

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

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

VÁCLAV ZUMR ✉ - JIŘÍ REMEŠ

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

✉ e-mail: zumr@fd.czu.cz

### ABSTRACT

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

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

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

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

### ÚVOD

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

### Saproxyličtí brouci – skupina pro hodnocení biologické rozmanitosti lesa

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

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

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

**Tab. 1.**

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

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

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

### Pralesní relikty

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

Reliktní druhy jsou detailněji probrány v publikacích (tab. 2). Jsou především asociované na dřeviny dub a buk (WALENTOVSKI et al. 2014). Tyto reliktní druhy a mnohé velmi vzácné saproxylické druhy byly nalezeny v porostech jedině tehdy, když byl objem velkých kusů mrtvého dřeva nad 60–70 m<sup>3</sup>/ha (LACHAT et al. 2012; GOSSNER et al. 2013). PROCHÁZKA, SCHLAGHAMERSKÝ (2019) zjistili, že velmi vzácní saproxyličtí brouci byli pozorováni na území s mrtvým dřevem více než 70 cm tlustým a v poslední fázi rozkladu, tyto atributy však musely být v nejbližším okolí odchytávacího zařízení. U pralesních reliktních nehraje tak důležitou roli v životním cyklu oslunění, jako je tomu u jiných saproxylických druhů brouků (LACHAT et al. 2012, 2016), což však platí pouze za předpokladu velkých objemů mrtvého dřeva. Byl zjištěn obdobný počet reliktních druhů na slunných místech po kalamitních plochách (250 m<sup>3</sup>/ha mrtvého dřeva), jako v zapojených porostech

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

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

### Ohrožující činitelé

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

**Tab. 2.**

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

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

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

Tab. 3.

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

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

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

### Mrtvé dřeva a jeho význam

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

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

### Saproxylicti brouci a rozkladný proces dřeva

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

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

**Tab. 4.**

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

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

#### Druh mrtvého dřeva z pohledu saproxylických brouků

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

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

#### Vliv hospodaření v lesích na biologickou diverzitu

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

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

**Tab. 5.**

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

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

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

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

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

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

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

**Tab. 6.**

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

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

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

Tab. 7.

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

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

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

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

poručenými objemy pro udržení biodiverzity (tab. 5, 6). Například GOSSNER et al. (2013), MÜLLER et al. (2015b) doporučují 20–60 m<sup>3</sup>/ha, HAASE et al. (1998), PROCHÁZKA, SCHLAGHAMERSKÝ (2019) stanovili minimální hodnotu pro lesy alespoň 40 m<sup>3</sup>/ha mrtvého dřeva. To odpovídá tvrzení MÜLLERA, BÜTLER (2010), kteří stanovili pro udržení biodiverzity prahovou hodnotu mrtvého dřeva pro nížinné lesy 30–50 m<sup>3</sup>/ha a 30–40 m<sup>3</sup>/ha pro smíšené porosty vyšších poloh.

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

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

#### Mikrostanoviště: klíč pro saproxylické brouky

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

Tab. 8.

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

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

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

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

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

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

**Tab. 9.**

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

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

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

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

### Slunce jako významná složka v životě bezobratlých

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

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

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

### Shrnutí poznatků

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

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

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



Tab. 10.

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

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

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

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

## ZÁVĚR

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

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

## Poděkování:

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

## LITERATURA

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

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

- ETTWEIN A., KORNER O., LANZ M., LACHAT T., KOKKO H., PASINELLI G. 2020. Habitat selection of an old-growth forest specialist in managed forests. *Animal Conservation*, 23: 547–560. DOI: 10.1111/acv.12567
- FARKAČ J., KRÁL D., ŠKORPÍK M. 2005. Červený seznam ohrožených druhů České republiky. Bezobratlí. Red list of threatened species in the Czech Republic. Invertebrates. Praha, AOPK ČR: 760 s.
- FLOREN A., MÜLLER T., DITTRICH M., WEISS M., LINSENMAIR K. 2014. The influence of tree species, stratum and forest management on beetle assemblages responding to deadwood enrichment. *Forest Ecology and Management*, 323: 57–64. DOI: 10.1016/j.foreco.2014.03.028
- FRIDMAN J., WALHEIM M. 2000. Amount, structure, and dynamics of dead wood on managed forestland in Sweden. *Forest Ecology and Management*, 131: 23–36. DOI: 10.1016/S0378-1127(99)00208-X
- FRIESS N., MÜLLER J., ARAMENDI P., BÄSSLER C., BRÄNDLE M., BOUGET C., BRIN A., BUSSLER H., GEORGIEV K.B., GIL R., GOSSNER M.M., HELLMANN-CLAUSEN J., ISACSSON G., KRIŠTIN A., LACHAT T., LARRIEU L., MAGNANOU E., MARINGER A., MERGNER U., MIKOLÁŠ M., OPGENOORTH L., SCHMIDL J. 2018. Arthropod communities in fungal fruitbodies are weakly structured by climate and biogeography across European beech forests. *Diversity and Distributions*, 25: 783–796. DOI: 10.1111/ddi.12882
- GOSSNER M., LACHAT T., BRUNET J., ISACSSON G., BOUGET C., BRUSTEL H., BRANDL R., WEISSER W., MÜLLER J. 2013. Current near-to-nature forest management effects on functional trait composition of saproxylic beetles in beech forests. *Conservation Biology*, 27: 605–614. DOI: 10.1111/cobi.12023
- GOSSNER M.M., WENDE B., LEVICK S., SCHALL P., FLOREN A., LINSENMAIR K.E., STEFFAN-DEWENTER I., SCHULZE E.D., WEISSER W. 2016. Deadwood enrichment in European forests – Which tree species should be used to promote saproxylic beetle diversity? *Biological Conservation*, 201: 92–102. DOI: 10.1016/j.biocon.2016.06.032
- GROVE S.J. 2002. Saproxylic insect ecology and the sustainable management of forests. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 33: 1–23. DOI: 10.1146/annurev.ecolsys.33.010802.150507
- GUSTAFSSON L., HANNERZ M., KOIVULA M., SHOROHVA E., VANHA-MAJAMAA I., WESLIEN J. 2020. Research on retention forestry in Northern Europe. *Ecological Processes*, 9: Article number 3. DOI: 10.1186/s13717-019-0208-2
- HAASE V., TOPP W., ZACH P. 1998. Eichen-Totholz im Wirtschaftswald als Lebensraum für xylobionte Insekten. *Zeitschrift für Ökologie und Naturschutz*, 7: 137–153.
- HANDERSEN S., MACAGNO A., CHIARI S., AUDISIO P., GASPARINI P., IO GIUDICE G., NARDI G., MASON F. 2020. Forest management, canopy cover and geographical distance affect saproxylic beetle communities of small-diameter beech deadwood. *Forest Ecology and Management*, 467: 118152. DOI: 10.1016/j.foreco.2020.118152
- HANNAH L., CARR J., LANKERANI A. 1995. Human disturbance and natural habitat: a biome level analysis of a global data set. *Biodiversity and Conservation*, 4: 128–155. DOI: 10.1007/BF00137781
- HARARUK O., KURZ W.A., DIDION M. 2020. Dynamics of dead wood decay in Swiss forests. *Forest Ecosystems*, 7: Article number 36. DOI: 10.1186/s40663-020-00248-x
- HARMON M.E., FRANKLIN J.F., SWANSON F.J., SOLLINS P., GREGORY S.W., LATTIN J.D., ANDERSON N.H., CLINE S.P., AUMEN N.G., SEDELL J.R., LIENKAEMPER G.W., CROMACK K. JR., CUMMINS K.W. 1986. Ecology of coarse woody debris in temperate ecosystems. *Advances in Ecological Research*, 15: 133–302. DOI: 10.1016/S0065-2504(08)60121-X
- HARMON M.E., SEXTON J. 1995. Water balance of conifer logs in early stages of decomposition. *Plant and Soil*, 172: 141–152. DOI: 10.1007/BF00020868
- HARMON M., FASTH B., YATSKOV M., KASTENDICK D., ROCK J., WOODALL C.W. 2020. Release of coarse woody detritus-related carbon: a synthesis across forest biomes. *Carbon Balance and Management*, 15: Article number 1. DOI: 10.1186/s13021-019-0136-6
- HERRMANN S., KAHL T., BAUHUS J. 2015. Decomposition dynamics of coarse woody debris of three important central European tree species. *Forest Ecosystems*, 2: Article number 27. DOI: 10.1186/s40663-015-0052-5
- HOFSTETTER R.W., DINKINS, BOOKWALTER J., DAVIS T.S., KLEPZIG K.D. 2015. Chapter 6 – Symbiotic associations of bark beetles. In: Vega, F.E., Hofstetter, R.W. (eds.): *Bark beetles. Biology and ecology of native and invasive species*. San Diego, Academic Press: 209–245.
- HOLUB S.M., SPEARS J.D., LAITHA K.A. 2001. A reanalysis of nutrient dynamics in coniferous coarse woody debris. *Canadian Journal of Forest Research*, 31: 1894–1902. DOI: 10.1139/cjfr-31-11-1894
- HORÁK J. 2008. Ochrana saproxylického hmyzu: chceme řešit příčiny nebo pouze následky? In: Horák J. (ed.): *Brouci vázaní na dřeviny – Beetles Associated with Trees. Sborník referátů*. 26. února 2008, Pardubice. Praha, Česká lesnická společnost: 14–17.
- HORÁK J., RÉBL K. 2009. Inventarizační průzkum saproxylických brouků (Coleoptera) na území Lánské obory. Manuskript uložen na správě CHKO Křivoklátsko 2009.
- HORÁK J. 2012. Stanovištní činitele ovlivňující rozšíření brouků vázaných na mrtvé dřevo. *Živa*, 2012 (6): 294–299.
- HORÁK J., RÉBL K. 2013. The species richness of click beetles in ancient pasture woodland benefits from a high level of sun exposure. *Journal of Insect Conservation*, 17 (2): 307–318. DOI: 10.1007/s10841-012-9511-2
- HORÁK J., VODKA S., KOUT J., HALDA J.P., BOGUSCH P., PECH P. 2014. Biodiversity of most dead wood-dependent organisms in thermophilic temperate oak woodlands thrives on diversity of open landscape structures. *Forest Ecology and Management*, 315: 80–85. DOI: 10.1016/j.foreco.2013.12.018
- HORÁK J., BRESTOVANSKÁ T., MLADENVIČ S., KOUT J., BOGUSCH P., HALDA J., ZASADIL P. 2019. Green desert? Biodiversity patterns in forest plantations. *Forest Ecology and Management*, 433: 343–348. DOI: 10.1016/j.foreco.2018.11.019
- CHRISTENSEN M., HAHN K., MOUNTFORD E., ÓDOR P., STANDOVÁR T., ROZENBERGAR D., DIACI J., WIJDEVEN S., MEYER P., WINTER S., VRŠKA T. 2005. Dead wood in European beech (*Fagus sylvatica*) forest reserve. *Forest Ecology and Management*, 210: 267–282. DOI: 10.1016/j.foreco.2005.02.032
- IRMLER U., ARP H., NÖTZOLD R. 2010. Species richness of saproxylic beetles in woodlands is affected by dispersion ability of species, age and stand size. *Journal of Insect Conservation*, 14: 227–235. DOI: 10.1007/s10841-009-9249-7
- JACOBSEN R., BURNER R., OLSEN S., SKARPAAS O., SVERDRUP-THYGESON A. 2020. Near-natural forests harbor richer saproxylic beetle communities than those in intensively managed forests. *Forest Ecology and Management*, 466: 118124. DOI: 10.1016/j.foreco.2020.118124

- JANSSEN P., FUHR M., CATEAU E., NUSILLARD B., BOUGET C. 2017. Forest continuity acts congruently with stand maturity in structuring the functional composition of saproxylic beetles. *Biological Conservation*, 205: 1–10. DOI: 10.1016/j.biocon.2016.11.021
- JAWORSKI T., PLEWA R., TARWACKI G., SUĆKO K., HILSZCZAŃSKI J., HORÁK J. 2019. Ecologically similar saproxylic beetles depend on diversified deadwood resources: From habitat requirements to management implications. *Forest Ecology and Management*, 449: 117462. DOI: 10.1016/j.foreco.2019.117462
- JOELSSON K., HJÄLTÉN J., WOKR T. 2018a. Uneven-aged silviculture can enhance within stand heterogeneity and beetle diversity. *Journal of Environmental Management*, 205: 1–8. DOI: 10.1016/j.jenvman.2017.09.054
- JOELSSON K., HJÄLTÉN J., GIBB H. 2018b. Forest management strategy affects saproxylic beetle assemblages: A comparison of even and uneven-aged silviculture using direct and indirect sampling. *PLoS ONE*, 13: e0194905. DOI: 10.1371/journal.pone.0194905
- JONSELL M., WESLIEN J., EHNSTRÖM B. 1998. Substrate requirements of red-listed saproxylic invertebrates in Sweden. *Biodiversity and Conservation*, 7: 749–764. DOI: 10.1023/A:1008888319031
- JONSELL M. 2004. Old park trees: a highly desirable resource for both history and beetle diversity. *Journal of Arboriculture*, 30: 238–244.
- KAPPES H., TOPP W. 2004. Emergence of Coleoptera from deadwood in a managed broadleaved forest in Central Europe. *Biodiversity and Conservation*, 13: 1905–1924. DOI: 10.1023/B:BIOC.0000035873.56001.7d
- KIRBY K.J., REID C.M., THOMAS R.C., GOLDSMITH F.B. 1998. Preliminary estimates of fallen dead wood and standing dead trees in managed and unmanaged forests in Britain. *Journal of Applied Ecology*, 35: 148–155. DOI: 10.1046/j.1365-2664.1998.00276.x
- KLETEČKA Z. 2008. Sukcese xylofágního hmyzu na dubech (*Quercus* spp.) na Třeboňsku. In: Horák J. (ed.): Brouci vázaní na dřeviny = Beetles Associated with Trees. Sborník referátů. 26. února 2008, Pardubice. Praha, Česká lesnická společnost: 26–33.
- KOIVULA M., VANHA-MAJAMAA I. 2020. Experimental evidence on biodiversity impacts of variable retention forestry, prescribed burning, and deadwood manipulation in Fennoscandia. *Ecological processes*, 9: Article number 11. DOI: 10.1186/s13717-019-0209-1
- KOSTANJSEK F., SEBEK P., BARANOVA B., JELASKA L.S., RIEDL V., CIZEK L. 2018. Size matters! Habitat preferences of the wrinkled bark beetle, *Rhyssodes sulcatus*, the relict species of European primeval forests. *Insect Conservation and Diversity*, 11: 545–553. DOI: 10.1111/icad.12295
- KRAIGHER H., JURC D., KALAN P., KUTNAR L., LEVANIČ T., RUPEL M., SMOLEJ I. 2002. Beech coarse woody debris characteristics in two virgin forest reserves in southern Slovenia. *Zbornik gozdarstva in lesarstva*, 69: 91–134.
- KRÁSA A. 2015. Ochrana saproxylického hmyzu a opatření na jeho podporu. *Metodika AOPK ČR*. Praha, AOPK ČR: 147 s.
- KRAUS D., KRUMM F. 2013. Integrative approaches as an opportunity for the conservation of forest biodiversity. *Freiburg, European Forest Institute*: 283 s.
- KRAUT A., LIIRA J., LÖHMUS A. 2016. Beyond a minimum substrate supply: Sustaining saproxylic beetles in semi-natural forest management. *Forest Ecology and Management*, 360: 9–19. DOI: 10.1016/j.foreco.2015.10.016
- KUČERA M., ADOLT R. (eds.) 2019. Národní inventarizace lesů v České republice – výsledky druhého cyklu 2011–2015 [online]. *Brandýs nad Labem, Ústav pro hospodářskou úpravu lesů Brandýs nad Labem*: 439 s. [cit. 2020-07\_14] Dostupné na/Available on: [http://nil.uhul.cz/downloads/kniha\\_nil2\\_web.pdf](http://nil.uhul.cz/downloads/kniha_nil2_web.pdf).
- LACHAT T., WERMELINGER B., GOSSNER M., BUSSLER H., ISACSSON G., MÜLLER J. 2012. Saproxylic beetles as indicator species for dead-wood amount and temperature in European beech forests. *Forest Ecology and Management*, 23: 323–331. DOI: 10.1016/j.ecolind.2012.04.013
- LACHAT T., CHUMAK M., CHUMAK V., JAKOBY O., MÜLLER J., TANADINI M., WERMELINGER B. 2016. Influence of canopy gaps on saproxylic beetles in primeval beech forests: a case study from the Uholka-Shyrokyi Luh forest, Ukraine. *Insect Conservation and Diversity*, 9: 559–573. DOI: 10.1111/icad.12188
- LAMBECK R.J. 1997. Focal species: A multi-species umbrella for nature conservation. *Conservation Biology*, 11, 849–856. DOI: 10.1046/j.1523-1739.1997.96319.x
- LANGE M., TÜRKE M., PAŠALIĆ E., BOCH S., HESSENMÖLLER D., MÜLLER J., PRATI D., SOCHER S.A., FISCHER M., WEISSER W.W., GOSSNER M.M. 2014. Effects of forest management on ground-dwelling beetles (Coleoptera; Carabidae, Staphylinidae) in Central Europe are mainly mediated by changes in forest structure. *Forest Ecology and Management*, 329: 166–176. DOI: 10.1016/j.foreco.2014.06.012
- LARRIEU L., CABANETTES A. 2012. Species, live status, and diameter are important tree features for diversity and abundance of tree microhabitats in subnatural montane beech-fir forest. *Canadian Journal of Forest Research*, 42: 1433–1445. DOI: 10.1139/x2012-077
- LARRIEU L., CABANETTES A., GOUX N., BURNEL L., BOUGET C., DECONCHAT M. 2017. Development over time of the tree-related microhabitat profile: the case of lowland beech-oak coppice-with-standards set-aside stands in France. *European Journal of Forest Research*, 136: 37–49. DOI: 10.1007/s10342-016-1006-3
- LARRIEU L., CABANETTES A., GOUX N., BURNEL L., BOUGET C., DECONCHAT M. 2019. Postharvesting dynamics of the deadwood profile: the case of lowland beech-oak coppice-with-standards set-aside stands in France. *European Journal of Forest Research*, 138: 239–251. DOI: 10.1007/s10342-019-01164-8
- LASSAUCE A., LIEUTIER F., BOUGET C. 2012. Woodfuel harvesting and biodiversity conservation in temperate forests: Effects of logging residue characteristics on saproxylic beetle assemblages. *Biological Conservation*, 147: 204–212.
- LEIDINGER J., SEIBOLD S., WEISSER W., LANGE M., SCHALL P., TÜRKE M., GOSSNER M. 2019. Effects of forest management on herbivorous insects in temperate Europe. *Forest Ecology and Management*, 437: 232–245. DOI: 10.1016/j.foreco.2019.01.013
- LEIDINGER J., WEISSER W., KIENLEIN S., BLASCHKE M., JUNG K., KOZAK J., FISCHER A., MOSANDL R., MICHLER B., EHRHARDT M., ZECH A., SALER D., GRANER M., SEIBOLD S. 2020. Formerly managed forest reserves complement integrative management for biodiversity conservation in temperate European forests. *Biological Conservation*, 242: 108437. DOI: 10.1016/j.biocon.2020.108437
- LIANG J., CROWTHER T., PICARD N., WISER S., ZHOU M., ALBERTI G., SCHULZE E-D., MCGUIRE A. D. et al. 2016. Positive biodiversity-productivity relationship predominant in global forests. *Science*, 354 (6309): aaf8957. DOI: 10.1126/science.aaf8957
- LINDENMAYER D.B., LAURANCE W.F., FRANKLIN J.F. 2012. Global decline in large old trees. *Science*, 338 (6112): 1305–1306. DOI: 10.1126/science.1231070
- LOMBARDI F., CHERUBINI P., LASSERRE B., TOGNETTI R., MARCHETTI M. 2008. Tree rings used to assess time since death of deadwood of different decay classes in beech and silver fir forests in the central

- Appenines (Molise, Italy). *Canadian Journal of Forest Research*, 38: 821–833. DOI: 10.1139/X07-195
- LONSDALE D., PAUTASSO M., HOLDENRIEDER O. 2008. Wood-decaying fungi in the forest: conservation needs and management options. *European Journal of Forest Research*, 127: 1–22. DOI: 10.1007/s10342-007-0182-6
- MACAGNO A., HARDERSEN S., NARDI G., LO GIUDICE G., MASON F. 2015. Measuring saproxylic beetle diversity in small and medium diameter dead wood: the “grab-and-go” method. *European Journal of Entomology*, 112 (3): 510–519. DOI: 10.14411/eje.2015.049
- MARHOUL P. 2008. Význam červených seznamů a červených knih pro ochranu ohrožených druhů. In: Horák J. (ed.): Brouci vázání na dřeviny = Beetles Associated with Trees. Sborník referátů. 26. února 2008, Pardubice. Praha, Česká lesnická společnost: 58–62.
- MARTIKAINEN P., SIITONEN J., PUNTTILA P., KAILA L., RAUH J. 2000. Species richness of Coleoptera in mature managed and old-growth boreal forests in southern Finland. *Biological Conservation*, 94 (2): 199–209. DOI: 10.1016/S0006-3207(99)00175-5
- MATĚJKA K., VIEWEGH J. 2010. Druhová diverzita a bohatost v lesích s různým typem hospodaření. [Species diversity and richness in forests under different management practices]. *Zprávy lesnického výzkumu*, 55: 28–39.
- MERTLIK J. 2014. Faunistické mapování *Crepidophorus mutilatus* (Coleoptera: Elateridae) na území České republiky a Slovenska. [Faunistics of *Crepidophorus mutilatus* (Coleoptera: Elateridae) in the Czech Republic and Slovakia]. *Elateridarium*, 8: 36–56. <http://www.elateridae.com/elateridarium/page.php?idcl=224>
- MIKLÍN J., HAUCK D., KONVIČKA O., ČÍŽEK L. 2017. Veteran trees and saproxylic insects in the floodplains of Lower Morava and Dyje rivers, Czech Republic. *Journal of Maps*, 13 (2): 291–299. DOI: 10.1080/17445647.2017.1300785
- MOTTA R., BERRETTI R., CASTAGNERI D., DUKIC V., GARBARINO M., GOVEDAR Z., LINGUA E., MAUNAGA Z., MELONI F. 2011. Toward a definition of the range of variability of central European mixed *Fagus-Abies-Picea* forests: the nearly steady-state forest of Lom (Bosnia and Herzegovina). *Canadian Journal of Forest Research*, 41: 1871–1884. DOI: 10.1139/x11-098
- MOTTA R., GARBARINO M., BERRETTI R., MELONI F., NOSENZO A., VACHIANO G. 2015. Development of fold-growth characteristics in uneven-aged forests of the Italian Alps. *European Journal of Forest Research*, 134: 19–31. DOI: 10.1007/s10342-014-0830-6
- MÜLLER J., BUSSLER H., BENSE U., BRUSTEL H., FLECHTNER G., FOWLES A., KAHLEN M., MÖLLER G., MÜHLE H., SCHMIDT J., ZÁBRANSKÝ P. 2005. Urwald relict species – Saproxylic beetles indicating structural qualities and habitat tradition. *Waldökologie online*, Heft 2: 106–113. [https://www.afsv.de/download/literatur/waldökologie-online/waldökologie-online\\_heft-2-9.pdf](https://www.afsv.de/download/literatur/waldökologie-online/waldökologie-online_heft-2-9.pdf)
- MÜLLER J., ENGEL H., BLASCHKE M. 2007. Assemblages of wood-inhabiting fungi related to silvicultural management intensity in beech forests in southern Germany. *European Journal of Forest Research*, 126: 513–527. DOI: 10.1007/s10342-007-0173-7
- MÜLLER J., BUSSLER H., KNEIB T. 2008. Saproxylic beetle assemblages related to silvicultural management intensity and stand structures in a beech forest in Southern Germany. *Journal of Insect Conservation*, 12: 107–124. DOI: 10.1007/s10841-006-9065-2
- MÜLLER J., BÜTLER R. 2010. A review of habitat thresholds for dead wood: a baseline for management recommendations in European forests. *European Journal of Forest Research*, 129: 981–992. DOI: 10.1007/s10342-010-0400-5
- MÜLLER J., JARZABEK-MÜLLER A., BUSSLER H., GOSSNER M.M. 2014. Hollow beech trees identified as keystone structures for saproxylic beetles by analyses of functional and phylogenetic diversity. *Animal Conservation*, 17: 154–162. DOI: 10.1111/acv.12075
- MÜLLER J., WENDE B., STROBL C., EUGSTER M., GALLENBERGER I., FLOREN A., STEFFAN-DEWENTER I., LINSENMAIR K.E., WEISSER W.W., GOSSNER M.M. 2015a. Forest management and regional tree composition drive the host preference of saproxylic beetle communities. *Journal of Applied Ecology*, 52: 753–762. DOI: 10.1111/1365-2664.12421
- MÜLLER J., BRUSTEL H., BRIN A., BUSSLER H., BOUGET C., OBERMAIER E., HEIDINGER I.M.M., LACHAT T., FÖRSTER B., HORAK J., PROCHAZKA J. et al. 2015b. Increasing temperature may compensate for lower amounts of dead wood in driving richness of saproxylic beetles. *Ecography*, 38: 499–509. DOI: 10.1111/ecog.00908
- NEGRO M., VACCHIANO G., BERRETTI R., CHAMBERLAIN D.E., PALESTRINI C., MOTTA R., ROLANDO A. 2014. Effects of forest management on ground beetle diversity in alpine beech (*Fagus sylvatica* L.) stands. *Forest Ecology and Management*, 328: 300–309. DOI: 10.1016/j.foreco.2014.05.049
- NIETO A., ALEXANDER K.N.A. 2010. European red list of saproxylic beetles. Luxembourg, Publications Office of the European Union: 45 s.
- OETTEL J., LAPIN K., KINDERMANN G. et al. 2020. Patterns and drivers of dead wood volume and composition in different forest types of the Austrian natural forest reserves. *Forest Ecology and Management*, 463: 118016. DOI: 10.1016/j.foreco.2020.118016
- ØKLAND B., BAKKE A., HAGVAR S., KVAMME T. 1996. What factors influence the diversity of saproxylic beetles? A multi scaled study from a spruce forest in southern Norway. *Biodiversity and Conservation*, 5: 75–100.
- PAILLET Y., BERGES L., HJÄLTEN J., ODOR P., AVON C., BERNHARDT-RÖRMERMANN M., BIJLSMA R-J., DE BRUYN L., FUHR M., GRANDIN U., KANKA R., LUNDIN L., LUQUE S. et al. 2010. Biodiversity differences between managed and unmanaged forests: meta-analysis of species richness in Europe. *Conservation Biology*, 24: 101–111. DOI: 10.1111/j.1523-1739.2009.01399.x
- PAILLET Y., ARCHAUX F., BOULANGER V., DEBAIVE N., FUHR M., GILG O., GOSSELIN F., GUILBERT E. 2017. Snags and large trees drive higher tree microhabitat densities in strict forest reserves. *Forest Ecology and Management*, 389: 176–186. DOI: 10.1016/j.foreco.2016.12.014
- PARISI F., LOMBARDI F., SCIARRETTA A., TOGNETTI R., CAMPANARO A., MARCHETTI M., TREMATERRA P. 2016. Spatial patterns of saproxylic beetles in a relict fir forest (Central Italy), relationship with forest structure and biodiversity indicators. *Forest Ecology and Management*, 381: 217–234. DOI: 10.1016/j.foreco.2016.09.041
- PARISI F., FEBBRARO M., LOMBARDI F., BISCACCANTI A.B., CAMPANARO A., TOGNETTI R., MARCHETTI M. 2019. Relationships between stand structural attributes and saproxylic beetle abundance in a Mediterranean broadleaved mixed forest. *Forest Ecology and Management*, 432: 957–966. DOI: 10.1016/j.foreco.2018.10.040
- PARISI F., FRATE S., LOMBARDI F., TOGNETTI R., CAMPANARO A., BISCACCANTI A.B., MARCHETTI M. 2020. Diversity patterns of Coleoptera and saproxylic communities in unmanaged forests of Mediterranean mountains. *Ecological Indicators*, 110: 105873. DOI: 10.1016/j.ecolind.2019.105873
- PARMAIN G., BOUGET C. 2018. Large solitary oaks as keystone structures for saproxylic beetles in European agricultural

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

- TAYLOR S.L., MACLEAN D.A. 2007. Dead wood dynamics in declining balsam fir and spruce stands in New Brunswick, Canada. *Canadian Journal of Forest Research*, 37: 750–762. DOI: 10.1139/X06-272
- THORN S., BRÄSSLER C., BRANDL R., BURTON P., CAHALL R., CAMPBELL J.L., CASTRO J., CHOI C-Y., COBB T., DONATO D.C. et al. 2018. Impacts of salvage logging on biodiversity: A meta – analysis. *Journal of Applied Ecology*, 55: 279–289. DOI: 10.1111/1365-2664.12945
- VACEK S., SIMON J., REMEŠ J. 2007. Obhospodařování bohatě strukturovaných a přírodě blízkých lesů. Kostelec nad Černými lesy, Lesnická práce: 447 s.
- VACEK S. (ed). 2007. Pěstební výkladový slovník. In: Poleno Z. et al. (ed.): Pěstování lesů I. Ekologické základy pěstování lesů. Kostelec nad Černými lesy, Lesnická práce: 223–280.
- VACEK Z., VACEK S., BÍLEK L., REMEŠ J., ŠTEFANČÍK I. 2015. Changes in horizontal structure of natural beech forests on an altitudinal gradient in the Sudetes. *Dendrobiology*, 73: 33–45. DOI: 10.12657/denbio.073.004
- VÁŠÍČEK J. et al. 2007. Národní inventarizace lesů v České republice 2001-2004. Úvod, metody, výsledky. Brandýs nad Labem. ÚHUL: 222 s.
- VÍTKOVÁ L., BAČE R., KJUČUKOV P., SVOBODA M. 2018. Deadwood management in Central European forests: Key considerations for practical implementation. *Forest Ecology and Management*, 429: 394–405. DOI: 10.1016/j.foreco.2018.07.034
- VODKA S., KOVICKA M., CIZEK L. 2009. Habitat preferences of oak-feeding xylophagous beetles in a temperate woodland: implications for forest history and management. *Journal of Insect Conservation*, 13: Article number 553. DOI: 10.1007/s10841-008-9202-1
- VIDOT A., PAILLET Y., ARCHAUX F., GOSSELIN F. 2011. Influence of tree characteristics forest management on tree microhabitats. *Biological Conservation*, 144: 441–450.
- Vyhláška č. 395/1992 Sb. Vyhláška ministerstva životního prostředí České republiky, kterou se provádějí některá ustanovení zákona České národní rady č. 114/1992 Sb., o ochraně přírody a krajiny. Online: <https://www.zakonyprolidi.cz/cs/1992-395>
- WALENTOWSKI H., MÜLLER-KROEHLING S., BERGMEIER E., BERNHARDT-RÖMERMANN M., GOSSNER M.M., REIF A., SCHULZE E-D., BUSSLER H., STRÄTZ C., ADELMANN W. 2014. Faunal diversity of *Fagus sylvatica* forests: A regional and European perspective based on three indicator groups. *Annals of Forest Research*, 57: 215–231. DOI: 10.15287/af.2014.172
- WARNAFFE G., LEBRUN P. 2004. Effects of forest management on carabid in Belgium: implications for biodiversity conservation. *Biological Conservation*, 118: 219–234. DOI: 10.1016/j.biocon.2003.08.015
- WERMELINGER B., MORETTI M., DUELLI P., LACHAT T., PEZZATTI G.B., OBRIST M.K. 2017. Impact of windthrow and salvage-logging on taxonomic and functional diversity of forest arthropods. *Forest Ecology and Management*, 391: 9–18. DOI: 10.1016/j.foreco.2017.01.033
- WESLIEN J., DJUPSTRÖM L., SCHROEDER M., WIDENFALK O. 2011. Long-term priority effects among insects and fungi colonizing decaying wood. *Journal of Animal Ecology*, 80: 1155–1162. DOI: 10.1111/j.1365-2656.2011.01860.x
- WINTER S., MÖLLER G. 2008. Microhabitats in lowland beech forests as monitoring tool for nature conservation. *Forest Ecology and Management*, 255: 1251–1261. DOI: 10.1016/j.foreco.2007.10.029
- WINTER S., HÖFLER J., MICHEL A.K., BÖCK A., ANKERST D.P. 2015. Association of tree and plot characteristics with microhabitat formation in European beech and Douglas-fir forests. *European Journal of Forest Research*, 134: 335–347. DOI: 10.1007/s10342-014-0855-x
- ZACH P., KULFAN J. 2003. Significance of dead wood for biodiversity conservation and close to nature. Zvolen, SAV, Institut Ekologie lesa.
- Zákon č. 114/1992 Sb. Zákon České národní rady o ochraně přírody a krajiny. Online: <https://www.zakonyprolidi.cz/cs/1992-114>
- ZIELONKA T. 2006. When does dead wood turn into a substrate for spruce replacement? *Journal of Vegetation Science*, 17 (6): 739–746. DOI: 10.1111/j.1654-1103.2006.tb02497.x
- ZUMR V. 2019. Biodiverzita saproxylických brouků (Coleoptera) vázaná na veteránské stromy na území Staré Obory (Hluboká nad Vltavou). Diplomová práce. Praha, ČZU: 105 s.
- ZUMR V., KARAS V. 1981. V. Faunistický příspěvek k poznání brouků (Coleoptera) v lesích u Hluboké nad Vltavou v jižních Čechách. *Sborník Jihočeského muzea v Českých Budějovicích, Přírodní vědy*, 21: 13–20.

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

### SUMMARY

Forest management has affected most forests in Europe over the last centuries. Intensive forest management reduces biodiversity mainly due to the absence of dead wood, which is very important for creating rich forest biodiversity (CHRISTENSEN et al 2005; MÜLLER, BÜTLER 2010; HORÁK 2012). In managed forests with full-canopy closure and no dead wood, the environment for saproxylic beetles is almost uninhabitable. The saproxylic beetle group has become a frequently used bioindicator of forest biodiversity, especially endangered species (HORÁK 2008; ECKELT et al. 2018). The total number of saproxylic beetle species is estimated at around 4,000 species across Europe (CÁLIX et al. 2018), 21.5% of which are threatened in the EU (CÁLIX et al. 2018). Saproxylic organisms are dependent on dead wood at any stage of their own development and at any stage of wood decomposition (SPEIGHT 1989; ALEXANDER 2008; JAWORSKI et al. 2019). This has caused a large number of saproxylic species to be listed on red lists across Europe (NIETO, ALEXANDER 2010; CÁLIX et al. 2018). One group of saproxylic beetles are called old forest relics, which are species that depend on the forest environment without interrupting forest continuity, with large quantities of large-scale dead wood (MÜLLER et al. 2005; ECKELT et al. 2018). Endangered saproxylic beetles have a low dispersal capacity (BRUNET, ISACSSON 2009), the mobility of old forest relics is even lower, and this is one of the reasons why they are so rare. The main threat to saproxylic beetles is intensive logging with the removal of dead wood (ROUBAL 1915; ZUMR, KARAS 1981; ČÍŽEK 2008; HORÁK 2012; MARHOUL 2008; NIETO, ALEXANDER 2010; CÁLIX et al. 2018). Furthermore, it is a change in the tree species composition of the stands, the creation of homogeneous and even-aged stands (KRÁSA 2015), the loss of forest continuity with an interruption in the stability of the age structure and the loss of old veteran trees (NIETO, ALEXANDER 2010; ZUMR 2019). A key refuge for many beetle species is the old sun-exposed veteran trees (HORÁK, RÉBL 2013; HORÁK et al. 2014; SEBEK et al. 2016; PARMAN, BOUGET 2018; ZUMR 2019) with many linked microhabitats. The largest hosts of microhabitats are standing stumps and large trees (WINTER et al. 2015; PAILLET et al. 2017). For common saproxylic beetle species, the openness of canopy is more important than the quantity and size of wood dead biomass (PROCHAZKA, SCHLAGHAMERSKÝ 2019). The total amount of dead wood in forests is shown in Tables 5, 6 and 7, usually less than 10 m<sup>3</sup>/ha in managed forests. Oaks (*Quercus* sp.), on which most saproxylic insects are likely to depend, have a special status (VODKA et al. 2009; BAČE, SVOBODA 2016) with the greatest host potential for microhabitats (VUIDOT et al. 2011) at the same time for saproxylic beetles (ČÍŽEK 2010) and for the most endangered species (JONSELL et al. 1998). Sunny locations have diversity and abundance more than 50% higher than shady and cold sites (LACHAT et al. 2012, 2016; MÜLLER et al. 2015b; SEBEK et al. 2016).

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

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

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

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

Zasláno/Received: 01. 09. 2020

Přijato do tisku/Accepted: 02. 11. 2020