

2023/2024

ČESKÁ ZEMĚDĚLSKÁ UNIVERZITA V PRAZE

Fakulta lesnická a dřevařská

ZADÁNÍ BAKALÁŘSKÉ PRÁCE

Jan Kolčaba

Lesnictví

Ochrana a pěstování lesních ekosystémů

Název práce

Vliv struktury lesa na diverzitu saproxylických hub v horských smrkových pralesích

Název anglicky

1.1 Effect of forest structure on the diversity of saproxylic fungi in mountain spruce primary forests

1.2 Cíle práce

- 1) shrnout dosavadní poznatky o významu saproxylických hub v lesním ekosystému, jejich diverzitě a faktorech, které na ni mají vliv, se zaměřením na pralesní společenstva
- 2) prozkoumat vztah mezi diverzitou saproxylických hub a strukturou horského smrkového pralesa
- 3) na základě výsledků navrhnout managementová opatření na zvýšení diverzity saproxylických hub ve smrkových porostech

1.3 Metodika

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

Harmonogram zpracování:

březen 2023 — Zadání BP

duben–prosinec 2023 — Studium
literatury léto 2023 — Terénní odběr
vzorků podzim 2023 — Zpracování dat
prosinec 2023 — Odevzdání osnovy práce a kostry literárních zdrojů školiteli
zima 2023/2024 — Příprava textu BP
březen 2024 — Konzultace finální podoby práce se školitelem
duben 2024 — Předložení práce

1.4 Doporučený rozsah práce

30 – 40 stran

1.5 Klíčová slova

mrtvé dřevo, biodiverzita, smrk ztepilý, Západní Karpaty

1.6 Doporučené zdroje informací

- Bässler, C., Müller, J., Lepšová, A., Holzer, H., Pouska, V., 2012. Diversity of wood-decaying fungi under different disturbance regimes—a case study from spruce mountain forests Biodiversity and Conservation 21(1):33-49. <https://doi.org/10.1007/s10531-011-0159-0>
- 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 dead-wood-dependent organisms. Journal of Applied Ecology 57(12). <https://doi.org/10.1111/1365-2664.13741>
- Ferenčík, M., Svitok, M., Mikoláš, M., Hofmeister, J., Majdanová, L., Vostarek, O., Kozák, D., Bače, R., Begovič, K., Beťák, J., Čada, V., Dušátko, M., Dvořák, D., Frankovič, M., Gloor, R., Janda, P., Kameniar, O., Kříž, M., Kunca, V., Markuljaková, K., Ralhan, D., Rodrigo, R., Rydval, M., Pavlin, J., Pouska, V., Synek, M., Zemlerová, V., Svoboda, M., 2022. Spatial and temporal extents of natural disturbances differentiate deadwood-inhabiting fungal communities in spruce primary forest ecosystems. Forest Ecology and Management 517(7):120272. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2022.120272>
- Holec, J., Kučera, T., Beťák, J., Hort, L. 2020. Macrofungi on large decaying spruce trunks in a Central European old-growth forest: what factors affect their species richness and composition? Mycological Progress 19:53–66. <https://doi.org/10.1007/s11557-019-01541-y>
- Meigs, G. W., Morrissey, R. C., Bače, R., Chaskovskyy, O., Čada, V., Després, T., ... & Svoboda, M. (2017). More ways than one: Mixed-severity disturbance regimes foster structural complexity via multiple developmental pathways. Forest Ecology and Management, 406, 410-426.
- Mikoláš, M., Ujházy, K., Jasík, M., Wiezik, M., Gallay, I., Polák, P., Vysoký, J., Čiliak, M., Meigs, G.W., Svoboda, M., Trotsiuk, V., Keeton, W.S., 2019. Primary forest distribution and representation in a Central European landscape: Results of a large-scale field-based census. Forest Ecology and Management 449, 117466. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2019.117466>
- Pouska, V., Svoboda, M., Lepšová, A., 2010. The diversity of wood-decaying fungi in relation to changing site conditions in an old-growth mountain spruce forest, Central Europe. European Journal of Forest Research 129, 219–231. <https://doi.org/10.1007/s10342-009-0324-0>

Vítková, L., Bače, R., Kjučukov, P., Svobora, M., 2018. Deadwood management in Central European forests:

Key considerations for practical implementation. *Forest Ecology and Management* 429(2):394-394 <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2018.07.034>



Předběžný termín obhajoby
2023/24 LS – FLD

Vedoucí práce
Ing. Martin Mikoláš, Ph.D.

1.7 Garantující pracoviště

Katedra ekologie lesa

Elektronicky schváleno dne 17. 2. 2023

prof. Ing. Miroslav Svoboda, Ph.D.

Vedoucí katedry

Elektronicky schváleno dne 28. 1. 2024

prof. Ing. Róbert Marušák, PhD.

Děkan

V Praze dne 02. 04. 2024



Prohlášení

Prohlašuji, že jsem bakalářskou práci na téma: **Vliv struktury lesa na diverzitu saproxylických hub v horských smrkových pralesích** vypracoval samostatně a citoval jsem všechny informační zdroje, které jsem v práci použil, a které jsem rovněž uvedl na konci práce v seznamu použitých informačních zdrojů.

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

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

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

V Praze dne _____



Poděkování

Rád bych touto cestou poděkoval Ing. Martinu Mikoláši, Ph.D. za jeho podporu a vklady v procesu tvorby této práce, Ing. Lindě Majdanové za její cenné rady a doporučení v oblasti mykologie a také všem organizátorům i účastníkům výjezdu na Slovensko v rámci projektu REMOTE, díky kterým se jednalo o poučnou a zároveň velmi příjemnou akci.

Vliv struktury lesa na diverzitu saproxylických hub v horských smrkových pralesích

Souhrn

Lesy mají obrovský význam pro zachování biologické rozmanitosti, jelikož poskytují životní prostředí mnoha druhům rostlin a živočichů. proto se v současné době stále více v oblasti lesnictví objevuje trend zaměřený na obnovu přirozeného charakteru lesů za účelem zvyšování jejich ekologické odolnosti a biodiverzity. Ačkoliv jsou houby základní skupinou lesních organismů a z hlediska koloběhu živin a uhlíku hrají zásadní úlohu ve fungování lesních ekosystémů, jejich konkrétní životní strategie a ekologické vazby zůstávají nedostatečně prozkoumané, a to zejména u méně častých druhů. Tato práce s cílem popsat strukturu pralesů a pochopit vliv struktury lesů na společenstva saproxylických hub analyzuje mykologická a strukturní data nasbíraná na 51 výzkumných plochách v devíti nejzachovalejších horských smrkových pralesích Západních Karpat na Slovensku, která následně vzájemně porovnává.

Z analýzy struktury pralesů byla zaznamenána vysoká variabilita ve věkové struktuře stromů, množství mrtvého dřeva a hustotě korunového zapojení. V každém zkoumaném pralesi byly identifikovány stromy starší než 250 let a objem mrtvého dřeva nikdy nepoklesl pod 167 m³/ha na úrovni porostu a pouze na šesti výzkumných plochách byl objem mrtvého dřeva nižší než 100 m³/ha, přičemž průměrný objem mrtvého dřeva na ploše činil 303 m³/ha s vysokou variabilitou ve stádiích rozkladu. Celkem bylo zkoumáno 567 objektů mrtvého dřeva, na kterých bylo identifikováno 224 unikátních houbových druhů, z toho 59 uvedených na červených seznamech hub. Mezi porosty byly určité rozdíly, nejchudší porost měl průměrně 19.5 druhů na ploše, nejbohatší porost pak 30.6 druhů na ploše. Počet druhů v ostatních porostech se však pohyboval mezi průměrně 20 až 26 druhy na ploše.

Struktura pralesu měla významný vliv na druhovou bohatost hub. Nejsilnější souvislosti byly nalezeny mezi celkovým počtem vyskytujících se druhů a objemem mrtvého dřeva, zejména pak dřeva v pokročilejších stádiích rozkladu. Výskyt ohrožených druhů hub je pak vázán především na porosty se silnějším zápojem, kde se vyskytují staré stromy a mrtvé dřevo v nejvyšších stádiích rozkladu.

Výsledky výzkumu naznačují, že temperátní pralesy Evropy tvoří jedinečný biotop s vysokým výskytem vzácných a ohrožených druhů hub, jenž je udržován díky dynamice přirozených ekosystémových procesů, které zajišťují trvalou udržitelnost optimálních podmínek pro jejich přežívání. Získané poznatky představují relevantní přínos pro efektivnější management lesů s důrazem na zachování biologické rozmanitosti.

Formatted: Font: (Default) +Body (Calibri)

Commented [MM1]: Toto je pravda, ale asi mozeme abstrakt trocha skratit?

Formatted: Font: (Default) +Body (Calibri), 12 pt

Formatted: Font: 12 pt

Formatted: Font: (Default) +Body (Calibri)

Formatted: Font: (Default) +Body (Calibri)

Formatted: Font: 12 pt

Formatted: Left, Indent: First line: 0.49", Line spacing: Multiple 1.15 li

Commented [MM2]: To nie je az tak malo 😊

Formatted: Font: (Default) +Body (Calibri), 12 pt

Pro zachování vysoké biodiverzity hub není dostatečující pouze kvantitativní aspekt mrtvého dřeva v lesích, ale klíčovou roli hraje také jeho kvalita a rozmanitost. Zejména pro výskyt vzácných druhů je pak zásadní udržení kontinuity porostů po dlouhá staletí. Pro efektivní management s cílem zvýšit diverzitu hub je důležité strategické obohacování lesů mrtvým dřevem všech dostupných druhů a rozměrů, ale také ponechávání zejména méně ekonomicky atraktivních a přestarých částí porostů v bezzásahovém režimu.

Klíčová slova: mrtvé dřevo, horské pralesy, smrk ztepilý, dřevní houby, saproxylické organismy, Západní Karpaty, biodiverzita

Effect of forest structure on the diversity of saproxylic fungi in mountain spruce primary forests

Summary

Forests play a significant role in preserving biological diversity, as they provide key habitats for numerous species of plants and animals. Because of that, there is an increasing trend in forestry towards restoring the natural character of forests to enhance their ecological resilience and biodiversity. Although fungi are an extremely important group of forest organisms and play a crucial role in nutrient and carbon cycling in forest ecosystems, their specific life strategies and ecological relationships remain insufficiently explored, especially when it comes to less common species. This study aims to describe the structure of primary forests and to understand the influence of forest structure on saproxylic fungal communities, analyzing mycological and structural data collected from 51 research plots in nine of the most preserved mountainous spruce forests in the Western Carpathians in Slovakia, which are then compared.

The analysis of forest structure revealed high variability in tree age structure, amount of deadwood and canopy density. In each examined forest, trees older than 250 years were present, and the volume of deadwood never fell below 167 m³/ha at stand level, with only six research plots having deadwood volume lower than 100 m³/ha, while the average deadwood volume per plot was 303 m³/ha with high variability in decay stages. A total of 567 deadwood objects were examined and 224 unique fungal species were identified, 59 of which were listed on fungal red lists. Certain differences were observed among stands, with the least diverse stand averaging 19.5 species per plot and the most diverse stand averaging 30.6 species per plot. Species richness on other plots ranged from an average of 20 to 26 species per plot.

Forest structure significantly influenced fungal species richness. Strongest correlations were found between the total number of occurring species and deadwood volume, especially deadwood in more advanced decay stages. The occurrence of threatened fungal species was primarily linked to stands with denser canopies, where old trees and deadwood in the most advanced decay stages were present.

The research results suggest that European temperate forests are a unique habitat with high occurrence of rare and threatened fungal species, sustained by the dynamics of natural ecosystem processes which ensure the continuous sustainability of optimal conditions for their survival. These findings provide a relevant contribution to more effective forest management, emphasizing the preservation of biological diversity.

To maintain high fungal biodiversity, it is not sufficient to focus solely on the quantitative aspect of deadwood in forests, because its quality and diversity play a crucial role as well. Especially for the occurrence of rare species, maintaining stand continuity over

centuries is essential. For effective management aimed at increasing fungal diversity, strategic enrichment of forests with deadwood of all available species and dimensions is recommended, as well as leaving economically unattractive and overly old parts of stands under non-intervention management.

Keywords: deadwood, mountain primary forests, norway spruce, wood fungi, saproxylic organisms, West Carpathians, biodiversity



Obsah

1. Úvod	12
2. Cíl práce	14
3. Literární rešerše	15
3.1 Charakteristika horských smrkových pralesů	15
3.2 Proč jsou pralesy důležité pro houby?	19
3.3 Proč jsou houby důležité pro lesy?	25
4. Metodika	28
4.1 Oblast výzkumu	28
4.2 Metodika sběru strukturních dat	28
4.3 Metodika sběru mykologických dat	31
4.4 Analýza dat	31
5. Výsledky	33
5.1 Stanovištní poměry	33
5.2 Nalezené druhy	36
5.3 Vliv struktury lesa na počet druhů hub	40
6. Diskuse	44
6.1 Návrh managementových opatření pro hospodářské lesy	47
7. Závěr	52
8. Zdroje	53

1. Úvod

V reakci na stále závažnější dopady klimatických změn se čím dál více uznává nutnost systematické obnovy přírodní struktury a na to navazující biodiverzity lesních ekosystémů za účelem posílit jejich odolnost vůči stále extrémnějším a hůře předvídatelným podmínkám. Data z pralesů hrají ve výzkumu zásadní roli, jelikož poskytují důležité poznatky o optimálních podmínkách pro rozvoj lesních společenstev a ekosystémové dynamice v pralesním prostředí. Vědecké poznatky o struktuře a biodiverzitě pralesů jsou stále více uznávány jako zásadní součást procesu tvorby strategií udržitelného lesnictví (Muys et al., 2022).

Horské smrkové pralesy patří k posledním místům v Evropě, kde je stále možné pozorovat a zkoumat průběh přirozených ekosystémových procesů v porostech s dominancí smrku ztepilého (*Picea abies*). Současné plochy těchto nedotčených porostů však dosahují pouze zlomku jejich původního rozšíření, v ČR se vyskytuje pouze několik takových lokalit, mezi nimi například Boubínský prales, lesy na úpatí vrcholu Trojmezna na Šumavě či les na úpatí Malého Šišáku v Krkonoších (pralesy.cz). Na Slovensku najdeme 127 lokalit na nejhůře dostupných svazích především ve Vysokých Tatrách (Mikoláš et al., 2019) a největší plochy těchto pralesů jsou pak k nalezení v rumunských Karpatech, kde se jich nachází potenciálně desítky až stovky tisíc hektarů, nicméně tyto plochy dodnes nejsou v plném rozsahu přesně zmapované a až na výjimky ani zákonem chráněné, tím pádem hrozí jejich destrukce těžbou.

Tyto přirozené lesy mají naprosto zásadní význam pro diverzitu nespočtu živých organismů, houby nevyjímaje. Diverzita druhů přirozených lesů je do velké míry řízena především přirozeným režimem disturbancí, který zajišťuje velký objem a značnou diverzitu mrtvého či odumírajícího dřeva, velkou rozmanitost mikrostanovišť a unikátní mikroklima (Kozák et al 2021, Ferenčík et al. 2022). Kromě toho, že zde můžeme najít houby v nebývalých abundancích, tak se zde vyskytuje také mnoho vzácných druhů, včetně zástupců na českém červeném seznamu hub, z nichž některé mimo území pralesů nenalezneme vůbec. Současný stav ochrany fragmentovaných zbytků pralesů však není optimální kvůli genetické izolaci zdejších vzácných populací a hrozbě disturbance velkého rozsahu, která by některé druhy mohla na poměrně velkém území zcela vyhubit.

Saproxytické houby mají ve všech lesních ekosystémech zásadní význam jako rozkladači mrtvé či odumírající dřevní hmoty, tím pádem je jejich fungování zásadní pro udržování kvalitních půdních podmínek, fungující koloběh živin, zabránění excesivní akumulace mrtvé dřevní hmoty, tvorbu mikrostanovišť pro další organismy a v neposlední řadě také pro vázání uhlíku z atmosféry do půdy. Ve většině dnešních Evropských lesů je však kvůli staletím intenzivní těžby dřeva a změnám přirozené struktury porostů zásadním způsobem narušena druhová skladba, diverzita i abundance houbových organismů. V současných lesích jsou saproxytické a parazitické houby navíc vnímány jako nežádoucí škůdci, kteří jsou v největší možné míře eliminováni, jelikož produkce co největšího objemu zdravého dříví je hlavním cílem současného lesnictví. Je nutné zdůraznit, že význam mrtvého dřeva jako základního

ekosystémového prvku je uznáván jak v akademickém prostředí, tak i mezi odborníky v lesnickém sektoru (Bače & Svoboda, 2016; Muys et al., 2022), stává se nedílnou součástí strategií udržitelného lesnictví a je klíčem k zachování biologické rozmanitosti a stability lesních ekosystémů do budoucna.

Díky vysoké citlivosti hub na změny strukturních elementů lesního prostředí je s jejich pomocí možné analyzovat, které prvky lesního prostředí jsou zásadní pro biodiverzitu. Tato práce přináší diskuzi o přenesení poznatků z nedotčených pralesů do standardních praktik lesního managementu s cílem podpořit udržitelné hospodářství, zachování a zvyšování biodiverzity a zvýšení odolnosti lesů.

2. Cíl práce

Cílem práce je literární rešerše shrnující současné poznatky o vlivu struktury smrkových pralesů na výskyt saproxylických hub, poznatky o důležitosti a užitečnosti saproxylických hub v lesním ekosystému i mimo něj a nakonec důvody, kvůli kterým je tvorba stanovišť pro dřevní houby zejména pomocí obohacování porostů mrtvým dřevem důležitá i v hospodářských lesích.

V druhé části této práce provedu analýzu mykologických dat z výzkumných ploch ve smrkových pralesích na Slovensku a na základě kombinace svých výsledků a vědeckých studií na toto téma navrhu managementová opatření pro zvýšení biodiverzity saproxylických hub v hospodářských smrkových lesích vyšších poloh.

3 Literární roešerše

3.1 Charakteristika horských smrkových pralesů

Smrk ztepilý (*Picea abies*) patří mezi nejvýznamnější druhy stromů Evropy z ekologického i hospodářského hlediska. (Caudullo et al., 2016) Jeho výskyt je zásadně ovlivněn vegetační stupňovitostí, v boreálních oblastech severní Evropy se vyskytuje ve výšce hladiny moře, ve střední Evropě pak v montánní a sub-alpinské oblasti, tedy především ve stupni smrkovém a smrkojedlobukovém dle Zlatníka (v příměsi smrk však najdeme i ve stupni klečovém a jedlobukovém). V Alpách je pak výskyt smrku ztepilého zaznamenán až do výšky přibližně 2400 m n. m.. Smrkové pralesy v Česku, na Slovensku a v Rumunsku, na které se zaměřuje tato práce, mají svou horní hranici výskytu mezi 1550 až 1600 m n. m. (Crişan et al., 2023; Mikoláš et al., 2019)

Ekologické nároky smrku ztepilého jsou následující: Na kvalitu substrátu je nenáročný a dokáže růst i na půdách kyselých, s vysokou skeletovitostí či na půdách podzolových až rašelinných, preferuje však silnou humusovou vrstvu. Svým opadem navíc k okyselování a podzolizaci půd mnohdy přispívá. Vyskytuje se na místech s nadprůměrným úhrnem srážek (1200 – 1700 mm ročně) (Caudullo et al., 2016), je odolný vůči mrazu a jeho horské ekotypy jsou velmi odolné i vůči námrazám, mrazovým prasklinám a těžkému sněhu díky specifické morfologii jejich koruny, která umožňuje ohyb větví pod vahou sněhu. (Caré et al., 2020)

Toleruje zástin a přežije ve spodních etážích porostu i několik desítek let, avšak při optimálních podmínkách a dostatku světla dokáže velmi hustě zmlazovat a mladí jedinci mají prvních 5-10 let života velké výškové přírůsty. (Caudullo et al., 2016) Zároveň se jedná o strom dlouhověký, jsou zaznamenáni i jedinci starší 400 let, například nyní již uhynulý Král smrků v Boubínském pralesi. Nedávno však byli zaznamenáni i jedinci, jejichž fosilizovaný kořenový systém dosahoval dle radiokarbonového datování věku 8000 – 10 000 let. Tohoto úctyhodného věku sice nedosáhl jeden kmen, ale mnoho geneticky identických kmenů, které se vegetativně rozmnožují hřížením. (Nota et al., 2022) Smrk se tedy běžně chová jako pionýrská i klimaxová dřevina zároveň. (Caudullo et al., 2016)

Kořenový systém smrku je mělký, stromy jsou tedy velmi citlivé na vysychání svrchních vrstev půdy, což vede k jejich konkurenční nevýhodě v nižších a na srážky chudších polohách a k jejich masovému vymírání na nevhodných stanovištích, kde byly vysazeny uměle, zejména kvůli napadení oslabených stromů lýkožroutem smrkovým (*Ips typographus*) a následné aktivitě lignikolních hub na mrtvých a poraněných stromech. Kvůli mělkému kořenovému systému jsou také náchylné na vývraty způsobené poryvy větru či sesuvem půdy a lavinami. (Caudullo et al., 2016) Není od věci zmínit i velký význam mykorrhýzních hub, které se napojují na kořeny a smrku pomáhají zejména s lepším zadržováním vody na

suboptimálních stanovištích. Byly popsány stovky mykorrhýzních druhů hub, které žijí v symbióze právě se smrkem. (Caudullo et al., 2016)

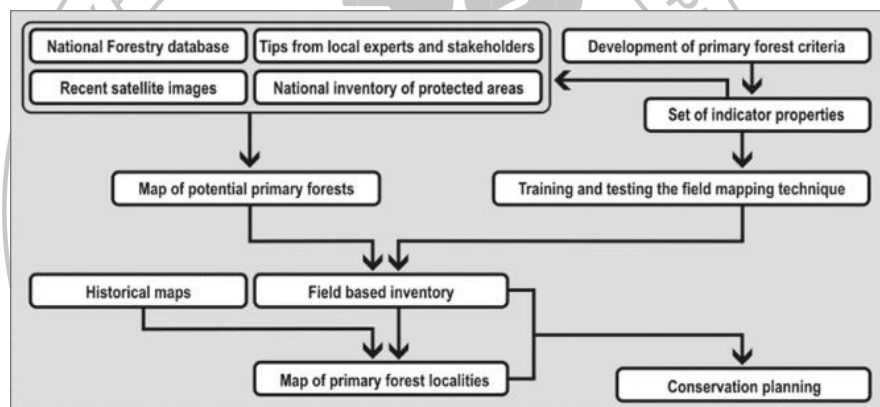
Smrkové pralesy, které se ve střední Evropě zachovaly, zůstaly obvykle nedotčené kvůli své obtížné dostupnosti pro těžaře i většinu místních obyvatel, najdeme je tedy především na strmých svazích, v těžko prostupných terénech nebo daleko od sídel a přístupových cest. (Mikoláš et al., 2019) Tyto lokality jsou tím pádem často suboptimální a smrk zde nedosahuje maximálních možných přírůstků, není to však pravidlem. Pralesní plochy jsou obvykle malé a fragmentované, smrkových pralesů se však zachovalo výrazně více oproti pralesům listnatým, převážně bukovým. Naopak pralesy reprezentující některé lesní typy, například lužní lesy, byly ve střední Evropě pravděpodobně již zcela vymýceny. (Mikoláš et al., 2019)

Zbývající pralesy jsou však v současné době zásadním rifugiem biodiverzity všech skupin organismů, od hub a bakterií až po vrcholné predátory, a také nenahraditelným zdrojem nových vědeckých poznatků o fungování živých organismů v jejich přirozeném prostředí, o přirozeném režimu disturbancí, o procesech sukcesního vývoje na narušených stanovištích a o možnostech adaptace lesních porostů v podmínkách klimatické změny. Identifikace pralesů je však stále nedokonalá, jelikož mnoho metod lesnického mapování je nedokáže spolehlivě rozpoznat. Například poměrně nová studie s cílem globálně zmapovat úroveň lesního managementu vypracovaná (Schulze et al., 2019) nedokázala identifikovat v temperátní Evropě žádné pralesy, ačkoliv jejich existence je známá. Někdy jsou také problémy s terminologií, podle které jsou za prales (old-growth forest) považovány pouze vrcholná stadia porostního vývoje a nikoliv například nedotčené porosty v ranném či středním stádiu sukcese, které mohou svou strukturou občas připomínat lesy hospodářské. (Mikoláš et al., 2019)

Obecně se má za to, že ačkoliv druhová bohatost, abundance i výskyt ohrožených druhů je v horských smrkových pralesích významně vyšší než v hospodářských smrkových lesích nižších poloh, patří smrkové pralesy k méně rozmanitým a produktivním ekosystémům oproti lesům nižších poloh, například bukovým či dubovým pralesům. (Sabatini et al., 2018) Většina těchto nejproduktivnějších pralesů se však do současné doby nezachovala především kvůli expanzi zemědělství a lidských sídel na tato produktivní stanoviště. (Mikoláš et al., 2019)

Pralesy jsou obvykle definovány jako lesy nenarušené lidským hospodařením, s přirozenou skladbou porostu, širokým věkovým rozpětím stromů, velkým podílem starých stromů v korunové úrovni, rozmanitou horizontální i vertikální strukturou a velkým množstvím stojícího i ležícího mrtvého dřeva v různých stádiích rozkladu. (Burrascano et al., 2013; Wirth et al., 2009) Ve studii zpracované (Mikoláš et al., 2019), která měla za cíl zmapovat přežívající pralesy na Slovensku, však byl kladen velký důraz převážně na dokazatelnou absenci činnosti člověka (byly monitorovány například umělé struktury a pařezy v porostu, přirozenost druhové skladby atd.) v těchto porostech a menší důraz na strukturní rozrůzněnost porostu a

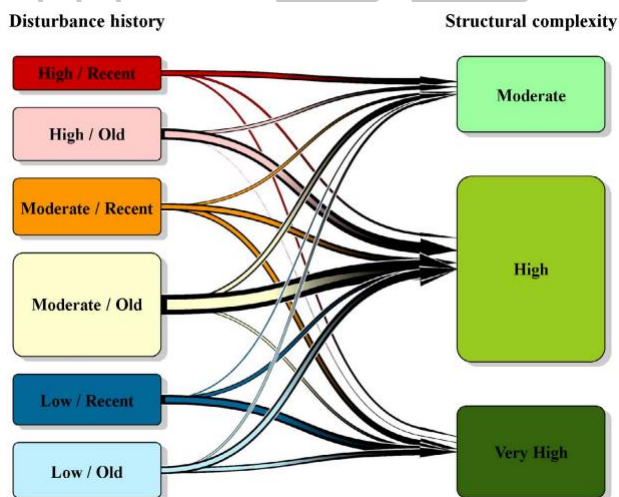
věkovou variabilitu stromů, aby nedocházelo k opominutí porostů v ranných sukcesních stádiích po distúrbanci s vysokou severitou, kde je mnohdy vysoká věková i strukturní homogenita a porosty tak na první pohled nevypadají pralesovitě.



Obr. 1
Grafické schéma metodického postupu při inventarizaci pralesů na Slovensku
Zdroj: (Mikoláš et al., 2019)

Režim distúrbancí ve smrkových pralesích je smíšený, tedy ovlivňovaný širokou škálou biotických i abiotických činitelů v různých rozsazích. Příčinou distúrbancí s největší severitou a prostorovým rozsahem bývají zejména silné vichřice a následná expanze lýkožrouta smrkového (*Ips typographus*), jehož velké populace na vichřici poškozených stromech se následně rozšiřují i do částí porostů nepoškozených větrem, kde způsobují škody i na starších, ale relativně zdravých stromech. (Janda et al., 2017) Tyto distúrbance velkého rozsahu byly pozorovány například po velké vichřici v Tatranském národním parku, která způsobila v roce 2004 polomy na 12 000 ha lesa, nebo při masovém odumírání smrkových porostů v Národním parku Šumava. (Janda et al., 2017) Oproti jiným ekosystémům s dominancí jehličnatých dřevin, zejména těm v severní Americe a boreálním pásmu Evropy, je v horských smrkových pralesích minimální vliv požárů. (Janda et al., 2017)

Smíšený režim disturbancí vede též k velké rozrůzněnosti struktury porostů. Bylo zjištěno, že porosty utvářené postupně disturbancemi menších rozsahů jsou světlejší, nachází se v nich více starých stromů a jejich porostní mozaika je pestrá i na menších plochách. Porosty formované vlivem rozsáhlé disturbance s vysokou severitou, která zlikvidovala dospělé stromy téměř kompletně na velkém území, bývají naopak složeny ze stromů více homogenních svou výškou a tloušťkou, jelikož většina jedinců na ploše začala růst v podobný čas a měla na polomu stejně výhodné světelné podmínky. (Janda et al., 2017) Není to však pravidlem, jelikož studie provedená (Meigs et al., 2017) ukázala, že ačkoliv disturbance s malou severitou opravdu mají největší potenciál vytvořit porost s velmi vysokou strukturální komplexitou, může se také stát, že disturbance malé severity vytvoří pouze porost se středně komplexní strukturou, nebo naopak nedávná disturbance vysoké či střední severity vytvoří porost vysoce strukturálně komplexní.



Obr. 2

Schéma znázorňující vztah disturbanční historie a současné strukturální komplexity zkoumaných ploch. Výška boxů vyjadřuje počet ploch s danou charakteristikou v celkovém zkoumaném vzorku a tloušťka čáry znázorňuje počet ploch odpovídajících dané kombinaci disturbanční historie a současné strukturální komplexity.

Zdroj: (Meigs et al., 2017)

3.2 Proč jsou pralesy důležité pro houby?

Pralesy jsou oproti hospodářským lesům odlišné několika zásadními způsoby. Tím nejvýraznějším je bezpochyby vysoká přítomnost mrtvého dřeva v různorodých pozicích a v různých světelných, teplotních i vlhkostních podmínkách. Najdeme zde mrtvé stromy ležící na zemi, ale i kmeny stojící, zavěšené či nalomené. Stejně tak zde najdeme i širokou škálu různě velkých a tvarovaných pařezů. Mnoho těchto stanovišť by však nebylo možné ponechat ani v hospodářském lese, kde je obohacení porostu mrtvým dřevem jedním z cílů, protože zavěšené či nalomené stromy by zde představovaly nebezpečí pro těžáře i návštěvníky lesa. Stanoviště, kde se mrtvé dřevo může nacházet, jsou též různorodá. Mrtvé stromy můžeme najít na stanovištích velmi světlych i pod silným zástínem okolních stromů, můžeme najít kmeny spadlé do mokřadů a bystřin, ale i kmeny ležící na holých skalách, můžeme najít kmeny na exponovaných stanovištích s vysokým teplotním gradientem, ale i kmeny skryté v dolinách a terénních depresích se stabilním mikroklimatem.



Obr. 3

*Odhalený kořenový systém mrtvého smrku ztepilého (*Picea abies*) v pralese v Meďodolech, který vznikl pravděpodobně zřícením skalky, kterou strom obrůstal. Podobné unikátní tvary mrtvého dřeva však nejsou ve slovenských pralesech neobvyklé.*

Zdroj: Jan Kolčaba, foto pořízeno během výjezdu REMOTE

Pralesy jsou výjimečné také výskytem velkých a starých stromů, tím pádem i nadprůměrně velkých mrtvých kmenů. V Boubínském pralese lze například najít mrtvé kmeny smrku ztepilého (*Picea abies*) dosahující délky až 60 metrů a tloušťky 150 cm. (Holec et al., 2020)

Ačkoliv obecně se má za to, že silné mrtvé kmeny jsou pro diverzitu saproxylických hub a dalších organismů mohem důležitější než frakce mrtvého dřeva s nižší tloušťkou, studie provedená v téměř přírodních bukových lesích Dánska publikovaná (Heilmann-Clausen & Christensen, 2004) tento předpoklad několika způsoby zpochybňuje. Tento předpoklad pramení zejména z toho, že na velkých objektech mrtvého dřeva se skutečně vyskytuje mnohem větší množství druhů hub než například na tenkých větvích, nicméně pokud jsou tyto údaje vyrovnány celkovým objemem různých frakcí mrtvého dřeva, je druhová diverzita naopak o něco vyšší na mrtvém dřevě o středních a menších průměrech. Tento jev je vysvětlován především větší plochou povrchů užšího mrtvého dřeva při stejném objemu a více rozptýleným uspořádáním jednotlivých objektů tenkého dřeva v lesním prostředí, díky kterému mohou tenčí kusy mrtvého dřeva pokrýt více rozdílných stanovišť ve svém prostředí a infekce spory rozmanitých hub je díky tomu pravděpodobnější.

Tlusté mrtvé kmeny nebyly dle této studie ani natolik významným stanovištěm pro druhy z červeného seznamu, jelikož pouze tři ohrožené druhy prokázaly preferenci k určitému druhu růstového substrátu, a z nich pouze jeden, jádrová hniloba *Ischnoderma resinorum*, vykazovala jasnou preferenci tlustších kmenů. I přes tato zjištění je však stále doporučeno nechávat v porostech mrtvé kmeny o velké tloušťce a objemu, jelikož některé druhy hub, jako právě například jádrové hniloby, mohou být na takových kmenech existenčně závislé (Heilmann-Clausen & Christensen, 2004), ale také proto, že silné kmeny v ekosystému zůstávají po dlouhou dobu a tak během různých fází své dlouhé doby rozkladu mohou postupně poskytovat útočiště mnoha rozdílným organismům, zatímco malé frakce mrtvého dřeva se rozloží rychle a jako útočiště tak slouží jen po velmi omezenou dobu. (Vítková et al., 2018)

Důležitým parametrem kvality mrtvého dřeva v porostu je tedy především jeho rozmanitost, a to jak rozměrová, tak i z hlediska stádia rozkladu a druhu dřeviny. (Parajuli & Markwith, 2023) Biodiverzita saproxylických organismů je vázána především na objem různě velkých mrtvých kmenů, naopak korelace biodiverzity s objemem tenkých větví a pařezů je slabá. Pro stupně rozkladu mrtvého dřeva bylo zjištěno, že největší biodiverzitu hostí střední stádia rozkladu a naopak objem dřeva v ranném či hodně pozdní stádiu rozkladu vykazoval jen slabou korelaci k biodiverzitě. (Parajuli & Markwith, 2023)

Dalším významným prvkem, který se nachází ve větším množství výhradně jen v pralesích, ačkoliv ojediněle se může vyskytovat i v hospodářských lesích, parcích či zemědělské krajině, jsou habitatové stromy. Velké habitatové stromy plní nenahraditelné ekosystémové funkce během svého života i po své smrti. Takové stromy jsou výjimečné nejen svými často úctyhodnými rozměry a téměř vždy také vysokým věkem, ale také velkým počtem přítomných mikrostanovišť, jako jsou různé druhy dutin, kmenové praskliny, zlomené či odumřelé větve, nádory, podkorní kapsy a další. Tato mikrostanoviště mohou hostit nejen vzácné druhy obratlovců a hmyzu, ale mohou být také stanovištěm pro saproxylické a

saproparazitické druhy hub, které svou dekompoziční činností obvykle zároveň mění charakter mikrostaniště, například rozšiřováním dutiny. (Bütler et al., 2013)

Celkový objem mrtvého dřeva v pralesích je též nadprůměrně vysoký v porovnání s hospodářskými lesy. Průměrný objem mrtvého dřeva v EU je pouze 11.9 m³ na hektar, tedy pouze 6.9% celkové hmoty rostoucích stromů. Pokud do evropských metrik započítáme méně intenzivně obhospodařované lesy v Ruské federaci, zvedne se toto číslo na přibližně 20.5 m³ na hektar. Mezi státy jsou pak ještě relativně hluboké rozdíly, nejmenší absolutní objem mrtvého dřeva mají lesy v Portugalsku (2.3 m³/ha), největší naopak lesy na Slovensku (28.0 m³/ha). Relativně nejmenší podíl mrtvého dřeva ke stojícím stromům (pod 3%) však má například Dánsko, Polsko, Ukrajina nebo Rumunsko, naopak největší relativní podíl mrtvého dřeva (přes 10%) má Lotyšsko, Slovensko, Francie či Turecko. (Schuck et al., 2020)

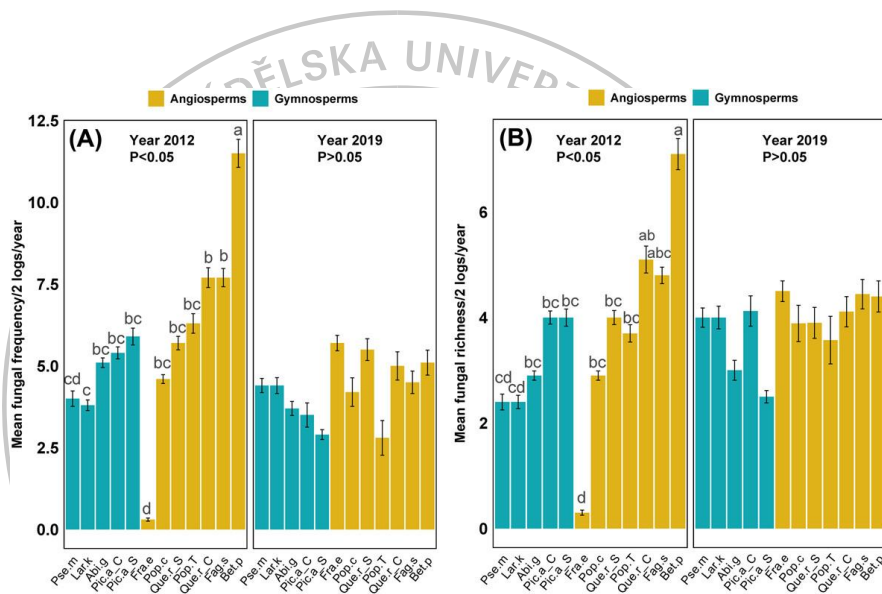
Studie provedená (Bujoczek et al., 2018) ukázala, že v lesích, které se nachází v národních parcích a na dalších striktně chráněných územích v Polsku je průměrný objem mrtvého dřeva 172.0 m³/ha. Do této studie byly zařazeny subalpínské smrkové lesy, horské i nížinné jedlobukové lesy, nížinné dubohabřiny a také lužní lesy. Zdaleka největší objemy mrtvého dřeva byly pozorovány v horských jedlobučinách, kde se jej průměrně nacházelo 223.9 m³/ha. Pozorování navíc probíhala dvakrát v rozestupu 10-11 let a jejich porovnání potvrdilo, že na většině bezzásahových lokalit mrtvého dřeva stále přibývá, na některých lokalitách dokonce i o více než 100 m³/ha. Dá se tedy říct, že v pralesích se obvykle nachází přibližně desetinásobné množství mrtvého dřeva než v hospodářských lesích, což je způsobeno především vyvážením průmyslově zpracovatelných kmenů z lesů hospodářských.

Některé specifické fáze vývoje pralesního porostu však mohou dosahovat ještě mnohem větších objemů mrtvého dřeva. Například v jedlobukovém lese na lokalitě Rajhenavski Rog na Slovinsku bylo pozorováno, že největší objemy mrtvého dřeva se nachází v regenerační fázi lesa (charakteristické velkým počtem senescentních stromů, mezerovitostí porostu a velkým množstvím mezerového zmlazení), kde bylo nalezeno 626.0 m³ mrtvého dřeva na hektar. Zajímavostí této studie je porovnání s ekologicky obhospodařovaným lesem na stejné lokalitě, kde se nacházelo mezi 40-60 m³/ha mrtvého dřeva napříč různými vývojovými fázemi, který tím pádem dosahuje téměř 50% objemu mrtvého dříví pralesa mimo jeho regenerační fázi. (Debeljak, 2006) Ve smrkových lesích v Bavorském lese, tedy na německé straně Šumavy, byl pozorován objem mrtvého dřeva v porostech zasažených lýkožroutem smrkovým (*Ips typographus*). I zde bylo zjištěno, že porosty zasažené takto rozsáhlou disturbancí následně obsahují velké objemy mrtvého dřeva, nejčastěji mezi 200-400 m³/ha, ale v některých případech i přes 600 m³/ha. (Bässler et al., 2016)

Jak už však bylo zmíněno dříve, ačkoliv smrkové pralesy představují extrémně důležité stanoviště pro saproxylické houby žijící na jehličnatých dřevinách, fungální diverzita ani frekvence výskytu plodnic zde není tak velká jako v pralesech listnatých, zejména těch

bukových, dubových či lužních. Tento rozdíl v intenzitě růstu a diverzitě hub mezi jehličnatými a listnatými dřevinami potvrzuje i studie provedená (Yang et al., 2021), ve které byl na 600 polenech různých druhů dřevin prováděn dlouhodobý monitoring výskytu plodnic. Experiment probíhal mezi lety 2012 a 2019 na dvou lokalitách (jílovitá a písčítá půda), s využitím 12 druhů dřevin (5 nahosemenných, 7 krytosemenných), smrk ztepilý (*Picea abies*) a dub letní (*Quercus robur*) byly navíc rozděleny na dva subtypy dle půdy, na které původně rostly. Od každého druhu bylo pokáceno 5 stromů, které byly následně nařezány na 5 polen dlouhých 1 metr. Výsledky této studie ukázaly, že druhová bohatost i frekvence výskytu plodnic je na jehličnatém dřevě opravdu nižší než na dřevě listnatém, ačkoliv druhová bohatost se v pokročilejších stádiích rozkladu relativně vyrovnává. Studie také ukázala, že ačkoliv smrk ztepilý (*Picea abies*) není tak kvalitní hostitelskou dřevinou jako například buk lesní (*Fagus sylvatica*) nebo bříza bělokora (*Betula pendula*), stále poskytuje nejlepší podmínky pro život saproxylických hub než ostatní zkoumané nahosemenné dřeviny, s výsledky značně převyšujícími jedli obrovskou (*Abies grandis*), modřín japonský (*Larix kaempferi*) i douglasku tisolistou (*Pseudotsuga menziesii*).

Důvodů tohoto rozdílu může být několik, například odlišná fyziologická struktura dřeva nahosemenných a krytosemenných dřevin, ale také jejich chemické složení, jelikož nahosemenné stromy obvykle mají ve svém dřevě vyšší koncentrace odolnějšího ligninu a naopak méně živin. V této konkrétní studii však mohla hrát roli i nepůvodnost zkoumaných jehličnatých dřevin, jelikož douglaská tisolistá (*Pseudotsuga menziesii*), modřín japonský (*Larix kaempferi*) i jedle obrovská (*Abies grandis*) jsou dřeviny introdukované do Holandska, kde studie probíhala, teprve během posledních několika staletí, a tím pádem zde mohou chybět některé druhy hub, které na těchto dřevinách žijí v jejich přirozeném prostředí.



Obr. 4

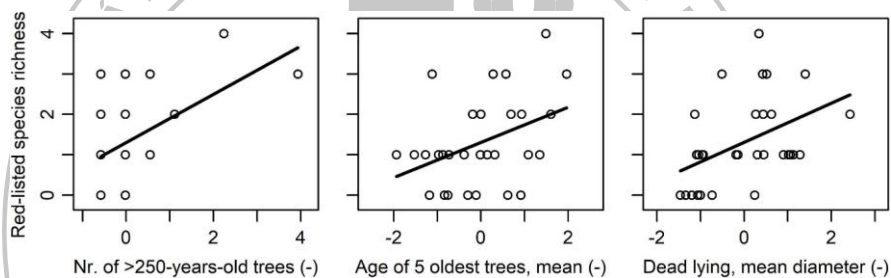
Sloupcové grafy znázorňující frekvenci výskytu plodnic (A) a druhovou bohatost (B) na pokusných kmenech různých druhů dřevin. Modře jsou znázorněny stromy nahosemenné, žlutě stromy krytosemenné a pod každým sloupcem je uveden konkrétní druh testované dřeviny. Písmeno C za zkratkou druhu dřeviny označuje strom rostoucí na jílovité půdě, písmeno S strom rostoucí na písčité půdě.

Zdroj: (Yang et al., 2021)

Objem mrtvého dříví a do určité míry i jeho rozmanitost jsou porostní parametry, které je možné pozitivně ovlivnit aktivním přístupem v rámci několika let či desetiletí v hospodářských lesích. Velmi důležitým parametrem, a to zejména pro vzácné druhy hub z červeného seznamu, je však také kontinuita porostu, tedy parametr závislý na neměnném charakteru porostu i v dávné minulosti. (Majdanová et al., 2023) Zachovalou kontinuitu tedy často nemají ani mnohé porosty v současných chráněných územích, jelikož ve střední Evropě probíhala intenzivní (a často holosečná) těžba téměř všude s výjimkou několika malých ploch chráněných osvěcenými hospodáři či extrémní nepřístupností terénu.

Studie provedená (Majdanová et al., 2023) ve smrkových lesích Hrubého Jeseníku, konkrétně na jižních a jihovýchodních svazích vrcholů Praděd, Vysoká Hole a Jelení Hřbet měla za cíl identifikovat vztah biodiverzity ke kvantitě mrtvého dřeva, kvalitě stanovišť na mrtvém dřevě a také kontinuitě porostu. Kontinuita porostu byla určena pomocí dendrochronologických metod, a to mediánovým věkem porostu, průměrným věkem 5 nejstarších stromů na ploše a počtem stromů starších 250 let. Výsledky ukázaly, že zejména počet stromů starších 250 let má silnou korelaci s druhovou bohatostí red-listových druhů hub. Na stromech starších 250 let byl totiž pozorován výskyt disturbance s velmi vysokou severitou na konci 18. století, který pravděpodobně zdevastoval rozsáhlé plochy těchto lesů a plochy okolo nejstarších

stromů tím pádem s velkou pravděpodobností přežily i tuto disturbance a jejich kontinuita nebyla narušena až do současnosti.



Obr. 5:

Vztah druhové bohatosti red-listových druhů ke zkoumaným strukturním atributům porostu. Vysvětlující proměnné jsou škálovány dle normálního rozdělení, na levém grafu se některá data překrývají. Zdroj: (Majdanová et al., 2023)

Toto zjištění tedy vyvrátilo hypotézu, že kontinuita porostu nemá velký vliv na fungální biodiverzitu kvůli schopnosti hub výborně šířit své spory i na velké vzdálenosti. (Majdanová et al., 2023) Je pravděpodobné, že vzácné druhy hub jsou závislé na nenarušené kontinuitě porostu zejména proto, že jejich populační hustoty jsou už nyní velmi nízké a jejich schopnost efektivně šířit spory je tím negativně ovlivněna. (Norros et al., 2012) Studie dřevních hub na smrku porovnávající výskyt plodnic s výskytem mycélia ve dřevě na základě analýzy DNA však ukázala, že ačkoliv většina hub tvoří plodnice často a ve velkých počtech, některé specializované druhy nemusí vytvořit plodnici i desítky let, ačkoliv jejich mycélium se ve dřevě nachází. Tyto druhy pak tím pádem mají omezenou schopnost šíření a také mohou unikat mykologům při terénních studiích. (Ovaskainen et al., 2013)

3.3 Proč jsou houby důležité pro lesy?

Současné hospodářské lesy v Evropě jsou zásadním způsobem odlišné od původních porostů především nižší strukturní komplexitou (Stiers et al., 2018), nižším přítomným objemem mrtvého dřeva (Debeljak, 2006; Larrieu et al., 2012) a menším výskytem mikrostanovišť (Asbeck et al., 2022). Vysoká intenzita lesního hospodářství znamená především odstraňování mrtvé dřevní hmoty z porostů, historicky především pilařsky využitelných kmenů (v českých podmínkách nad 7 cm v průměru), nicméně v poslední době roste také hospodářský zájem o klest (větvě, špičky stromů), který je mechanicky zpracováván do formy štěrky zejména pro energetické využití.

Mrtvé dřevo je přitom naprosto zásadní pro existenci nespočtu organismů. Například ve finských lesích bylo zjištěno, že 4000-5000 (20-25%) zdejších druhů, z nichž mnohé jsou právě houby, je závislých na mrtvém dřevě (Siitonen, 2001). Studie provedená (Graf et al., 2022), jejíž cílem bylo statisticky odhadnout podíl obligátně a fakultativně saproxylických Coleoptera, Heteroptera a Arachnida v Bavorském lese ukázala, že ačkoliv obligátně saproxylických (tedy na mrtvém dřevě zcela existenčně závislých) je 28% Coleoptera, 4% Heteroptera a 12% Arachnida, fakultativně saproxylických (mrtvé dřevo využívajících například ke kladení vajíček, lovu, úkrytu apod.) je dalších 19% Coleoptera, 24% Heteroptera a dokonce 69% Arachnida. (Graf et al., 2022) Je tedy pravděpodobné, že význam mrtvého dřeva pro lesní ekosystémy je ještě výrazně větší, než je potvrzeno současnými vědeckými poznatky, jelikož většina studií se zaměřuje především na organismy obligátně saproxylické. (Graf et al., 2022)

Saproxylický hmyz a další členovci jsou ekologicky silně provázáni se saproxylickými houbami. Dle studie (Birkemoe et al., 2018) se mezi houbami a hmyzem vyskytují čtyři hlavní interakce:

2. Nutriční vztahy, a to v obou směrech, tedy jak hmyz živí se houbami, tak i houby živí se hmyzem. Do této kategorie spadají i houbové patogeny hmyzu, například známého rodu *Cordyceps*, ale také houby, které hmyzu poskytují důležité živiny a enzymy pro rozklad dřeva.
3. Disperzní vztahy, ve kterých hmyz rozšiřuje reprodukční materiál houby jak nahodile, tak i ve specializovaných orgánech. Pro horské smrkové pralesy je velmi významný vztah lýkožrouta smrkového (*Ips typographus*) s několika druhy hub, například s *Grosmania penicillata*, která brouka přitahuje produkcí těkavých chemických látek. (Kandasamy et al., 2023)
4. Detoxifikace, tedy oslabení obranných mechanismů stromu houbou, která tak otevírá prostor pro napadení hmyzem.
5. Ochranné vztahy, ve kterých někteří brouci, mravenci a termity dokáží houby pěstovat jako zdroj potravy (Barcoto et al., 2020). Do této kategorie by se daly zařadit také

mnohdy i obligátní vztahy hmyzu k plodnicím saproxylických hub, v jejichž hymenoforech často probíhá jejich vývoj či zde hledají úkryt. Příkladem může být například sítkovec načervenalý (*Daedaleopsis confragosa*), na jehož plodnici je vázáno 54 druhů brouků (Krasutskii, 2007a), březovník obecný (*Piptoporus betulinus*), na který je vázáno 37 druhů brouků (Krasutskii, 2006), nebo troudnatec pásovaný (*Fomitopsis pinicola*), na který je vázáno 30 druhů brouků. (Krasutskii, 2007b).

Tyto interakce mohou být v některých případech poměrně volné a flexibilní, v jiných případech se však může jednat o fakultativní či obligátní mutualismy. Díky své dlouhé evoluční koexistenci si hmyz a houby vyvinuli celou řadu velmi komplexních vztahů (Birkemoe et al., 2018), které vyvtáří zatím stále relativně málo prozkoumanou oblast lesní ekologie. Lze však předpokládat, že biodiverzita hmyzu je zásadně závislá na biodiverzitě hub a naopak. Jelikož na diverzitě a abundanci hmyzu jsou pak závislé další vyšší organismy včetně hmyzožravých ptáků a savců, je velmi pravděpodobně, že diverzita saproxylických hub má dalekosáhlé dopady na fungování celého ekosystému.

Lesy jsou též důležitým úložištěm uhlíku a fixátorem CO₂. Je odhadováno, že všechny světové lesy v sobě permanentně fixují 861 petagramů uhlíku a každý rok přibližně 2.4 petagramu asimilují z atmosféry a role smrkových lesů, zejména pak těch boreálních, stojí za nezanedbatelnou částí této fixace. V tomto procesu hrají zásadní roli houby, hmyz a další saproxylické organismy, jejichž komunity jsou však citlivé na disturbance a při intenzivním managementu lesa (zejména pokud se mrtvé dřevo z lesů ve velkém odváží) se může stát, že ekosystém začne uhlík emitovat, nikoliv fixovat. (Fukasawa, 2021) Mrtvé dřevo postupně rozkládané rozmanitou komunitou hub je zásadní také zásadní pro přirozenou regeneraci smrku ztepilého (*Picea abies*), ale také buku lesního (*Fagus sylvatica*) a jedle bělokoré (*Abies alba*). (Orman et al., 2016) Kromě saprotrofních organismů je navíc na mrtvé dřevo vázáno i nemalé množství zelených řas, mechorostů a cévnatých rostlin. (Fukasawa, 2021)

Houby jsou vyjímečné především svou schopností produkovat mimobuněčné enzymy a transportovat uhlík, živiny, kyslík i vodu na poměrně dlouhé vzdálenosti pomocí svého mycélia. Nenahraditelnou roli pak hrají v dekompozici lignicelulózy, která tvoří až 90% celkové hmoty mrtvého dřeva. Houby se dělí na několik kategorií dle toho, jaký charakter má jejich hniloba, a to na houby s bílou hnilobou, houby s hnědou hnilobou a houby s měkkou hnilobou. Tyto kategorie existují spíše na spektru než jako jasně definované kategorie a na jednom objektu mrtvého dřeva může v jednu chvíli působit několik hub s různým typem hniloby zároveň, nicméně i přesto se mezi různými druhy hniloby vyskytují poměrně zásadní rozdíly z hlediska ekologických komunit, které daná hniloba může hostit. (Fukasawa, 2021)

Bílá hniloba rozkládá lignin selektivně nebo paralelně s rozkladem celulózy a hemicelulózy a tím dřevo promění v houbovitou vláknitou hmotu. Tato struktura je přívětivější pro bakterie fixující dusík. Tento typ hniloby je také častěji obýván saproxylickým hmyzem. Hnědá hniloba

naopak rozkládá selektivně pouze celulózu a lignin nechává téměř nezměněný. Dřevo tím pádem získá křehkou strukturu a následně se rozpadá na hranaté kusy. Hnědá hniloba vyžaduje kyslejší podmínky, je tedy prevalentní i ve smrkových lesích. Je pravděpodobně, že tento typ hniloby, ačkoliv není tak kvalitním substrátem pro hmyz a bakterie, hraje důležitější roli v tvorbě půdy a vázání živin. Měkká hniloba je svým působením podobná hnědé hnilobě, jelikož selektivně rozkládá celulózu a hemicelulózu a ponechává lignin. Liší se však tím, že působí v substrátech, které jsou pro ostatní druhy hub již příliš vlhké, obvykle tedy v pokročilých stádiích rozkladu mrtvého dřeva. (Fukasawa, 2021)

Houby mají významnou roli ve tvorbě půdy, jelikož dokáží mrtvou hmotu přeměnit v biomasu, organické kyseliny a CO₂, tím pádem regulují obsah živin a uhlíku v půdě. Mnoho druhů hub má navíc schopnost z půdy extrahovat toxické kovy jako je kadmium, zinek, rtuť či olovo, čímž výrazně pomáhají v remediaci znečištěných půd a ekosystémů. V lesních půdách hraje významnou roli především ektomykorhýza, kterou s několika stovkami druhů hub umí navazovat všechny lesnický významné druhy dřevin a jejich role je především ve tvorbě absorbovatelného organického uhlíku, který následně využívají k životu další mikrobiální organismy. (Frąc et al., 2018)

4 Metodika

4.1 Oblast výzkumu

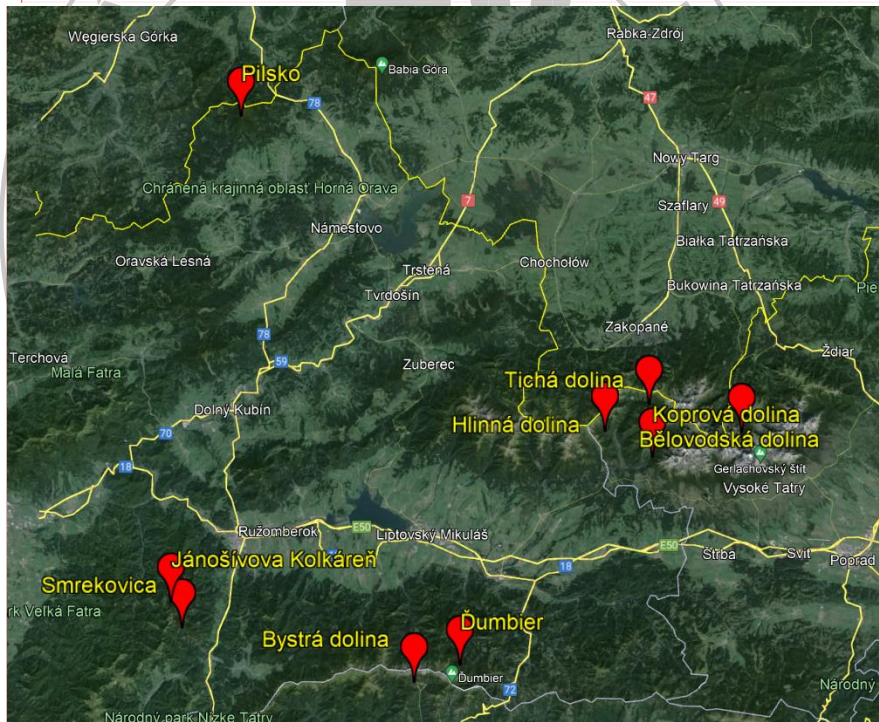
Zkoumaná oblast se nachází ve Slovenské části Západních Karpat, objektem výzkumu je 9 porostů, které obsahují zbytky původních, lidskou činností nedotčených pralesů. Zkoumané porosty se nachází v nadmořských výškách od 1244 do 1535 m n. m. a panuje na nich typické vlhké a studené horské klima, se srážkami dosahujícími 1205 až 1365 mm/rok a průměrnými ročními teplotami mezi 1,6 a 3,4 stupni Celsia. Plochy zachovalých pralesních porostů mají rozsah od 41 do 431 ha, průměrná velikost porostu je pak 185,4 ha. Plochy se nachází na území několika pohoří, a to v Oravských Beskydech (1 porost), na Velké Fatře (2 porosty), v Nízkých Tatrách (2 porosty) a ve Vysokých Tatrách (4 porosty). V porostech roste především smrk ztepilý (*Picea abies*), ale v příměsi se zde nachází také jeřáb ptačí (*Sorbus aucuparia*), buk lesní (*Fagus sylvatica*), jedle bělokorá (*Abies alba*), javor klen (*Acer pseudoplatanus*) a borovice limba (*Pinus cembra*). Porosty byly identifikovány dle národní inventarizace pralesů provedené (Mikoláš et al., 2019), samotné výzkumné plochy byly vytyčeny v rámci studie (Janda et al., 2017). Ze všech 134 výzkumných ploch jich bylo vybráno 51 ve třech kategoriích odvozených od jejich disturbanční historie, v každém porostu byly vybrány pokud možno dvě plochy zastupující jeden ze tří 83 let dlouhých intervalů mezi velkými historickými disturbancemi, které se udály v posledních 250 letech. Dvě plochy se od sebe zároveň nesměly nacházet méně než 150 metrů daleko, průměrná vzdálenost mezi zkoumanými plochami byla 1,2 km. Na těchto plochách byl následně proveden mykologický průzkum.

4.2 Metodika sběru strukturních dat

Strukturní data použitá v této analýze byla sbírána v rámci projektu REMOTE (remoteforests.org). Všechny živé i mrtvé stojící stromy o tloušťce převyšující 6 cm byly očíslovány, byl zaznamenán jejich druh, zda se jedná o strom úrovňový či potlačený (úrovňový strom = strom v hlavní výškové úrovni dostávající alespoň 50% přímého světla) a byla změřena jejich tloušťka v prsní výšce, tedy 130 cm od paty kmene, na svahu bráno zvrchu, pomocí pásma. Pozice stromů a jejich údaje pak následně byly zaznamenány pomocí softwaru FieldMap, který k mapování využívá technologii laseru s kompasem. Pomocí softwaru FieldMap byla zaznamenána též pozice mrtvých kmenů silnějších než 10 cm, a to pomocí změření pozic obou jejich konců. Tloušťka mrtvého kmene byla následně změřena průměrkou a byla určeno stádium rozkladu dřeva na stupnici od 1 do 5 dle (Sippola & Renvall, 1999). Výška stojícího mrtvého dřeva byla odhadnuta ve výškových kategoriích po 10 metrech. Zápoj na ploše byl určen pomocí programu WinSCANOPY, který analyzoval 6 sférických fotografií pořízených širokouhlým objektivem Sigma 4,5mm F2.8 EX DC. Jedna fotografie byla vždy pořízena na středu plochy, dalších 5 pak 12.1 m od středu v intervalech 72 stupňů. Samotná analýza pak probíhala tak, že WinSCANOPY určil světelnou hodnotu

Commented [MM3]: Uved link na stránku

každého pixelu, rozdelil pixely na 2 triedy (list/obloha) a následně dle počtu pixelů daného druhu vypočítal korunový zápoj.



Obr. 6

Lokality všech porostů, ve kterých probíhal mykologický průzkum. Mapa byla vytvořena v programu Google Earth.

Commented [MM4]: Tu by bolo lepsie dat iba tie body porastov - tzn. 9 bodov...tie plochy tam aj tak nevidno jako su distribuovane....

Tab.1: Seznam zkratk porostních parametrů

altitude_m	Nadmořská výška v metrech. (m)	deadwood_total:	Objem všeho ležícího mrtvého dřeva sečtený s objemem stojícího mrtvého dřeva. (m ³)
dbh_quadmean:	Průměrná tloušťka všech mrtvých stromů na ploše, které byly tlustší než 60 mm. Vypočítáno kvadratickým průměrem. (mm)	n_trees_dead_500:	Počet starých stromů tlustších než 500 mm ve výčetní výšce na ploše, přepočteno na hektar.
age_mean:	Průměrný věk stromů v porostu. (roky)	n_trees_dead_700:	Počet starých stromů tlustších než 700 mm ve výčetní výšce na ploše, přepočteno na hektar.
openness_mean:	Otevřenost porostu, tedy podíl osvětlených míst v koruně oproti místům krytým listy.	species_richness:	Celkový počet houbových druhů nalezených na výzkumné ploše.
age_5_oldest:	průměr věku 5 nejstarších stromů na ploše. (roky)	redlist_samples:	Počet nasbíraných vzorků red-listových druhů na ploše.
vol_logs_1(2,3,4,5)_ha:	Objem ležícího mrtvého dřeva v daném stádiu rozkladu, přepočítáno na hektar. (m ³)	all_samples:	Celkový počet vzorků na ploše bez ohledu na jejich stupeň ohrožení
vol_logs_all_ha:	součet objemu ležícího dřeva všech pěti tříd rozkladu, přepočítáno na hektar. (m ³)	redlist_%:	Procento red-listových druhů z celkového počtu nasbíraných vzorků.

Tab. 2: Seznam zkratk zkoumaných porostů

BEL	Bělovodská dolina
BYS	Bystrá dolina
DUM	Dumbier
HLI	Hlinná dolina
JAK	Jánošíkova Kolkáreň
KOP	Koprová dolina
PIL	Pilsko
SMR	Smrekovica
TIC	Tichá dolina

Tab. 3: Stupně rozkladu mrtvého dřeva dle (Sippola & Renvall, 1999)

1	Čerstvě mrtvý strom se stále zachovalým floémem
2	Tvrdé dřevo, kůra téměř kompletní, zápich nože do dřeva maximálně 1-2 cm
3	Dřevo částečně tlející, chybí velké části kůry, zápich nože do dřeva 3-5 cm
4	Dřevo měkké a trouchnivé, kmen bez kůry, nůž lze do dřeva zabodnout celý
5	Velmi měkké dřevo, dezintegrováná struktura, pokryto mechy

4.3 Metodika sběru mykologických dat

Mykologická data byla sbírána v září a říjnu na vybraných zkusných plochách dvěma zkušenými mykology a zaznamenávány byly stopkovýtrusé i vřeckovýtrusé druhy, výzkumníci na ploše strávili hledáním hub vždy maximálně 1 hodinu a 15 minut. Před samotným sběrem dat byly na každé ploše vybrány reprezentativní objekty mrtvého dřeva s pomocí tištěné mapy a softwaru FieldMap. Objekty byly vybírány dle druhu dřeviny, tloušťky, stádia rozkladu (1-5) a typu substrátu, tedy zda se jednalo o ležící kmen, stojící mrtvý strom či větev. Tento postup jasně definující konkrétní objekty mrtvého dřeva umožní především opakovaná měření v dalších letech. Mykologové začínali průzkum vždy nejvíce zastoupenými typy substrátu a končili na těch nejméně zastoupených. Záznam byl proveden pro každý druh vyskytující se na konkrétním objektu mrtvého dřeva, jeden záznam byl proveden bez ohledu na počet plodnic vyskytujících se na daném objektu. Ohroženého druhu byl určen na základě tří národních red-listů, a to konkrétně českého (Holec et al. 2006), německého (Binot-Hafke et al. 2011) a rakouského (Dämon et al. 2017). Druh houby byl identifikován okulární metodou na místě, v případě nemožnosti určení či nejistoty výzkumníka byly odebrány vzorky, které byly později determinovány v laboratoři dle mikroskopických znaků.

4.4 Analýza dat

Z mykologických dat byla určena alfa diverzita na úrovni plochy a gamma diverzita na úrovni porostu. Celková druhová diverzita byla určena jako součet všech druhů vyskytujících se na výzkumné ploše. Diverzita druhů na červeném seznamu byla určena spočítáním všech red-listových vzorků na ploše a následně bylo určeno také procentuální zastoupení red-listových druhů ve vztahu k celkovému počtu vzorků nalezených na ploše. Tento způsob určení red-listové diverzity byl použit především proto, aby reflektoval situace, kde na jedné ploše najdeme méně red-listových druhů, které se však vyskytují ve větších abundancích. Následně byla provedena jednoduchá korelační analýza mezi celkovou alfa diverzitou a alfa diverzitou druhů na červeném seznamu vůči různým strukturním parametrům plochy za cílem determinovat sílu vlivu těchto parametrů na houbovou biodiverzitu. Veškerá statistika a práce s daty byla provedena v programu Microsoft Excel. Z původního souboru dat byly též vyřazeny všechny trofické kategorie kromě lignikolních saprotrofů a lignikolních saproparazitů, jelikož se nejedná o cílovou trofickou skupinu této práce a protože

nepravidelný charakter jejich výskytu negativně ovlivňoval korelační analýzy vztahu biodiverzity a mrtvého dřeva.



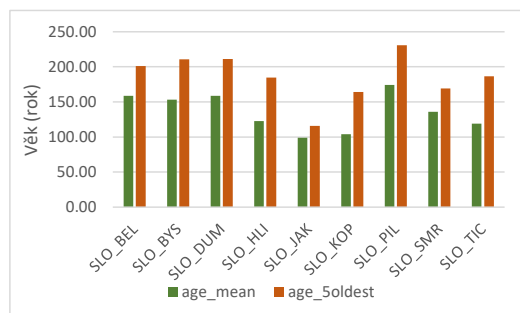
5 Výsledky

5.1 Stanovištní poměry

V průměrné nadmořské výšce porostů nebyly zásadní rozdíly, nejnižše položené byly porosty na Pilsku a na Jánošíkově Kolkárně, nejvyšší porost se naopak nacházel na Dumbieru, kde se některé plochy nacházely i více než 1500 m n. m. a jejich průměrná výška byla 1497 m n. m.

Vysoká věková a strukturální heterogenita porostů je zřejmá zejména vysokým nepoměrem mezi ukazateli `age_mean` a `age_5oldest`, na kterém je jasně vidět, že ačkoliv se v porostech vyskytuje velké množství veteránských stromů, které jsou mnohdy starší než 200 let, nalezneme zde zároveň i mnoho stromů o desítky nebo i stovky let mladších, které tím pádem celkový věkový průměr výrazně snižují.

Vliv disturbanční historie můžeme pozorovat na průměrném věku stromů v porostu a na průměrném věku 5 nejstarších stromů na plochách. V obou těchto parametrech je na nejnižších příčkách Jánošíkova Kolkářeň, kde je průměrný věk stromů pouze 99 let a věkový průměr 5 nejstarších stromů jen necelých 116 let. Mohlo by se zdát, že se jedná o lesy svou věkovou strukturou téměř k nerozeznání od lesů hospodářských, ale i v těchto pralesích se nacházejí stromy starší 300 let. S věkem průměrného stromu 153 let a průměrným věkem 5 nejstarších stromů 211 let se vysoko na žebříčku naopak umístila Bystrá dolina, nicméně ačkoliv se jedná o porost s nejtlustšími stromy, nejedná se o stromy nejstarší. Ty bychom našli na Pilsku, kde věk průměrného stromu dosahuje 174 let, tedy mnohem více než v tradičním hospodářském smrkovém lese, a průměrný věk 5 nejstarších stromů dokonce 230 let. Za zmínku pak stojí ještě několik ploch, kde k poslední výrazné disturbanci došlo dokonce již přibližně v polovině 18. století, tím pádem jsou tyto plochy bez zásahu kalamitní disturbance již více než 200 let. Rekordní jsou pak plochy SLO_TIC_128, kde se nachází nejtlustší stromy o průměrné tloušťce téměř 632 mm, a SLO_BEL_078, kde se nachází nejstarší veteránské stromy a věkový průměr 5 nejstarších je dokonce 300 let.



*Graf 1:
Sloupcový graf znázorňující průměrný věk všech stromů (`age_mean`) a průměrný věk pěti nejstarších stromů (`age_5oldest`) v jednotlivých zkoumaných porostech.*

Nejméně otevřené korunové patro (nejsilnější zápoj) byl opět pozorován na Jánošíkově Kolkárně, kde otevřenost byla pouze 0,16%, což znamená skutečně hustý porost, kde na zem dopadá minimální množství světla. Tento jev je opět možné vysvětlit disturbancí s velkou severitou, která vedla ke vzniku silné a téměř stejnověkové generace, kde je hlavní příčinou mortality nedostatečná konkurenceschopnost v boji o světlo. Nejvíce otevřené byly naopak porosty s nejtlustšími a nejstaršími stromy, například porosty v Bystré dolině měly průměrnou korunovou otevřenost 20%, porosty v Bělovodské a Tiché dolině pak měly otevřenost přes 17%. Zde zřejmě již došlo k rozrůznění věkové a tloušťkové struktury díky konkurenční mortalitě a mortalitě způsobené věkem a parazitickými organismy.

Tab. 4: Průměrná nadmožská výška, celkový věk, korunová otevřenost a věk 5 nejstarších stromů v porostech

STAND	altitude_m	age_mean	openness_mean	age_5oldest
SLO_BEL	1361,33	158,62	17,57	201,00
SLO_BYS	1415,83	153,23	20,97	210,73
SLO_DUM	1497,17	158,57	4,20	211,33
SLO_HLI	1421,25	122,59	13,80	184,85
SLO_JAK	1321,83	99,12	0,16	115,97
SLO_KOP	1408,50	104,09	8,37	164,03
SLO_PIL	1321,20	174,30	12,54	230,64
SLO_SMR	1382,83	135,75	7,47	169,23
SLO_TIC	1420,00	118,90	17,16	186,37

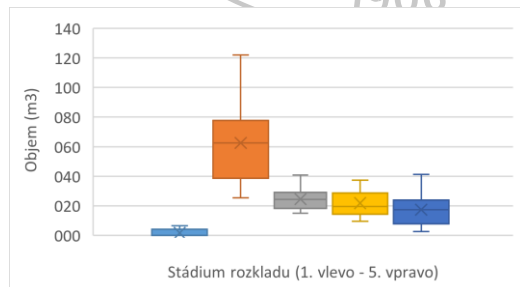
Zdaleka nejtenčí a nejmenší mrtvé stromy se nacházely na Jánošíkově Kolkárně, kde byla průměrná tloušťka mrtvého stromu pouze 279 mm, naopak nejtlustší stromy byly nalezeny v Bystré dolině, kde průměrný mrtvý strom měl výčetní tloušťku 407 mm. Tyto rozdíly mohou být vysvětleny především rozdílem v disturbanční historii, která byla též zkoumána v rámci studie (Janda et al., 2017), jelikož na Jánošíkově Kolkárně proběhly na konci 19. století rozsáhlé disturbance s velmi vysokou severitou (na jedné ploše se severitou 91%) a tím pádem vzniku silné nové generace stromů, kde však následně docházelo k velké konkurenční mortalitě. V Bystré dolině pak docházelo na konci 19. století a začátku 20. století také k disturbancím, nicméně jejich severita se pohybovala mezi 20-30%, tím pádem na plochách zůstalo mnohem více starých veteránských stromů o velké tloušťce, které následně mohly odumřít z důvodu svého věku.

Tab. 5: Průměrný rozměrový a objemový charakter mrtvého dřeva v porostu (viz. Tab. 1)

STAND	vol_logs_all_ha	deadwood_total	n_trees_dead_500	n_trees_dead_700	dbh_quadmean
SLO_BEL	145,76	626,43	63,33	0,00	357,18
SLO_BYS	199,24	325,58	30,00	8,33	407,36
SLO_DUM	75,79	184,12	13,33	1,67	308,06
SLO_HLI	101,56	283,56	40,00	7,50	384,70
SLO_JAK	136,21	167,21	3,33	3,33	279,48
SLO_KOP	159,63	392,47	23,33	1,67	314,64
SLO_PIL	115,35	197,75	14,00	4,00	382,52
SLO_SMR	98,94	246,78	26,67	1,67	374,79
SLO_TIC	138,68	304,01	40,00	10,00	398,10

Tab. 6: Průměrný objem mrtvého dřeva v konkrétních stádiích rozkladu v porostu (viz. Tab. 3)

STAND	vol_logs_1_ha	vol_logs_2_ha	vol_logs_3_ha	vol_logs_4_ha	vol_logs_5_ha
SLO_BEL	0,00	62,49	40,89	24,74	17,37
SLO_BYS	6,31	121,98	20,55	27,60	19,84
SLO_DUM	0,00	36,87	16,67	13,09	8,97
SLO_HLI	6,63	40,50	19,85	9,61	23,29
SLO_JAK	0,00	25,43	32,01	37,43	41,21
SLO_KOP	0,08	73,28	26,34	29,94	24,47
SLO_PIL	0,00	67,02	25,52	18,60	2,66
SLO_SMR	1,84	53,10	15,02	15,81	12,15
SLO_TIC	0,00	82,06	24,40	19,58	6,75



Graf 2:

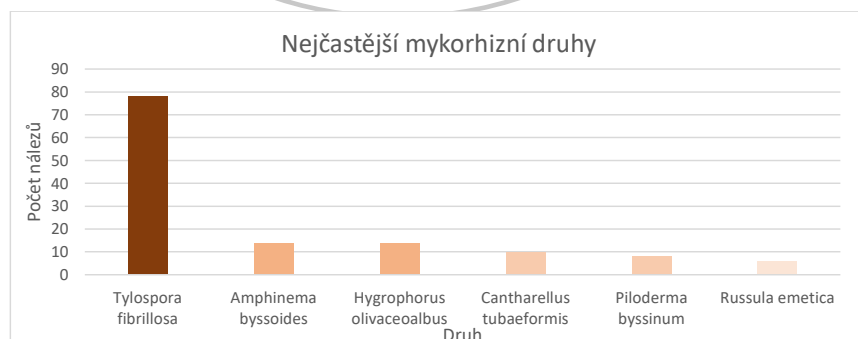
Objem mrtvého dřeva v porostech zobrazený pomocí krabicového grafu. Střední hodnotou je aritmetický průměr, data jsou rozdělena na kvartily.

5.2 Nalezené druhy

Celkem bylo zkoumáno 567 objektů mrtvého dřeva, na kterých bylo identifikováno 224 unikátních houbových druhů, z toho 59 uvedených na červených seznamech hub. V těchto 224 druzích je zahrnuto 176 druhů lignikolních saprotrofů a saproparazitů, ale také 48 druhů jiných trofických kategorií. Z ostatních trofických kategorií převažovaly houby mykorrhizní, ale našly se i některé specifické druhy jako například *Mucronella bresadolae*, což je fungikolní saprotrof (houba rostoucí na mrtvých plodnicích jiných hub), *Naemathelia encephala*, což je fungikolní parazit rostoucí na plodnicích pevníku krvavějícího (*Stereum sanguinolentum*) nebo *Rickenella fibula*, což je saprotrof muscikolní, tedy rostoucí na mrtvém mechu.

Tab. 7: Biodiverzitní charakteristiky porostů (viz. Tab. 1)

STAND	species_richness	redlist_samples	all_samples	redlist_%
SLO_BEL	25,33	7,50	33,67	22%
SLO_BYS	21,50	6,67	31,83	19%
SLO_DUM	22,67	8,67	29,67	30%
SLO_HLI	23,00	6,50	33,00	18%
SLO_JAK	24,50	7,17	33,17	20%
SLO_KOP	26,00	10,17	36,00	28%
SLO_PIL	30,60	8,00	44,60	18%
SLO_SMR	19,50	7,33	32,00	20%
SLO_TIC	21,00	6,67	35,67	19%



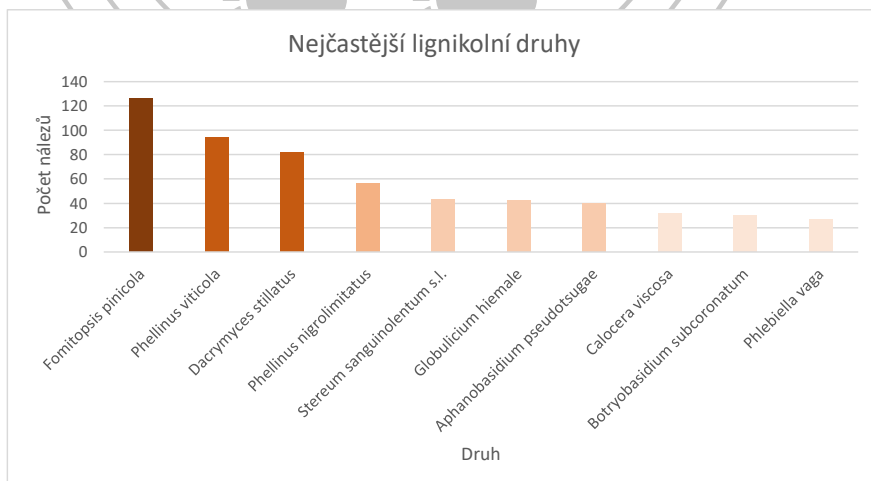
Graf 3: Sloupcový graf zobrazující 6 nejčastěji nalézaných mykorrhizních druhů

Z mykorrhizních druhů pak stojí za zmínku zejména dva red-listové druhy, a to pavučinec Batailleův (*Cortinarius bataillei*) a ryzec černohlávek (*Lactarius lignyotus*), který se dle on-line atlasu České mykologické společnosti (myko.cz, 2024) dokonce řadí mezi jedlé houby. Mezi nejčastěji nalézané mykorrhizní houby patřila *Tylospora fibrillosa*, kornatcovitá houba rostoucí především na silně rozloženém dřevě a zbytcích vegetace (mykologie.net, 2024), *Amphinema byssoides*, také kornatcovitá houba, která však může růst i na méně rozloženém mrtvém dřevě (mykologie.net, 2024), *Hygrophorus olivaceoalbus*, olivově zbarvená a údajně

jedlá houba s kloboukem o průměru až 70 mm (myko.cz, 2024), liška nálevkovitá (*Cantharellus tubaeformis*), také jedlá houba příbuzná známé lišce obecné (*Cantharellus cibarius*) či *Piloderma byssinum*, další kornatcovitá houba, která může růst na mrtvém dřevě jehličnanů i listnáčů (mykologie.net, 2024).



Obr. 7
Zleva doprava: *Cortinarius battailei*, *Lactarius lignyotus*, *Tylospora fibrillosa*
Autor: Lucie Zíbarová, Zdroj: (mykologie.net.)



Graf 4: Sloupcový graf zobrazující 10 nejčastěji nalézáných lignikolních druhů

Mezi lignikolními druhy hub se nejčastěji vyskytoval troudnatec pásovaný (*Fomitopsis pinicola*), což je konkurenčně silná chorošovitá houba známá i z hospodářských lesů, stejně tak se zde v nemalých počtech vyskytoval i pevník krvavějící (*Stereum sanguinolentum*), který v hospodářských lesích často infikuje stromy poškozené při těžbě a vyvážení. Chybí zde však jiné druhy známé z hospodářských lesů, například václavka smrková (*Armillaria ostoyae*) nebyla nalezena ani jednou, kořenovník vrstevnatý (*Heterobasidion annosum*) pouze devětkrát. Malý výskyt těchto dvou jinak častých hub může být do jisté míry vysvětlen větší odolností pralesů vůči těmto parazitickým houbám, ale také dobou sběru dat mimo hlavní

období růstu plodnic *Armillaria ostoyae* a metodikou sběru zaměřenou na již mrtvé stromy, kde se plodnice *Heterobasidion annosum* jakožto parazita žijících stromů již nevyskytovaly.

Druhou nejčastěji nacházenou dřevní houbou je red-listový ohňovec izabelový (*Phellinus viticola*) a velmi často se zde vyskytuje i jeho vzácnější příbuzný ohňovec ohraničený (*Phellinus nigrolimitatus*), který se nachází i na českém červeném seznamu a v Česku se vyskytuje pouze v málo dotčených či pralesních porostech například na Šumavě nebo v Krkonoších (Holec & Beran, 2006). Dalším běžně vzácným, ale v pralese hojným druhem je *Globulicium hiemale*, tento druh byl v době psaní českého červeného seznamu nalezen na území ČR pouze jednou na Šumavě, běžnější je v lesech severní Evropy (Holec & Beran, 2006).



Obr. 8
Zleva doprava: *Phellinus viticola*, *Phellinus nigrolimitatus*, *Phellinus ferrugineofuscus*
Autor: Lucie Zíbarová, Zdroj: (mykologie.net)

Zatímco zmíněných lignikolních druhů byly nalezeny vyšší desítky exemplářů, 61 (35%) lignikolních druhů z celkových 176 bylo nalezeno pouze v jednom exempláři, dva až pět exemplářů bylo nalezeno pro 55 druhů (31%), pět až deset exemplářů bylo nalezeno pro 19 druhů (11%) a 41 druhů (23%) bylo nalezeno ve více než 10 exemplářích. Tento nepoměr je způsoben pravděpodobně velkým počtem silně specializovaných druhů oproti několika druhům generalistickým a stanovištně nenáročným.

Jsou to však právě druhy specializované a nepříliš časté, pro které jsou pralesy zásadním refugiem, protože se často jedná o poslední místa, kde se tyto druhy v jinak kulturní krajině střední Evropy stále vyskytují. Za zmínku stojí například ohňovec tmavohnědý (*Phellinus ferrugineofuscus*), který byl nalezen pouze na několika lokalitách na Slovensku, je na českém červeném seznamu hub a v ČR byl nalezen pouze v Boubínském a Žofínském pralese (Holec & Beran, 2006), houžovec bobří (*Lentinellus castoreus*), který může mít až 12 cm široký klobouk a roste převážně na jedlích v přirozených porostech, v ČR pouze na 23 lokalitách (Holec & Beran, 2006), či modralka laponská (*Amylocystis lapponica*), která je v ČR považována za zvláště chráněný druh dle vyhlášky MŽP č.395/1992 Sb. a na českém území se vyskytuje vyhradně jen v Boubínském pralese (Holec & Beran, 2006).



Obr. 9

Zleva doprava: *Globulicium hiemale*, *Lentinellus castoreus*, *Amylocystis lapponica*

Autor: Lucie Zíbarová, Zdroj: (mykologie.net)

5.3 Vliv struktury lesa na počet druhů hub

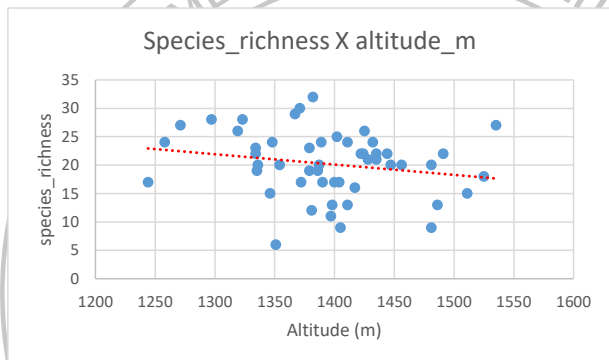
Korelační analýza vztahů mezi biodiverzitními ukazateli a strukturálními charakteristikami ukázala, že ačkoliv korelace mezi nimi nejsou vždy tak silné, jak by bylo optimální (korelační koeficienty se pohybují pouze v rozsahu od -27% do 31%), stále na nich lze pozorovat jasné trendy vlivu struktury porostu na fungální biodiverzitu. Nepříliš silné korelace jsou pravděpodobně způsobené především velkou ekologickou bohatostí porostů, jelikož se jedná o pralesy s dlouhodobě zachovalou kontinuitou, kde je dostatek mrtvého dřeva a rovnováha ekosystému není nijak narušena, jedná se tedy jen o odlišná stádia porostního vývoje velmi ekologicky hodnotného lesa. Pokud by vstupní datový soubor byl širší a jeho součástí byly i chráněné lesy s hospodářskou historií, běžné hospodářské lesy a nakonec například monokulturní plantáže, trendy vlivu struktury na biodiverzitu by pravděpodobně byly výrazně zřetelnější.

Ze souboru použitým pro korelační analýzu byly vyjmuty záznamy mykorhizních hub a dalších trofických kategorií kromě saprotrofů lignikolních a saproparazitů lignikolních. Přítomnost těchto druhů totiž svým nepravidelným charakterem výskytu ještě více rozmazávala pozorovatelné trendy zejména ve vztahu diverzity lignikolních hub k mrtvému dřevu v různých stádiích rozkladu a ukazatelům kontinuity porostu. Ačkoliv některé vzácné mykorhizní houby mohou růst i na mrtvém dřevě v pokročilém stádiu rozkladu (Holec & Kučera, 2020), a proto jsou v některých studiích, například (Ferenčík et al., 2022) zahrnuty do statistických analýz spolu s lignikolními houbami, pro účely této práce zaměřené především na dřevní houby jsem se rozhodl ostatní trofické kategorie vyjmout.

Tab. 8:

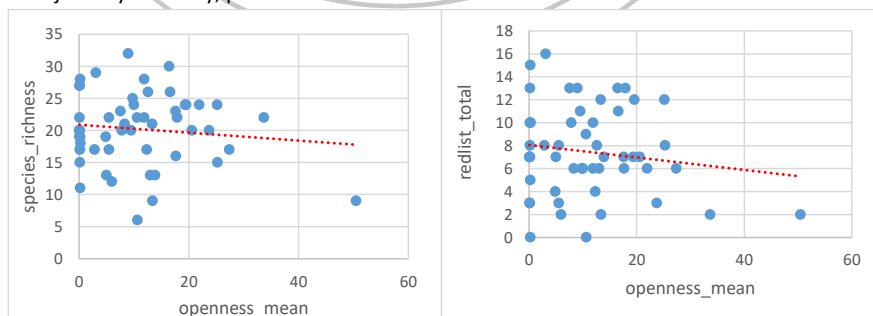
Tabulka korelačních koeficientů mezi biodiverzitními ukazateli *species_richness* (součet všech druhů nalezených na ploše) a *redlist_total* (celkový počet vzorků red-listových druhů nalezených na ploše) a strukturálních ukazatelů (viz Legenda k Tab.1). Prostým červeným písmem jsou zvýrazněny korelace přesahující 10% a -10%, tučným červeným písmem korelace přesahující 20% a -20%. Korelační koeficienty vychází z porovnání datových řad na úrovni plochy.

	species_richness	redlist_total
altitude_m	-20%	-6%
dbh_quadmean	6%	-1%
age_mean	1%	4%
openness_mean	-11%	-14%
vol_logs_1_ha	-6%	-20%
vol_logs_2_ha	-10%	-27%
vol_logs_3_ha	31%	6%
vol_logs_4_ha	17%	28%
vol_logs_5_ha	9%	20%
vol_logs_all_ha	8%	-7%
deadwood_total	17%	9%
n_trees_dead_500	13%	9%
n_trees_dead_700	-5%	-7%
age_5oldest	6%	19%



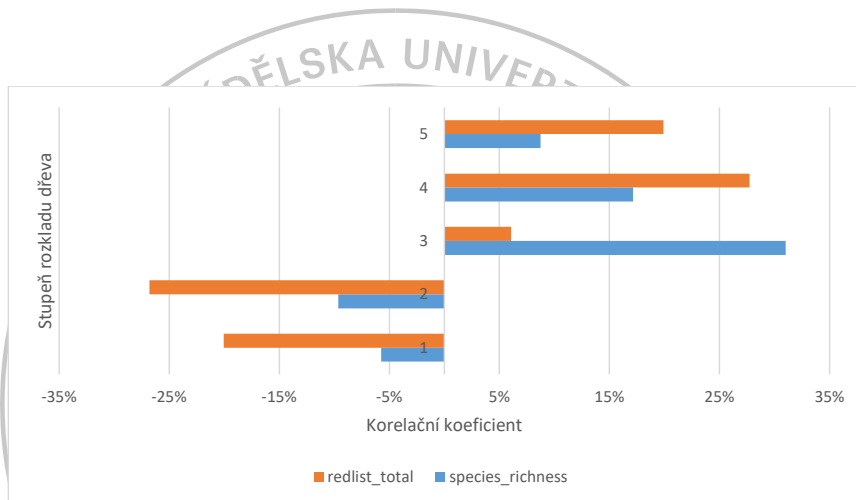
Graf 5:
Bodový graf hodnot *species_richness* a *altitude_m*, proložený lineární spojnicí trendu.

První zřetelnou negativní korelací je snižující se fungální biodiverzita se zvyšující se nadmořskou výškou, kde vychází korelační koeficient -20%. To je v souladu se současným poznáním o výškové stupňovitosti lesa, podle kterého vyšší nadmořské výšky a s nimi spojené extrémní klimatické podmínky hostí chudší ekosystémy než porosty v nižších nadmořských výškách. Korelační koeficient nadmořské výšky a výskytu red-listových druhů však již nebyl tak silný, pouze -6%.



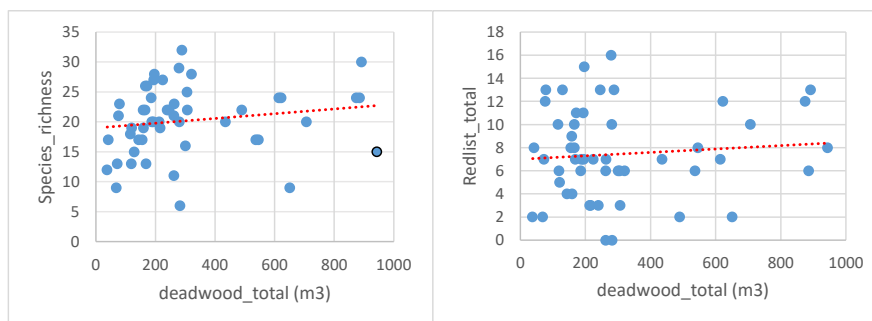
Graf 6 + Graf 7: Bodové grafy hodnot *species_richness/redlist_total* a *openness_mean*, proložené lineární spojnicí trendu.

Vztah korunového zápoje a fungální biodiverzity vykazuje též mírně negativní trend, což znamená, že více hub se vyskytuje v porostech s větším zápojem, kde se na zem dostane jen málo světla. Tento trend je pravděpodobně způsoben zejména lepší schopností silně zapojených porostů udržet v sobě vláhu, kterou houby k životu potřebují. Tato korelace je ještě silnější pro red-listové druhy (-14%).



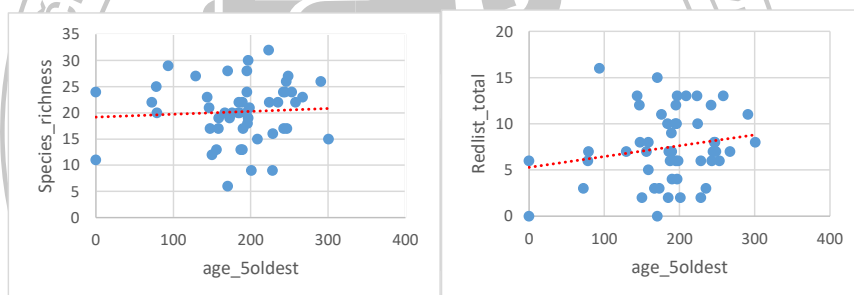
Graf 8: Sloupcový graf zobrazující korelační koeficienty vztahu mezi *species_richness* a *redlist_total* a objemu mrtvého dřeva v jednotlivých stádiích rozkladu.

Na Grafu 8 jasně vidíme, že největší celková druhová diverzita (*species_richness*) se nachází na mrtvém dřevě ve třetím a čtvrtém stupni rozkladu, naopak první dva stupně rozkladu nejsou pro výskyt rozmanitých houbových společenstev příliš příznivé. U red-listových druhů je pak potřeba silně rozloženého dřeva ještě výraznější, a to zejména dřevních objektů ve čtvrtém a pátém stupni rozkladu. Naopak první a druhý stupeň rozkladu dřeva je pro red-listové druhy výrazně nepříznivý. K tomu může docházet zejména proto, že čerstvé mrtvé dřevo kolonizují hlavně pionýrské druhy, které se umí dobře šířit a napadat dřevo s velkou intenzitou, tím pádem tyto druhy obvykle najdeme i v hospodářských lesích a nepovažují se za ohrožené. Silně rozložené dřevo je naopak v hospodářském lese relativně vzácné, a proto i druhy, které takový substrát vyžadují, patří častěji mezi red-listové.



Graf 9 + Graf 10: Bodové grafy hodnot *species_richness/redlist_total* a *deadwood_total*, proložené lineární spojnící trendu.

Silnější korelaci mezi celkovým počtem mrtvého dřeva na plochách a fungální biodiverzitou můžeme pozorovat zejména pro celkový počet druhů na plochách, kde je korelační koeficient 17%. U red-listových druhů je však trend výrazně slabší, s korelačním koeficientem pouze 9%, zřejmě kvůli velkým rozdílům mezi jejich výskytem na čerstvém mrtvém dřevě a dřevě v pokročilém stupni rozkladu.



Graf 11 + Graf 12: Bodové grafy hodnot species_richness/redlist_total a age_5oldest, proložené lineární spojnici trendu. Nulové body na ose age_5oldest pochází z ploch po nedávné rozsáhlé disturbance, kde nebyly žádné živé stromy tlustší než 60 mm.

Grafy 11 a 12 zobrazují vztah průměrného věku 5 nejstarších stromů na plochách k celkové a red-listové biodiverzitě hub. Věk 5 nejstarších stromů na ploše je lepším indikátorem kontinuity porostu než průměrný věk, jelikož v pralesích se běžně vyskytují na jedné ploše stromy všech věkových tříd. Věk 5 nejstarších stromů však reprezentuje především dobu od poslední rozsáhlé disturbance, při které došlo ke kompletnímu rozpadu porostu. Na grafech můžeme vidět, že ke věku 5 nejstarších stromů má silný vztah především biodiverzita red-listových druhů (19%), protože se mnohdy jedná o druhy s delším životním cyklem, které pro úspěšný vznik plodnic vyžadují dlouhodobou stabilitu prostředí. Naopak celková biodiverzita není na kontinuitě porostu tolik závislá, zde nalezneme korelaci pouze 6%.

6 Diskuse

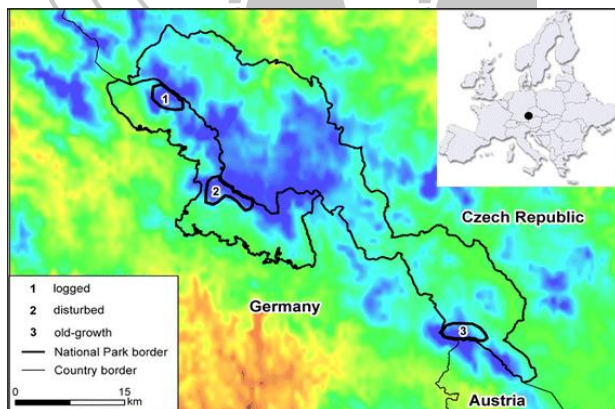
Porostní parametry zkoumaných pralesů se podobají ostatním smrkovým pralesům ve střední a východní Evropě. Na rozdíl od studií prováděných v malých zachovalých pralesích, například v Boubnském pralesi (Holec et al., 2020), (Holec & Kučera, 2020) však plochy zkoumané v této práci pokryly v podstatě všechny sukcesní stádia, ve kterých se smrkový prales může nacházet, od čerstvých kalamitních holin s ohromným množstvím čerstvého mrtvého dřeva až po lesy, které se nacházely v pozdních sukcesních stádiích, vyskytovaly se na nich několik staletí staré stromy a disturbance velké severity je nezasáhla stovky let. Studie prováděné v ČR a dále na západě Evropy obvykle pracují s lesy, které byly historicky alespoň do určité míry obhospodařovány (Majdanová et al., 2023), (Bässler et al., 2012) a kde ranná sukcesní stádia vznikla kolapsem původně stejnověkých hospodářských porostů. (Pouska et al., 2010). V mnoha pralesovitých porostech v ČR byla navíc donedávna praktikována asanační těžba kůrovcových stromů či minimálně jejich odkorňování. (Pouska et al., 2010)

Objem mrtvého dřeva ve zkoumaných porostech byl též konzistentní nebo vyšší než ve srovnatelných pralesovitých lesech v ČR a střední Evropě, například v chráněných lesích okolo vrcholu Praděd zkoumaného (Majdanová et al., 2023) byl průměrný objem mrtvého dřeva na hektar pouze 135 m³, což je sice výrazně více než v běžném hospodářském lese, ale stále méně než nejchudší porost na západním Slovensku (Jánošíkova Kolkáreň), kde bylo mrtvého dřeva průměrně 167 m³ na hektar. Ještě chudší pak byly pralesovité porosty v bavorském lese zkoumaném (Bässler et al., 2012), kde po 40 letech záměrně bezzásahového managementu stále je jen průměrně jen 100 m³ mrtvého dřeva na ha. Dá se však předpokládat, že ačkoliv průměr je nižší, na plochách po výrazných větrných a kůrovcových disturbancích bude objem mrtvého dřeva vysoký.

Slovenské smrkové pralesy jsou výjimečné i svou nenarušenou kontinuitou, díky které jsou v porostech nejen velmi staré živé stromy, ale také mrtvé kmeny veteránských stromů, které jsou zásadní zejména pro výskyt red-listových druhů. Podobně velké mrtvé kmeny smrku lze v Česku najít pouze v Boubínském pralesi (Holec et al., 2020).

Slovenské pralesy byly bohatší i z hlediska počtu nalezených druhů hub na mrtvém dřevě. Zatímco na Slovensku bylo nalezeno celkem 224 houbových druhů a z toho 176 lignikolních druhů (z toho 59 red-listových), během mykologického průzkumu pralesovitých porostů v Hrubém Jeseníku provedeném (Majdanová et al., 2023) bylo zaznamenáno pouze 149 druhů hub, mezi kterými opět převažovaly lignikolní saprotrofové a saproparazité, a pouze 10 druhů red-listových. Ačkoliv zde byly určité rozdíly v metodice, v hrubém Jeseníku byly například navíc zkoumány i houby vyskytující se na nejjemnějších frakcích mrtvého dřeva a red-listové druhy byly určeny pouze dle českého červeného seznamu (Holec & Beran, 2006), je zřejmé, že i v těchto pralesovitých porostech s relativně dobře zachovalou kontinuitou

biodiverzita stále nedosahuje úrovně nikdy nenarušeného pralesa. Lze však předpokládat, že pokud nebude porost ani v budoucnu narušen, fungální biodiverzita by mohla i nadále růst. Pokud pak srovnáme výsledky ze Slovenska například se studií (Bässler et al., 2012), je již rozdíl v houbové biodiverzitě mezi pralesem a kulturním lesem zcela zřejmý. V této studii bylo identifikováno pouze 49 druhů hub, ze kterých 11 bylo red-listových. A to i přesto, že do oblasti výzkumu byl zařazen pralesovitý porost na úpatí hory Trojmezí, kde byla zaručena kontinuita porostu po nejméně 80 let a kde byla pozorována také nevyšší fungální biodiverzita. Red-listové druhy se také nacházely téměř výhradně ve zmiňovaném pralesovitém porostu, pouze *Antrodiella citrinella* se hojně vyskytovala na plochách po nedávné velkoplošné disturbanci. Tato houba překvapivě ve slovenských pralesích byla nalezena pouze ve 4 exemplářích a žádný z těchto exemplářů nebyl nalezen na plochách po nedávné rozsáhlé disturbanci s velkým objemem mrtvého dřeva v počátečních stádiích rozkladu, ale byly naopak nalezeny na plochách s dlouhodobě zachovalou kontinuitou. Je však nutno zmínit, že prostorový rozsah těchto studií je z podstaty menší, jelikož se zabývají pouze jedním porostem, zatímco ze Slovenska data pochází z 9 rozdílných porostů.



Obr. 10
Mapa ploch zkoumaných (Bässler et al., 2012), číslo 1 označuje hospodářský les, 2 bezzásahový les po disturbanci a 3 pralesovitý porost. Barva zobrazuje výškový gradient, modrá značí nejvyšší polohy a oranžová polohy nejnižší. Vespod jsou fotografie reprezentující jednotlivé managementové kategorie.




Obr. 11
Houba *Antrodiella cintrinella* se svým typicky nažloutlým zbarvením, PR Karvanice na kmeni smrku, 2016, Autor: Lucie Zíbarová, Zdroj: (mykologie.net)

Korelační vztahy zjištěné mezi ukazateli houbové biodiverzity a porostními parametry byly převážně v souladu s dosavadním vědeckým poznáním o horských smrkových pralesích. Negativní korelace celkové druhové diverzity i red-listové diverzity k vyšší nadmořské výšce se shoduje například se studií (Majdanová et al., 2023), stejně tak se s touto studií shoduje i zjištění, že ačkoliv celková diverzita hub se s nadmořskou výškou snižuje, red-listová diverzita je negativně ovlivněna pouze mírně až zanedbatelně. Toto zjištění pak odpovídá i obecně známé výškové stupňovitosti, kdy s narůstající nadmořskou výškou a tím pádem nižšími teplotami, silnějšími větry a horší dostupností živin v půdě postupně klesá celková biodiverzita i abundance živých organismů.

Negativní korelace fungální biodiverzity a snižujícího se korunového zápoje opět souhlasí se studiemi (Bässler et al., 2010; Ferenčík et al., 2022; Majdanová et al., 2023), které pozorovaly, že fungální diverzita se snižuje s nižším korunovým zápojem a tím pádem většími teplotními výkyvy a větším odparem na exponovaném stanovišti. Exponované polomové paseky však mají také svou zásadní ekologickou roli v životě smrkového lesa, jednak jsou stanovišti pro některé specializované druhy hub, například pro již zmiňovanou *Antrodiaella citrinella* a s nižším zápojem se také zvyšuje aktivita saproxylického hmyzu na ploše (Edelmann et al., 2022).

Významný pozitivní vztah objemu mrtvého dřeva k fungální biodiverzitě též souhlasí s předchozími studiemi na toto téma. Celkový objem mrtvého dřeva sice neměl příliš silnou korelaci s celkovou fungální biodiverzitou a ještě slabší korelaci měl s výskytem red-listových druhů, to však může být způsobeno tím, že všechny zkoumané porosty na Slovensku byly na mrtvé dřevo výjimečně bohaté, průměrný objem mrtvého dřeva na 1 hektar byl 303,1 m³, což je ve srovnání s hospodářskými či bývalými hospodářskými lesy, které zkoumá například (Bässler et al., 2012) nebo (Doerfler et al., 2020) ohromné množství. Ve zkoumaných pralesích bylo běžné také mrtvé dřevo velkých tloušťek, průměrná tloušťka mrtvého kmene byla 356 mm, což je opět nesrovnatelné s hospodářskými či nově chráněnými lesy, kde většinu objemu mrtvého dřeva tvoří tenké těžební zbytky či konkurenční souše. Právě proto, že celkový objem mrtvého dřeva ani průměrná tloušťka mrtvého kmene zde již pravděpodobně nebyly zásadními limitujícími faktory, je možné dobře pozorovat vztah fungální biodiverzity ke konkrétním stádiím rozkladu mrtvého dřeva. Pro celkovou houbovou biodiverzitu byly zdaleka nejdůležitější kmeny ve 3. stupni rozkladu, pro red-listové druhy pak hlavně dřevo ve 4. a 5. stupni rozkladu. Toto pozorování je opět v souladu například se studií (Parajuli & Markwith, 2023), kde tuto souvislost vysvětlují především tím, že ve 3. stupni rozkladu se ještě stále vyskytují pionýrské ruderální houby, ale zároveň už také sekundární a terciární kolonizátoři, kteří jsou adaptovaní na konkurenční stres. Stejnou korelaci vyzdvihuje i (Tomao et al., 2020), k již zmíněným důvodům velké biodiverzity na středních stádiích rozkladu mrtvého dřeva přidává ještě tezi, že na těchto středně rozložených kmenech je největší diverzita mikrostanovišť, kde se tím pádem daří mnoha druhů s rozdílnými nároky.



Pozitivní korelaci především red-listových druhů ke kontinuitě porostu opět potvrzují i jiné studie, například (Majdanová et al., 2023), kde k určení kontinuity porostu byly použity dendrochronologické metody a jako parametr kontinuity byl použit počet stromů starších 250 let. Ke stejným výsledkům dospěla i studie (Ferenčík et al., 2022) vycházející se stejného datasetu jako tato práce, zde je vyšší diverzita v porostech se zachovalou kontinuitou vysvětlena především tím, že porosty se zachovalou kontinuitou nebyly často i po několik staletí zasaženy žádnou disturbancí vysokého rozsahu, ale porostní strukturu naopak vytvářelo mnoho menších disturbancí v dlouhém časovém úseku, což postupně vytvořilo velmi věkově i strukturně heterogenní porost, který má předpoklady hostit heterogenní komunitu hub a dalších organismů.

6.1 Návrh managementových opatření pro hospodářské lesy

Tato práce ukázala, že pro maximální biodiverzitu saproxylických hub je nutné v lesích udržovat dostatečné množství mrtvého dřeva, a to nejen jeho tenkých frakcí, ale i silných kmenů. Zásadní je též zjištění, že vysoká biodiverzita je vázaná na porosty s neporušenou kontinuitou, kde mohly stovky (nebo i tisíce) let v kuse působit přirozené disturbance a postupně tak formovat heterogenní strukturu porostu. Proto je nutné i managementová opatření s cílem zvýšení fungální biodiverzity plánovat ve velmi dlouhodobém horizontu a ideálně je praktikovat především v lesích, kde se už nachází staré stromy o velké tloušťce a tvorba silného mrtvého dřeva je zde tím pádem možná v kratším časovém horizontu. Intenzivní obohacení mrtvým dřevem by mělo mít prioritu hlavně v porostech, které již nyní vykazují pralesovité charakteristiky nebo se nachází v blízkosti dodnes přežívajících pralesních porostů, které jsou v současné době silně fragmentované (Sabatini et al., 2018), aby ohrožené druhy, které nyní přežívají pouze v pralesích, dostaly více možností se šířit. Časem by též bylo vhodné vytvořit biokoridory obohacené mrtvým dřevem propojující současně izolované chráněné porosty, aby byla možná genetická výměna mezi izolovanými populacemi, podobně jako je navrhována tvorba biokoridorů spojujících izolované lesy v zemědělské krajině (Muys et al., 2022).

Tyto cíle jsou však často v rozporu s ekonomickým a technologickým aspektem lesního hospodářství, protože ponechání mrtvého dřeva v lese je nejen ekonomickou ztrátou, ale často také překážkou pro lesní dělníky a mechanizaci. Metodika mrtvého dřeva adresuje tyto překážky a předkládá několik možných managementových strategií pro obohacení porostů

mrtvým dřevem, které by zároveň mohly být slučitelné s normálním fungováním hospodářského lesa. vytvořená (Vítková et al., 2018).

Tyto metody jsou následující:

Ponechání jednoho živého stromu či stromové skupiny na dožití:

Spočívá v ponechání konkrétních stromů či částí porostu na dožití, aby se ze stromů časem staly stromy veteránské, následně souše a mrtvé dřevo o velké tloušťce. Pro tento postup by měly být preferovány stromy či skupiny stromů, které již dosáhly vysokého věku a mají vady, které snižují jejich ekonomickou atraktivitu. V případě ponechání celých skupin stromů mohou mít prioritu části porostů na méně produktivních či těžko dostupných místech, tedy například na strmých svazích, na březích řek, v mokřadech apod., kde náročnost těžby snižuje ekonomickou rentabilitu. Většina saproxylických druhů preferuje ucelenější skupiny stromů oproti stromům osamoceným, výjimkou jsou pouze světlomilní brouci, například *Cerambyx cerdo* nebo *Rosalia alpina*, kteří preferují osamocené a osluněné staré stromy.

Zachování existujícího mrtvého dřeva, vyvrácených stromů a souší:

Pokud se v porostu již vyskytují kmeny padlých stromů nebo souše, je vhodné je na místě ponechat jejich přirozenému vývoji. Výjimkou jsou pouze rizikové souše v okolí lesních cest či pracovišť, případně stromy napadené kalamitním škůdcem, jejichž odstranění je zákonem vyžadováno.

Ponechání či tvorba vysokých pařezů:

Záměrné kácení stromů takovým způsobem, aby zůstal vysoká pařez. Použitelné zejména u stromů, kde je pata kmene mechanicky poškozena nebo napadena patogenem, jedná se tedy v podstatě o vyzdravení dříví ihned na pařezu.

Kroužkování živých stromů:

Metoda ořezání kambia živého stromu, což povede k jeho smrti a aktivní tvorbě mrtvého dřeva. Využitelné především pro nekvalitní stromy v porostu či invazivní druhy. Je také možné uměle tvořit mikrohabitaty, například záměrným poškozováním kůry nebo tvorbou umělých dutin pomocí motorové pily.

Metoda	Ekologické +	Ekologické -	Ekonomické +	Ekonomické -
Ponechání jednoho živého stromu	Mikrostanoviště pro hmyz, budoucí zdroj mrtvého dřeva, zásobuje porost semen	Příliš malé stromy nevytvoří tak kvalitní mrtvé dřevo	Nižší náklady na těžbu, pokud jsou stromy v těžko přístupném terénu	Ekonomické ztráty, zejména pokud jsou ponechávány velké stromy
Ponechání skupiny živých stromů	Důležité mikrohabitaty, udržuje mikroklima, zásobárna semen, stojící a následně ležící mrtvé dřevo	Příliš malé stromy nevytvoří tak kvalitní mrtvé dřevo	Nižší náklady na těžbu, pokud jsou skupiny v těžko přístupném terénu	Ekonomické ztráty, zejména pokud jsou ponechávány skupiny s velkými stromy

Ponechání existujícího mrtvého dřeva	Mikrohabitaty pro saproxylické druhy	Hrozba množení škůdců (např. <i>Ips typographus</i>), čerstvé kmeny a souše se rozkládají dlouho	Nižší náklady na odvoz či asanaci, mrtvé dřevo obvykle není pilařsky využitelné	Překážka při těžbě a vyklizení, bezpečnostní riziko u lesních cest
Ponechání vyvrácených stromů	Mikrohabitaty pro saproxylické druhy	Dlouhý čas potřebný k rozkladu, hrozba množení škůdců	Nižší náklady na odvoz či asanaci, vyvrácené stromy obvykle nejsou pilařsky využitelné	Něbezpečí pro lesní pracovníky i návštěvníky, může se stát překážkou na cestě
Ponechání či tvorba vysokých pařezů	Tvorba krátké souše, mikrohabitaty	Rozklad může být u tenkých pařezů velmi rychlý	Vysoký pařez stromu s nekvalitní patou nedělá ekonomickou škodu	Musí provádět trénovaný personál, vyšší náklady
Kroužkování živých stromů	Tvorba mikrostanovišť a mrtvého dřeva v krátkém čase	Poškozené místo může být vstupní branou pro nechtěné škůdce	Pokud jsou kroužkovány nekvalitní stromy, celková kvalita těžebních stromů se nezhorší	Potřeba specializovaných pracovníků, vyšší náklady
Ponechání mrtvého dřeva cíleného druhu	Podpora druhově specializovaných saproxylických organismů	Potenciální zdroj invaze škůdců	Eliminace druhů nevhodných pro produkci pilařského dříví	Ekonomická ztráta, pokud je druh pilařsky využitelný
Ponechání stromů konkrétní tloušťky	Podpora saproxylických organismů specializovaných na určité tloušťky dřeva	Druhy specializované na tlusté dřevo nedokáží využít tenké dřevo a naopak, malé stromy se rychle rozloží	Eliminace stromů s nežádoucími rozměry, obzvláště v nedostupných terénech	Ekonomická ztráta, pokud jsou ponechávány stromy pilařsky využitelné
Ponechání osluněného mrtvého dřeva	Tvorba stanoviště pro specializované druhy osluněného mrtvého dřeva	Druhy specializované na tlusté dřevo nedokáží využít tenké dřevo a naopak, malé stromy se rychle rozloží	Eliminace stromů s nízkou kvalitou, obzvláště v nedostupných terénech	Pokud je okolo stromu silný zápoj, je nutné okolo provést intenzivní probírku

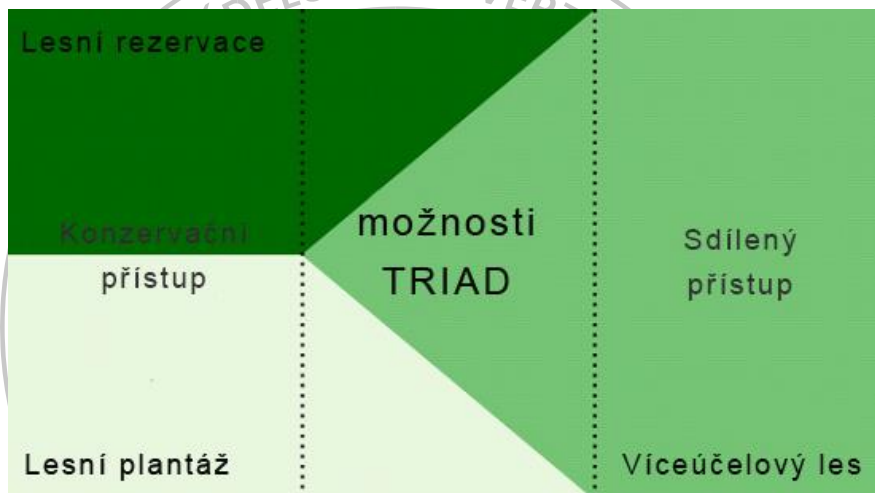
Tab 9:

Jednotlivé metody obohacování mrtvým dřevem, jejich výhody a nevýhody z ekologického i ekonomického hlediska. Zdroj: (Vítková et al., 2018)

Vzhledem k tomu, že pro biodiverzitu saproxylických organismů je důležitá hlavně velká diverzita stanovišť, mají své místo v managementu mrtvého dřeva jednoznačně všechny tyto postupy, své místo pak určitě mají i lesnické metody nezmiňované v této metodice, například tvorba pařezin nebo řez vhodných dřevin „na hlavu“. Pokud však zůstaneme u biodiverzity saproxylických hub, jako neúčinnější metody nejvíce v souladu se zjištěními této práce i odborné literatury se jeví ponechávání skupiny stromů na dožití, protože tímto způsobem vzniknou vysoce heterogenní stanoviště, stromy dostanou možnost dosáhnout vysokého věku a zůstane dlouhodobě zachované porostní mikroklima, stejně tak se na vymezené ploše budou moci projevit disturbance malého rozsahu a porost si tak zachová svou přirozenou kontinuitu. Možná by pak byla i kombinace této metody s jinými metodami, které by pomohly k rozrůznění ponechaného porostu, například pomocí kroužkování nebo tvorby osluněných lokalit.

Při výběru konkrétních stromů a stromových skupin k ponechání v porostu je pak nutné se řídit několika zásadními kritérii. Výběr by se měl řídit dle věku stromů, s tím, že prioritně by měly být ponechány starší stromy pro zachování mikrostanovišť. Z hlediska tloušťky zachovávaných stromů by měly být upřednostněny tlusté stromy, nicméně v případě zachovávaných skupin stromů je vhodné v nich ponechat i stromy menších dimenzí, protože diverzita mrtvého dřeva je též velmi důležitá. Zásadní pro rozhodování je i druh dřeviny, protože většina našich lesních druhů má na sebe vázané monofágní druhy, které se na lokalitě bez přítomnosti určitého druhu dřeviny nemohou vyskytovat. (Bače & Svoboda, 2016)

V souladu s tímto přístupem je i takzvaný model TRIAD, který má za cíl tvorbu odolných a různorodých lesů na krajině úrovni. Současné lesnické plánování využívá dva zcela odlišné postupy, z nichž oba mají své problémy. Víceúčelové lesy, které současně tvoří většinu evropských lesů, mají za cíl skloubit produkci dříví i udržování biodiverzity v rámci jedné plochy, což vede k úbytku pralesovitých prvků a stanovišť pro specializované druhy, i když ne v takové míře jako se tobu děje v plantážních lesech. Druhým přístupem je pak lesnictví konzervační, kde jsou striktně odděleny velké a zcela chráněné a bezzásahové oblasti od intenzivně využívaných lesních plantáží. Tento způsob lesního managementu je však v evropských podmínkách obtížný zejména kvůli velkému podílu soukromých vlastníků lesů a kulturnímu charakteru krajiny. Model TRIAD navrhuje hybridní přístup k lesnictví, které by vedlo ke tvorbě krajiny složené z bezzásahových území, víceúčelových lesů i lesních plantáží, čímž by byla zajištěna zejména lepší konektivita mezi chráněnými územími, která jsou současně izolovaná pouze na horách a v dalších nepřístupných terénech. Optimálním rozdělením by mohlo být například 30% chráněných lesů, 60% víceúčelových lesů a 10% lesních plantáží. (Muys et al., 2022)



Obr. 12:
Schéma modelu TRIAD navrhnutá Evropským lešnickým institutem (EFI) pro zvyšování biodiverzity lesních ekosystému, původní grafika s textem přepsaným do češtiny, zdroj: (Muys et al., 2022)

Ekonomicky a technologicky se též jedná o jednu z nejjednodušších metod, která nevyžaduje kvalifikované pracovníky ani nevytváří překážky v obhospodařovaných porostech, její realizace spočívá v zásadě pouze ve výběru a vyznačení vhodného porostu k dlouhodobému zachování. Pomocí této metody by tedy mělo být možné dosáhnout mezinárodně stanoveného minima mrtvého dřeva 35 m³/ha (Vítková et al., 2018) bez zásadního narušení provozních procesů a zvýšení ekonomických nákladů, obzvláště pokud budou retenční plochy umístěny na těžko přístupné či jinak ekonomicky nerentabilní lokality. Skupiny stromů na dožití mohou být umísťovány též na okraje obnovovaných porostů či na hranice s nelesními pozemky, aby byla minimalizována ekonomická ztráta a vliv na technické operace. (Bače & Svoboda, 2016)

7 Závěr

Byl potvrzen zásadní význam pralesů a dalších lesů s vysokou strukturální heterogenitou, vysokým objemem mrtvého dřeva a výskytem rozmanitých mikrostanovišť klíčových pro biodiverzitu hub. Zejména kvantita a kvalita mrtvého dřeva v porostech jsou velmi dobrými biodiverzitními indikátory.

Mrtvé dřevo a na něm žijící saproxylické organismy hrají zásadní roli také v kvalitním rozkladu dřevní hmoty, tím pádem jsou zásadní pro efektivní ukládání atmosférického uhlíku do lesních ekosystémů, půdotvorbu a zdravý průběh cyklu živin.

Bylo zjištěno, že slovenské horské smrkové pralesy jsou unikátní svou nenarušenou kontinuitou a přirozenou strukturou, která byla pomalu utvářena po staletí procesy přirozených disturbancí. Tyto lesy jsou výjimečné výskytem mimořádně starých stromů, které z víceúčelových hospodářských lesů ve většině Evropy již téměř zcela vymizely. Na těchto veteránských stromech se však vyskytuje velké množství mikrostanovišť zásadních pro celou řadu hub a dalších životních forem. Slovenské pralesy jsou oproti běžným kulturním lesům unikátní také extrémně vysokým obsahem mrtvého dřeva.

Byl prokázán mimořádný význam horských smrkových pralesů pro zachování diversity saproxylických i mykorhizních houbových druhů, v těchto lesích bylo nalezeno vysoce nadprůměrné množství hub včetně mnoha ohrožených druhů, z nichž některé se mimo pralesy vůbec nevyskytují.

Lesní management s cílem zachování biodiverzity musí pracovat s obohacováním lesů mrtvým dřevem a ponecháváním stromů k dožití, aby byly v porostech vytvořeny vhodné podmínky pro život saproxylických druhů, které jsou podstatnou částí lesní biodiverzity.

Těchto cílů lze nejlépe dosáhnout ponecháváním menších i větších skupin stromů v dlouhodobě bezzásahovém režimu a tyto plochy rovnoměrně rozmístit v krajině, aby byla zajištěna ekologická konektivita a předcházelo se genetické izolaci populací. Další metody obohacování mrtvým dřevem je však také vhodné využívat, pokud to ekologické a ekonomické faktory umožní.

8 Zdroje

- Binot-Hafke, M.; Haupt, H. (ed.). *Rote Liste gefährdeter Tiere, Pflanzen und Pilze Deutschlands. 3: Wirbellose Tiere: Teil 1*. Bundesamt für Naturschutz, 2011.
- Dämon, W.; Krisai-Greilhuber, I. *Die Pilze Österreichs: Verzeichnis und Rote Liste 2016: Teil [1]. Makromyceten*. 2017.
- Holec, J.; Beran, M. Červený seznam hub (makromycetů) České republiky [Red list of fungi (macromycetes) of the Czech Republic]. *Příroda*, 2006, 24.1: 282.
- Lepšová A., Zíbarová L., 2024, www.mykologie.net
- Král K., Hort L., Unar P., Dušan A., 2024, www.pralesy.cz
- Caré, O., Gailing, O., Müller, M., Krutovsky, K. v., & Leinemann, L. (2020). Crown morphology in Norway spruce (*Picea abies* [Karst.] L.) as adaptation to mountainous environments is associated with single nucleotide polymorphisms (SNPs) in genes regulating seasonal growth rhythm. *Tree Genetics & Genomes*, 16(1), 4. <https://doi.org/10.1007/s11295-019-1394-x>
- 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>
- Bače, R., & Svoboda, M. (2016). *Management mrtvého dřeva v hospodářských lesích*.
- Barcoto, M. O., Carlos-Shanley, C., Fan, H., Ferro, M., Nagamoto, N. S., Bacci, M., Currie, C. R., & Rodrigues, A. (2020). Fungus-growing insects host a distinctive microbiota apparently adapted to the fungiculture environment. *Scientific Reports*, 10(1), 12384. <https://doi.org/10.1038/s41598-020-68448-7>
- Bässler, C., Müller, J., Cadotte, M. W., Heibl, C., Bradtka, J. H., Thorn, S., & Halbwachs, H. (2016). Functional response of lignicolous fungal guilds to bark beetle deforestation. *Ecological Indicators*, 65, 149–160. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2015.07.008>
- Bässler, C., Müller, J., Dziock, F., & Brandl, R. (2010). Effects of resource availability and climate on the diversity of wood-decaying fungi. *Journal of Ecology*, 98(4), 822–832. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2010.01669.x>
- Bässler, C., Müller, J., Svoboda, M., Lepšová, A., Hahn, C., Holzer, H., & Pouska, V. (2012). Diversity of wood-decaying fungi under different disturbance regimes-A case study from spruce mountain forests. *Biodiversity and Conservation*, 21(1). <https://doi.org/10.1007/s10531-011-0159-0>

Birkemoe, T., Jacobsen, R. M., Sverdrup-Thygeson, A., & Biedermann, P. H. W. (2018). *Insect-Fungus Interactions in Dead Wood Systems* (pp. 377–427). https://doi.org/10.1007/978-3-319-75937-1_12

Bujoczek, L., Szewczyk, J., & Bujoczek, M. (2018). Deadwood volume in strictly protected, natural, and primeval forests in Poland. *European Journal of Forest Research*, 137(4), 401–418. <https://doi.org/10.1007/s10342-018-1124-1>

Burrascano, S., Keeton, W. S., Sabatini, F. M., & Blasi, C. (2013). Commonality and variability in the structural attributes of moist temperate old-growth forests: A global review. *Forest Ecology and Management*, 291, 458–479. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2012.11.020>

Bütler, R., Lachat, T., Larrieu, L., & Paillet, Y. (2013). Habitat trees: Key elements for forest biodiversity. In *Integrative approaches as an opportunity for the conservation of forest biodiversity*. (pp. 84–92). European Forest Institute.

Caré, O., Gailing, O., Müller, M., Krutovsky, K. V., & Leinemann, L. (2020). Crown morphology in Norway spruce (*Picea abies* [Karst.] L.) as adaptation to mountainous environments is associated with single nucleotide polymorphisms (SNPs) in genes regulating seasonal growth rhythm. *Tree Genetics & Genomes*, 16(1), 4. <https://doi.org/10.1007/s11295-019-1394-x>

Caudullo, G., Tinner, W., Rigo, D. De, & de Rigo, D. (2016). *Picea abies* in Europe: distribution, habitat, usage and threats G. In *European Atlas of Forest Tree Species*.

Crișan, V.-E., Dincă, L., Bragă, C., Murariu, G., Tupu, E., Mocanu, G. D., & Drasovean, R. (2023). The Configuration of Romanian Carpathians Landscape Controls the Volume Diversity of *Picea Abies* (L.) Stands. *Land*, 12(2), 406. <https://doi.org/10.3390/land12020406>

Debeljak, M. (2006). Coarse woody debris in virgin and managed forest. *Ecological Indicators*, 6(4), 733–742. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2005.08.031>

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*, 57(12), 2429–2440. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.13741>

Edelmann, P., Ambarli, D., Gossner, M. M., Schall, P., Ammer, C., Wende, B., Schulze, E.-D., Weisser, W. W., & Seibold, S. (2022). Forest management affects saproxylic beetles through tree species composition and canopy cover. *Forest Ecology and Management*, 524, 120532. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2022.120532>

Ferenčík, M., Svitok, M., Mikoláš, M., Hofmeister, J., Majdanová, L., Vostarek, O., Kozák, D., Bače, R., Begovič, K., Běťák, J., Čada, V., Dušátko, M., Dvořák, D., Frankovič, M., Gloor, R., Janda, P., Kameniar, O., Kříž, M., Kunca, V., ... Svoboda, M. (2022). Spatial and temporal extents of natural disturbances differentiate deadwood-inhabiting fungal communities in spruce primary forest ecosystems. *Forest Ecology and Management*, 517, 120272. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2022.120272>

Frąc, M., Hannula, S. E., Bełka, M., & Jędryczka, M. (2018). Fungal Biodiversity and Their Role in Soil Health. *Frontiers in Microbiology*, 9. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2018.00707>

Fukasawa, Y. (2021). Ecological impacts of fungal wood decay types: A review of current knowledge and future research directions. *Ecological Research*, 36(6), 910–931. <https://doi.org/10.1111/1440-1703.12260>

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*, 517, 120275. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2022.120275>

Heilmann-Clausen, J., & Christensen, M. (2004). Does size matter? *Forest Ecology and Management*, 201(1), 105–117. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2004.07.010>

Holec, J., & Kučera, T. (2020). Richness and composition of macrofungi on large decaying trees in a Central European old-growth forest: a case study on silver fir (*Abies alba*). *Mycological Progress*, 19(12), 1429–1443. <https://doi.org/10.1007/s11557-020-01637-w>

Holec, J., Kučera, T., Běťák, J., & Hort, L. (2020). Macrofungi on large decaying spruce trunks in a Central European old-growth forest: what factors affect their species richness and composition? *Mycological Progress*, 19(1), 53–66. <https://doi.org/10.1007/s11557-019-01541-y>

Janda, P., Trotsiuk, V., Mikoláš, M., Bače, R., Nagel, T. A., Seidl, R., Seedre, M., Morrissey, R. C., Kucbel, S., Jaloviari, P., Jasík, M., Vysoký, J., Šamonil, P., Čada, V., Mrhalová, H., Lábusová, J., Nováková, M. H., Rydval, M., Matějů, L., & Svoboda, M. (2017). The historical disturbance regime of mountain Norway spruce forests in the Western Carpathians and its influence on current forest structure and composition. *Forest Ecology and Management*, 388, 67–78. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2016.08.014>

Kandasamy, D., Zaman, R., Nakamura, Y., Zhao, T., Hartmann, H., Andersson, M. N., Hammerbacher, A., & Gershenson, J. (2023). Conifer-killing bark beetles locate fungal symbionts by detecting volatile fungal metabolites of host tree resin monoterpenes. *PLOS Biology*, 21(2), e3001887. <https://doi.org/10.1371/journal.pbio.3001887>

Krasutskii, B. V. (2006). Beetles (Coleoptera) associated with the birch fungus *Piptoporus betulinus* (Bull.: Fr.) P. Karst. (Basidiomycetes, Aphyllophorales) in forests of the Urals and Transurals. *Entomological Review*, 86(8), 889–900. <https://doi.org/10.1134/S0013873806080045>

Krasutskii, B. V. (2007a). Beetles (Coleoptera) associated with the polypore *Daedaleopsis confragosa* (Bolton: Fr.) J. Schrot (Basidiomycetes, Aphyllophorales) in Forests of the Urals and Transurals. *Entomological Review*, 87(5), 512–523. <https://doi.org/10.1134/S0013873807050028>

Krasutskii, B. V. (2007b). Coleoptera associated with *Fomitopsis pinicola* (Sw.:Fr.) Karst. (Basidiomycetes, Aphyllophorales) in the forests of the Urals and Transurals. *Entomological Review*, 87(7), 848–858. <https://doi.org/10.1134/S001387380707007X>

Larrieu, L., Cabanettes, A., & Delarue, A. (2012). Impact of silviculture on dead wood and on the distribution and frequency of tree microhabitats in montane beech-fir forests of the Pyrenees. *European Journal of Forest Research*, 131(3), 773–786. <https://doi.org/10.1007/s10342-011-0551-z>

Majdanová, L., Hofmeister, J., Pouska, V., Mikoláš, M., Zíbarová, L., Vítková, L., Svoboda, M., & Čada, V. (2023). Old-growth forests with long continuity are essential for preserving rare wood-inhabiting fungi. *Forest Ecology and Management*, 541, 121055. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2023.121055>

Meigs, G. W., Morrissey, R. C., Bače, R., Chaskovskyy, O., Čada, V., Després, T., & Svoboda, M. (2017). More ways than one: Mixed-severity disturbance regimes foster structural complexity via multiple developmental pathways. *Forest Ecology and Management*, 406, 410–426.

Mikoláš, M., Ujházy, K., Jasík, M., Wieszik, M., Gallay, I., Polák, P., Vysoký, J., Čiliak, M., Meigs, G. W., Svoboda, M., Trotsiuk, V., & Keeton, W. S. (2019). Primary forest distribution and representation in a Central European landscape: Results of a large-scale field-based census. *Forest Ecology and Management*, 449, 117466. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2019.117466>

Muys, B., Angelstam, P., Bauhus, J., Bouriaud, L., Jactel, H., & Kraigher, H. (2022). *Forest Biodiversity in Europe*.

Norros, V., Penttilä, R., Suominen, M., & Ovaskainen, O. (2012). Dispersal may limit the occurrence of specialist wood decay fungi already at small spatial scales. *Oikos*, 121(6), 961–974. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2012.20052.x>

Nota, K., Klaminder, J., Milesi, P., Bindler, R., Nobile, A., van Steijn, T., Bertilsson, S., Svensson, B., Hirota, S. K., Matsuo, A., Gunnarsson, U., Seppä, H., Välijärvi, M. M., Wohlfarth, B., Suyama, Y., & Parducci, L. (2022). Norway spruce postglacial recolonization of Fennoscandia. *Nature Communications*, 13(1), 1333. <https://doi.org/10.1038/s41467-022-28976-4>

Orman, O., Adamus, M., & Szewczyk, J. (2016). Regeneration processes on coarse woody debris in mixed forests: do tree germinants and seedlings have species-specific responses when grown on coarse woody debris? *Journal of Ecology*, 104(6), 1809–1818. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12630>

Ovaskainen, O., Schigel, D., Ali-Kovero, H., Auvinen, P., Paulin, L., Nordén, B., & Nordén, J. (2013). Combining high-throughput sequencing with fruit body surveys reveals contrasting life-history strategies in fungi. *The ISME Journal*, 7(9), 1696–1709. <https://doi.org/10.1038/ismej.2013.61>

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, 110100. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2023.110100>

Pouska, V., Svoboda, M., & Lepšová, A. (2010). The diversity of wood-decaying fungi in relation to changing site conditions in an old-growth mountain spruce forest, Central Europe. *European Journal of Forest Research*, 129(2), 219–231. <https://doi.org/10.1007/s10342-009-0324-0>

Sabatini, F. M., Burrascano, S., Keeton, W. S., Levers, C., Lindner, M., Pötschner, F., Verkerk, P. J., Bauhus, J., Buchwald, E., Chaskovsky, O., Debaive, N., Horváth, F., Garbarino, M., Grigoriadis, N., Lombardi, F., Marques Duarte, I., Meyer, P., Midteng, R., Mikac, S., ... Kuemmerle, T. (2018). Where are Europe's last primary forests? *Diversity and Distributions*, 24(10), 1426–1439. <https://doi.org/10.1111/ddi.12778>

Schuck, A., Lier, M., & Van Brusellen, J. (2020). Criterion 4: Maintenance, Conservation and Appropriate Enhancement of Biological Diversity in Forest Ecosystems. In *State of Europe's Forests 2020*. Ministerial Conference on the Protection of Forests in Europe - FOREST EUROPE, 2020.

Schulze, K., Malek, Ž., & Verburg, P. H. (2019). Towards better mapping of forest management patterns: A global allocation approach. *Forest Ecology and Management*, 432, 776–785. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2018.10.001>

Siitonen, J. (2001). Forest Management, Coarse Woody Debris and Saproxylic Organisms: Fennoscandian Boreal Forests as an Example. *Ecological Bulletins*, 49, 11–41. <http://www.jstor.org/stable/20113262>

Sippola, A.-L., & Renvall, P. (1999). Wood-decomposing fungi and seed-tree cutting: A 40-year perspective. *Forest Ecology and Management*, 115(2–3), 183–201. [https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(98\)00398-3](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(98)00398-3)

Stiers, M., Willim, K., Seidel, D., Ehbrecht, M., Kabal, M., Ammer, C., & Annighöfer, P. (2018). A quantitative comparison of the structural complexity of managed, lately unmanaged and primary European beech (*Fagus sylvatica* L.) forests. *Forest Ecology and Management*, 430, 357–365. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2018.08.039>

Tomao, A., Antonio Bonet, J., Castaño, C., & de-Miguel, S. (2020). How does forest management affect fungal diversity and community composition? Current knowledge and future perspectives for the conservation of forest fungi. *Forest Ecology and Management*, 457, 117678. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2019.117678>

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. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2018.07.034>

Wirth, C., Messier, C., Bergeron, Y., Frank, D., & Fankhänel, A. (2009). *Old-Growth Forest Definitions: a Pragmatic View* (pp. 11–33). https://doi.org/10.1007/978-3-540-92706-8_2

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>

