and conservation. *For Ecosyst*, (Vol. 10, p. 100143). <https://doi.org/10.1016/j.fecs.2023.100143>
- Zumr, V., Nakládal, O., Remeš, J., Brestovanská, T., Zumr, V., 2022a. Diversity of click beetles in managed nonnative coniferous and native beech stands: Consequences of changes in the structural and species composition of tree stands in Central Europe. *For Ecosyst*, 9. <https://doi.org/10.1016/j.fecs.2022.100057>
- Zumr, V., Remeš, J., Pulkrab, K., 2021. How to Increase Biodiversity of Saproxylic Beetles in Commercial Stands through Integrated Forest Management in Central Europe. *Forests*, 12(6). <https://doi.org/10.3390/f12060814>
- Zumr, V., Remeš, J., Nakládal, O., 2022b. Small-scale spontaneous dynamics in temperate beech stands as an importance driver for beetle species richness. *Scientific Reports*, 12(1). <https://doi.org/10.1038/s41598-022-16352-7>
- Zumr, V.; Remeš, J., 2020. Saproxylic beetles as an indicator of forest biodiversity and the influence of forest management on their crucial life attributes: Review. *Rep. For. Res.*, 65, 242–257.
- Zuo, J., Muys, B., Berg, M. P., Hefting, M. M., van Logtestijn, R. S. P., van Hal, J., Cornelissen, J. H. C., 2023. Earthworms are not just “earth” worms: Multiple drivers to large diversity in deadwood. *For Ecol Manage*, 530. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2022.120746>

7.6. Srovnání diverzity bukových porostů modelové skupiny brouků s porosty smrkovými a smíšenými.

Zumr, V., Nakládal, O., Remeš, J., Brestovanská, T., †Zumr, V. (2022). Diversity of click beetles in managed nonnative coniferous and native beech stands: Consequences of changes in the structural and species composition of tree stands in Central Europe. *Forest Ecosystems*, 9. <https://doi.org/10.1016/j.fecs.2022.100057>



Diversity of click beetles in managed nonnative coniferous and native beech stands: Consequences of changes in the structural and species composition of tree stands in Central Europe



Václav Zumr^{a,*}, Oto Nakládal^a, Jiří Remeš^a, Tereza Brestovanská^b, Václav Zumr^{c,1}

^a Czech University of Life Sciences Prague, Faculty of Forestry and Wood Sciences, Kamýcká 129, Praha 6, Suchbátol, 165 00, Czech Republic

^b The Silva Tarouca Research Institute for Landscape and Ornamental Gardening, Květnové náměstí 391, Příhonice, 252 43, Czech Republic

^c SC57222591848, Czech Republic

ARTICLE INFO

Keywords:

Species richness
Forest management
Saproxylic beetles
Nonsaproxylic beetles
Dead wood
Elateridae
Canopy openness

ABSTRACT

The natural composition of forests has undergone significant changes over recent centuries. A closer-to-natural tree species composition has long been perceived as key to a high biodiversity. We investigated the impact on communities of click beetles (Elateridae) caused by changes in the tree species composition of spruce monocultures compared to reference sites of recently unmanaged natural beech forests. To collect data, passive interception traps were distributed within managed spruce stands of different age classes and natural beech forests of various developmental stages. The beetle species richness was slightly but not significantly higher in the beech forests. The saproxylic species group was significantly more common in the spruce stands, whereas the group of nonsaproxylic species was significantly more abundant in the beech stands. In the commercial stands, the significantly highest species richness was in the clearings (0–10-year-old stands), and at this forest age class, the vast majority of the beetle species occurred in the spruce stands. In the developmental stages of the natural forest, a slightly higher beetle richness was found at the disintegration stage. The study results suggested that different tree species compositions and stand structures affect the communities of click beetles and substantially change their species composition and thus their response to external influences. Therefore, management of stands using diverse silvicultural systems is recommended for creating diverse ecological niches in forests.

1. Introduction

The majority of forests in Europe have changed over recent centuries due to forest management (Hannah et al., 1995). Only a fraction of one percent of native forests remains in Europe (Sabatini et al., 2018). Most of the forest area in Europe has been converted to simple stands of spruce (*Picea abies* K.) and pine (*Pinus sylvestris* L.) (Hahn and Fanta, 2001). In these monocultures, a sharp decline in biodiversity has been observed (Brocknerhoff et al., 2008), especially in insects (Seibold et al., 2015a; López-Bedoya et al., 2021), wood-inhabiting fungi (Müller et al., 2007; Blaser et al., 2013), birds, and bats (Roberge et al., 2008; Ettwein et al., 2020). A soil degradation effect has also been documented in these stands (Podrázský and Remeš, 2005, 2010). These simple stands are very sensitive to changes in external natural conditions. In particular, they are highly susceptible to heavy winds and insect outbreaks (Hlásny et al.,

2021), which accelerate significantly with increasing air temperatures (Park Williams et al., 2013). Therefore, alternative forest management models are being sought to achieve higher biodiversity (e.g., Roth et al., 2019; Gustaffson et al., 2020), better soil conditions, and higher stand stability (e.g., Brang et al., 2014; Remeš, 2018). Indeed, the way forests are managed influences the most important attributes of forest biodiversity. The most important attributes include deadwood (Christensen et al., 2005; Klepzig et al., 2012), the species composition of stands (Oxbrough et al., 2016; Horák et al., 2019), the degree of insolation or canopy closure (Lachat et al., 2012, 2016), and the abundance of microhabitats (Winter and Möller, 2008). Deadwood is crucial because it contributes enormously to forest biodiversity (Dudley and Vallauri, 2005; Graf et al., 2022). In particular, standing deadwood hosts more saproxylic beetle species than fallen deadwood (Sverdrup-Thygeson, 2001; Bouget et al., 2012). Saproxylic beetles are the most studied forest

* Corresponding author.

E-mail address: zumr@fd.czu.cz (V. Zumr).

¹ Deceased.

organisms (Seibold et al., 2015b), as they are considered bioindicators of the state of the forest environment (Zúmr and Remes, 2020) and are dependent on deadwood of any development stage or type (Speight, 1989; Jaworski et al., 2019).

Click beetles (Elateridae) are primarily associated with forest and forest-steppe environments (Laibner, 2000; Zbuzek, 2017). They develop in forest soil, soil litter, and deadwood microhabitats (Laibner, 2000). The family Elateridae includes many of the most threatened species that are at risk due to current intensive forest management (Cálix et al., 2018). Landscape management is why more than 60% of the species in this family are at risk in the Czech Republic (Zbuzek, 2017), while Europe-wide, 25% of click beetles are in the Critically Endangered (CR), Endangered (EN), Vulnerable (VU), Near Threatened (NT) categories, and 8% are in those categories without NT (Nieto and Alexander, 2010). Almost half of the species of the family Elateridae living in Europe are endemics (Nieto and Alexander, 2010). The vast majority of the species included on the Red List of Threatened Species are saproxylic click beetles associated with deadwood in any form (Laibner, 2000). Their flight activity is primarily related to warm sunny days (Laibner, 2000), and they are relatively easy to survey using flight interception traps (Horák and Rébl, 2013). A large group of rare species of click beetles are cavity specialists that rarely leave their habitats (e.g., Gouix et al., 2015; Mertlik, 2017, 2019). The ecology of many click beetles has not been adequately investigated (Johnson, 2002; Nieto and Alexander, 2010), and hence, new monitoring methods are emerging, e.g., using pheromones in *Elater ferrugineus* Linnaeus, 1758 (Harvey et al., 2017a; b). The most endangered saproxylic beetles are known to have poor dispersal activity (Brunet and Isacson, 2009). The family Elateridae is important to study because it is widely variable ecologically, abundant in species and specimens (Thomas et al., 2009), and tends to be the most frequently captured group of beetles in entomological studies (Parisi et al., 2016). This fulfils the prerequisites for the family Elateridae to serve as bioindicators of the state of the local environment.

In our study, we investigated the impact of intensive forest management on the biodiversity of Elateridae compared to that in unmanaged stands, which can be considered natural for their given habitat conditions. We posed the following research hypotheses: 1) Forest management with its influence on the overall structure and the nature of stands has no effect on the biodiversity of click beetles; 2) there is a significant difference in click beetle richness between stands of allochthonous spruce and stands with autochthonous tree species composition; and 3) the age structure of the stand affects the diversity of the captured model group. We have also addressed the research question of what other variables significantly support the biodiversity of click beetles.

2. Materials and methods

2.1. Study areas

The study was performed in the forests of Central Europe in the Czech Republic (Table 1). Two geographically similar forest study sites were selected at elevations ranging from 400 to 700 m a.s.l., with pure beech stands forming their climax geobiocoenoses (Zlatník, 1976). One site was not substantially altered by forest management. It was part of a complex of protected natural beech stands where no management has been carried out over the last 20–70 years. The other study site represented standard Central European commercial forest stands that have been converted in the past from natural forests (in this case, from beech stands to spruce-dominated ones).

Table 1
Description of study sites.

Sampling area	Management	Elevation (m a.s.l.)	Precipitation (mm)	Annual temperature (°C)	Soil type	Latitude–longitude	
1	Voltuš	Spruce/managed	550–635	550–650	5.5–9.0	Acidophilic	49°34'45.3" N, 13°50'49.1" E
2	Jevany	Beech/unmanaged	450–500	550–650	7.0–8.0	Acidophilic	49.9702431° N, 14.8053208° E

The site in the Voltuš sampling area represents a standard Central European commercial forest. Twenty traps were placed in 0–181-year-old stands that were classified into 5 classes, and each age class had 4 replicated samples. To assess the influence of the developmental stage of natural beech forests, the Jevany sampling area was selected, where stands of three developmental stages (Fig. 1) were singled out: A) an optimum stage, which had the largest stand stock, a lower number of trees, horizontal closure, and a structure similar to that of commercial stands, B) a disintegration stage, which had canopy openings, dying trees, a decreasing stand stock, and a substantial accumulation of deadwood, and C) a growing up stage, which had a large number of trees per area, a predominance of young individuals, significant self-reduction of young stands, and vertical canopy closure (Korpel, 1982; 1995; Saniga et al., 2019). Ten traps were placed at each developmental stage site. The individual traps were more than 50 m apart, only in one case the distance was 25 m, but the vast majority were located much farther away in other localities. The monitored plots were purposefully delineated inside of forest complexes to avoid data biasing by edge effects.

2.2. Study groups and collection methodology

This study targeted the family Elateridae, which is considered one of the most threatened groups of beetles due to the intensive management of their habitat (Cálix et al., 2018). This group was further divided into saproxylic and nonsaproxylic species according to Laibner (2000), Schmidl and Buřler (2004). The division by habitat and trophic relationships was made according to Laibner (2000) and Mertlik (2014). The taxonomy of the species corresponded to the concept of Zicha O. (2021) BioLib (<http://www.biolib.cz>). The species were further classified according to the Red List of Endangered Species of the Czech Republic, Invertebrates (Hejda et al., 2017). Flight interception traps were used for the study: 20 in commercial stands and 30 in natural beech stands, for a total of 50 traps. Data were collected for a year at each separately site in Voltuš (2017) and Jevany (2021). Sampling units (traps) were picked up at two-to three-week intervals during April–September. Each trap consisted of a roof, plexiglass barrier, funnel, and collection container. The roof of the trap was made of a plastic dish that was 45 cm in diameter. Underneath the roof, there were two plexiglass panes perpendicular to one another, forming a 40 cm × 50 cm (width × height) barrier. The traps were placed at a height of 1.5 m above the ground to have the best chance of capturing the species (Ruchin and Egorov, 2021). The preservative was a salt or propylene glycol solution (1:1.5) with a drop of degreasing agent as detergent.

2.3. Study variables

All selected variables (Table 2) were quantified in circles with radii of 20 m (1,257 m²). The response of species composition to the environmental variables is the best at a 20-m radius (Loskotová and Horák, 2016). The canopy closure was determined using hemispherical photographs taken with a fisheye lens over each trap. The analysis was performed using the Gap Light Analyser software. The ground cover for each buffer was measured as the proportion of plants and bare soil as litter and upper humus horizons in the stand. In addition, we quantified the amount of fallen deadwood >7 cm in diameter (measured as length × basal area) and standing deadwood (tree torsos with a minimum height of 1.3 m), the volumes of which were determined as the height times the basal area ($\pi \times r^2$). For each radius, the volume of dead wood was measured and then converted to hectares. Microhabitats were surveyed according to the methodology of Winter and Möller (2008).

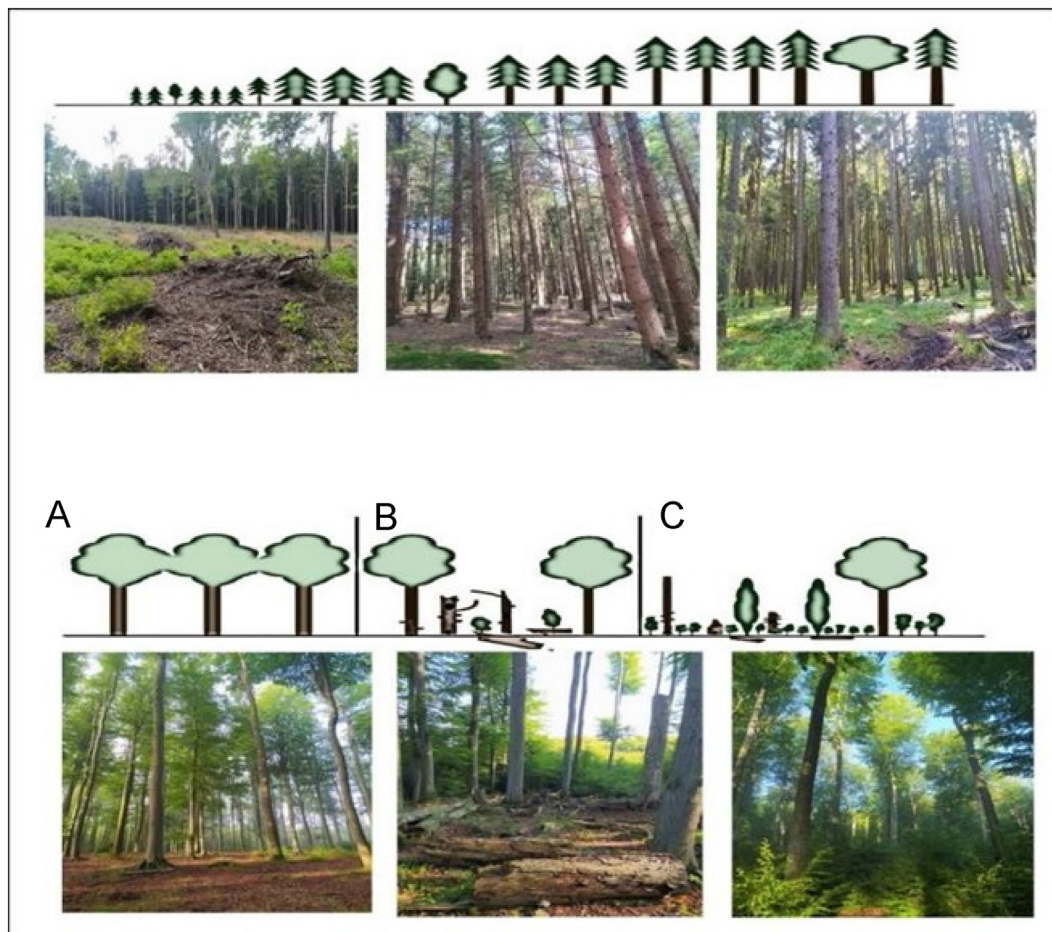


Fig. 1. Depiction of growth and developmental stages of stands. The top pictures show commercial stands from clearing to mature stages. The bottom pictures show the developmental stages of natural beech forests.

Table 2

Mean values of measured variables by study site.

	Beech		Spruce	
	Mean	Min-max	Mean	Min-max
Deadwood ($\text{m}^3 \cdot \text{ha}^{-1}$)	58.2	0–231.0	4.0	0–13.4
Microhabitats (pcs)	6.5	0–40.0	0.6	0–4.0
Plants (%)	4.8	0–27.5	30.1	5.0–82.5
Bare soil (%)	49.3	5.0–97.5	45.5	10.0–85.0
Canopy openness (%)	9.6	2.9–22.6	26.7	8.2–90.0

2.4. Statistical analysis

We used a gamma diversity estimation method for the two study sites. Rarefaction-extrapolation approach that estimated the rate of increase in the number of species per number of samples, was used similarly to Seibold et al. (2018). We used the Inext programme (Chao et al., 2016) to analyse the species richness and diversity curves. Sample based rarefaction was used to generate the species richness curve, where the estimated richness profile (200 bootstraps, incidence data) was calculated. Diversity indices are based on Chao et al. (2014) with Hill numbers: $q = 0$ (species richness) and $q = 1$ (exponential of Shannon's entropy index). Hill numbers offer some distinct advantages over other diversity indices (Chao et al., 2014). Parameter q characterizes the degree of dependence on rarely occurring species. If it is zero, we get an index that gives the total number of species present, thus the weight of rare species is the largest. When q equals one, we obtain an index that represents the number of all commonly occurring taxa and is characterized by the exponential of the Shannon's entropy index.

We used nonmetric multidimensional scaling (NMDS, Bray–Curtis distance) to plot differences in communities within a site (beech vs. spruce). NMDS is a robust ordination approach that attempts to represent pairwise (dis)similarity between objects as faithfully as possible in a low-dimensional space (Buttigieg and Ramette, 2014). Significance was tested using distance-based RDA (Legendre and Anderson, 1999) calculated with the CANOCO 5 software.

Differences in click beetle richness (all, saproxylic, and non-saproxylic) between natural beech and commercial spruce stands were evaluated using the generalized linear model (GLM) with a Poisson distribution (Log link function). Differences between age classes were evaluated using a post hoc Tukey HSD in a general linear model. The influence of individual environmental variables on the click beetle richness was assessed using a generalized linear model (Poisson distribution). All the variables we obtained were entered into the GLM model (Table 2), and best modelling subset (according to the lowest Akaike information criterion (AIC) value was separately used to determine the significant variables for the two stand types (natural beech and spruce stands). Statistical analyses were performed in the Statistica 13 software (StatSoft, Inc.). An alpha value of 0.05 was calibrated for all statistical computations.

Site-specific preferences of the species were tested using a unimodal constrained canonical correspondence analysis (CCA) method with log transformation. Constrained linear redundancy RDA (log) analysis with all canonical axis tests was used to determine the species preference for the examined stand ages and stages. All ordination analyses were computed with 4,499 unrestricted permutations. Calculations were performed in the CANOCO 5 multivariate statistical analysis software using

ordination methods (Lepš and Šmilauer, 2010; Šmilauer and Lepš, 2014).

3. Results

A total of 3,165 click beetles were captured during the study. They belonged to 29 species, 12 of which were saproxylic and 17 were non-saproxylic (Checklist species in Table 6). In the commercial spruce stands, 1,475 individuals of 18 species were captured. In the natural beech forests, 1,690 individuals of 24 click beetle species were captured. Click beetle communities were significantly different between sites ($F = 13.1, p < 0.001$) (Fig. 2).

3.1. Species diversity

Most click beetle species preferred the beech forest (Fig. 3). A significant difference in alpha diversity was not confirmed (Table 3). Saproxylic species were more abundant in commercial spruce stands in contrast to non-saproxylic species, which were more abundant in beech stands (Table 3). The overall species (gamma) diversity was slightly higher in the natural beech stands than in the spruce stands while there was no difference for Shannon diversity (Fig. 4). The number of saproxylic species did not differ between sites in terms of Hill numbers ($q = 0$) (Fig. 5). This contrasted with nonsaproxylic species, which were more abundant in beech stands than in spruce stands (Fig. 5).

3.2. Age structure

Spruce stands: the species richness of managed stands was highest in the clearings, to which almost only the saproxylic species responded, while no significant differences were found for nonsaproxylic species (Table 4, Fig. 6). Fifteen species (80%) of the click beetle found in the managed spruce stands were in the youngest growth stages of the forest (clearings and plantations up to 10 years old; Figs. 6 and 7). The post hoc test showed that there were no differences in beetle preferences for stand ages from 40 years, indicating a mature stand build-up and a micro-heterogeneous homogenization at the site (Fig. 6).

Beech stands: there were no significant differences in the all beetle richness in the beech stands by GLM (Table 4). The disintegration phase was in tendency richer in saproxylic species than the growing up phase. Similarly, individual species favoured the optimal phase during its slow transition to the disintegration phase and subsequently the disintegration phase itself (Figs. 6 and 7). Again, the nonsaproxylic species showed no changes according to environmental conditions (Table 4, Fig. 6).

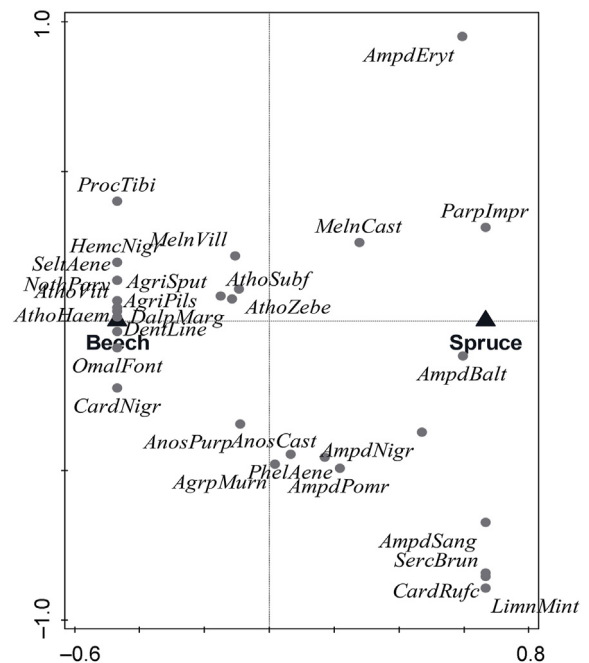


Fig. 3. Species preference (CCA) for study sites by dominant tree species represented ($F = 11.7, p < 0.001$). Explained variation by axes: axis 1 (19.60%); axis 2 (17.58%).

Table 3

Results of the comparison of the number of species within the model groups by site. A sigma-restricted generalized linear model with a Poisson distribution was used. Significant differences are marked ($p < 0.05$). Estimate with positive value represents higher numbers of species in the study site. S.E., Standard Error.

	Estimate	S.E.	p value
All species			
Beech-Spruce	0.004	0.052	0.933
Saproxylic species			
Beech-Spruce	-0.289	0.081	0.001
Nonsaproxylic species			
Beech-Spruce	0.228	0.072	0.002

3.3. Environmental variables

For all species richness only one variable was found to be important, canopy closure (openness). The most important variable in spruce stands is canopy openness (Table 5). The species diversity of click beetles, both of saproxylic and nonsaproxylic species, showed a demonstrable increase as the canopy opened (Table 5).

In the beech stands, the situation was similar, even with the lesser importance of the canopy openness, although it remained marginally significant for all species richness (Table 5). In the beech stands, no significant effect was found on the number of saproxylic and non-saproxylic species (Table 5).

4. Discussion

Our study showed that forest management is an important factor influencing the species richness of click beetles in forest stands. Forest management affects the overall species composition while altering the occurrence of the species themselves, which respond differently to altered natural conditions as observed in our study. In particular, the importance of insolation (reduced canopy closure) for click beetle species

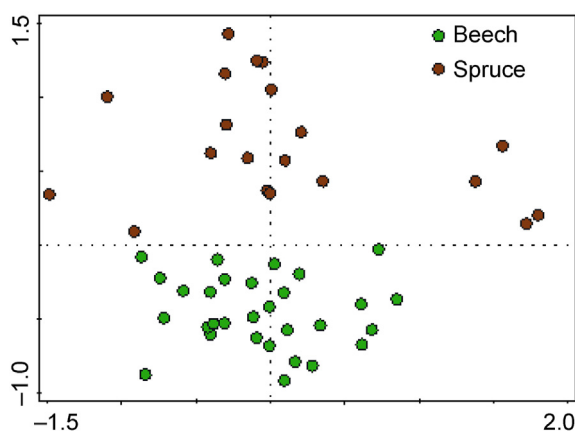


Fig. 2. Nonmetric multidimensional scaling (NMDS) shows differences in beetle communities within the studied managed and unmanaged localities.

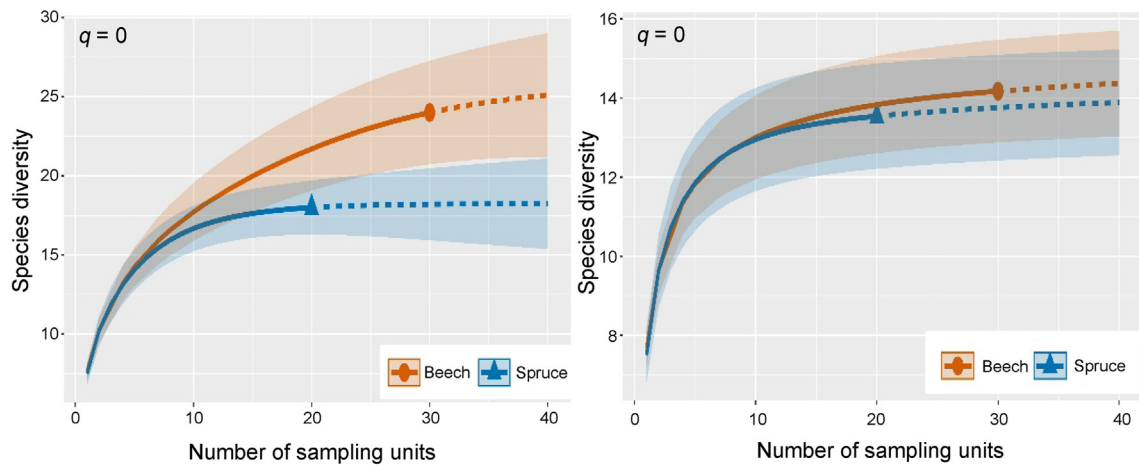


Fig. 4. Sample-size-based rarefaction and extrapolation sampling gamma diversity curve within sites showing Hill's numbers $q = 0$ (Species richness) and $q = 1$ (exponential of Shannon's entropy index). Coloured shaded areas are 95% confidence intervals. Solid symbols represent the total number of study samples.

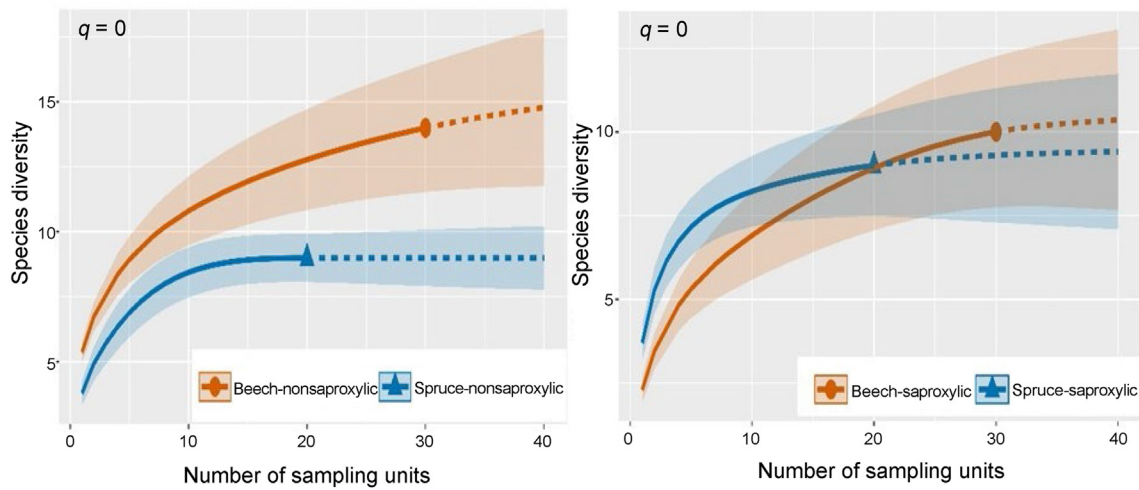


Fig. 5. Sample-size-based rarefaction and extrapolation sampling gamma diversity curve within sites showing Hill's numbers $q = 0$ (Species richness) of model groups of saproxilyc and nonsaproxilyc species by locality. Coloured shaded areas are the 95% confidence intervals. Solid symbols represent the total number of study samples.

Table 4

Species richness of click beetles in the study locality (overparameterized generalized linear model, Poisson distribution). S.E., Standard Error.

		All species			Saproxilyc sp.			Nonsaproxilyc sp.		
		Estimate	S.E.	<i>p</i>	Estimate	S.E.	<i>p</i>	Estimate	S.E.	<i>p</i>
Spruce Forest age (year-old)	0–10									
	10–40	–1.35	0.29	<0.001	–2.37	0.60	<0.001	–0.69	0.37	>0.05
	40–80	–0.52	0.22	<0.05	–0.63	0.30	<0.05	–0.53	0.35	>0.05
	80–120	–0.77	0.24	<0.01	–0.83	0.32	<0.01	–0.69	0.37	>0.05
Beech Developmental stage	120+	–0.69	0.24	<0.01	–0.69	0.31	<0.05	–0.69	0.37	>0.05
	Disintegration									
	Optimum	–0.31	0.16	>0.05	–0.38	0.18	>0.05	–0.21	0.19	>0.05
	Growing up	–0.52	0.16	>0.05	–0.60	0.19	<0.05	–0.09	0.19	>0.05

was detected. Click beetles are sensitive to changes in the whole ecosystem. The study sites and their dominant species (*Picea abies* and *Fagus sylvatica*) correspond to the most abundant tree species in Central Europe. Therefore, we suggest that our results may contribute to addressing the issue of biodiversity loss in the region's commercial forests. These two tree species are good indicators of the degree of anthropogenic influence on forest ecosystems in Central Europe, as spruce has been (and still is) the most commercially exploited tree species

in the region, and spruce stands were most often established on sites that were previously occupied by native beech stands (Leidinger et al., 2021).

When comparing the study sites (both types of stands), a higher overall species richness of click beetles in the natural beech stands was documented, yet the difference was statistically insignificant. In other studies, natural and seminatural stand composition has been shown to be important for beetle diversity (e.g. López-Bedoya et al., 2021). However, though these studies were conducted over other years and it is difficult to

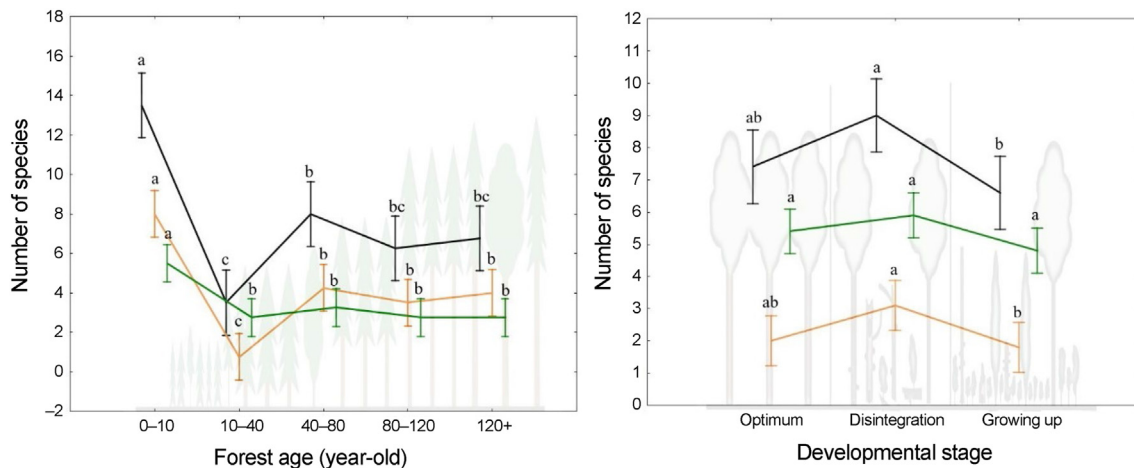


Fig. 6. Species richness progression by site and developmental stage. Black indicates all species, including saproxylic species (brown) and nonsaproxylic species (green) combined. Letters above the error bars show Post-Hoc Tukey HSD method comparisons. Error bars are confidence interval 95%. (For interpretation of the references to colour in this figure legend, the reader is referred to the Web version of this article.)

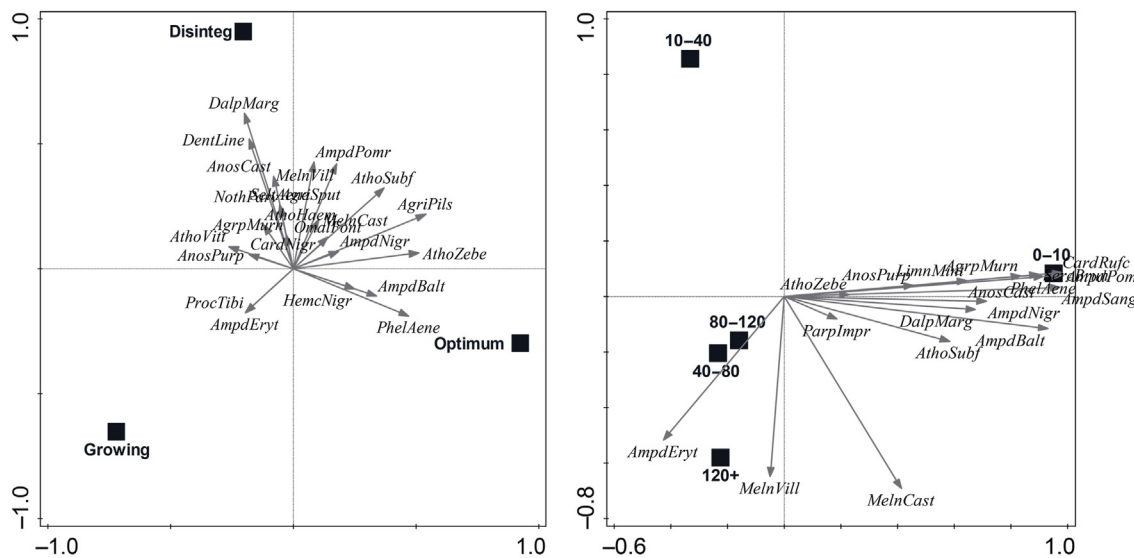


Fig. 7. Species preferences for natural and commercial stands by RDA. The left diagram shows species preferences for developmental stages of natural beech stands ($F = 3.7, p = 0.0009$). Explained variation by axes: axis 1 (13.15%); axis 2 (8.33%). The diagram on the right shows species preferences for different age categories of commercial spruce stands ($F = 11.0, p = 0.0002$). Explained variation by axes: axis 1 (67.94%); axis 2 (4.52%).

Table 5

The results of the model for the captured numbers of all detecting species. The stepwise generalized linear model with a Poisson distribution based on the lowest AIC value was used for detecting the most important variable. Positive significance variable are marked.

Beech		Estimate	S.E.	<i>p</i>
All species	Canopy openness	0.03	0.14	0.0504
Saproxylic sp.	Canopy openness	0.04	0.24	>0.05
Nonsaproxylic sp.	Canopy openness	0.02	0.16	>0.05
Spruce				
All species	Canopy openness	0.01	0.002	<0.001
Saproxylic sp.	Canopy openness	0.15	0.003	<0.001
Nonsaproxylic sp.	Canopy openness	0.01	0.004	<0.050

compare them to each other, after ten years of research on the distribution of saproxylic species in the forest, Martikainen and Kaila (2004) found that the dynamics of common species barely changed, suggesting that the samples in this case could be compared. In our study, we

captured only common species that were indicative of the local environment.

In the saproxylic click beetle group, a slightly larger number of species was observed in the spruce stands than in the beech stands. Species richness and diversity of saproxylic species in spruce stands was evident, especially in the first years after deforestation when the area was exposed and the new stand was just becoming established. This was consistent with the theory that click beetles generally prefer sunny habitats (Horák and Rébl, 2013; Mladenović et al., 2018). Another reason may be that we monitored common saproxylic species. For these species insolation of the forest is particularly important (Bouget et al., 2013; Procházka and Schlaghamerský, 2019), which was consistent with our findings. Nevertheless, significant increases in saproxylic biodiversity, and especially for threatened species, is mainly related to the amount of dead wood (Gossner et al., 2013; Seibold et al., 2016). A low proportion of saproxylic click beetles was detected in natural beech forests, which did not support the assumption that the higher volume of deadwood in natural and protected stands leads to a higher diversity of saproxylic click beetles compared to that in managed forests, as has been documented

Table 6

List of observed species and their numbers, broken down by site.

Elateridae	Saproxylic status		Habitat		Trapped specimens	
	1	2	Spruce	Beech		
<i>Agriotes pilosellus</i>	N	S	–	19		
<i>Agriotes sputator</i>	N	S	–	1		
<i>Agrypnus murinus</i>	N	S	3	4		
<i>Ampedus balteatus</i>	Y	DW	518	4		
<i>Ampedus erythrogonus</i>	Y	DW	20	1		
<i>Ampedus nigrinus</i>	Y	DW	38	3		
<i>Ampedus pomorum</i>	Y	DW	47	10		
<i>Ampedus sanguineus</i>	Y	DW	24	–		
<i>Anostirus castaneus</i>	Y	DW	3	2		
<i>Anostirus purpureus</i>	Y	DW	1	2		
<i>Athous haemorrhoidalis</i>	N	S	–	10		
<i>Athous subfuscus</i>	N	S	162	804		
<i>Athous vittatus</i>	N	S	–	92		
<i>Athous zebei</i>	N	S	63	257		
<i>Cardiophorus nigerrimus</i>	N	S	–	2		
<i>Cardiophorus ruficollis</i>	Y	DW	55	–		
<i>Dalopius marginatus</i>	N	S	120	322		
<i>Denticollis linearis</i>	Y	DW	–	14		
<i>Hemicrepidius niger</i>	N	S	–	1		
<i>Limonium minutus</i>	N	S	3	–		
<i>Melanotus castanipes</i>	Y	DW	70	27		
<i>Melanotus villosus</i>	Y	DW	31	63		
<i>Nothodes parvulus</i>	N	S	–	5		
<i>Omalisus fontisbellaquaei</i>	N	S	–	2		
<i>Paraphotistus impressus</i> , NT	N	S	5	–		
<i>Pheletes aeneoniger</i>	N	S	85	43		
<i>Procrærus tibialis</i>	Y	DW	–	1		
<i>Selatosomus aeneus</i>	N	S	–	1		
<i>Sericus brunneus</i>	N	S	227	–		

Saproxylic status: Y, Yes; N, No; Inhabited biotope: DW, Deadwood; S, Soil; NT, Near threatened.

(Müller et al., 2008). Possible reason for this discrepancy is the relatively compact canopy closure and its low variation within the succession of natural beech stands. In our study sites, even in the disintegration stage area, the canopy was not completely open and thus lacked prominent stand gaps. Lachat et al. (2016) showed that the abundance of saproxylic species was substantially higher in the stand gap than under the canopy of natural beech forests. This corresponds to the regeneration stage on the bare soil in the commercial stands. Thomas et al. (2009) observed that stand gaps of up to 0.2 ha do not have a significant effect on changes in the communities of click beetle species, which was consistent with our findings.

The stand age structure was of great importance for the diversity of click beetles. Their species richness was highest in the clearings of clear-cut spruce stands. In these areas, species were recorded when they were no longer present during subsequent growth. The change in stand structure as a result of the growth and development of commercial spruce stands leads to the creation of a full canopy, and thus to a loss of microclimatic and microhabitat variability, leading to the disappearance of previously occurring species. A diverse mosaic of age classes is key to promoting a higher biodiversity in stands that are clear-cut. In these cases, even clear-cutting can be more valuable to overall biodiversity than selection management of forests with vertically closed canopies that have low development dynamics (Schall et al., 2018). Nevertheless, as climate change is underway, selection management of forests and similar close-to-natural silvicultural systems are increasingly promoted for example by Brang et al. (2014) and Banaš et al. (2018) for improved adaptation to warmer climatic conditions (Hagerman and Pelai, 2018). However, from the point of view of invertebrate diversity, it seems preferable to promote management systems that include early successional stages rather than silvicultural systems that homogenize the landscape and where early succession-stage species and many others will not occur (Warnaffe and Lebrun, 2004). In this study, saproxylic species were found to be responsive to changes in stand structure at the study sites, while nonsaproxylic species were barely responsive, and species

diversity was relatively even throughout stand development, as documented by Stenbacka et al. (2010) for example. Within the group of nonsaproxylic, soil-inhabiting click beetles, substantially greater differences in species diversity were detected when comparing the two sites. The soil properties of nonnative spruce commercial stands have been studied for many decades. The degradation effect and reduction in microbial activity of forest soils have been documented, for example, by Fabiánek et al. (2009) and Podrázský and Remeš (2012). According to our research, the condition of the forest soil was probably the determining factor responsible for the increased diversity of nonsaproxylic click beetles in the natural beech forests compared to spruce stands. Soil degradation leads to species loss and changes in the species composition of epigeic beetle species (Elek et al., 2001; Oxbrough et al., 2016), and this appears to be true for nonsaproxylic, soil-inhabiting click beetles, as this group is influenced by soil chemistry and nutrients (Kula, 2010). In terms of nutrient levels in the humus horizon, wireworms (click beetle larvae) appear to be more abundant in soils with excessive phosphorus and calcium contents, as well as those with optimal potassium levels (Kula, 2010). This aspect is probably the determining factor for the higher diversity of soil-inhabiting click beetles in the natural deciduous beech stands than in the nonnatural spruce stands represented in our study. In deciduous and mixed stands, the nutrient base content in forest soil and humus horizons is usually several times higher (Poleno and Vacek, 2011). Basic elements leaching from the soil lead to, among other things, the formation of podzolic soil types and soil moisture deficiency (Poleno and Vacek, 2011). An analogy can be drawn from research on communities of the family Carabidae: Sroka and Finch (2006) found that high soil moisture was a key attribute for the diversity of ground beetles, which was confirmed by Kacprzyk et al. (2021), higher pH and carbon content also have an influence. A significantly higher species diversity of ground beetles has been demonstrated in cambisols than in podzols (Tyler, 2008). Similarly, earthworms are virtually absent in spruce stand soil due to its acidity and aridity, while earthworm communities are the richest in broadleaved mixed stands (Schelfhout et al., 2017).

Evaluation of differences in soil properties from the study sites was not the focus of this study but appeared to be a very important factor in the overall click beetle diversity. According to the cited sources, moisture and a rather rudimentary environment are important for most soil fauna. Beech stands cover the soil with their canopy and maintain a suitably moist microclimate. On the other hand, dense canopy cover has been shown to be undesirable for saproxylic species diversity (Sebek et al., 2016; Horák et al., 2018). However, the litterfall of beech leaves contributes to the maintenance of mull and mull-moder humus forms that are suitable for soil fauna. Another factor was the presence of deadwood, which was relatively abundant in the studied beech stands, especially those in the disintegration stage. Beechwood is a major releaser of N, Mg, Ca, K, and P nutrients to the soil (Dhiedt et al., 2019), and it serves as a reservoir and source of water (Harmon and Sexton, 1995). Deadwood also increases soil microbial activity (Minnich et al., 2021). Soil-inhabiting click beetles respond positively to these effects (Kula, 2010). In this context, the question arises as to whether soil-inhabiting click beetles can also be saproxylic species. If so, then they could be influenced by deadwood and be tertiary to quaternary saproxylic beetles. This would mean that more than 25% of forest biodiversity could be affected by deadwood (Dudley and Vallauri, 2005; Graf et al., 2022).

5. Conclusion

This study showed the change in composition and distribution of click beetle species in commercial spruce and natural beech stands. The potential diversity of the beetles in terms of salient microhabitats and deadwood increased as the beech stands evolved. Gradually, this can mean that large amounts of deadwood can partially compensate for a lack of insolation (Lachat et al., 2012; Müller et al., 2015). With establishment of the next generation of forests through regeneration and new growth, complete shading will gradually prevail, and thus, the invertebrate

biodiversity will be reduced. Conversely, commercial forests can benefit from repeated disruption of the canopy by silvicultural interventions, and if these are combined with deadwood enrichment, forest biodiversity can be greatly increased as recommended by various researchers (e.g., Doerfler et al., 2020; Zumr et al., 2021). In addition, if mixed stands are created through forest regeneration, a high species diversity can be achieved without losing an important function of timber production. Saproxyltic beetles will benefit from the alteration of forest developmental stages, and nonsaproxyltic and soil-inhabiting species will benefit from the mixed stand composition and the beneficial effect on the soil of the mixture of tree species. This integrated silvicultural approach can become even more valuable than a conservative strategy, especially at mid- and lowland elevations, due to the mixing and rotation of diverse ecological niches and the dependence of thermophilic species on open habitats for example. Forest management can thus actively create and conserve biodiversity (Leidinger et al., 2020).

Declaration of competing interest

The authors declare that they have no known competing financial interests or personal relationships that could have appeared to influence the work reported in this paper.

Acknowledgement

We are grateful to Jitka Šišáková and native speaker Richard Lee Manore (USA), who proofread this paper. The final version was proofread by AJE (certified). We greatly appreciated the assistance of Jiří Brestovanský and Jiří Synek, who helped us identify the beetles. We are also grateful to the NCA of the Czech Republic, the School Forest Enterprise in Kostelec nad Černými lesy, and KAISER s.r.o. forests, and their consent for research in forests under their administration. This research was funded by the Internal Grant Agency of the Faculty of Forestry and Wood Science, No. 43120/1312/3106 and with the support of the Ministry of Agriculture of the Czech Republic, NAZV No. QK21020371.

Finally, I would very much like to thank my grandfather (Dr. Václav Zumr[†], 1940–2021), who inspired me to study entomology and forestry from an early age, and passed on to me his deep scientific knowledge.

References

- Banaš, J., Zięba, S., Bujoczek, L., 2018. An example of uneven-aged forest management for sustainable timber harvesting. *Sustainability* 10, 3305. <https://doi.org/10.3390/su10093305>.
- Blaser, S., Prati, D., Senn-Irlet, B., Fischer, M., 2013. Effects of forest management on the diversity of deadwood-inhabiting fungi in Central European forests. *For. Ecol. Manag.* 304, 42–48. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2013.04.043>.
- Bouget, C., Larrieu, N., Nusillard, B., Parmain, G., 2013. In search of the best local habitat drivers for saproxyltic beetle diversity in temperate deciduous forests. *Biodivers. Conserv.* 22 (9), 2111–2130. <https://doi.org/10.1007/s10531-013-0531-3>.
- Bouget, C., Nusillard, B., Pineau, X., Ricou, C., 2012. Effect of deadwood position on saproxyltic beetles in temperate forests and conservation interest of oak snags. *Insect Conserv. Diver.* 5 (4), 264–278. <https://doi.org/10.1111/j.1752-4598.2011.00160.x>.
- Brang, P., Spathelf, P., Larsen, J.B., Bauhus, J., Boncina, A., Chauvin, C., Drössler, L., García-Güemes, C., Heiri, C., Kerr, G., Lexer, M.J., Mason, B., Mohren, F., Mühlthaler, U., Nocentini, S., Svoboda, M., 2014. Suitability of close-to-nature silviculture for adapting temperate European forests to climate change. *Forestry* 87 (4), 492–503. <https://doi.org/10.1093/forestry/cpu018>.
- Brockerhoff, E.G., Jactel, H., Parrotta, J.A., Quine, C.P., Sayer, J., 2008. Plantation forests and biodiversity: oxymoron or opportunity? *Biodivers. Conserv.* 17 (5), 925–951. <https://doi.org/10.1007/s10531-008-9380-x>.
- Brunet, J., Isacson, G., 2009. Restoration of beech forest for saproxyltic beetles—effects of habitat fragmentation and substrate density on species diversity and distribution. *Biodivers. Conserv.* 18 (9), 2387–2404. <https://doi.org/10.1007/s10531-009-9595-5>.
- Buttigieg, P.L., Ramette, A., 2014. A guide to statistical analysis in microbial ecology: a community-focused, living review of multivariate data analyses. *FEMS Microbiol. Ecol.* 90, 543–550.
- Cálix, M., Alexander, K.N.A., Nieto, A., Dodelin, B., Soldati, F., Telnov, D., Vazquez-Albalade, X., Aleksandrowicz, O., Audisio, P., Istrate, P., Jansson, N., Legakis, A., Liberto, A., Makris, C., Merkl, O., Mugerwa Pettersson, R., Schlaghamersky, J., Bologna, M.A., Brustel, H., Buse, J., Novák, V., Purchart, L., 2018. European Red List of Saproxyltic Beetles. IUCN, Brussels, Belgium. <http://www.iucnredlist.org/initiatives/europe/publications>. (Accessed 15 May 2022).
- Chao, A., Gotelli, N.J., Hsieh, T.C., Sander, E.L., Ma, K.H., Colwell, R.K., Ellison, A.M., 2014. Rarefaction and extrapolation with Hill numbers: a framework for sampling and estimation in species diversity studies. *Ecol. Monogr.* 84 (1), 45–67. <https://doi.org/10.1890/13-0133.1>.
- Chao, A., Ma, K.H., Hsieh, T.C., 2016. iNEXT (iNterpolation and EXtrapolation). Software for Interpolation and Extrapolation of Species Diversity, Program and User's Guide. http://chao.stat.nthu.edu.tw/wordpress/software_download/. (Accessed 15 May 2022).
- Christensen, M., Hahn, K., Mountford, E.P., Ódor, P., Standovář, T., Rozenbergar, D., Diaci, J., Wijdeven, S., Meyer, P., Winter, S., Vrška, T., 2005. Dead wood in European beech (*Fagus sylvatica*) forest reserves. *For. Ecol. Manag.* 210 (1–3), 267–282. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2005.02.032>.
- Dhiedt, E., De Keersmaeker, L., Vandekerckhove, K., Verheyen, K., 2019. Effects of decomposing beech (*Fagus sylvatica*) logs on the chemistry of acidified sand and loam soils in two forest reserves in Flanders (northern Belgium). *For. Ecol. Manag.* 445, 70–81. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2019.05.006>.
- Doerfler, I., Cadotte, M.W., Weisser, W.W., Müller, J., Gossner, M.M., Heibl, C., Bässler, C., Thorn, S., Seibold, S., 2020. Restoration-oriented forest management affects community assembly patterns of deadwood-dependent organisms. *J. Appl. Ecol.* 57 (12), 2429–2440. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.13741>.
- Dudley, N., Vallauri, D., 2005. Restoration of Deadwood as a Critical Microhabitat in Forest Landscapes. *Forest Restoration in Landscapes*. Springer-Verlag, New York, pp. 203–207. https://doi.org/10.1007/0-387-29112-1_29.
- Elek, Z., Magura, T., Tóthmérész, T., 2001. Impacts of non-native Norway spruce plantation on abundance and species richness of ground beetles (Coleoptera: Carabidae). *Web Ecol.* 2, 32–37.
- Ettwein, A., Korner, P., Lanz, M., Lachat, T., Kokko, H., Pasinelli, G., 2020. Habitat selection of an old-growth forest specialist in managed forests. *Anim. Conserv.* 23 (5), 547–560. <https://doi.org/10.1111/acv.12567>.
- Fabiánek, T., Menšík, L., Tomášková, I., Kulhavý, J., 2009. Effects of spruce, beech and mixed commercial stand on humus conditions of forest soils. *J. For. Sci.* 55 (3), 119–126. <https://doi.org/10.17221/70/2008-JFS>.
- Gossner, M., Lachat, T., Brunet, J., Isacson, G., Bouget, C., Brustel, H., Brandl, R., Weisser, W.W., Müller, J., 2013. Current near-to-nature forest management effects on functional trait composition of saproxyltic beetles in beech forests. *Conserv. Biol.* 27 (3), 605–614. <https://doi.org/10.1111/cobi.12023>.
- Gouix, N., Sebek, P., Valladares, L., Brustel, H., Brin, A., 2015. Habitat requirements of the violet click beetle (*Limoniscus violaceus*), an endangered umbrella species of basal hollow trees. *Insect Conserv. Diver.* 8 (5), 418–427. <https://doi.org/10.1111/icad.12119>.
- Gustafsson, L., Hannerz, M., Koivula, M., Shorohova, E., Vanha-Majamaa, I., Weslien, J., 2020. Research on retention forestry in northern Europe. *Ecol. Process.* 9, 3. <https://doi.org/10.1186/s13717-019-0208-2>.
- Graf, M., Seibold, S., Gossner, M.M., Haggeet, J., Weiß, I., Bässler, C., Müller, J., 2022. Coverage based diversity estimates of facultative saproxyltic species highlight the importance of deadwood for biodiversity. *For. Ecol. Manag.* 517. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2022.120275>.
- Hagerman, S.M., Pelai, R., 2018. Responding to climate change in forest management: two decades of recommendations. *Front. Ecol. Environ.* 16 (10), 579–587. <https://doi.org/10.1002/fee.1974>.
- Hahn, K., Fanta, J., 2001. Contemporary Beech Forest Management in Europe: Working Report 1. Copenhagen.
- Hannah, L., Carr, J.L., Lanckerani, A., 1995. Human disturbance and natural habitat: a biome level analysis of a global data set. *Biodivers. Conserv.* 4 (2), 128–155. <https://doi.org/10.1007/BF00137781>.
- Harmon, M.E., Sexton, J., 1995. Water balance of conifer logs in early stages of decomposition. *Plant Soil* 172 (1), 141–152. <https://doi.org/10.1007/BF00020868>.
- Harvey, D.J., Harvey, H., Harvey, R.P., Kadej, M., Hedenström, E., Gange, A.C., Finch, P., 2017. Use of novel attraction compounds increases monitoring success of a rare beetle, *Elater ferrugineus*. *Insect Conserv. Diver.* 10 (2), 161–170. <https://doi.org/10.1111/icad.12214>.
- Harvey, D.J., Harvey, H., Larsson, M.C., Svensson, G.P., Hedenström, E., Finch, P., Gange, A.C., 2017b. Making the invisible visible: determining an accurate national distribution of *Elater ferrugineus* in the United Kingdom using pheromones. *Insect Conserv. Diver.* 10 (4), 283–293. <https://doi.org/10.1111/icad.12227>.
- Hejda, R., Farkač, J., Chobot, K., 2017. Red list of threatened species of the Czech Republic. Příroda, Agentura ochrany přírody a krajiny České republiky. Praha 36, 1–612.
- Hlásny, T., Zimová, S., Merganicová, K., Štěpánek, P., Modlinger, R., Turčáni, M., 2021. Devastating outbreak of bark beetles in the Czech Republic: drivers, impacts, and management implications. *For. Ecol. Manag.* 490, 119075. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2021.119075>.
- Horák, J., Pavlíček, J., Kout, J., Halda, J.P., 2018. Winners and losers in the wilderness: response of biodiversity to the abandonment of ancient forest pastures. *Biodivers. Conserv.* 27, 3019–3029. <https://doi.org/10.1007/s10531-018-1585-z>.
- Horák, J., Brestovanská, T., Mladenovič, S., Kout, J., 2019. Green desert?: biodiversity patterns in forest plantations. *For. Ecol. Manag.* 433, 343–348. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2018.11.019>.
- Horák, J., Rébl, K., 2013. The species richness of click beetles in ancient pasture woodland benefits from a high level of sun exposure. *J. Insect Conserv.* 17 (2), 307–318. <https://doi.org/10.1007/s10841-012-9511-2>.
- Jaworski, T., Plewa, R., Tarwacki, G., Sućko, K., Hilszczański, J., Horák, J., 2019. Ecologically similar saproxyltic beetles depend on diversified deadwood resources:

- from habitat requirements to management implications. *For. Ecol. Manag.* 449, 117462. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2019.117462>.
- Johnson, P.J., 2002. Elateridae leach 1815. In: Arnett Jr., R.H., Thomas, M.C., Skelley, P.E., Frank, J.H. (Eds.), *American Beetles (2 Volume Set)*. Polyphaga: Scarabaeoidea through Curculionioidea. CRC Press, Boca Raton, Florida, pp. 160–173.
- Kacprzyk, M., Bioniska, E., Wojas, T., 2021. Deadwood, soil and carabid beetle-based interaction networks—an initial case study from montane coniferous forests in Poland. *Forests* 12, 382. <https://doi.org/10.3390/f12040382>.
- Klepzig, K.D., Ferro, M.L., Ulyshen, M.D., Gimmel, M.L., Mahfouz, J.B., Tiarks, A.E., Carlton, C.E., 2012. Effects of small-scale dead wood additions on beetles in southeastern U.S. pine forests. *Forests* 3, 632–652. <https://doi.org/10.3390/f3030632>.
- Korpeľ, S., 1982. Degree of equilibrium and dynamical changes of the forest on example of natural forests of Slovakia. *Acta Facultatis Forestaliae Zvolen* 24, 9–30.
- Korpeľ, Š., 1995. *Die Urwalder der Westkarpaten*. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart, p. 310.
- Kula, E., 2010. Revitalization limiting and the response of soil fauna. *Acta Univ. Agric. Silv. Mendelianae Brunensis* 58 (4), 149–158. <https://doi.org/10.11118/actaun201058040149>.
- 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 Conserv. Divers.* 9 (6), 559–573. <https://doi.org/10.1111/icad.12188>.
- Lachat, T., Wermelinger, B., Gossner, M.M., 2012. Saproxylic beetles as indicator species for dead-wood amount and temperature in European beech forests. *Ecol. Indic.* 23, 323–331. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2012.04.013>.
- Laibner, S., 2000. *Elateridae of the Czech and Slovak Republics*. Kabourek, Zlín.
- Legendre, P., Anderson, M.J., 1999. Distance-based redundancy analysis: testing multispecies responses in multifactorial ecological experiments. *Ecol. Monogr.* 69 (1), 1–24. [https://doi.org/10.1890/0012-9615\(1999\)069\[0001:DBRATM\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9615(1999)069[0001:DBRATM]2.0.CO;2).
- Leidinger, J., Blaschke, M., Ehrhardt, M., Fischer, A., Gossner, M.M., Jung, K., Kienlein, S., Kóžak, J., Michler, B., Mosandl, R., Seibold, S., Wehner, K., Weisser, W.W., 2021. Shifting tree species composition affects biodiversity of multiple taxa in central European forests. *For. Ecol. Manag.* 498, 119552. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2021.119552>.
- Leidinger, J., Weisser, W.W., Kienlein, S., Blaschke, M., Jung, K., Kozak, J., Fischer, A., Mosandl, R., Michler, B., Ehrhardt, M., Zech, A., Saler, D., Graner, M., Seibold, S., 2020. Formerly managed forest reserves complement integrative management for biodiversity conservation in temperate European forests. *Biol. Conserv.* 242, 108437. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2020.108437>.
- Leps, J., Šmilauer, P., 2010. *Multivariate Analysis of Ecological Data Using Canoco*. Cambridge University Press, Cambridge. <https://doi.org/10.1017/CBO9780511615146>.
- López-Bedoya, P.A., Magura, T., Edwards, F.A., Edwards, D.P., Rey-Benayas, J.M., Lóvei, G.L., Noriega, J.A., 2021. What level of native beetle diversity can be supported by forestry plantations? A global synthesis. *Insect Conserv. Divers.* 14, 736–747. <https://doi.org/10.1111/icad.12518>.
- Loskotová, T., Horák, J., 2016. The influence of mature oak stands and spruce plantations on soil-dwelling click beetles in lowland plantation forests. *PeerJ* 4, e1568. <https://doi.org/10.7717/peerj.1568>.
- Martikainen, P., Kaila, L., 2004. Sampling saproxylic beetles: lessons from a 10-year monitoring study. *Biol. Conserv.* 120 (2), 171–181. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2004.02.009>.
- Mertlík, J., 2014. Faunistics of *Crepidodorus mutilatus* (Coleoptera: Elateridae) in the Czech republic and Slovakia. *Elateridarium* 8, 36–56. <http://www.elateridae.com/elateridarium/page.php?idcl=224>. (Accessed 15 May 2022).
- Mertlík, J., 2017. Review of the saproxylic click-beetles (Coleoptera: Elateridae) in Eastern Bohemia (Czech Republic), with special 465 emphasis on species of the oak forests. *Elateridarium* 11, 17–110.
- Mertlík, J., 2019. Faunistics of *Ischnodes sanguinicollis* (Coleoptera: Elateridae) in the Czechia and Slovakia. *Elateridarium* 13, 49–74.
- Minnich, C., Peršoh, D., Poll, C., Borken, W., 2021. Changes in chemical and microbial soil parameters following 8 years of deadwood decay: an experiment with logs of 13 tree species in 30 forests. *Ecosystems* 24 (4), 955–967. <https://doi.org/10.1007/s10021-020-00562-z>.
- Mladenović, S., Loskotová, T., Boháč, J., Pavlíček, J., Brestovanský, J., Horák, J., 2018. The effects of within stand disturbance in plantation forests indicate complex and contrasting responses among and within beetle families. *Bull. Entomol. Res.* 108 (6), 750–764. <https://doi.org/10.1017/S0007485317001304>.
- Müller, J., Brustel, H., Brin, A., Bussler, H., Bouget, C., Obermaier, E., Heidinger, I.M.M., Lachat, T., Förster, B., Horak, J., Procházka, J., Köhler, F., Larrieu, L., Bense, U., Isacson, G., Zapponi, L., Gossner, M.M., 2015. Increasing temperature may compensate for lower amounts of dead wood in driving richness of saproxylic beetles. *Ecography* 38 (5), 499–509. <https://doi.org/10.1111/ecog.00908>.
- Müller, J., Bußler, H., Kneib, T., 2008. Saproxylic beetle assemblages related to silvicultural management intensity and stand structures in a beech forest in southern Germany. *J. Insect Conserv.* 12 (2), 107–124. <https://doi.org/10.1007/s10841-006-9065-2>.
- Müller, J., Engel, H., Blaschke, M., 2007. Assemblages of wood-inhabiting fungi related to silvicultural management intensity in beech forests in southern Germany. *Eur. J. For. Res.* 126 (4), 513–527. <https://doi.org/10.1007/s10342-007-0173-7>.
- Nieto, A., Alexander, K.N.A., 2010. *European Red List of Saproxylic Beetles*. Publications Office of the European Union, Luxembourg, p. 45.
- Oxbrough, A., García-Tejero, S., Spence, J., O'Halloran, J., 2016. Can mixed stands of native and non-native tree species enhance diversity of epigeic arthropods in plantation forests? *For. Ecol. Manag.* 367, 21–29. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2016.02.023>.
- Parisi, F., Lombardi, F., Sciarretta, A., Tognetti, R., Campanaro, A., Marchetti, M., Trematerra, P., 2016. Spatial patterns of saproxylic beetles in a relic silver fir forest (Central Italy), relationships with forest structure and biodiversity indicators. *For. Ecol. Manag.* 381, 217–234. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2016.09.041>.
- Park Williams, A., Allen, C.D., Macalady, A.K., Griffin, D., Woodhouse, C.A., Meko, D.M., Swetnam, T.W., Rauscher, S.A., Seager, R., Grissino-Mayer, H.D., Dean, J.S., Cook, E.R., Gangadagamage, C., Cai, M., McDowell, N.G., 2013. Temperature as a potent driver of regional forest drought stress and tree mortality. *Nat. Clim. Change* 3 (3), 292–297. <https://doi.org/10.1038/nclimate1693>.
- Podrázský, V., Remes, J., 2005. Effect of forest tree species on the humus form state at lower altitudes. *J. For. Sci.* 51, 60–66. <https://doi.org/10.17221/4544-JFS>.
- Podrázský, V., Remes, J., 2010. Effects of the species composition change in the humus form state in the forest stands on the territory of the university training forest at Kostelec nad Černými Lesy. *Zprávy lesnického výzkumu* 55, 71–77.
- Podrázský, V., Remes, J., 2012. Effect of forest tree species on the humus form state at lower altitudes. *J. For. Sci.* 51 (2), 60–66. <https://doi.org/10.17221/4544-JFS>.
- Poleno, Z., Vacek, S., 2011. *Pěstování Lesů, 2., Upr. A Dopl. Vyd. Lesnická Práce, Kostelec Nad Černými Lesy*.
- Procházka, J., Schlaghamerský, J., 2019. Does dead wood volume affect saproxylic beetles in montane beech-fir forests of Central Europe? *J. Insect Conserv.* 23 (1), 157–173. <https://doi.org/10.1007/s10841-019-00130-4>.
- Remes, J., 2018. Development and present state of close-to-nature silviculture. *J. Landscape Ecol.* 11 (3), 17–32. <https://doi.org/10.2478/jlecol-2018-0010>.
- Roberge, J.-M., Angelstam, P., Villard, M., 2008. Specialised woodpeckers and naturalness in hemiboreal forests – deriving quantitative targets for conservation planning. *Biol. Conserv.* 141 (4), 997–1012. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2008.01.010>.
- Roth, N., Doerfler, I., Bässler, C., Blaschke, M., Bussler, H., Gossner, M.M., Heideroth, A., Thorn, S., Weisser, W.W., Müller, J., 2019. Decadal effects of landscape-wide enrichment of dead wood on saproxylic organisms in beech forests of different historic management intensity. *Divers. Distrib.* 25 (3), 430–441. <https://doi.org/10.1111/ddi.12870>.
- Ruchin, A.B., Egorov, L.V., 2021. Vertical stratification of beetles in deciduous forest communities in the centre of European Russia. *Diversity* 13, 508. <https://doi.org/10.3390/d13110508>.
- Sabatini, F.M., Burrascano, S., Keeton, W.S., Levers, C., Lindner, M., Pötzschner, F., Verker, P.J., Bauhus, J., Buchwald, E., Chaskovsky, O., Debaive, N., Horváth, F., Garbarino, M., Grigoriadis, N., Lombardi, F., Duarte, I.M., Meyer, P., Midteng, R., Mikac, S., Mikoláš, M., Motta, R., Mozgeris, G., Nunes, L., Panayotov, M., Ódor, P., Ruete, A., Simovski, B., Stillhard, J., Svoboda, B., Szwarzgryk, J., Tikkanen, O.-P., Volosyanchuk, R., Vrska, T., Zlatanov, T., Kuemmerle, T., 2018. Where are Europe's last primary forests? *Divers. Distribution* 24 (10), 1426–1439. <https://doi.org/10.1111/ddi.12778>.
- Saniga, M., Pittner, J., Kucbel, S., Filípek, M., Jaloviari, P., Sedmáková, D., Vencurik, J., 2019. *Dynamické zmeny štruktúry, regenerácie a zmena objemu mŕtveho dreva v rámci vývojového cyklu bukoveho pralesa NPR Stuzica (časová studija)*, vol. 58. *Technická univerzita vo Zvolene, Lesnícka fakulta, Zvolen* (s).
- Schall, P., Gossner, M.M., Heinrichs, S., Fischer, M., Boch, S., Prati, D., Jung, K., Baumgartner, V., Blaser, S., Böhm, S., Buscot, F., Daniel, R., Goldmann, K., Kaiser, K., Kahl, T., Lange, M., Müller, J., Overmann, J., Renner, S.C., Schulze, E.-D., Sikorski, J., Tschapka, M., Türke, M., Weisser, W.W., Wemheuer, B., Wubet, T., Ammer, C., 2018. The impact of even-aged and uneven-aged forest management on regional biodiversity of multiple taxa in European beech forests. *J. Appl. Ecol.* 55 (1), 267–278. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12950>.
- Schelhout, S., Mertens, J., Verheyen, K., Vesterdal, L., Baeten, L., Muys, B., De Schrijver, A., 2017. Tree species identity shapes earthworm communities. *Forests* 8, 85. <https://doi.org/10.3390/f8030085>.
- Schmidl, J., Bußler, H., 2004. *Ökologische gilden xylobionter Käfer Deutschlands*. *Naturschutz Landschaftsplan*. 36, 202–218.
- Sebek, P., Vodka, S., Bogusch, P., Pech, P., Tropek, R., Weiss, M., Zimova, K., Cizek, L., 2016. Open-grown trees as key habitats for arthropods in temperate woodlands: the diversity, composition, and conservation value of associated communities. *For. Ecol. Manag.* 380, 172–181. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2016.08.052>.
- Seibold, S., Bässler, C., Brandl, R., Büche, B., Szallies, A., Thorn, S., Ulyshen, M.D., Müller, J., 2016. Microclimate and habitat heterogeneity as the major drivers of beetle diversity in dead wood. *J. Appl. Ecol.* 53 (3), 934–943. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12607>.
- Seibold, S., Bässler, C., Brandl, R., Gossner, M.M., Thorn, S., Ulyshen, M.D., Müller, J., 2015b. Experimental studies of dead-wood biodiversity — a review identifying global gaps in knowledge. *Biol. Conserv.* 191, 139–149. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2015.06.006>.
- Seibold, S., Brandl, R., Buse, J., Hothorn, T., Schmidl, J., Thorn, S., Müller, J., 2015a. Association of extinction risk of saproxylic beetles with ecological degradation of forests in Europe. *Conserv. Biol.* 29 (2), 382–390. <https://doi.org/10.1111/cobi.12427>.
- Seibold, S., Hagge, J., Müller, J., Gruppe, A., Brandl, R., Bässler, C., Thorn, S., 2018. Experiments with dead wood reveal the importance of dead branches in the canopy for saproxylic beetle conservation. *For. Ecol. Manag.* 409, 564–570. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2017.11.052>.
- Šmilauer, P., Lepš, J., 2014. *Multivariate Analysis of Ecological Data Using CANOCO 5*. Cambridge University Press, Cambridge. <https://doi.org/10.1017/CBO9781139627061>.
- Speight, M., 1989. Saproxylic invertebrates and their conservation. *Nature and Environment Series* 42, 1–79. Council of Europe Publishing, Strasbourg.

- Sroka, K., Finch, O., 2006. Ground beetle diversity in ancient woodland remnants in north-western Germany (Coleoptera, Carabidae). *J. Insect Conserv.* 10 (4), 335–350. <https://doi.org/10.1007/s10841-006-9008-y>.
- Stenbacka, F., Hjältén, J., Hilszczański, J., Dynesius, M., 2010. Saproxylic and non-saproxylic beetle assemblages in boreal spruce forests of different age and forestry intensity. *Ecol. Appl.* 20 (8), 2310–2321. <https://doi.org/10.1890/09-0815.1>.
- Sverdrup-Thygeson, A., 2001. Can 'continuity indicator species' predict species richness or red-listed species of saproxylic beetles? *Biodivers. Conserv.* 10, 815–832. <https://doi.org/10.1023/A:1016679226554>.
- Thomas, S.L., Wagner, R.G., Halteman, W.A., 2009. Influence of harvest gaps and coarse woody material on click beetles (Coleoptera: Elateridae) in Maine's Acadian forest. *Biodivers. Conserv.* 18 (9), 2405–2419. <https://doi.org/10.1007/s10531-009-9597-3>.
- Tyler, G., 2008. Differences in abundance, species richness, and body size of ground beetles (Coleoptera: Carabidae) between beech (*Fagus sylvatica* L.) forests on Podzol and Cambisol. *For. Ecol. Manag.* 256, 2154–2159.
- Warnaffe, G., Lebrun, P., 2004. Effects of forest management on carabid beetles in Belgium: implications for biodiversity conservation. *Biol. Conserv.* 118 (2), 219–234. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2003.08.015>.
- Winter, S., Möller, G.C., 2008. Microhabitats in lowland beech forests as monitoring tool for nature conservation. *For. Ecol. Manag.* 255 (3–4), 1251–1261. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2007.10.029>.
- Zbuzek, B., 2017. Elateridae. In: Hejda, R., Farkač, J., Chobot, K. (Eds.), *Red List of Threatened Species of the Czech Republic*. Agentura Ochrany Přírody a Krajiny České Republiky. Příroda, Praha, p. 36.
- Zlatník, A., 1976. Přehled skupin typů geobiocénů původně lesních a křovinných ČSSR. *Zpr. Geogr. úst. Čs. akad. věd.*, č 13 sv. 3/4, s. 55–64, Brno.
- Zumr, V., Remes, J., Pulkrab, K., 2021. How to increase biodiversity of saproxylic beetles in commercial stands through integrated forest management in Central Europe. *Forests* 12 (6), 814. <https://doi.org/10.3390/f12060814>.
- Zumr, V., Remes, J., 2020. Saproxylic beetles as an indicator of forest biodiversity and the influence of forest management on their crucial life attributes: review. *Rep. For. Res.* 65, 242–257.

8. Diskuse

Cíl 1. Ve studované oblasti jsme po sobě jdoucích tří let sbírali entomologická data. Celkem jsme zachytili více než 35 tis. kusů brouků, kteří byli zařazeni do 564 druhů. Z toho bylo 25 tis kusů zařazeno mezi 311 saproxylických druhů. Na základě extrapolace podle Chao & Jost, (2012) lokalita dosahuje bohatosti 394 saproxylických druhů. Publikované odhady bohatosti bukových lesů (Müller et al., 2013), bez Staphylinidae, se pohybují v rozmezí 679–739 druhů. Zaznamenaný počet druhů odpovídá 42–46 % odhadované bohatosti bukových lesů. Při porovnání extrapolovaných hodnot se tento podíl zvýší až na 53–58 %. Tyto vysoké počty druhů a vysoký podíl z celkově odhadovaného počtu druhů obývajících bukové lesy dokládá význam studované lokality NPR Voděradské bučiny. Taktéž vysoký počet druhů z červeného seznamu (Hejda et al., 2017) a pralesní relikty (Eckelt et al., 2018) podtrhují přirozenost bukových porostů s mnoha důležitými nikami mrtvého dřeva. Neméně důležitá je kontinuita lesního prostředí (Schiegg, 2000a, 2000b; Mollier et al., 2022). Studovaná lokalita nebyla nikdy odlesněna a byla pravděpodobně obhospodařována citlivě, dokladem může být první doložený nález *Clypeorhagus clypeatus* pro oblast Čech (Bohemia) při našem sběru dat (Nakládal & Zumr, 2022). Tento druh je znám jen z několika exemplářů zaznamenaných zejména v bukových starých lesích Slovenska (Mertlik, 2023).

Motorem přirozené dynamiky lesních porostů může být vítr, požár (Seidl et al., 2017; Meyer et al., 2021; Blažej, 2023) a v minulosti také velcí býložravci (Vera, 2000). Zpravidla byly charakterizovány většími plochami disturbancí. V tomto dílčím cíli disertace byl zkoumán přirozený rozpad porostů většinou daný fyzickým stářím jednotlivých stromů a celých porostů. Spontánní vývoj lesních porostů hraje významnou roli pro saproxylické i nesaproxylické brouky, jelikož každé stádium a fáze vývoje zprostředkuje rozdílné porostní niky. Především se jedná o klíčové faktory, jako je mrtvé dřevo a vyšší propustnost slunečního záření do nitra porostů. Tyto dva faktory jsou v bukových lesích nepostradatelné (Müller et al., 2015). Avšak nic není stálé a zejména pak bukové lesní porosty s přirozenou dynamikou je velmi proměnlivé a dynamické prostředí. V jednotlivých stádiích a fázích vývoje porostů se měnily komunity brouků i druhová bohatost. Přirozené bukové porosty mají poměrně krátkou rotaci generací, obvykle 200–250 let (Emborg et al., 2000). I samotné bukové dřevo má v porovnání s ostatními dřevinami nejkratší dobu úplného rozkladu, která se pohybuje okolo 50 let (Hararuk et al., 2020). Nejdelším stádiem vývojového cyklu bukových porostů je stádium optima, které dosahuje až 2/3 celého životního cyklu bukového porostu (Emborg et al., 2000).

Stádium rozpadu matečného porostu je naopak najkratším vývojovým stadiem bukoveho lesa a trvá veľmi krátkou dobu. Štruktúra je maloplošná a záhy sa uvoľnený priestor vyplní bujnou prirodzenou obnovou. Následne je pozorovaný pokles bohatosti a diverzity broukú. Môže to byť taktiež negatívne ovplyvnené metódou sberu, ktorá z princípu chytá spíše létavé druhy. V porostech s veľkým zastoupením prirodzenej obnovy je prirodzene snižena letová aktivita broukú. Stěžejným faktorom pre život rady bezobratlých je oslunění (Lettenmaier et al., 2022). Príliš hustá prirodzená obnova lesa záhy prístup oslunění do nitra porostú silne redukuje. Hustá prirodzená obnova je v tomto smysle nežádoucí i pre brouky väzané na veteránske stromy (Sebek et al., 2016), u nichž by sa mělo pristupovať k aktívnemu odstraňovaniu prirodzenej obnovy v jejich okolí (Mertlik, 2017; Lariviere et al., 2023), pokiaľ není eliminovaná (okusem) vlivem zvěře, což se však děje zejména jen v oborách. Z hlediska doporučení do praxe se jeví jako vhodnější volba obnovy maloplošnými holosečnými prvky s výstavky a s integrujícími prvky mrtvého dřeva. To by mohlo být i formou vysokých pařezů v centru maloplošného obnovního prvku, což by imitovalo přírodní vývoj bukových lesů.

Cíl 2. Charakteristiky torz do velké míry ovlivňují život saproxylických broukú na nich navázaných. Bylo zjištěno, že tloušťka kmene a otevřenost zápoje v porostu byly hlavními parametry vysvětlujícími nejvíce variability v datech. Zde byla studována buková torza, avšak podobný vzor byl nalezen i u jehličnatých vysokých pařezů (Lindhe et al., 2005). Díky těmto skutečnostem se dá předpokládat, že aktivně vytvořené vysoké pařezy by mohly být srovnatelné s přírodními torzy (Jonsell et al., 2004). Na rozdíl od některých autorů (Jonsell et al., 2004; Brunet & Isacsson, 2009a), kteří shledali tloušťku torz jako proměnnou s minimálním významem, v naší studii byl význam této veličiny zásadní. Význam velké tloušťky dubových torz potvrdil např. i Bouget et al. (2012).

Otevřenost zápoje je klíčovým faktorem pro vysokou bohatost broukú, což potvrzuje např. Nakládal et al. (2022); Lettenmaier et al. (2022). Marginální, ale negativní vliv pro alfa diverzitu hrála rozkladná fáze torza, což odpovídá výsledkům Brunet & Isacsson (2009a), kteří uvádějí rozkladné fáze torz jako nejdůležitější negativní proměnnou. I pokročilá fáze rozkladu však představuje životní niku pro řadu druhů, také proto byla ve studii detekována jako průkazně (i když marginálně) důležitou proměnnou v preferencích druhů, zejména ze skupiny saproxylických druhů obývajících substráty mrtvého dřeva. Tento trend byl pozorován především u zastíněných, pokročile rozložených torz. To je v souladu se zjištěním Jonsell et al. (1998) o tom, že vyšší rozkladné fáze dokáží obývat stínomilné saproxylické druhy broukú. Neočekávali jsme, že hluboké a velké dutiny na bázi torza budou negativně ovplyvňovat diverzitu

saproxylických brouků, toto mikrostanoviště je pro tyto saproxylické druhy brouků stěžejní (Müller et al., 2014; Hennenberg et al., 2021). Může to mít několik vysvětlení. Malou mobilitou dutinových druhů, kteří velmi sporadicky opouštějí svoji dutinu, např. dutinové druhy Elateridae (Mertlik, 2014, 2017, 2019). Dalším vysvětlením může být i to, že komunity dutin ovlivňuje i struktura porostů (Hennenberg et al., 2021). Obecně dutinové druhy jsou z většiny vzácné a málo mobilní (Brunet & Isacsson, 2009b). Studované území jsou původní hospodářské porosty, avšak recentně ponechané samovolnému vývoji. Původními hospodářskými zásahy se mohla do značné míry vytratit kontinuita vhodných dutinových mikrostanovišť a rekolonizace těchto mikrostanovišť může probíhat až v delším období. Kontinuita je důležitým parametrem pro saproxylické druhy (Brin et al., 2016; Mollier et al., 2022). Další vysvětlení negativního vlivu hluboké a velké dutiny na bázi torza může spočívat v tom, že se vyskytovaly zejména na pokročile rozložených torzech, což obecně vede k nižšímu druhovému bohatství (Brunet & Isacsson, 2009a) a též mohou být některé parametry dutin méně vhodné pro saproxylické druhy (Cuff et al., 2021). Důležitým, byť marginálně důležitým statisticky průkazným parametrem, byla abundance plodnic *F. fomentarius*. Podle zjištění (Lira Dyson et al., 2024) druh houby preferuje torza, stěžejním atributem se stal pro mycetophágní skupinu brouků hlavně čeledi Ciidae a např. druhu *Bolitophagus reticulatus* (Tenebrionidae). Naše zjištění podporují závěry Friess et al. (2019), že se jedná o velmi důležitý prvek, který vytváří útočiště mnoha druhům, zejména mycetophágní skupině, ale i ostatním saproxylickým druhům z pohledu rozkladu dřeva. Tento druh houby je však velmi zřídka přítomný v bukových hospodářských porostech (Müller et al., 2007). Absence *F. fomentarius* může být dílčí příčinou, pro kterou jsou intenzivní bukové hospodářské porosty biologicky chudé (Müller et al., 2008; Roth et al., 2019). Na rozdíl od skupiny všech saproxylických druhů, preference ohrožených druhů byly spjaty s otevřeností zápoje, s tloušťkou a s objemem torza. Tyto parametry mrtvého dřeva jsou hlavními důvody, proč jsou tyto saproxylické druhy vedeny v červeném seznamu a souvisí to s životními strategiemi těchto druhů. Význam velkého objemu torz silných dimenzí pro ohrožené druhy zjistili též Müller et al. (2010) a Procházka & Schlaghamerský (2019). Nejvíce ohrožené jsou ty druhy, které jsou závislé na osluněných mohutných dimenzích mrtvého dřeva (Seibold et al., 2015a).

Cíl 3. Bylo zjištěno, že mezi bohatostí ležících kmenů a torzy nejsou pro skupinu všech saproxylických brouků velké rozdíly. Z pohledu extrapolace do druhové bohatosti saproxylických brouků se ukázalo, že se ležící kmeny mírně více podílí na obohacování běžných saproxylických druhů daného porostu. Gamma diverzita ($q = 0$) se po extrapolaci

nejvíce přibližuje bohatosti lokality. Podobné závěry formuloval i Uhl et al. (2022). Porovnání vlivu pozice mrtvého dřeva na diverzitu saproxylických druhů je u buku nedostatečně vyhodnocená, proto chybí důležitá doporučení do potencionálního integrovaného managementu. Jiná situace je u druhé nejvýznamnější listnaté dřeviny dubu. Porovnání například provedl Bouget et al. (2012), nebo Franc et al. (2007), který u dubu zjistil podobný vzorec jako v naší studii u buku. Zároveň druhovou bohatost taktéž významně ovlivňují mikroklimatické podmínky porostu, které jsou spojené např. s otevřeností zápoje (Lettenmaier et al., 2022; Rothacher et al., 2023). Torza pozitivně ovlivňovala výskyt skupiny „Red-List“ saproxylických brouků, jejich ochrannářskou hodnotu i celkovou biomasu. Co se týká přímo vyššího bohatství ohrožených druhů, tak dubová torza hostí více ohrožených druhů než ležící kmeny, obdobně jako v naší studii (Kappes & Topp, 2004; Bouget et al., 2012). Pozitivní význam stojícího bukového mrtvého dřeva pro Red-List species se zvětšuje s jejich tloušťkou (Zumr et al., 2023).

Tato skupina brouků se po extrapolaci ($q = 0$) na 100 % SC u torz prakticky zcela shoduje s bohatostí Red-List species celé lokality. Toto zjištění může indikovat, že hlavním útočištěm druhů saproxylických druhů z červeného seznamu jsou v bukových lesích torza. Bylo tak potvrzeno, že ohrožené druhy vysoce preferují stojící mrtvé dřevo a vykazují též slabou mobilitu (Brunet & Isacson, 2009b), jelikož v prostoru porostu bylo zachyceno nejméně druhů z červeného seznamu. Obecně běžnější druhy mají vyšší schopnost šíření (Ranius, 2006). Vzácné druhy brouků jsou nepostradatelnou složkou celých ekosystémů (Burner et al., 2022). Diskutovaná zjištění souhlasí s návrhem managementu aktivním obohacováním hospodářských porostů mrtvým dřevem (Doerfler et al., 2017, 2018), a zejména s využitím vysokých pařezů jako ekvivalentů torz, jak doporučuje řada autorů (Lindhe & Lindelöw, 2004; Jonsell et al., 2004). Jelikož jsou torza velmi slabě zastoupená v lesní krajině, hlavní podíl mrtvého dřeva zde tvoří těžební zbytky (Verkerk et al., 2011). Největší objemy torz jsou pouze v lesních rezervacích (Christensen et al., 2005; Paillet et al., 2017). Díky absenci torz jsou tak hospodářské lesy ochuzeny o komunity saproxylických brouků žijících na torzech, a to především právě těch ohrožených.

Biomasa saproxylických brouků je zatím velmi málo zkoumána. Recentně se tomu věnoval Rappa et al. (2022). V naší studii byla nejvyšší hodnota biomasy zjištěna u stojícího mrtvého dřeva – torz. Na rozdíl od nás zjistil Rappa et al. (2022), že ležící kmeny zvyšují biomasu saproxyllů v porostu. V našem případě to může být vysvětleno tím, že biomasa hmyzu narůstá s teplotou (Welti et al., 2022). Torza jsou více vystaveny slunečnímu záření a tím se může

navyšovat biomasa poikilothermních brouků, naopak ležící kmeny spojené s lesní půdou jsou vlhčí a tudíž chladnější. Biomasa bezobratlých vč. saproxylických brouků za poslední dekády klesá (Seibold et al., 2019). Dílčím aspektem mrtvého dřeva v lesích jsou torza, avšak tento dílek mrtvého dřeva prakticky chybí (Verkerk et al., 2011). To může být dílčím vysvětlením, proč biomasa bezobratlých v lesích zaznamenává pokles. Největší biomasu saproxylických brouků vytvořila čeleď Elateridae, a to téměř 50 %. Tudíž bylo zjištěno, že Elateridae jsou nejen vysoce ekologicky variabilní čeledí, často jsou zkoumány (Laibner, 2000; Horák & Rébl, 2013; Gouix et al., 2015; Zumr et al., 2022), ale tvoří i největší podíl biomasy saproxylických brouků v bukových lesích.

Cíl 4. Substitute hlavní porostní dřeviny má velký dopad pro komunity kovaříkovitých. Obecně změnou jsou do velké míry ovlivněny i půdní charakteristiky (Podrázský & Remeš, 2002; Podrázský, 2003). Celkové rozdíly v počtu druhů nebyly výrazné, avšak gamma ($q = 0$) diverzita byla rozdílná. Zcela jiné bylo složení komunit kovaříků. Každá dřevina vytváří odlišné prostředí a tím tvoří jiné niky lesního prostředí. Druhová kompozice z pohledu saproxylických kovaříků nebyla rozdílná pro gamma diverzitu ($q = 0$), přesto více saproxylických kovaříků se zachytilo (průměrně na past) ve smrkových porostech. Obecně saproxyličtí kovařici jsou silně spjaty s mrtvým dřevem a jeho nikami (Mertlik, 2014), tudíž bylo překvapující, že v bukových porostech s vysokými objemy mrtvého dřeva byla druhová bohatost saproxyllů velmi nízká. Patrně to je dáno absencí vysloveně slunných porostních expozic, které kovařici rádi obývají (Laibner, 2000; Horák & Rébl, 2013). Proto se více saproxylických druhů zachytávalo (průměrně na past) ve smrkových porostech, což bylo způsobeno výskytem holin s vysokou sluneční expozicí. To bylo zároveň i nejdůležitější zjištěnou envi-proměnnou. Zároveň bukové dřevo a jejich hlavní rozkladač *F. fomentarius* tvoří bílou hnilobu, kdy obecně kovařici a především ti „vzácní“ jsou vázaní na červený trouch (Laibner, 2000). Tyto dva faktory mohou být klíčové a mohou „negativně“ ovlivňovat saproxylické druhy kovaříků v bukových rezervacích.

Obecně byla skupina nesaproxylických kovaříků, tzn. půdních kovaříků více zaznamenávána v bukové rezervaci. Půdní kovařici jsou fytofágní nebo karnivorní (Laibner, 2000). Půdní charakteristiky pod působením smrkových porostů mají trend degradovat. I tento vliv na půdní podmínky může mít sekundárně vliv na půdní kovaříky (Kula, 2010). Souběžně s melioračním efektem mrtvého dřeva na lesní půdu v bukové rezervaci může mít mrtvé dřevo pozitivní vliv i na hojnost půdních kovaříků. Zároveň zprostředkovává potravní nabídku z pohledu kořenů z bylinného patra, které je v bukových lesích mírně bohatší. Taktéž byl zjištěn negativní dopad

smrkového opadu degradujícího půdu i na hojnost žížal, ale i střevlíků (Tyler, 2008; Schelfhout et al., 2017). Tento aspekt je pravděpodobně určujícím faktorem pro vyšší diverzitu půdních brouků v přirozených listnatých lesích, oproti nepřirozeným smrkovým porostům zastoupených v naší studii. V listnatých a smíšených porostech je obsah bází v lesních půdách a humusových horizontech obvykle několikanásobně vyšší (Poleno et al., 2011). Vyplavování bazických prvků z půdy vede mj. ke vzniku podzolových půdních typů a k nedostatku půdní vláhy (Poleno et al., 2011). Analogii lze vyvodit z výzkumu společenstev čeledi Carabidae. Sroka & Finch (2006) zjistili, že vysoká půdní vlhkost byla klíčovým atributem pro diverzitu půdních brouků, což potvrdili i Kacprzyk et al. (2021), vyšší pH a obsah C taktéž ovlivňuje komunity epigeických brouků. Výrazně vyšší druhová diverzita půdních brouků byla prokázána v kambizemích než v podzolech (Tyler, 2008). Podobně se ve smrkových porostech prakticky nevyskytují v půdách žížaly, kvůli jejich kyselosti a nižší vlhkosti, zatímco společenstva žížal jsou nejbohatší v listnatých smíšených porostech (Schelfhout et al., 2017).

9. Závěr a doporučení pro praxi

Ubývání biologické rozmanitosti je celospolečenský problém. Hledání cest, jak tento nepříznivý trend zvrátit je důležitým úkolem i pro lesnickou vědu i praxi. Terénní sběr dat a provedené analýzy v této disertační práci byly zaměřeny na vyhodnocení vlivu atributů bukových lesů středních poloh na bohatost saproxylických druhů brouků. Tato skupina může být negativně postižena lesnickými hospodářskými zásahy, zejména v minulosti plošně uplatňovaným schematismem pěstování stejnověkových monokultur. Pěstební zásahy však mohou být pro udržení nebo zvýšení biodiverzity také relevantní a prospěšné. Jde například o “tradiční” management nízkých a středních lesů, nebo pastevních lesních formací, zakládání a pěstování smíšených porostů, vytváření různých porostních nik variabilním selekčním tlakem, intenzivní úrovněvé zásahy podporující přírůst nejkvalitnějších stromů, které zároveň zvyšují přístup světla do porostů nebo kombinace více pěstebních modelů. Z pohledu biodiverzity saproxylických druhů brouků však zůstává problémem často kompletní odstraňování habitatů mrtvého dřeva. Je třeba také počítat s časovou proměnlivostí tvorby a zániku vhodných habitatů, a to i při využívání přirozená sukcese, která významně mění ekotypy stanovišť (Chytrý et al., 2019).

(1) Jak struktura a přirozený vývoj bukových porostů ovlivňuje modelovou skupinu brouků. Bylo zjištěno, že samovolný vývoj je důležitým faktorem pro hlavní studovanou skupinu saproxylických brouků. V porostech, které jsou ponechány samovolnému vývoji se vytvářejí atributy důležité pro brouky (saproxylické i nesaproxylické). Bylo zjištěno, že mrtvé dřevo a otevřenost zápoje jsou hlavními determinanty pro výskyt saproxylických brouků, tyto atributy jsou ve zvýšené míře dosahovány ve stádiu rozpadu. Na plochách, kde probíhal rozpad mateřského porostu, byl také detekován pro mnoho druhů důležitý bylinný pokryv. Ten je z hlediska phytophagních druhů stěžejní, ale stejně tak pro florikolní saproxylické druhy. Přenos těchto závěrů do doporučení pro hospodářské lesy není automatický, protože lesnictví je hospodářská činnost, která zatím ekonomicky profituje pouze z prodeje dřevní hmoty. Ta je zároveň jedinečnou obnovitelnou surovinou a její význam v souvislosti s probíhajícími klimatickými změnami narůstá. Nelze tedy jednoduše plošně nahradit hospodářské porosty rezervacemi bez managementu, kde by se uplatňovala pouze konzervativní (segregační) strategie ochrany přírody. To by mělo negativní dopady jak na lesnictví, tak i na dřevozpracovatelský průmysl. Zároveň ani pro samotnou biodiverzitu není vždy konzervační strategie tou nejvhodnější volbou, a to především pro slunné lesní biotopy (Horák et al., 2014)

a lesní formace s veteránskými stromy (Miklín & Čížek, 2014; Sebek et al., 2016). Mnohdy jsou promyšlené hospodářské zásahy vítány (Mertlik, 2017; Micó et al., 2022). Lesní rezervace by nicméně měly vytvářet síť hotspotů biodiverzity v krajině, z kterých se může šířit i do hospodářských lesů, zejména pokud tam bude aplikován zmíněný integrační management.

(2) Jaké parametry mrtvého dřeva ovlivňují modelovou skupinu brouků. Na základě provedeného výzkumu i analýzou relevantních zdrojů bylo zjištěno, že vedle doporučeného objemu mrtvého dřeva je zásadní jeho dimenze (tloušťka), objem a oslunění, a to především pro ohrožené saproxylické druhy hmyzu. Tato zjištění lze zapracovat do integrovaného pěstebního managementu, který umožní propojit produkční funkci i podporu a ochranu biodiverzity. Integrace potřebného podílu mrtvého dřeva do záměrně variabilně uplatňovaných pěstebních schémat může na velké ploše, defacto na území celého státu, postupně dosáhnout významného pozitivního efektu na biodiverzitu lesů. Jelikož hospodářské porosty zauímají největší podíl z plochy lesů v České republice. Je však zřejmé, že s tím spojené náklady nejsou schopny nést lesnické subjekty, a tak podle váhy společenské poptávky měl tyto náklady nést stát, např. formou plateb za ekosystémové služby lesa. To by ovšem požadovalo vypracovat metodiku pro objektivní vyhodnocení množství a typů mrtvého dřeva, aby bylo možné potencionální platby kontrolovat. Odhad nákladů pro ponechání určitého „optimálního“ objemu mrtvého dřeva pro základní dřeviny redukováné rozkladným procesem byly vyčísleny na částku mezi 750–1750 Kč/ha/rok. Celkové náklady by potom závisely na ploše hospodářských lesů, kde by se tento management aplikoval.

(3) Jaký je optimální typ mrtvého dřeva a atributy integrovaného pěstebního managementu podporujícího diverzitu modelové skupiny brouků v hospodářských lesích. Dílčím cílem výzkumu aplikovatelným do lesnické praxe bylo navrhnout, jaký typ mrtvého dřeva by lesní hospodáři měli preferovat z hlediska nejvýznamnějšího efektu pro posílení biologické rozmanitosti v bukových lesích. Na základě výsledků je doporučeno preferovat stromová torza, možné je též jako náhradu aktivně vytvářet vysoké pařezy. Doporučení směřuje na optimální dimenze $d_{1,3} > 35$ cm. S těmito dimenzemi by se optimální objem mrtvého dřeva dosáhl při 10 kusech na hektar (10ks/ha/ $d_{1,3} > 35$ cm). V tomto případě se může do určité míry snížit odhad nákladů zmíněných výše. Jelikož torza setrvávají v porostu podstatně delší dobu (Oettel et al., 2023) a re-obnova objemu mrtvého dřeva by mohla být v pozdějším čase. Výhodou stojícího mrtvého dřeva je také to, že není překážkou pro těžebně-pěstební činnost. Oproti tom ležící mrtvé dřevo větších dimenzí představuje v hospodářských porostech významnou komplikaci pro realizaci pěstebních a těžebních operací, což může zvyšovat

náklady na obhospodařování těchto porostů. Avšak torza podléhají postupnému rozkladu a časem spadnou na lesní půdu. Je proto důležitá tato torza (vysoké pařezy) vytvářet mimo lesní cesty a pěšiny. A z bezpečnostních důvodů by neměla výška umělých pařezů výrazněji překračovat 4 m.

(4) Jsou bukové porosty prostředím hostící větší diverzitu modelové skupiny brouků než porosty smrkové nebo smíšené. V tomto cíli byl vyhodnocen vliv rozdílné druhové skladby (autochtonní buk a alochtonní smrk) na komunitu kovaříků. V rámci druhové bohatosti (počtu druhů) a diverzity nebyl shledán velký rozdíl. Avšak zcela byla změněna druhová kompozice a jejich komunity se významně lišily v rámci studovaných faktorů. Taktéž byly výrazně odlišné stanovištní skupiny (saproxylické a nesaproxylické). Saproxylické byly mírně hojnější ve smrkových porostech a bukových porostech naopak nesaproxylické (půdní) kovaříci. Nesaproxylické kovaříci pravděpodobně těžili z lepších půdních poměrů v bukových porostech a saproxylické kovaříci ve smrku z významnějšího vlivu oslunění. Z toho plyne závěr, že pestřejší druhová skladba (včetně např. i zapojení smrku do směsi) zvyšuje biodiverzitu brouků (Eldemann et al. 2023). Střídání vývojových stadií lesa je často hnací silou pro vysoce rozmanité komunity zkoumaných kovaříků, alei epigeických brouků, čmeláků, pionýrských dřevin, saproxylických brouků atd. (Warnaffe & Lebrun, 2001; Meyer et al., 2021; Perlík et al., 2023). Zvyšování oslunění interiéru lesních porostů lze zatím obtížně vytvářet v mladších porostech a v porostech středního věku i z důvodu legislativních omezení vyplývajících z lesního zákona. Nicméně do určité míry lze z tohoto hlediska akceptovat prostorově variabilní holosečnou formu obnovu v rámci hospodaření v lese věkových tříd, protože zajišťuje významné střídání lesních nik. Ranně sukcesní niky/stádia osluněného lesa jsou ve větší míře dosahována pouze při využití holosečných prvků obnovy. Podobný efekt může přinést i využívání nízkého a středního tvaru lesa (Weiss et al., 2021). V současnosti je často doporučované výběrné hospodaření, jako vrchol tzv. přírodě blízkého způsobu pěstování lesa. Z hlediska biologické rozmanitosti však není optimálním způsobem hospodaření. Regionální biodiverzita je přitom velmi redukována (Schall et al., 2018). Vhodnější postup pro podporu biodiverzity spočívá v prostorové kombinaci různých pěstebních systémů, včetně využití holosečných obnovních prvků

10. Seznam literatury

Akaike, H., (1978). A Bayesian analysis of the minimum AIC procedure. *Ann. Inst. Stat. Math.* 30 (1), 9–14. <https://doi.org/10.1007/BF02480194>

Alinvi, O., Ball, J. P., Danell, K., Hjältén, J., & Pettersson, R. B. (2006). Sampling saproxylic beetle assemblages in dead wood logs: comparing window and eclector traps to traditional bark sieving and a refinement. *Journal of Insect Conservation* (Vol. 11, Issue 2, pp. 99–112). <https://doi.org/10.1007/s10841-006-9012-2>

Anderson, M.J., (2001). A new method for non-parametric multivariate analysis of variance. *Austral Ecol.* 26, 32–46.

Aszalós, R., Thom, D., Aakala, T., Angelstam, P., Brūmelis, G., Gálhidy, L., Gratzer, G., Hlásny, T., Katzensteiner, K., Kovács, B., Knoke, T., Larrieu, L., Motta, R., Müller, J., Ódor, P., Roženbergar, D., Paillet, Y., Pitar, D., Standovár, T., et al. (2022). Natural disturbance regimes as a guide for sustainable forest management in Europe. *Ecological Applications*, 32(5). <https://doi.org/10.1002/eap.2596>

Atrena, A., Banelytė, G. G., Læssøe, T., Riis-Hansen, R., Bruun, H. H., Rahbek, C., & Heilmann-Clausen, J. (2020). Quality of substrate and forest structure determine macrofungal richness along a gradient of management intensity in beech forests. *Forest Ecology and Management*, 478. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2020.118512>

Bače, R., Svoboda, M., (2015). Management mrtvého dřeva v hospodářských lesích, Certifikovaná metodika, 35 s.

Barnes, B.V., Zak, D.R., Denton, S.R., Spurr, S. H. (1998). *Forest ecology*. 4th edition. John Wiley & Sons, New York.

Basile, M., Krištín, A., Mikusiński, G., Thorn, S., Źmihorski, M., Pasinelli, G., & Brockerhoff, E. G. (2023). Salvage Logging Strongly Affects Woodpecker Abundance and Reproduction: a Meta-analysis. *Current Forestry Reports*, 9(1), 1-14. <https://doi.org/10.1007/s40725-022-00175-w>

Bauhus, J., Forrester, D.J., Pretzsch, H. (2017). From Observations to Evidence About Effects of Mixed-Species Stands. In Hans Pretzsch, David I. Forrester, Jürgen Bauhus, Editors. *Mixed-Species Forests. Ecology and Management*, Springer Verlag GmbH Germany 2017. ISBN 978-3-662-54553-9.

Bílek, L., Remes, J., & Zahradnik, D. (2011). Managed vs. unmanaged. Structure of beech forest stands (*Fagus sylvatica* L.) after 50 years of development, Central Bohemia. *Forest Systems*, 20(1), 122-138. <https://doi.org/10.5424/fs/2011201-10243>

Bílek, L., Remeš, J., Zahradník, D. (2009). Natural regeneration of senescent even-aged beech (*Fagus sylvatica* L.) stands under the conditions of Central Bohemia. *Journal of Forest Science*, 55: 145–155.

Blažej, L. (2023). Ground beetles (Coleoptera: Carabidae) of the forest burnt in Jetřichovice (Northern Bohemia). *BEZDĚZ* 32/2023

Błońska, E., Prazuch, W., & Lasota, J. (2023). Deadwood affects the soil organic matter fractions and enzyme activity of soils in altitude gradient of temperate forests. *Forest Ecosystems*, 10. <https://doi.org/10.1016/j.fecs.2023.100115>

Bollmann, K., Braunisch, V. (2013). To integrate or to segregate: balancing commodity production and biodiversity conservation in European Forests. In: Kraus, D., Krumm, F. (2013). *Integrative approaches*

as an opportunity for the conservation of forest biodiversity. Edited by D. Kraus and F. Krumm. European Forest Institute. 18-31. ISBN: 978-952-5980-07-3 pdf

Bose, K.A., Schelhaas, M.J., Mazerolle, M.J., Bongers, F. (2014). Temperate forest development during secondary succession: effects of soil, dominant species and management. *European Journal of Forest Research*, 133: 511–523.

Bouget, C., Nusillard, B., Pineau, X., Ricou, C. (2012). Effect of deadwood position on saproxylic beetles in temperate forests and conservation interest of oak snags. *Insect Conserv. Divers.* 5 (4), 264–278. <https://doi.org/10.1111/j.1752-4598.2011.00160.x>

Bradford, M. A., Maynard, D. S., Crowther, T. W., Frankson, P. T., Mohan, J. E., Steinrueck, C., Veen, G. F. (C.), King, J. R., & Warren, R. J., (2021). Belowground community turnover accelerates the decomposition of standing dead wood. *Ecology*, 102(11). <https://doi.org/10.1002/ecy.3484>

Brang, P., Spathelf, P., Larsen, J. B., Bauhus, J., Bončina, A., Chauvin, C., Drössler, L., Garcia-Güemes, C., Heiri, C., Kerr, G., Lexer, M. J., Mason, B., Mohren, F., Mühlethaler, U., Nocentini, S., Svoboda, M., (2014). Suitability of close-to-nature silviculture for adapting temperate European forests to climate change. *Forestry*, 0, 1-12.

Brin, A., Valladares, L., Ladet, S., & Bouget, C. (2016). Effects of forest continuity on flying saproxylic beetle assemblages in small woodlots embedded in agricultural landscapes. *Biodiversity and Conservation*, 25(3), 587-602. <https://doi.org/10.1007/s10531-016-1076-z>

Brockerhoff, E. G., Jactel, H., Parrotta, J. A., Quine, C. P., & Sayer, J. (2008). Plantation forests and biodiversity: oxymoron or opportunity? *Biodiversity and Conservation*, 17(5), 925-951. <https://doi.org/10.1007/s10531-008-9380-x>

Brunet, J., Isacson, G., (2009a). Influence of snag characteristics on saproxylic beetle assemblages in a south Swedish beech forest. *J. Insect Conserv.* 13 (5), 515–528. <https://doi.org/10.1007/s10841-008-9200-3>

Brunet, J., & Isacson, G. (2009b). Restoration of beech forest for saproxylic beetles—effects of habitat fragmentation and substrate density on species diversity and distribution. *Biodiversity and Conservation*, 18(9), 2387-2404. <https://doi.org/10.1007/s10531-009-9595-5>

Brunet, J., Fritz, O., Richnau, G., (2010). Biodiversity in European beech forests – a review with recommendations for sustainable forest management. *Ecol. Bull.* 53, 77–94.

Burner, R. C., Drag, L., Stephan, J. G., Birkemoe, T., Wetherbee, R., Muller, J., Siitonen, J., Snäll, T., Skarpaas, O., Potterf, M., Doerfler, I., Gossner, M. M., Schall, P., Weisser, W. W., & Sverdrup-Thygeson, A. (2022). Functional structure of European forest beetle communities is enhanced by rare species. *Biological Conservation*, 267. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2022.109491>

Buttigieg, P.L., Ramette, A., (2014). A Guide to Statistical Analysis in Microbial Ecology: a community-focused, living review of multivariate data analyses. *FEMS Microbiol Ecol.* 90: 543–550.

Cálix, M., Alexander, K.N.A., Nieto, A., Dodelin, B., Soldati, F., Telnov, D., Vazquez Albalate, X., Aleksandrowicz, O., Audisio, P., Istrate, P., Jansson, N., Legakis, A., Liberto, A., Makris, C., Merkl, O., Mugerwa Pettersson, R., Schlaghamersky, J., Bologna, M.A., Brustel, H., Buse, J., Novak, V., Purchart, L., (2018). European Red List of Saproxylic Beetles. IUCN, Brussels, Belgium. <http://www.iucnredlist.org/initiatives/europe/publications>.

Cuff, J. P., Windsor, F. M., Gilmartin, E. C., Boddy, L., Jones, T. H., & Aukema, B. (2021). Influence of European Beech (Fagales: Fagaceae) Rot Hole Habitat Characteristics on Invertebrate Community Structure and Diversity. *Journal of Insect Science*, 21(5). <https://doi.org/10.1093/jisesa/ieab071>

Černý, M.; Pařez, J.; Malík, Z. Yield and Mensurational Tables of the Principal Tree Species of the Czech Republic (Norway Spruce, Scots Pine, European Beech, Oak); Ústav pro Výzkum Lesních Ekosystémů, s.r.o.: Jílové u Prahy, Czech Republic, 1996b; 245p.

Černý, M.; Pařez, J.; Malík, Z. Yield and Mensurational Tables of Tree Species of the Czech Republic, Ústav pro Hospodářskou Úpravu lesů, Brandýs nad LABEM; Ústav pro Výzkum Lesních Ekosystémů, s.r.o.: Jílové u Prahy, Czech Republic, 1996a; 156p.

Čížek, L., & Procházka, J. (2010). Případ Břeclavské aleje aneb jak peníze na ochranu přírody zaplatily likvidaci ohrožených tvorů. *Živa*, 3: 131–133.

Čížek, L., Kostanjšek, F., Hauck, D., Konvička, O., Foltan, P., Okrouhlík, J., (2015b). Management populací evropsky významných druhů hmyzu v České republice: Rýhovec pralesní (*Rhysodes sulcatus*), Certifikovaná metodika

Čížek, L., Šebek, P., Hauck, D., Foltan, P., Okrouhlík, J., (2015a). Management populací evropsky významných druhů hmyzu v České republice: Kovařík fialový (*Limoniscus violaceus*), Certifikovaná metodika

Dale, V.H., Joyce, L.A., McNulty, S., Neilson, R.P. (2000). The interplay between climate change, forests, and disturbances. *The Science of the Total Environment*, 262: 201–204.

Doerfler, I., Cadotte, M. W., Weisser, W. W., Müller, J., Gossner, M. M., Heibl, C., Bässler, C., Thorn, S., & Seibold, S. (2020). Restoration-oriented forest management affects community assembly patterns of deadwood-dependent organisms. *Journal of Applied Ecology* (Vol. 57, Issue 12, pp. 2429–2440). <https://doi.org/10.1111/1365-2664.13741>

Doerfler, I., Gossner, M. M., Müller, J., Seibold, S., & Weisser, W. W. (2018). Deadwood enrichment combining integrative and segregative conservation elements enhances biodiversity of multiple taxa in managed forests. *Biological Conservation*, 228, 70-78. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2018.10.013>

Doerfler, I., Müller, J., Gossner, M. M., Hofner, B., & Weisser, W. W. (2017). Success of a deadwood enrichment strategy in production forests depends on stand type and management intensity. *Forest Ecology and Management*, 400, 607-620. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2017.06.013>

Duflot, R., Fahrig, L., & Mönkkönen, M. (2022). Management diversity begets biodiversity in production forest landscapes. *Biological Conservation*, 268. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2022.109514>

Dufrêne, M., Legendre, P., (1997). Species assemblages and indicator species: the need for a flexible asymmetrical approach. *Ecol. Monogr.* 67 (3), 345–366. [https://doi.org/10.1890/0012-9615\(1997\)067\[0345:SAAIST\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9615(1997)067[0345:SAAIST]2.0.CO;2).

Eckelt, A., Müller, J., Bense, U., Brustel, H., Bußler, H., Chittaro, Y., Cizek, L., Frei, A., Holzer, E., Kadej, M., Kahlen, M., Köhler, F., Möller, G., Mühle, H., Sanchez, A., Schaffrath, U., Schmidl, J., Smolis, A., Szallies, A., et al. (2018). “Primeval forest relict beetles” of Central Europe: a set of 168 umbrella species for the protection of primeval forest remnants. *Journal of Insect Conservation*, 22(1), 15-28. <https://doi.org/10.1007/s10841-017-0028-6>

Emborg, J., Christensen, M., Heillmann-Clausen, J. (2000). The structural dynamics of Suserup Skov, a near-natural temperate deciduous forest in Denmark. *Forest Ecology and Management*, 126: 173-189.

Forest Europe (2020): https://foresteurope.org/wp-content/uploads/2016/08/SoEF_2020.pdf

Franc, N. (2007). Standing or downed dead trees — does it matter for saproxylic beetles in temperate oak-rich forest? *Canadian Journal of Forest Research* (Vol. 37, Issue 12, pp. 2494–2507). <https://doi.org/10.1139/x07-096>

Franklin, J., Spies, T., Pelt, R., Carey, A., et al. (2002). Disturbances and structural development of natural forest ecosystems with silvicultural implications, using Douglas-fir forests as an example. *Forest Ecology and Management*, 155: 399–423.

Frazer GW, Canham CD, Lertzman KP (1999) Gap Light Analyzer (GLA), Version 2.0: Imaging software to extract canopy structure and gap light transmission indices from true-colour fisheye photographs, user's manual and program documentation. Simon Fraser University/Institute of Ecosystem Studies, Burnaby/Millbrook

Ganghofer, A. (1881). *Das Forstliche Versuchswesen*, kapela I. Augsburg, 505 s.

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. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2015.05.028>

Gossner, M. M., Wende, B., Levick, S., Schall, P., Floren, A., Linsenmair, K. E., Steffan-Dewenter, I., Schulze, E. -D., & Weisser, W. W. (2016). Deadwood enrichment in European forests – Which tree species should be used to promote saproxylic beetle diversity? *Biological Conservation*, 201, 92-102. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2016.06.032>

Gossner, M., Lachat, T., Brunet, J., Isacsson, G., Bouget, C., Brustel, H., Brandl, R., Weisser, W.W., Müller, J., (2013). Current near-to-nature forest management effects on functional trait composition of saproxylic beetles in beech forests. *Conserv. Biol.* 27 (3), 605–614. <https://doi.org/10.1111/cobi.12023>

Goux, N., Sebek, P., Valladares, L., Brustel, H., Brin, A., (2015). Habitat requirements of the violet click beetle (*Limoniscus violaceus*), an endangered umbrella species of basal hollow trees. *Insect Conserv. Diver.* 8 (5), 418–427. <https://doi.org/10.1111/icad.12119>.

Graf, M., Seibold, S., Gossner, M. M., Hagge, J., Weiß, I., Bässler, C., & Müller, J. (2022). Coverage based diversity estimates of facultative saproxylic species highlight the importance of deadwood for biodiversity. *Forest Ecology and Management* (Vol. 517, p. 120275). <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2022.120275>

Gratzer, G., Canham, C., Dieckmann, U., Fischer, A., Iwasa, et al. (2004). Spatio-temporal development of forests – current trends in field methods and models. *Oikos*, 107: 3–15.

Hallmann CA, Sorg M, Jongejans E, Siepel H, Hofland N, Schwan H, et al. (2017) More than 75 percent decline over 27 years in total flying insect biomass in protected areas. *PLoS ONE* 12 (10): e0185809. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0185809>

Hararuk, O., Kurz, W. A., & Didion, M. (2020). Dynamics of dead wood decay in Swiss forests. *Forest Ecosystems*, 7(1). <https://doi.org/10.1186/s40663-020-00248-x>

Hejda, R., J. Farkač, and K. Chobot. (2017). *Red List of Threatened Species of the Czech Republic; Agentura Ochrany Přírody a Krajiny České Republiky: Praha, Czech Republic, 2017.* ISBN 978-80-88076-53-7.

- Henneberg, B., Bauer, S., Birkenbach, M., Mertl, V., Steinbauer, M. J., Feldhaar, H., & Obermaier, E. (2021). Influence of tree hollow characteristics and forest structure on saproxylic beetle diversity in tree hollows in managed forests in a regional comparison. *Ecology and Evolution*, *11*(24), 17973-17999. <https://doi.org/10.1002/ece3.8393>
- Hessenmöller, D., Bouriaud, O., Fritzlar, D., Elsenhans, A.S., Schulze, E.D. (2018). A silvicultural strategy for managing uneven-aged beech-dominated forests in Thuringia, Germany: a new approach to an old problem, *Scandinavian Journal of Forest Research*, *33*: 668-680.
- Hilmers, T., Friess, N., Bässler, C., Heurich, M., Brandl, R., Pretzsch, H., Seidl, R., Müller, J., & Butt, N. (2018). Biodiversity along temperate forest succession. *Journal of Applied Ecology*, *55*(6), 2756-2766. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.13238>
- Horák J., Vodka S., Kout J., Halda J.P., Bogusch P., Pech P. (2014). Biodiversity of most dead wood-dependent organisms in thermophilic temperate oak woodlands thrives on diversity of open landscape structures. *Forest Ecology and Management*, *315*: 80–85. DOI: 10.1016/j.foreco.2013.12.018
- Horák, J. (2017). Insect ecology and veteran trees. *Journal of Insect Conservation*, *21*(1), 1-5. <https://doi.org/10.1007/s10841-017-9953-7>
- 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), 307-318. <https://doi.org/10.1007/s10841-012-9511-2>
- Horák, J., Kout, J., Vodka, Š., & Donato, D. C. (2016). Dead wood dependent organisms in one of the oldest protected forests of Europe: Investigating the contrasting effects of within-stand variation in a highly diversified environment. *Forest Ecology and Management*, *363*, 229-236. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2015.12.041>
- Hunter, M.L., (1990). Wildlife, Forests, and Forestry. *Principles of Managing Forests for Biological Diversity*. Prentice Hall.
- Chao, A., Gotelli, N. J., Hsieh, T. C., Sander, E. L., Ma, K. H., Colwell, R. K., & Ellison, A. M. (2014). Rarefaction and extrapolation with Hill numbers: a framework for sampling and estimation in species diversity studies. *Ecological Monographs*, *84*(1), 45-67. <https://doi.org/10.1890/13-0133.1>
- Chao, A., & Jost, L., (2012). Coverage-based rarefaction and extrapolation: standardizing samples by completeness rather than size. *Ecology* *93*, 2533–2547. <https://doi.org/10.1890/11-1952.1>
- Chao, A., Ma, K. H., and Hsieh, T. C. (2016). iNEXT (iNterpolation and EXTrapolation) Online: Software for Interpolation and Extrapolation of Species Diversity. Program and User's Guide published at http://chao.stat.nthu.edu.tw/wordpress/software_download/
- 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* (Vol. 210, Issues 1–3, pp. 267–282). <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2005.02.032>
- Chytrý, M., Hájek, M., Kočí, M., Pešout, P., Roleček, J., Sádlo, J., Šumberová, K., Sychra, J., Boublík, K., Douda, J., Grulich, V., Härtel, H., Hédli, R., Lustyk, P., Navrátilová, J., Novák, P., Peterka, T., Vydrová, A., & Chobot, K. (2019). Red List of Habitats of the Czech Republic. *Ecological Indicators*, *106*. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2019.105446>

Jabin, M., Mohr, D., Kappes, H., & Topp, W. (2004). Influence of deadwood on density of soil macroarthropods in a managed oak–beech forest. *Forest Ecology and Management*, 194(1-3), 61-69. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2004.01.053>

Jeník, J. (1995). *Ekosystémy. /Ecosystems/* Praha, UK. 135 s.

Mach, J., Pojer, F., Plesník, J., Hošek, M., Dušek, J., Trubačiková, R., Strategie ochrany biologické rozmanitosti České republiky 2016–2025. Vydalo Ministerstvo životního prostředí, se sídlem Vršovická 1442/65, Praha 10., © Ministerstvo životního prostředí, 2016 ISBN: 978-80-7212-609-5

Jonsell, M., Nittérus, K., & Stighäll, K. (2004). Saproxylic beetles in natural and man-made deciduous high stumps retained for conservation. *Biological Conservation*, 118(2), 163-173. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2003.08.017>

Jonsell, M., Weslien, J., & Ehnström, B. (1998). Substrate requirements of red-listed saproxylic invertebrates in Sweden. *Biodiversity and Conservation*, 7(6), 749-764. <https://doi.org/10.1023/A:1008888319031>

Jonsell, M., Widenfalk, L. A., & Hellqvist, S. (2020). Substrate specificity among Diptera in decaying bioenergy wood: can they be conserved by the same measures as are currently applied to beetles?. *Biodiversity and Conservation*, 29(8), 2623-2662. <https://doi.org/10.1007/s10531-020-01992-w>

Kacprzyk, M., Błonska, E., Wojas, T., (2021). Deadwood, soil and carabid beetle-based interaction networks—an initial case study from montane coniferous forests in Poland. *Forests* 12, 382

Kappes, H., & Topp, W., (2004). Emergence of Coleoptera from deadwood in a managed broadleaved forest in central Europe. *Biodivers. Conserv.* 13 (10), 1905–1924. <https://doi.org/10.1023/B:BIOC.0000035873.56001.7d>.

Kenderes, K., Král, K., Vrška, T., Standovár, T. (2009). Natural gap dynamics in a Central European mixed beech—spruce—fir old-growth forest, *Écoscience*, 16: 39-47.

Klamerus-Iwan, A., Lasota, J., & Błońska, E. (2020). Interspecific Variability of Water Storage Capacity and Absorbability of Deadwood. *Forests*, 11(5). <https://doi.org/10.3390/f11050575>

Knorn, J., Kuemmerle, T., Radeloff, C.V., Keeton, S.W., Gancz, V., Biris, I., Svoboda, M., et al. (2013). Continued loss of temperate old-growth post-socialist Romania, *Remote sensing of Environment*, 118: 199–214.

Korpeľ, Š. (1982). Degree of equilibrium and dynamical changes of the forest on example of natural forests of Slovakia. *Acta Facultatis Forestalia Zvolen*, 24: 9–30.

Korpeľ, Š., (1989). *Pralesy Slovenska*. Veda – Slovenská akadémia vied, Bratislava, 328 s.

Korpeľ, Š., (1995). *Die Urwalder der Westkarpaten*. Gustav fisher Verlag, Stuttgart, 310 s.

Kostanjsek, F., Sebek, P., Baranova, B., Seric Jelaska, L., Riedl, V., Cizek, L., Didham, R., & Müller, J. (2018). Size matters! Habitat preferences of the wrinkled bark beetle, *Rhysodes sulcatus*, the relict species of European primeval forests. *Insect Conservation and Diversity*, 11(6), 545-553. <https://doi.org/10.1111/icad.12295>

Košulič, M. (2010). Cesta k přírodě blízkému hospodářskému lesu. FSC ČR, Brno.

KRÁSA A. (2015). Ochrana saproxylického hmyzu a opatření na jeho podporu. Metodika AOPK

- Kucbel, S., Saniga, M., Jaloviari, P., Vencurik, J., (2012). Stand structure and temporal variability in old-growth beech-dominated forests of the northwestern Carpathians: A 40years perspective. *Forest Ecology and Management*, 264: 125–133.
- Kula, E., (2010). Revitalization liming and the response of soil fauna. *Acta Univ. Agric. Silv. Mendelianae Brunensis* 58 (4), 149–158. <https://doi.org/10.11118/actaun201058040149>
- Kunin, W. E. (2019). Robust evidence of declines in insect abundance and biodiversity. *Nature*, 574(7780), 641-642. <https://doi.org/10.1038/d41586-019-03241-9>
- Lachat, T., Chumak, M., Chumak, V., Jakoby, O., Müller, J., Tanadini, M., Wermelinger, B., Didham, R., & Jonsell, M. (2016). Influence of canopy gaps on saproxylic beetles in primeval beech forests: a case study from the Uholka-Shyrokyi Luh forest, Ukraine. *Insect Conservation and Diversity*, 9(6), 559-573. <https://doi.org/10.1111/icad.12188>
- Laibner, S. (2000). *Elateridae of the Czech and Slovak Republics: Elateridae České a Slovenské republiky*. Nakladatelství Kabourek.
- Larivière, D., Holmström, E., Petersson, L., Djupström, L., & Weslien, J. (2023). Ten years after: Release cutting around old oaks still affects oak vitality and saproxylic beetles in a Norway spruce stand. *Agricultural and Forest Entomology*, 25(3), 416-426. <https://doi.org/10.1111/afe.12563>
- Leidinger, J., Seibold, S., Weisser, W. W., Lange, M., Schall, P., Türke, M., & Gossner, M. M. (2019). Effects of forest management on herbivorous insects in temperate Europe. *Forest Ecology and Management*, 437, 232-245. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2019.01.013>
- Lepš, J., & Šmilauer, P. (2016). *Biostatistika*. Nakladatelství Jihočeské univerzity v Českých Budějovicích.
- Lettenmaier, L., Seibold, S., Bäessler, C., Brandl, R., Gruppe, A., Müller, J., & Hage, J. (2022). Beetle diversity is higher in sunny forests due to higher microclimatic heterogeneity in deadwood. *Oecologia*, 198(3), 825-834. <https://doi.org/10.1007/s00442-022-05141-8>
- Liang, J., Crowther, T., Picard, N., et al. (2016). Positive biodiversity-productivity relationship predominant in global forests. *Forest Ecology and Management*, 354: 6309
- Lindhe, A., & Lindelöw, Å. (2004). Cut high stumps of spruce, birch, aspen and oak as breeding substrates for saproxylic beetles. *Forest Ecology and Management*, 203(1-3), 1-20. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2004.07.047>
- Lindhe, A., Lindelöw, Å., & Åsenblad, N. (2005). Saproxylic Beetles in Standing Dead Wood Density in Relation to Substrate Sun-exposure and Diameter. *Biodiversity and Conservation*, 14(12), 3033-3053. <https://doi.org/10.1007/s10531-004-0314-y>
- Lira Dyson, B., Herpel, R., Karasch, P., Müller, J., Thom, D., & Bäessler, C. (2024). Effects of forest management on the key fungal decomposer *Fomes fomentarius* in European beech forests – Lessons from a large-scale experiment. *Forest Ecology and Management*, 552. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2023.121580>
- López-Bedoya, P. A., Magura, T., Edwards, F. A., Edwards, D. P., Rey-Benayas, J. M., Lövei, G. L., & Noriega, J. A. (2021). What level of native beetle diversity can be supported by forestry plantations? A global synthesis. *Insect Conservation and Diversity*, 14(6), 736-747. <https://doi.org/10.1111/icad.12518>
- Loskotová, T., Horák, J., (2016). The influence of mature oak stands and spruce plantations on soil-dwelling click beetles in lowland plantation forests. *PeerJ* 4, e1568. <https://doi.org/10.7717/peerj.1568>.

- Macagno, A. L. M., Hardersen, S., Nardi, G., Lo Giudice, G., & Mason, F. (2015). Measuring saproxylic beetle diversity in small and medium diameter dead wood: The "grab-and-go" method. *European Journal of Entomology*, 112(3), 510-519. <https://doi.org/10.14411/eje.2015.049>
- Marhoul P. (2008). Význam červených seznamů a červených knih pro ochranu ohrožených druhů. In: Horák J. (ed.): Brouci vázaní na dřeviny = Beetles Associated with Trees. Sborník referátů. 26. února 2008, Pardubice. Praha, Česká lesnická společnost: 58–62.
- Matějka, K., Viewegh, J. (2010). Species diversity and richness in forests under different management practices. *Zprávy Lesnického Výzkumu*, 55: 28–38.
- Mertlik, J. (2014). Faunistické mapování *Crepidophorus mutilatus* (Coleoptera: Elateridae) na území České republiky a Slovenska [Faunistics of *Crepidophorus mutilatus* (Coleoptera: Elateridae) in the Czech Republic and Slovakia]. *Elateridarium*, 8:36-56. <http://www.elateridae.com/elateridarium/page.php?idcl=224>
- Mertlik, J. (2023). Faunistické mapy druhů čeledí Cerophytidae, Elateridae, Eucnemidae a Throscidae (Coleoptera: Elateroidea) Česka a Slovenska. – Permanentní elektronická publikace 2007-2023 (aktualizace 1.1.2023). In: https://www.elateridae.com/pag_uni.php?idp=19
- Mertlik, J., (2017). Review of the saproxylic click-beetles (Coleoptera: Elateridae) in Eastern Bohemia (Czech Republic), with special emphasis on species of the oak forests. *Elateridarium* 11, 17–110.
- Mertlik, J., (2019). Faunistics of *Ischnodes sanguinicollis* (Coleoptera: Elateridae) in the Czechia and Slovakia. *Elateridarium* 13, 49–74.
- Meyer, P., Schmidt, M., Feldmann, E., Willig, J., & Larkin, R. (2021). Long-term development of species richness in a central European beech (*Fagus sylvatica*) forest affected by windthrow—Support for the intermediate disturbance hypothesis? *Ecology and Evolution*, 11(18), 12801-12815. <https://doi.org/10.1002/ece3.8028>
- Meyer, P., Tabaku, V., Lüpke, B.V. (2003). Die struktur albanischer Rotbuchen Urwald Ableitungen für eine naturnahe Buchenwirtschaft. *Forstwissenschaftliches Centralblatt*, 122: 47–58.
- Micó, E., Martínez-Pérez, S., Jordán-Núñez, J., Galante, E., & Micó-Vicent, B. (2022). On how the abandonment of traditional forest management practices could reduce saproxylic diversity in the Mediterranean Region. *Forest Ecology and Management*, 520. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2022.120402>
- Miklín, J., & Čížek, L. (2014). Erasing a European biodiversity hot-spot: Open woodlands, veteran trees and mature forests succumb to forestry intensification, succession, and logging in a UNESCO Biosphere Reserve. *Journal for Nature Conservation*, 22(1), 35-41. <https://doi.org/10.1016/j.jnc.2013.08.002>
- Mikoláš, M., Ujházy, K., Jasík, M., Wiezik, M., et al. (2019). Primary forest distribution and representation in a Central European landscape: Results of a large-scale field-based census. *Forest Ecology and Management*, 449.
- Minchin, P.R. (1987). An evaluation of the relative robustness of techniques for ecological ordination. *Vegetatio* 69, 89–107. <https://doi.org/10.1007/BF00038690>.
- Mollier, S., Kunstler, G., Dupouey, J. -L., & Bergès, L. (2022). Historical landscape matters for threatened species in French mountain forests. *Biological Conservation*, 269. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2022.109544>

- Müller, et al. (2013). Implications from large-scale spatial diversity patterns of saproxylic beetles for the conservation of European Beech forests. *Insect Conservation and Diversity*, 6(2), 162-169. <https://doi.org/10.1111/j.1752-4598.2012.00200.x>
- Müller, J., & 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), 981-992. <https://doi.org/10.1007/s10342-010-0400-5>
- Müller, J., Brustel, H., Brin, A., Bussler, H., Bouget, C., Obermaier, E., Heidinger, I. M. M., Lachat, T., Förster, B., Horak, J., Procházka, J., Köhler, F., Larrieu, L., Bense, U., Isacson, G., Zapponi, L., & Gossner, M. M. (2015). Increasing temperature may compensate for lower amounts of dead wood in driving richness of saproxylic beetles. *Ecography*, 38(5), 499-509. <https://doi.org/10.1111/ecog.00908>
- Müller, J., Bußler, H., & Kneib, T. (2008). Saproxylic beetle assemblages related to silvicultural management intensity and stand structures in a beech forest in Southern Germany. *Journal of Insect Conservation*, 12(2), 107-124. <https://doi.org/10.1007/s10841-006-9065-2>
- Müller, J., Engel, H., & Blaschke, M. (2007). Assemblages of wood-inhabiting fungi related to silvicultural management intensity in beech forests in southern Germany. *European Journal of Forest Research*, 126(4), 513-527. <https://doi.org/10.1007/s10342-007-0173-7>
- Müller, J., Jarzabek-Müller, A., Bussler, H., & Gossner, M. M. (2014). Hollow beech trees identified as keystone structures for saproxylic beetles by analyses of functional and phylogenetic diversity. *Animal Conservation*, 17(2), 154-162. <https://doi.org/10.1111/acv.12075>
- Nagel, L.M., Palik, B.J., Battaglia, M.A., D'amato, A.W., Guldin, J.M., et al. (2017). Adaptive silviculture for climate change: a national experiment in manager-scientist partnerships to apply an adaptation Framework. *Journal of Forestry*, 115: 167–178.
- Nagel, T.A., Svoboda, M., (2008). Gap disturbance regime in an old-growth Fagus-Abies forest in the Dinaric Mountains, Bosnia-Herzegovina. *Canadian Journal of Forest Research*, 38: 2728–2737.
- Nagel, T.A., Svoboda, M., Diaci, J. (2006). Regeneration patterns after intermediate wind disturbance in an old-growth Fagus-Abies forest in southeastern Slovenia. *Forest Ecology and Management*, 226: 268–278.
- Nakládal, O., Synek, J., & Zumr, V. (2023). Diurnal and Sex Ratio Flight Activity of Rare Cavity-Dweller *Eucnemis capucina* Ahrens, 1812 (Coleoptera: Eucnemidae) in Lowland Deciduous Forest. *Forests*, 14(4). <https://doi.org/10.3390/f14040720>
- Nakládal, O., Zumr, V. (2022). Faunistic Records from the Czech Republic – 526: Coleoptera: Eucnemidae (*Clypeorhagus clypeatus* Hampe, 1850). *Klapalekiana, Klapalekiana*, 58: 112, 2022 ISSN 1210-6100
- Nakládal, O., Zumr, V., Remeš, J., Macháčová, M., & Pešková, V. (2022). Heritage Trees as an Important Sanctuary for Saproxylic Beetles in the Central European Landscape: A Case Study from Litovelské Pomoraví, Czech Republic. *Forests*, 13(7). <https://doi.org/10.3390/f13071128>
- Nieto, A., & Alexander, K.N.A. (2010). European red list of saproxylic beetles. Luxembourg: Publications Office of the European Union: 45 s.
- Oettel, J., & Lapin, K. (2021). Linking forest management and biodiversity indicators to strengthen sustainable forest management in Europe. *Ecological Indicators*, 122. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2020.107275>

- Oettel, J., Zolles, A., Gschwantner, T., Lapin, K., Kindermann, G., Schweinzer, K. -M., Gossner, M. M., & Essl, F. (2023). Dynamics of standing deadwood in Austrian forests under varying forest management and climatic conditions. *Journal of Applied Ecology*, 60(4), 696-713. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.14359>
- O'Hara, K. L. (2016). What is close-to-nature silviculture in a changing world? *Forestry: An International Journal of Forest Research*, Volume 89, Issue 1, January, Pages 1–6, <https://doi.org/10.1093/forestry/cpv043>
- Okland, B. (1996). A comparison of three methods of trapping saproxylic beetles. *Eur J Entomol* 93:195–209
- Paillet, Y., Archaux, F., Boulanger, V., Debaive, N., Fuhr, M., Gilg, O., Gosselin, F., & Guilbert, E. (2017). Snags and large trees drive higher tree microhabitat densities in strict forest reserves. *Forest Ecology and Management*, 389, 176-186. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2016.12.014>
- Paillet, Y., et al. (2010). Biodiversity Differences between Managed and Unmanaged Forests: Meta-Analysis of Species Richness in Europe. *Conservation Biology*, 24(1), 101-112. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2009.01399.x>
- Pan, Y., Birdsey, R. A., Fang, J., Houghton, R., Kauppi, P. E., Kurz, W. A., Phillips, O. L., Shvidenko, A., Lewis, S. L., Canadell, J. G., Ciais, P., Jackson, R. B., Pacala, S. W., McGuire, A. D., Piao, S., Rautiainen, A., Sitch, S., & Hayes, D. (2011). A Large and Persistent Carbon Sink in the World's Forests. *Science*, 333(6045), 988-993. <https://doi.org/10.1126/science.1201609>
- Parajuli, R., & Markwith, S. H. (2023). Quantity is foremost but quality matters: A global meta-analysis of correlations of dead wood volume and biodiversity in forest ecosystems. *Biological Conservation*, 283. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2023.110100>
- Parisi, F., Lombardi, F., Sciarretta, A., Tognetti, R., Campanaro, A., Marchetti, M., & Trematerra, P. (2016). Spatial patterns of saproxylic beetles in a relic silver fir forest (Central Italy), relationships with forest structure and biodiversity indicators. *Forest Ecology and Management*, 381, 217-234. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2016.09.041>
- Parmain, G., Bouget, C., Müller, J., Horak, J., Gossner, M.M., Lachat, T., Isacsson, G., 2015. Can rove beetles (Staphylinidae) be excluded in studies focusing on saproxylic beetles in central European beech forests? *Bull. Entomol. Res.* 105 (1), 101–109. <https://doi.org/10.1017/S0007485314000741>
- Parviainen, J. (2005). Virgin and natural forests in the temperate zone of Europe. *Forest Snow and Landscape Research*, 79: 9–18.
- Perlík, M., Kraus, D., Bußler, H., Neudam, L., Pietsch, S., Mergner, U., Seidel, D., Sebek, P., & Thorn, S. (2023). Canopy openness as the main driver of aculeate Hymenoptera and saproxylic beetle diversity following natural disturbances and salvage logging. *Forest Ecology and Management*, 540. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2023.121033>
- Pickett, ST., White, PS. (2013) (eds). The ecology of natural disturbance and dynamics.
- Plán péče (2023). Plán péče pro NPR Voděradské bučiny 2021-2030.
- Podlaski, R. (2004). A development cycle of the forest with fir (*Abies alba* Mill.) and beech (*Fagus sylvatica* L.) in its species composition in the Świętokrzyski National Park. *Journal of Forest Science*, 50: 55–66.

- Podrázský, V. (2003). Effects of Norway spruce introduction on humus form changes in the Voděradské bučiny Nature Reserve Area. *Phytopendon*, 1: 23–26.
- Podrázský, V., Remeš, J. (2002). Dopad pěstování stanovištně nepůvodních dřevin na stav humusových forem v nivě Jalového potoka – Černokostecká oblast. *Zprávy lesnického výzkumu*, 47: 21–24.
- Podrázský, V., Remeš, J., (2005). Místo přírodě blízkého hospodaření v lesnické vědě a praxi. IN: *Přírodě blízké lesnictví na bázi přírodních procesů – cesta k udržitelným lesům*. NP a CHKO Šumava ve Vimperku, 9–12 p.
- Podrázský, V., Remeš, J., Farkač, J. (2010). Složení společenstev střevlíkovitých brouků (Coleoptera: Carabidae) v lesních porostech s různou druhovou strukturou a systémem hospodaření. *Zprávy lesnického výzkumu*, 55: 10–15.
- Podrázský, V., Vacek, S. (2006). Potential of the introskeletal erosion in the mountain forests of the CZ and role of forests in the prevention. In: *Forestry structure and policy in the CZ*, Sborník referátů. Kostelec nad Č. 1. 95 s.
- Poleno, Z., et al. (2007). *Teoretická východiska pěstování lesů*. Kostelec nad Č. lesy: Lesnická práce.
- Poleno, Z., Vacek, S., Podrázský, V., Remeš, J., Mikeska, M., Kobliha J., Bílek, L., Baláš, M. (2011): *Pěstování lesů I. Ekologické základy pěstování lesů*. Kostelec nad Černými lesy, Lesnická práce, s.r.o., 320 s
- Pretzsch, H., Bielak, K., Block, J., Bruchwald, A., Dieler, J., Ehrhart, H.P. et al. (2013). Productivity of mixed versus pure stands of oak (*Quercus petraea* (Matt.) Liebl. and *Quercus robur* L.) and European beech (*Fagus sylvatica* L.) along an ecological gradient. *Eur. J. For. Res.* 132, 263–280
- Procházka, J., & Schlaghamerský, J. (2019). Does dead wood volume affect saproxylic beetles in montane beech-fir forests of Central Europe? *Journal of Insect Conservation* (Vol. 23, Issue 1, pp. 157–173). <https://doi.org/10.1007/s10841-019-00130-4>
- Průša, E. (1990). *Přirozené lesy České republiky*. 1. vyd. Praha, Státní zemědělské nakladatelství. 246 pp.
- Průša, E. (2001). *Pěstování lesů na typologických základech*, 1. vyd. Kostelec nad Černými lesy, Lesnická práce, s. r. o., 594 s.
- Przepióra, F., Loch, J., & Ciach, M. (2020). Bark beetle infestation spots as biodiversity hotspots: Canopy gaps resulting from insect outbreaks enhance the species richness, diversity and abundance of birds breeding in coniferous forests. *Forest Ecology and Management*, 473. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2020.118280>
- Puletti, N., Canullo, R., Mattioli, W., Gawryś, R., Corona, P., & Czerepko, J. (2019). A dataset of forest volume deadwood estimates for Europe. *Annals of Forest Science* (Vol. 76, Issue 3). <https://doi.org/10.1007/s13595-019-0832-0>
- R Core Team (2023). *_R: A Language and Environment for Statistical Computing_*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <<https://www.R-project.org/>>.
- Ranius, T. (2006). Measuring the dispersal of saproxylic insects: a key characteristic for their conservation. *Population Ecology*, 48(3), 177-188. <https://doi.org/10.1007/s10144-006-0262-3>
- Rappa, N. J., Staab, M., Frey, J., Winiger, N., & Klein, A. -M. (2022). Multiple forest structural elements are needed to promote beetle biomass, diversity and abundance. *Forest Ecosystems*, 9. <https://doi.org/10.1016/j.fecs.2022.100056>

Reich, P.B., Hungate, B.A., Luo, Y. (2006). Carbon-Nitrogen Interactions in Terrestrial Ecosystems in Response to Rising Atmospheric Carbon Dioxide. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*. 37:611-636. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.37.091305.110039>

Remeš, J. (2008): Struktura porostů, jejich produkční potenciál a stav půd při uplatnění přírodě blízkého pěstování lesů. FLD ČZU Praha, 199 s.

Remeš, J. (2018). Development and present state of close-to-nature silviculture. *Journal of Landscape Ecology*, 11: 17-32.

Remeš, J., & Bílek, L. (2014). Obnova a strukturalizace přírodě blízkých porostů ve středních polohách. *Certifikační metoda*.

Remeš, J.; Novák, J.; Štefančík, I.; Dušek, D.; Slodičák, M.; Bílek, L.; Pulkrab, K. *Methods of Thinning for Silvicultural, Ecological and Economic Optimum of Spruce Forest Stands in Forest Management Units 43 And 45*; VÚLHM: Strnady, Czechia, 2016a; ISBN 978-80-7417-124-6.

Remeš, J.; Novák, J.; Štefančík, I.; Dušek, D.; Slodičák, M.; Bílek, L.; Pulkrab, K. *Methods of Thinning for Silvicultural, Ecological and Economic Optimum of Beech Forest Stands in Forest Management Units 43 And 45*; VÚLHM: Strnady, Czechia, 2016b; ISBN 978-80-7417-123-9.

Remeš, J.; Zumr, V.; Nakládal O. Pulkrab K. (2023). Opatření pro zvýšení úrovně ekosystémových služeb v oblasti biodiverzity lesa. In eds. Remeš, 2023 Ekosystémové služby lesa, sborník referátů, 21.9. 2023, 1. vydání ČLS, ISBN 978-80-02-03031-7

Roth, N., Doerfler, I., Bäessler, C., Blaschke, M., Bussler, H., Gossner, M. M., Heideroth, A., Thorn, S., Weisser, W. W., & Müller, J. (2018). Decadal effects of landscape-wide enrichment of dead wood on saproxylic organisms in beech forests of different historic management intensity. *Diversity and Distributions* (Vol. 25, Issue 3, pp. 430–441). <https://doi.org/10.1111/ddi.12870>

Rothacher, J., Hagge, J., Bäessler, C., Brandl, R., Gruppe, A., & Müller, J. (2023). Logging operations creating snags, logs, and stumps under open and closed canopies promote stand-scale beetle diversity. *Forest Ecology and Management* (Vol. 540, p. 121022). <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2023.121022>

Roubal, J. (1915). Osud xylophágů (A spolu příspěvek k historii našich lesů). *Časopis České společnosti entomologické*, XII (1-2): 23–27.

Sabatini, F.M., Burrascano, S., Keeton, W.S., Levers, et al. (2018). Where are Europe's last primary forests. *Diversity and Distributions*, 24: 1426–1439.

Saniga, M., Balanda, M., Kucbel, S., Jaloviar, P., et al. (2011). Cyclic changes in tree species composition of mixed-species forest in Western Carpathians: role of disturbance and tree regeneration. *Polish Journal of Ecology*, 59: 699–708.

Saniga, Pittner, Kucbel, Filípek, Jaloviar, Sedmáková, Vencurik. (2019). Dynamické zmeny štruktúry, regeneračné a zmena objemu mŕtveho dreva v rámci vývojového cyklu bukového pralesa NPR Stuzica (časová štúdia). *Technická univerzita vo Zvolene, Lesnícka fakulta*, 58 s.

Sebek, P., Vodka, S., Bogusch, P., Pech, P., Tropek, R., Weiss, M., Zimova, K., & Cizek, L. (2016). Open-grown trees as key habitats for arthropods in temperate woodlands: The diversity, composition, and conservation value of associated communities. *Forest Ecology and Management* (Vol. 380, pp. 172–181). <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2016.08.052>

Seibold, S., Bäessler, C., Baldrian, P., Reinhard, L., Thorn, S., Ulyshen, M. D., Weiß, I., & Müller, J. (2016). Dead-wood addition promotes non-saproxyllic epigeal arthropods but effects are mediated by

canopy openness. *Biological Conservation* (Vol. 204, pp. 181–188). <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2016.09.031>

Seibold, S., Bässler, C., Brandl, R., Gossner, M. M., Thorn, S., Ulyshen, M. D., & Müller, J. (2015b). Experimental studies of dead-wood biodiversity — A review identifying global gaps in knowledge. *Biological Conservation*, *191*, 139-149. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2015.06.006>

Seibold, S., Brandl, R., Buse, J., Hothorn, T., Schmidl, J., Thorn, S., & Müller, J. (2015a). Association of extinction risk of saproxylic beetles with ecological degradation of forests in Europe. *Conservation Biology*, *29*(2), 382-390. <https://doi.org/10.1111/cobi.12427>

Seibold, S., Gossner, M. M., Simons, N. K., Blüthgen, N., Müller, J., Ambarlı, D., Ammer, C., Bauhus, J., Fischer, M., Habel, J. C., Linsenmair, K. E., Naus, T., Penone, C., Prati, D., Schall, P., Schulze, E.-D., Vogt, J., Wöllauer, S., & Weisser, W. W. (2019). Arthropod decline in grasslands and forests is associated with landscape-level drivers. *Nature*, *574*(7780), 671-674. <https://doi.org/10.1038/s41586-019-1684-3>

Seibold, S., Weisser, W. W., Ambarlı, D., Gossner, M. M., Mori, A. S., Cadotte, M. W., Hagge, J., Bässler, C., & Thorn, S. (2023). Drivers of community assembly change during succession in wood-decomposing beetle communities. *Journal of Animal Ecology*, *92*(5), 965-978. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.13843>

Seidl, R., Thom, D., Kautz, M., Martin – Benito, D., et al. (2017). Forest disturbances under climate change. *Nature climate change*, *7*: 395–402.

Seidl, R.; Thom, D.; Kautz, M.; Martin-Benito, D.; Peltoniemi, M.; Vacchiano, G.; Wild, J.; Ascoli, D.; Petr, M.; Honkaniemi, J.; et al. (2017). Forest Disturbances Under Climate Change. *Nature Climate Change*, *7* (6), 395-402. <https://doi.org/10.1038/nclimate3303>.

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*: 357–367.

Schall, P., Gossner, M. M., Heinrichs, S., Fischer, M., Boch, S., Prati, D., Jung, K., Baumgartner, V., Blaser, S., Böhm, S., Buscot, F., Daniel, R., Goldmann, K., Kaiser, K., Kahl, T., Lange, M., Müller, J., Overmann, J., Renner, S. C., et al. (2018). The impact of even-aged and uneven-aged forest management on regional biodiversity of multiple taxa in European beech forests. *Journal of Applied Ecology*, *55*(1), 267-278. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12950>

Schelfhout, S., Mertens, J., Verheyen, K., Vesterdal, L., Baeten, L., Muys, B., De Schrijver, A., (2017). Tree species identity shapes earthworm communities. *Forests* *8*, 85. <https://doi.org/10.3390/f8030085>.

Schenker, N. & Gentleman, J. F. (2001). On judging the significance of differences by examining the overlap between confidence intervals. *Am. Stat.* *55*, 182–186.

Schiegg, K. (2000a) Effects of dead wood volume and connectivity on saproxylic insect species diversity, *Écoscience*, *7*:3, 290-298, DOI: 10.1080/11956860.2000.11682598

Schiegg, K. (2000b). Are there saproxylic beetle species characteristic of high dead wood connectivity? *Ecography* *23*: 579-587.

Schmidl, J., Bußler, H., (2004). Okologische Gilden xylobionter Kafer deutschlands. *Naturschutz Landschaftsplan*. *36*, 202–218.

Schmidt-Vogt, H. (1986). *Die fichte I*, Hamburg, Berlin.

Schnitzler, A., & Borlea F. (1998). Lesson from natural forests as keys for sustainable management and improvement of naturalness in managed broadleaved forests. *For Ecol. And Manage* 109. 293-303.

Schulze, K., Malek, Ž., Verburg, P.H., (2019). Towards better mapping of forest management patterns: a global al location approach. *For. Ecol. Manage.* 432, 776–785

Schurman, J.S., Trotsiuk, V., Bače, R., Čada, V., Fraver, S., Janda, P., et al. (2018). Large-scale disturbance legacies and the climate sensitivity of primary *Picea abies* forests. *Global Change Biology*.

Schütz, J., Saniga, M., Diaci, J., Vrška, T. (2016). Comparing close-to-nature silviculture with processes in pristine forests: lessons from Central Europe. *Annals of Forest Science*, 73: 911–921.

Siitonen, J. (2001). Forest management, coarse woody debris and saproxylic organisms: Fennoscandian boreal forest as example. *Ecological Bulletin* 49:11–41.

Slodičák, M.; Novák, J. Growth, Structure and Static Stability of Norway Spruce Stands with Different Thinning Regimes. Kostelec nad Černými Lesy; Lesnická práce; Folia Forestalia Bohemica: Brno, Czechia, 2007; 128p, ISBN 978-80-86386-91-1.

Smejkal, G. M., Bindi, C., Visoiu-Smejkal, D. (1995). Banater Urwalder. Miton verlag, 198 s.
Speight, M.C.D., (1989). Saproxylic Invertebrates and Their Conservation. Council of Europe, Srivastava, D.S.

Sroka, K., Finch, O., 2006. Ground beetle diversity in ancient woodland remnants in north-western Germany (Coleoptera, Carabidae). *J. Insect Conserv.* 10 (4), 335–350. <https://doi.org/10.1007/s10841-006-9008-y>

Svoboda, M., Fraver, S., Janda, P., Bače, R., Zenáhlíková, J. (2010). Natural development and regeneration of a Central European montane spruce forest. *Forest Ecology and Management*, 260: 707–714.

Svoboda, M., Janda, P., Bače, R., Fraver, S., Nagel, T.A., Rejzek, J., et al. (2014). Landscape-level variability in historical disturbance in primary *Picea abies* mountain forests of the Eastern Carpathians. Romania. *Journal of Vegetation Science*, 25: 386–401.

Svoboda, P., *Život lesa*. (1952), Nakladatelství Brázda, Praha 895 s.

Szewczyk, J., Szwagrzyk, J. (1996). Tree regeneration on rotten wood and on soil in old-growth stand. *Vegetatio*, 122: 37–46.

Šimůnek, V., Vacek, Z., Vacek, S., Králíček, I., Vančura, K. Growth variability of European beech (*Fagus sylvatica* L.) natural forests: Dendroclimatic study from Krkonoše National Park. *Central European Forestry*, 2019, vol. 65, no. 2, p. 92–102.

Šmilauer P., Lepš J. (2014). *Multivariate analysis of ecological data using CANOCO 5*. Cambridge: Cambridge University Press DOI 10.1017/CBO9781139627061.

Špulák, O., Kacálek, D. (2011). Historie zalesnění nelesných půd na území České republiky. *Zprávy lesnického výzkumu*, 56: 5–49.

Šrámek O. (1983a): SPR Voděradské bučiny – I. Část. Působení člověka a škodlivých přírodních činitelů na vývoj lesa. *Památky a příroda* 8: 166–171, Praha.

Šrámek O. (1983b): SPR Voděradské bučiny – II. Část. Vývoj lesů. *Památky a příroda* 8: 241–248, Praha.

Tabaku, V. (2000). Struktur von Buchen-Urwäldern in Albanien im Vergleich mit deutschen Buchen-Naturwaldreservaten und Wirtschaftswäldern. Cuvillier Verlag, Göttingen.

Tesař, V., ed. (2007). *Pro silva Bohemica, deset let přestavby pasečného lesa: Pro silva Bohemica, ten years of the transformation of the even-aged forest*. Brno [i.e. Kostelec nad Černými lesy]: *Lesnická práce*. Folia forestalia Bohemica. ISBN isbn978-80-87154-13-7.

Thorn, S., Bässler, C., Brandl, R., Burton, P. J., Cahall, R., Campbell, J. L., Castro, J., Choi, C. -Y., Cobb, T., Donato, D. C., Durska, E., Fontaine, J. B., Gauthier, S., Hebert, C., Hothorn, T., Hutto, R. L., Lee, E. -J., Leverkus, A. B., Lindenmayer, D. B., et al. (2018). Impacts of salvage logging on biodiversity: A meta-analysis. *Journal of Applied Ecology*, 55(1), 279-289. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12945>

Tillman, D., Reich, P.B., Knops, J.M.H. (2006). Biodiversity and ekosystém stability in a decade-long grassland experiment. *Nature* 441, 629-632.

Tillon, L., Bouget, C., Paillet, Y., & Aulagnier, S. (2016). How does deadwood structure temperate forest bat assemblages?. *European Journal of Forest Research*, 135(3), 433-449.

Tyler, G., 2008. Differences in abundance, species richness, and body size of ground beetles (Coleoptera: Carabidae) between beech (*Fagus sylvatica* L.) forests on Podzol and Cambisol. *For. Ecol. Manag.* 256, 2154–2159

Uhl, B., Krah, F.-S., Baldrian, P., Brandl, R., Hagge, J., Müller, J., Thorn, S., Vojtech, T., & Bässler, C. (2022). Snags, logs, stumps, and microclimate as tools optimizing deadwood enrichment for forest biodiversity. *Biological Conservation* (Vol. 270, p. 109569). <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2022.109569>

Ulyshen, M.D., 2018. Saproxylic Insects, Zoological Monographs. Springer International Publishing, Cham. 10.1007/978-3-319-75937-1.

Vacek S, Vacek Z, Schwarz O (2010). Struktura a vývoj lesních porostů na výzkumných plochách v národních parcích Krkonoš. *Lesnická práce s. r. o., Kostelec nad Černými lesy*, pp. 568 s.

Vacek, S, Simon J., Remeš J. (2007). *Obhospodařování bohatě strukturovaných a přírodě blízkých lesů*. Kostelec nad Černými lesy: *Lesnická práce*. ISBN 978-80-86386-99-7.

Vacek, S. ED, et al. (2007b). *Ekologické základy pěstování lesů*. Pěstební výkladový slovník, 223–280

Vacek, Z., Vacek, S., Bílek L., Remeš, J., Štefančík, I. (2015). Changes in horizontal structure of natural beech forests on an altitudinal gradient in the Sudetes. *Dendrobiology*, 3: 33–45.

Vera, F. W. M. (Ed.). (2000). *Grazing ecology and forest history*. CABI. <https://doi.org/10.1079/9780851994420.0000>

Verkerk, P. J., Lindner, M., Zanchi, G., & Zudin, S. (2011). Assessing impacts of intensified biomass removal on deadwood in European forests. *Ecological Indicators*, 11(1), 27-35. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2009.04.004>

Vrška, T. (2006). *Dynamika vývoje pralesovitých rezervací v České republice*. Svazek II, Lužní lesy – Cahnov-Soutok, Ranšpurk, Jiřina. Přeložil Martina Z. Svobodová. Praha: Academia.

Vrška, T. et al. (2002). *Dynamika vývoje pralesovitých rezervací v České republice: Developmental dynamics of virgin forest reserves in the Czech Republic*. Svazek I, Českomoravská vrchovina – Polom, Žákova hora =. Praha: Academia.

Vrška, T., Adam, D. (2009). Významné lokality přirozených lesů. – In: Hrnčiarová, T., Mackovčín, P. a kol., Atlas krajiny České republiky. Ministerstvo životního prostředí ČR a Výzkumný ústav Silva Taroucy pro krajinu a okrasné zahradnictví, Praha–Průhonice, oddíl 6.1.

Vrška, T., Přívětivý, T., Hort, L., Adam, D., Janík, D., Unar, P., Šamonil, P., Táborská, M., Král, K. (2018): Rok českých pralesů III. – Skrytý svět tlejícího dřeva. *Živa*, 3/2018.

Vyskot, M. et al. Československé pralesy, 1981, 1. vyd. Praha, Academia, 272 s.

Wagner, D. L., Grames, E. M., Forister, M. L., Berenbaum, M. R., & Stopak, D. (2021). Insect decline in the Anthropocene: Death by a thousand cuts. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 118(2). <https://doi.org/10.1073/pnas.2023989118>

Wambsganss, J., Stutz, K. P., & Lang, F. (2017). European beech deadwood can increase soil organic carbon sequestration in forest topsoils. *Forest Ecology and Management*, 405, 200-209. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2017.08.053>

Warnaffe, G., Lebrun, P. (2004). Effects of forest management on carabid in Belgium: implications for biodiversity conservation, *Biological Conservation*, 118: 219–234.

Weiss, M., Kozel, P., Zapletal, M., Hauck, D., Prochazka, J., Benes, J., Cizek, L., & Sebek, P. (2021). The effect of coppicing on insect biodiversity. Small-scale mosaics of successional stages drive community turnover. *Forest Ecology and Management*, 483. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2020.118774>

Welti, E. A. R., Zajicek, P., Frenzel, M., Ayasse, M., Bornholdt, T., et al. (2022). Temperature drives variation in flying insect biomass across a German malaise trap network. *Insect Conservation and Diversity*, 15(2), 168-180. <https://doi.org/10.1111/icad.12555>

Winter, S., Möller, G. (2008). Micohabitats in lowland beech forests as monitoring tool for nature conservation. *Forest Ecology and Management*, 25: 1251–1261.

Zákon č. 114/1992 Sb. Zákon České národní rady o ochraně přírody a krajiny. Online: <https://www.zakonyprolidi.cz/cs/1992-114>

Zlatník, A., (1976). Přehled skupin typů geobiocenů původních lesních a křovinných CSSR. Zpr. Geogr. úst. Cs. akad. v věd., č 13 sv. 3/4, s. 55–64, Brno.

Zpráva o stavu lesů a lesního hospodářství v ČR v roce 2021. Online: <http://eagri.cz/public/web/mze/ministerstvo-zemedelstvi/vyrocní-a-hodnotící-zpravy/zpravy-o-stavu-zemedelstvi/>, 978-80-7434-669-9

Zumr, V., Nakládal, O., Bílek, L., Remeš, J. (2023). The diameter of beech snags is an important factor for saproxylic beetle richness: Implications for forest management and conservation. *Forest Ecosystems* (Vol. 10, p. 100143). <https://doi.org/10.1016/j.fecs.2023.100143>

Zumr, V., Nakládal, O., Remeš, J., Brestovanská, T., †Zumr, V. (2022). Diversity of click beetles in managed nonnative coniferous and native beech stands: Consequences of changes in the structural and species composition of tree stands in Central Europe. *Forest Ecosystems*, 9. <https://doi.org/10.1016/j.fecs.2022.100057>

Zuo, J., Muys, B., Berg, M. P., Hefting, M. M., van Logtestijn, R. S. P., van Hal, J., & Cornelissen, J. H. C. (2023). Earthworms are not just “earth” worms: Multiple drivers to large diversity in deadwood. *Forest Ecology and Management*, 530. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2022.120746>

Žemaitis, P., Gil, W., Borowski, Z. Importance of stand structure and neighborhood in European beech regeneratio. *Forest Ecology and Management*, 2019, p. 55–66.