

**Univerzita Karlova**  
**Přírodovědecká fakulta**  
**Ústav pro životní prostředí**

Studijní program: Ekologie a ochrana prostředí

Studijní obor: Ochrana životního prostředí



**Mgr. Ludmila Minářová**

**Vlastnosti a věk stromů s výjimečnými epifytickými lišejníky v lesním prostředí tradičně osídlené krajiny na příkladu NPR Týřov**

**Characteristics and age of the trees with exceptional epiphytic lichens in forest stands in traditionally inhabited landscape: case study in Nature reservation Týřov**

Diplomová práce

Vedoucí práce: RNDr. Jan Hofmeister, Ph.D.

Konzultant: Prof. Mgr. Jiří Reif, Ph.D.

Praha, 2023

## Prohlášení

Prohlašuji, že jsem diplomovou práci vypracovala samostatně, že jsem řádně citovala všechny použité prameny a literaturu a že práce nebyla využita v rámci jiného vysokoškolského studia či k získání jiného nebo stejného titulu.

V Praze dne 8.1. 2023

.....

Ludmila Minářová

## Poděkování

Ze srdce děkuji svému vedoucímu práce RNDr. Jeňýku Hofmeisterovi, Ph.D. za cenné odborné připomínky, podnětné rozhovory, rychlou komunikaci a stálou podporu. Za konzultování děkuji prof. Jiřímu Reifovi, Ph.D. Práce by nemohla vzniknout bez výzkumu doc. Jana Vondráka, Ph.D. a jeho spolupracovníků. Moc Vám děkuji za poskytnutí soupisu druhů lišejníků na zkoumaných stromech. Martinu Dušátkovi děkuji za zaučení a pomoc při zpracování vzorků v Dendrochronologické laboratoři ČZU. Za konzultaci ke zpracování dat děkuji spolužákovi Filipu Szarvasovi. A nakonec děkuji svému muži Mikulášovi a svým přátelům za to, že mi důvěřovali a dodávali chuť pokračovat. Diplomová práce byla podpořena v rámci projektů TAČR SS01010270 Efektivní postupy inventarizace lesní biodiverzity a praktická opatření na její ochranu a SS02030018 Centrum pro krajinu a biodiverzitu.

## Abstrakt

Pro zachování druhového bohatství epifytických lišejníků ve střední Evropě je zapotřebí porozumět environmentálním podmínkám, které zejména vzácné druhy lišejníků s užší ekologickou nikou nebo omezenou schopností šíření vyhledávají. Cílem diplomové práce bylo zhodnotit význam věku různých druhů dřevin a s ním souvisejících faktorů, jako je pH kůry a hrubost kůry, pro vzácné druhy epifytických lišejníků. Pro zahrnutí co největšího spektra potenciálně významných vysvětlujících proměnných byly zkoumány také světelné podmínky a plocha rezervace v okolí daného stromu. Data byla sbírána na lokalitě Národní přírodní rezervace Týřov, která byla ve výzkumu Vondráka et al. (2022) popsána jako unikátní hotspot biodiverzity lišejníků, neboť na ní našli 787 druhů lišejníků a příbuzných taxonů.

Výzkumný vzorek tvořilo 55 stromů pěti druhů – javor mléč (*Acer platanoides*), habr obecný (*Carpinus betulus*), buk lesní (*Fagus sylvatica*), jasan ztepilý (*Fraxinus excelsior*) a dub zimní (*Quercus petraea*), u nichž byl v rámci výzkumu Vondrák et al. (2022) proveden inventarizační soupis druhů a které patřily ke středně až mimořádně bohatým na vzácné druhy lišejníků. Vzácnost lišejníků byla posuzována dle Červeného seznamu lišejníků České republiky (Liška & Palice, 2010). K určení věku zahrnutých stromů byla využita dendrochronologická analýza.

Zahrnuté stromy měly průměrný věk 179 let se směrodatnou odchylkou 47 let. Patřily tak k nejstarším stromům na lokalitě. Mezi věkem daného stromu a vzácností na něm přítomných druhů lišejníků nebyl nalezen průkazný vztah, k čemuž mohlo přispět zúžené rozpětí věků do výzkumu zahrnutých stromů. Výsledky práce dále ukázaly, že pH kůry, hrubost kůry a rozloha rezervace v okolí stromu pozitivně predikují přítomnost vzácných druhů epifytických lišejníků. Vztah výčetní tloušťky a vzácnosti druhů byl negativní. Toto zjištění nezpochybňuje obecnou platnost pozitivního vztahu mezi výčetní tloušťkou a druhovou bohatostí (potažmo vzácností) epifytických lišejníků, ale potvrzuje výjimečnou heterogenitu stanoviště a význam ostatních faktorů prostředí.

Výsledky upozornily na zásadní význam rozlohy zachovalého stanoviště. Lesnické hospodaření v okolí rezervace by mělo co nejvíce zohlednit potřebu zachování kontinuity lesního prostředí, přítomnosti starých stromů různých druhů dřevin a mrtvého dřeva v heterogenních světelných poměrech.

**Klíčová slova:** biodiverzita, epifytické lišejníky, kontinuita, věk, pH

## Abstract

In order to conserve the species richness of epiphytic lichens in Central Europe, it is necessary to understand the environmental conditions that especially rare lichen species with a narrower ecological niche or limited dispersal capacity require. The aim of this thesis was to assess the importance of age of different tree species and related factors such as bark pH and bark coarseness for rare epiphytic lichen species. To include the largest possible range of potentially significant explanatory variables, light conditions and the area of the reserve surrounding the given tree were also examined. Data were collected at the Týřov National Nature Reserve site, which was described in the research of Vondřák et al. (2022) as a unique hotspot of lichen biodiversity, as they found 787 species of lichens and related taxa there.

The research sample consisted of 55 trees of five species (*Acer platanoides*, *Carpinus betulus*, *Fagus sylvatica*, *Fraxinus excelsior*, *Quercus petraea*) that were inventoried in the research by Vondřák et al. (2022) and belonged to moderately to exceptionally rich in rare lichen species. The rarity of lichens was assessed according to the Red List of Lichens of the Czech Republic (Liřka & Palice, 2010). Dendrochronological analysis was used to determine the age of the included trees.

The included trees had a mean age of 179 years with a standard deviation of 47 years. Thus, they were among the oldest trees on the site. No conclusive relationship was found between the age of a given tree and the rarity of lichen species present on it, which may have been due to the narrowed age range of the trees included in the study. The results of the study also showed that bark pH, bark coarseness and the area of the reserve around the tree positively predicted the presence of rare epiphytic lichen species. The relationship between trunk thickness and species rarity was negative. This finding does not undermine the general validity of the positive relationship between trunk thickness and species richness (and thus rarity) of epiphytic lichens but confirms the exceptional heterogeneity of the habitat and the importance of other environmental factors.

The results highlighted the crucial importance of the preserved habitat area. Forestry management in the vicinity of the reserve should take into account as much as possible the need to maintain the continuity of the forest environment, the presence of old trees of different species and dead wood in heterogeneous light conditions.

Keywords: biodiversity, epiphytic lichens, continuity, age, pH

## Obsah

1	Úvod.....	7
1.1	Uvedení do problematiky a výchozí myšlenky .....	7
1.2	Cíle práce .....	8
1.3	Hypotézy.....	8
1.4	Teoretická východiska.....	8
1.4.1	Lišejníky .....	8
1.4.2	Faktory ovlivňující výskyt lišejníků .....	9
1.4.3	Lesní management .....	10
1.4.4	Druhová skladba lesa .....	10
1.4.5	Věk stromu.....	12
1.4.6	Výčetní tloušťka.....	13
1.4.7	Mikrostanoviště .....	14
1.4.8	Hrubost kůry .....	15
1.4.9	pH.....	16
1.4.10	Světelné podmínky .....	17
1.4.11	Vlhkost.....	18
1.4.12	Rozloha stanoviště .....	18
2	Materiál a metodika .....	20
2.1	Charakteristika studované oblasti.....	20
2.2	Sběr dat .....	21
2.3	Zpracování dat .....	22
2.4	Statistické analýzy .....	24
3	Výsledky .....	25
3.1	Srovnání druhů dřevin .....	25
3.2	Vztah mezi sledovanými proměnnými .....	25
3.3	Vliv vysvětlujících proměnných na vzácnost lišejníků .....	27

3.4	Vliv vysvětlujících proměnných na druhovou bohatost.....	29
4	Diskuse.....	30
4.1	Věk.....	30
4.2	Výčetní tloušťka .....	31
4.3	pH .....	31
4.4	Hrúbost kůry .....	32
4.5	Intenzita světla.....	32
4.6	Prostorový aspekt .....	33
4.7	Druhová skladba .....	33
4.8	Klady výzkumu.....	34
4.9	Limity výzkumu .....	34
5	Závěry .....	36
5.1	Návrh opatření pro podporu výskytu vzácných druhů lišejníků.....	37
5.2	Doporučení pro další výzkum.....	37
6	Seznam zkratk .....	38
7	Přehled použité literatury .....	39
8	Přílohy.....	46

# 1 Úvod

## 1.1 Uvedení do problematiky a výchozí myšlenky

Diplomová práce navazuje na nedávný výzkum Vondráka et al. (2022), kteří ve své studii popsali NPR Týřov jakožto unikátní hotspot biodiverzity lišejníků v měřítku ČR, Evropy i celého světa. Na ploše 410 hektarů našli 787 druhů lišejníků a příbuzných taxonů (z toho 362 druhů epifytických a lignikolních). Taková druhová bohatost na lokalitě menší než 10 km<sup>2</sup> nebyla zatím ve vědě popsána. Přitom jde o na první pohled obyčejnou lokalitu střední Evropy s dlouhou historií lidského osídlení.

Pro zachování druhového bohatství epifytických lišejníků ve střední Evropě je zapotřebí porozumět environmentálním podmínkám, které zejména vzácné druhy lišejníků s užší ekologickou nikou nebo komplikovaným způsobem rozmnožování vyhledávají (Ellis, 2012; Hauck et al., 2013). Kvůli specifické fyziologii, poikilohydrické povaze, strukturní rozmanitosti stélky lišejníků a také kvůli jejich omezené schopnosti šíření, uchycení a růstu závisí výskyt různých druhů epifytických lišejníků na vlastnostech daného stromu a klimatických podmínkách stanoviště (Kubiak & Osyczka, 2020).

Z výzkumu víme, že výskyt lišejníků závisí na druhu stromu (Kubiak et al., 2016; Mežaka et al., 2012), výčetní tloušťce kmene (Hofmeister et al., 2016; Kaufmann et al., 2018), věku stromu (Ranius et al., 2008a), hrubosti kůry (Rubio-Salcedo et al., 2015), pH kůry (Kubiak & Osyczka, 2020), světelných podmínkách (Hilmers et al., 2018), vlhkostních podmínkách (Porada & Giordani, 2021), objemu mrtvého dřeva v okolí (Hofmeister et al., 2015) nebo na skladbě lesa v okolí (Westerberg et al., 2017).

NPR Týřov umožňuje díky neobvyklé četnosti vzácných druhů epifytických lišejníků zkoumat, čím se liší stanoviště, která vzácné druhy lišejníků vyhledávají, od stanovišť, která pro ně nejsou příhodná. Na první pohled se zdálo, že na této lokalitě je druhová diverzita i přítomnost vzácných druhů lišejníků vázaná na stanoviště bez zjevného vztahu k výčetní tloušťce stromu nebo přítomnosti mikrostanovišť. Položili jsme si proto otázku, zdali není zásadní spíše věk stromu jako takový a s ním související kontinuita daného (mikro)stanoviště.

Možnost hledat odpověď na tuto otázku vycházela z předpokladu, že na značně různorodé lokalitě s převažujícími přírodními a přírodě blízkými lesy ponechanými samovolnému vývoji nebude tak úzký vztah mezi věkem stromu a jeho výčetní tloušťkou, jaký známe z hospodářských lesů, a bude možné zkoumat tyto proměnné do jisté míry samostatně (Trotsiuk et al., 2012).

## 1.2 Cíle práce

Cílem práce bylo zhodnotit význam věku různých druhů dřevin a s ním souvisejících faktorů, jako je pH kůry a hrubost kůry, pro vzácné druhy epifytických lišejníků. Pro zahrnutí co největšího spektra potenciálně významných vysvětlujících proměnných jsme se dále zaměřili na zkoumání významu světelných podmínek a plochy rezervace v okolí daného stromu.

V aplikační rovině pak bylo cílem práce navrhnout opatření pro podporu výskytu vzácných druhů epifytických lišejníků a zachování jejich druhové bohatosti v NPR Týřov a v širším okolí CHKO Křivoklátsko.

## 1.3 Hypotézy

H1: S rostoucím věkem stromu se signifikantně zvyšuje četnost vzácných druhů lišejníků, zatímco výčetní tloušťka má podružný význam.

H2: S rostoucím věkem stromu se zvyšuje pH kůry a s ním četnost vzácných druhů lišejníků.

H3: S rostoucím věkem stromu se zvyšuje hrubost kůry a s ní četnost vzácných druhů lišejníků.

H4: S růstem intenzity světla a R/FR poměru roste četnost vzácných druhů lišejníků.

H5: S rostoucí plochou rezervace obklopující strom roste četnost vzácných druhů lišejníků (vliv negativního okrajového efektu).

## 1.4 Teoretická východiska

### 1.4.1 Lišejníky

Lišejníky jsou tvořeny heterotrofním mykobiontem (většinou vřeckovýtrusnou houbou) a autotrofním fotobiontem (většinou zelenou řasou, v 10 % též cyanobakterií), mezi nimiž existuje mutualistický vztah (Grimm et al., 2021). Lišejníky rozdělujeme na čtyři hlavní ekologické skupiny – terikolní (rostoucí na půdě), saxikolní neboli epilítické (na skalách), epifytické (na živých rostlinách, resp. dřevinách) a lignikolní neboli epixylické (na dřevě) (Malíček et al., 2022). Ve své práci se věnuji pouze epifytickým lišejníkům rostoucím na živých dřevinách.

Lišejníky významně přispívají k cyklům vody a živin v rámci lesního ekosystému. Podílejí se na zachycování srážek a transpiraci, která vede ke snížení povrchové teploty. V lesním prostředí přispívají k sekvestraci uhlíku a uvolňování živin. Jsou součástí potravních sítí a slouží jako mikrostanoviště pro bezobratlé (Porada & Giordani, 2021).

Jde o dominantní organismy osidlující kmeny a koruny stromů v lesích mírného pásu a v boreálních lesích, ale přesto zůstávají spíše stranou zájmu ekologů. Kvůli masivní změně struktury lesů v těchto oblastech jde o organismy, které patří mezi nejohroženější (Ellis, 2012). Jakožto citlivé organismy jsou široce využívány pro potřeby biomonitoringu jako ukazatele kvality ovzduší, vlhkostních poměrů, ale i k posouzení biodiverzity lesního prostředí jako takové (Gasparyan et al., 2018).

#### **1.4.2 Faktory ovlivňující výskyt lišejníků**

Gradient podmínek prostředí, které ovlivňují druhovou bohatost lišejníků, lze zkoumat na škále jednoho stromu, více stromů v rámci lesa nebo lesa jako celku. Přítomnost lišejníků v rámci jednoho stromu je ovlivněna jeho orientací ke světovým stranám, sklonem růstu kmene, který ovlivňuje dostupnost vody a světla, a výškou na kmeni, kterou lišejníky preferují. V rámci ní je ovšem těžké odlišit význam věku (každá část stromu je jinak stará), mikrostrukturních rozdílů, fyziologických podmínek (např. odlišné pH) nebo dostupnosti světla a vody (v korunách jsou větší extrémy v teplotě i cyklu příjmu vody a vysychání) (Ellis, 2012).

Největší část variability druhové skladby lišejníků připadá na úroveň rozdílů mezi stromy v rámci jednoho stanoviště. Ve studii Affeld et al. (2008) připadalo 88 % celkové variability ve složení společenstva lišejníků napříč stanovišti na rozdíly mezi stromy v rámci stejné lokality. Většina studií se zaměřuje pouze na spodní část kmene, což je zjednodušující pohled (Fritz, 2009), ale pro srovnání na mezikmenové úrovni postačuje. Prvním faktorem na této úrovni je druh stromu (Heilmann-Clausen et al., 2005; Mežaka et al., 2012; Thor et al., 2010). Dalšími pH kůry (Kubiak & Osyczka, 2020), dostupnost minerálních kationtů ( $\text{Ca}^{2+}$ ,  $\text{Mg}^{2+}$ ,  $\text{K}^+$ ), struktura a tvrdost kůry (Ranius et al., 2008a) nebo kapacita zadržovat vodu (Porada & Giordani, 2021).

Variabilitu v rámci lesního prostředí ovlivňuje lesní sukcese – druhová skladba, věková struktura, hustota porostu, zápoj lesní koruny, objem a kvalita mrtvého dřeva (Heilmann-Clausen et al., 2005; Moning et al., 2009). Pro druhovou pestrost lišejníků je nejpříznivější starý les s heterogenními podmínkami, přítomností starých stromů, mrtvého dřeva a komplexní korunou s mezerami (Fritz et al., 2008). Druhovou bohatost a skladbu společenstva lišejníků dále silně ovlivňuje jejich omezená schopnost šíření. Z toho plyne význam času a také prostorového uspořádání lesa či přírodní rezervace (Johansson et al., 2012).

Já se ve své práci zaměřila na posouzení rozdílů ve variabilitě druhové skladby epifytických lišejníků mezi jednotlivými stromy dané lokality. Konkrétně na význam druhu stromu, jeho stáří, výčetní tloušťky, pH kůry, hrubosti kůry, intenzity světla a také plochy

rezervace, jíž je strom obklopen. Tyto faktory v následujících podkapitolách krátce teoreticky uvedu.

### **1.4.3 Lesní management**

Lišejníky patří mezi skupiny organismů, které jsou na lesní management nejvíce citlivé (Hofmeister et al., 2016; Nascimbene et al., 2007; 2013). Proto jsou běžně chápány jakožto ukazatele kvality lesního porostu a jeho blízkosti k přírodním podmínkám. Jako významná hrozba pro diverzitu lišejníků, zejména pro vzácné druhy, se ukazuje být management, který nahrazuje velké oblasti starého lesa mladým a narušuje tak kontinuitu porostu (Fritz et al., 2008; Lelli et al., 2019; Uliczka & Angelstam, 2000).

Struktura porostu se ukázala být významnějším prediktorem diverzity lišejníků než klimatické vlivy (teplota, srážky), přičemž největší význam měla právě pro vzácné druhy lišejníků (Moning et al., 2009). Zde je důležité poznamenat, že tento vztah platí dle autorů studie pouze pro oblasti s ovzduším neovlivněným vyššími emisemi SO<sub>2</sub>. Z jednotlivých ukazatelů struktury porostu (věk, objem mrtvého dřeva, výčetní tloušťka, prostupnost světla, druhová skladba) se jako nejvýznamnější ukázaly být přítomnost mrtvého dřeva a kontinuita porostu (věk). Celkovou diverzitu lišejníků dále pozitivně ovlivnily mezery v korunovém patře. Pestřejší druhová skladba lesa souvisela s vyšším počtem vzácných druhů lišejníků, ale nikoli s vyšším počtem druhů lišejníků obecně. Na úrovni jednotlivých stromů souvisela vyšší diverzita lišejníků s vyšším průměrem kmene. Pozitivní vliv diverzity porostu na diverzitu zastoupených druhů lišejníků potvrzují ve své studii také Heilmann-Clausen et al. (2005) či McMullin et al. (2010).

Nascimbene et al. (2013) doporučují ve své rešerši taková opatření v rámci lesního hospodaření, která dle dostupných studií povedou k podpoře biodiverzity lišejníků v listnatých lesích mírného pásma. Jedná se o preferenci výběrného hospodářského způsobu před holosečným a clonným, zvýšení doby obmýtí a ponechání skupin starších stromů na dožití po mýtní těžbě, vytváření porostu se středně otevřeným korunovým patrem, ponechání souší, pahýlů, pařezů a přestárlých stromů i v produkčním lese, podpora diverzity v druhové skladbě lesa a ponechání fragmentů staršího lesa poblíž existujících hotspotů biodiverzity lišejníků.

### **1.4.4 Druhová skladba lesa**

Existuje relativně málo druhů lišejníků, které se vyskytují obligátně pouze na jednom druhu stromu (Kubiak et al., 2016). Variabilita ve vazbě lišejníků na jednotlivé druhy stromů se připisuje spíše vlastnostem kůry dané dřeviny (pH, schopnost zadržovat vodu, struktura). Kůra jednotlivých druhů stromů se často liší v průměrném pH a obsahu minerálních nutrientů

jako je K, Ca nebo Mg (Ellis, 2012). Lišejníky se specializují spíše na typ stanoviště (zalesněné vs. nezalesněné) než na konkrétní druh stromu, jak ukázaly výsledky studie Kubiak a Osyczka (2020), kde se lišila společenstva lišejníků významně více mezi stanovišti než mezi jednotlivými druhy stromů v rámci stejného stanoviště.

Větší diverzita lišejníků bývá pozorována na listnatých než na jehličnatých dřevinách (Moning et al., 2009). Z hlediska druhu stromu byly ve studii Moning et al. (2009) lišejníky přítomné zejména na javoru klenu. Hofmeister et al. (2016) pozorovali nejvyšší druhovou bohatost lišejníků na kůře buků ve srovnání s javory, jasanem a jilmem. Zároveň dodávají, že na jejich plochách byly tyto dřeviny v porovnání s bukem méně časté. Kubiak et al. (2016) posuzovali diverzitu lišejníků v dubohabrovém lese se zastoupením lípy srdčité, javoru mléče, břízy bělokoré, smrku ztepilého a jilmu horského, který se nacházel v nadmořské výšce kolem 200 m n.m., byl starý asi 200 let a chráněný jako přírodní rezervace. Šlo tedy o podobný les, jaký je předmětem výzkumu v této diplomové práci. Ve studii se ukázalo, že největší druhová bohatost epifytických lišejníků byla vázána na habry a duby.

Ódor et al. (2013) se rovněž zaměřili na dubohabrové lesy nižších poloh, ve kterých byla pestrá druhová skladba lesa významnějším prediktorem výskytu epifytických lišejníků než proměnné odvozené od historického vývoje a hospodářského využití lokality a jejího krajinného kontextu.

Při odumření významné části populace jasanu ztepilého v Bělověžském pralese se ukázalo, že jako náhradní forofyty pro epifytické lišejníky jasanů nejlépe posloužily duby a habry, o něco hůře lípy, olše a lísky. Na úrovni krajiny tak nedošlo při dostatečné pestrosti druhové skladby lesa k výraznému úbytku druhů dříve pozorovaných na jasaněch (90 % bylo zachováno). Problematická ovšem byla situace, kdy ve společenstvu lužního lesa byl jasan dominantním druhem. V tomto případě bylo ohroženo až 50 % druhů lišejníků nacházejících se na jasaněch (Lubek et al., 2020).

Preferovaný druh stromu se může měnit během životního cyklu lišejníku. Dubový les se ukázal být vhodnějším prostředím pro uchycení a rané fáze vývoje lišejníku *Lobaria pulmonaria*. Pro jeho růst a na něm závislé rozmnožení ale neposkytoval tak vhodné mikroklima jako les bukový. Toto zjištění opět ukazuje na význam pestré druhové skladby lesního porostu, která může vést k vyššímu počtu vhodných stanovišť pro všechny fáze vývoje epifytických lišejníků (Rubio-Salcedo et al., 2015).

#### 1.4.5 Věk stromu

Časová kontinuita může být pro lišejníky významná ze dvou důvodů – z hlediska času potřebného k vytvoření vhodného mikrostanoviště (hrubost kůry, stromová mikrostanoviště, pH) a z hlediska času potřebného ke kolonizaci nového habitatu (Nordén et al., 2014). Navíc stáří lesa souvisí s množstvím odumřelého dřeva, přičemž minimálně velké odumřelé klády a pařezy také souvisí s vyšší druhovou bohatostí epifytických lišejníků na ploše (Hofmeister et al., 2015).

Jak jsem již uvedla, epifytické lišejníky patří mezi organismy limitované prostorovou disperzí, neboť jsou do značné míry závislé na vegetativním rozmnožování skrze oddělené části stélky. Přesnou rychlost šíření je obtížné určit, ale na základě předchozích studií Nordén et al. (2014) uvádějí průměrný údaj v řádech stovek metrů za sto let, přičemž šíření na delší vzdálenosti je možné, ale vzácné. Kolonizace nového stanoviště je tedy velice pomalá a v současné fragmentované krajině přežívají epifytické lišejníky zejména na lokalitách, v jejichž okolí bylo dříve k dispozici více vhodných stanovišť (Johansson et al., 2013; Ranius et al., 2008b). Některé druhy závisí na podmínkách, které poskytují pouze staré stromy, a pro ně je limitující spíše jejich nedostatek v krajině než čas potřebný pro kolonizaci.

Věk stromů se ukazuje být významným faktorem zejména pro vzácné druhy lišejníků, které bývají zpravidla slabšími kolonizátory (Gao et al., 2015). Ranius et al. (2008a) označili věk stromu za nejdůležitější faktor ovlivňující druhovou bohatost lišejníků na úrovni stromu. Kubiak et al. (2016) pak mluví o stáří lesa jako o nejdůležitějším prediktoru druhové bohatosti lišejníků.

Moning a Müller (2009) dokládají, že počet druhů i počet vzácných druhů lišejníků v rámci bukového lesa vzrůstá až do věku lesa 300 let. Nascimbene et al. (2009) ukazují, že se druhová skladba společenstva lišejníků proměňuje s přibývajícím věkem stromu, přičemž některé druhy jsou vázány striktně na přestárlé stromy. U skupiny lišejníků pozorovali Kaufmann et al. (2018) signifikantně vyšší kumulativní druhovou bohatost v pozdějších stádiích vývoje lesa než u cévnatých rostlin. Kanonická korelační analýza potvrdila, že různé skupiny epifytických lišejníků preferují různá stadia vývoje lesa. Věkově smíšené porosty zahrnující i starší věkové třídy, než jsou běžné pro hospodářské lesy, jsou pro výskyt vzácných druhů epifytických lišejníků klíčové.

Stromy staré 200 let a více mohou sloužit jako významná refugia pro specializované druhy lišejníků a druhy s omezenou schopností disperze. Na plochách, které prošly významnou disturbancí v posledních 80 letech se nacházely pouze běžné druhy lišejníků, pokud na nich nezůstaly starší stromy. Disturbované plochy, na nichž některé stromy starší 200 let zůstaly,

byly signifikantně druhově bohatší. Epifytické lišejníky přežily na starých stromech i celkově zhoršené mikroklimatické podmínky a rekolonizovaly plochy po disturbanci (Zemanová et al., 2017).

Zároveň je třeba mít na paměti, že věk není jediným významným faktorem a někdy mohou vhodné stanovištní podmínky nad vlivem věku a časové kontinuity převážit. Větší počet druhů lišejníků byl nalezen v mladém, druhově pestrém lese rostoucím na stráních nad řekou, kde panovaly pro lišejníky příznivé mikroklimatické podmínky, než ve starém lese s větší časovou kontinuitou (Heylen et al., 2005).

Většina studií pracovala s věkem lesa známým z porostních map (Fritz et al., 2008; Heylen et al., 2005; Kaufman et al., 2018; Kubiak et al., 2016; Moning & Müller, 2009). Využití dendrochronologické analýzy pro přesné určení věku stromu a rozlišení vlivu věku na úrovni jednotlivých stromů není ve výzkumu tak časté (Nascimbene et al., 2009; Ranius et al., 2008a; Zemanová et al., 2017).

#### 1.4.6 Výčetní tloušťka

Výčetní tloušťka (*Diameter in breast height*, DBH) může působit na diverzitu lišejníků několika různými mechanismy, jejichž význam není možné jednoduše rozlišit. Prvním z nich je obecný ekologický vztah mezi počtem druhů a velikostí plochy (Rosenzweig, 1995). Druhým mechanismem je delší časové období, kdy je kmen vystaven kolonizaci. Větší výčetní tloušťka totiž souvisí s vyšším věkem stromu, byť v přírodních lesích není rychlost růstu konstantní a vztah mezi tloušťkou a věkem stromu nemusí být lineární. Trotsiuk et al. (2012) ukázali, že v přírodním bukovém lese se může lišit stáří stromů se stejným DBH i o 200 let. Třetím mechanismem je vyšší hrubost kůry u jedinců s vyšším DBH (MacFarlane & Luo, 2009). Zároveň existují experimentální důkazy o tom, že hladší kůra mladších stromů není pro kolonizaci lišejníků překážkou, což svědčí pro fakt, že zásadní význam má spíše čas a hustota propagulí lišejníků v prostředí (Hilmo & Sæstad, 2001).

Na většině ploch je možné vnímat průměr kmene jako vhodnou proxy pro ostatní zmiňované proměnné bez ohledu na reálný mechanismus ovlivňující přítomnost vzácných druhů lišejníků (Moning et al., 2009). Porost v NPR Týřov ovšem patří mezi přírodě blízké lesy s heterogenními podmínkami, které jsou po delší časové období ponechány samovolnému vývoji a u nichž není vztah mezi průměrem kmene a jeho stářím tak přímočarý. Proto předpokládáme, že je zde možné zkoumat efekty DBH, věku, pH, hrubosti kůry a dalších environmentálních proměnných do jisté míry odděleně.

Kaufmann et al. (2018) ve své studii prováděné v přírodních bukových lesích a hospodářských lesích východního Slovenska ukazují, že průměr kmene byl faktorem, který pozitivně ovlivňoval diverzitu epifytických lišejníků. Tento vztah platil v přírodních lesích stejně jako v lesích hospodářských. Výraznější byl ovšem pro mechorosty, u lišejníků došlo k maximu druhové bohatosti už okolo DBH 40 cm. To může znamenat, že se s postupujícím věkem a výčetní tloušťkou stromu spíše proměňuje druhové složení společenstva lišejníků, než že by druhy kontinuálně přibývaly (Johansson et al., 2007).

Napříč všemi úrovněmi DBH bývají na lišejníky bohatší stromy v člověkem málo ovlivněných lesích než v lesích hospodářských (Hauck et al., 2013). Už v iniciální fázi přírodního lesa v něm byla vyšší druhová bohatost epifytických lišejníků než v terminální fázi lesa hospodářského (Kaufmann et al., 2018).

Hofmeister et al. (2016) ukázali, že druhová bohatost epifytických lišejníků rostla s výčetní tloušťkou buků. Relativní význam DBH a věku řeší Lie et al. (2009). Jak věk, tak DBH byly významnými faktory pro druhovou bohatost lišejníků. Nejlepším prediktorem pak byla nízká rychlost růstu v posledních 20 letech zapříčiněná zhoršenými podmínkami. Na rozdíl od studie Kaufmanna et al. (2018) se zde ukázalo, že s rostoucím věkem stromu nedosahovala druhová bohatost lišejníků maxima (nenastala stabilizace počtu).

Podobně Hofmeister et al. (2015) poukázali ve své studii na zásadní význam stromů s DBH nad 80 cm pro druhovou bohatost epifytických lišejníků na plochách v rámci přírodních i hospodářských lesů. Přítomnost těchto stromů odkazovala na kontinuitu lesa, která dále souvisela s příznivějšími vlastnostmi celého stanoviště. Už jediný takový strom indikoval pro lišejníky cenné refugium a předznamenával celkově vyšší druhovou bohatost i vyšší poměr vzácných ku běžným druhům lišejníků na stromech v dané ploše.

#### **1.4.7 Mikrostanoviště**

Lišejníky potřebují z důvodu své malé velikosti a velmi pomalého růstu obývat stanoviště relativně nehostinná pro rostliny, které by je jinak v kompetici vytlačily. Také z tohoto důvodu osidlují kmeny živých stromů (epifytické druhy), mrtvé dřevo (lignikolní neboli epixylické) nebo skály a kameny (saxikolní neboli epilitické druhy). Terikolní druhy osidlující půdu jsou nejméně časté (Bütler et al., 2021).

Larrieu et al. (2018) uvádějí mezi mikrostanovišti podstatnými pro lišejníky kmenové dutiny s trouchnivějším dřevem, exponované bělové nebo jádrové dřevo a mrtvé dřevo v korunách. Hofmeister et al. (2016) označují za významné stanoviště pro epifytické lišejníky

báze kmene, a to zejména u stromů s vyšší výčetní tloušťkou. Pokryv kmene epifytickými mechy a lišejníky je sám o sobě jedním z typů stromových mikrostanovišť (Kraus et al., 2016).

V souvislosti se stromovými dutinami zmiňují Bütler et al. (2021) mechanismus, kterým přispívají k uchycení některých vzácných druhů lišejníků. Dřevo je primárně rozkládáno houbami, které uvolňují CO<sub>2</sub>, čímž způsobují relativní nárůst dusíku, fosforu a minerálních živin ve zbylé směsi dřevní hmoty a houbových vláken. Na mechanickém rozkladu hmoty a prohlubování dutiny se podílejí i bezobratlí. Z dutin jsou tyto látky vyplavovány a pod nimi se mohou uchytit druhy lišejníků vyžadujících vyšší pH. Poškození na kmeni mohou fungovat také jako kanálky pro dešťovou vodu a zlepšovat vlhkostní podmínky pro vzácné druhy lišejníků. Tento efekt může vysvětlovat vyšší přítomnost vzácných lišejníků pod trhlinami než nad nimi, i když pH se zde signifikantně nelišilo (Fritz & Heilmann-Clausen, 2010).

Fritz a Heilmann-Clausen (2010) se zaměřili ve své studii na nalezení nejvhodnějších mikrostanovišť pro epifytické lišejníky na kmenech buků. Pracovali se třemi typy mikrostanovišť: kmenovými dutinami, povrchovými dutinami a poraněními/trhlinami. Přítomnost všech tří typů mikrostanovišť souvisela s pomalým růstem stromů v posledních 50 letech spíše než s věkem stromů nebo DBH. Pomalý růst je dán stresovými podmínkami (mimo jiné kyselou půdou chudou na živiny), které souvisí rovněž s větší náchylností k napadení houbami a následným formováním kmenových dutin. Pomalý růst a přítomnost mikrostanovišť souvisely s vyšším pH. Počet druhů lišejníků červeného seznamu pozitivně koreloval s věkem stromů, pH kůry a počtem kmenových dutin, negativně koreloval s rychlostí růstu.

Množství a různost stromových mikrostanovišť obecně vzrůstá s věkem a tloušťkou stromu, protože strom je vystaven po delší dobu vlivům, které je způsobují (bouřky, mokrá sněh, pád větví nebo sousedních stromů, kolonizace houbami, lišejníky, porušení zvířaty apod.). Vliv má i druh stromu, přičemž obecně lze říci, že na listnatých stromech se vytvářejí mikrostanoviště častěji a dříve než na stromech jehličnatých. Větší množství mikrostanovišť je přítomno v přírodě blízkých lesích oproti lesům hospodářským, a to i v případě obdobného stáří porostů. Výchovné zásahy a odstraňování starých a slabých jedinců při těžbě vedou ke snížení diverzity a zabraňují rozvoji většího počtu mikrostanovišť (Bütler et al., 2021).

#### **1.4.8 Hrubost kůry**

Struktura a tvrdost kůry je funkcí druhu i stáří stromu. Pro lišejníky může být podstatná z hlediska gradientu mikroklimatu, který poskytuje – uvnitř je sušší prostředí než na povrchu. Obecně lze říci, že ovlivňuje kapacitu kůry k zadržování vody. Tvoří také oporu pro stélky lišejníků. Menšina lišejníků je schopna se uchytit na nestabilní, olupující se kůře (Ellis, 2012).

Ranius et al. (2008a) uvádějí, že druhová bohatost lišejníků u dubů rostla s rostoucím indexem hrubosti kůry. Mechanismem mohou být odlišné vlhkostní podmínky uvnitř hlubokých záhybů kůry a také odlišné pH a dostupnost živin ve více zvrásněné kůře starších stromů. Hrubost kůry stejně jako DBH souvisely signifikantně pozitivně s věkem, takže vliv těchto proměnných bylo těžké ve studii odlišit. S kůrou souvisí také případný pokryv mechorosty, které jsou pro epifytické lišejníky kompetitory. Mechorosty jsou čtenější na plochách s vyššími srážkami a zároveň nižším výparem. Mechorosty se vyskytovaly spíše na severní straně kmene, lišejníky preferovaly stranu jižní (Ranius et al., 2008a).

Preferovaná hrubost kůry se může lišit v různých fázích vývoje i pro jeden druh lišejníku. *Lobaria pulmonaria* preferuje pro uchycení a rané fáze růstu spíše duby s hrubší kůrou, kdežto pro růst a rozmnožování buky s hladší kůrou (Rubio-Salcedo et al., 2015).

Některé druhy preferují celkově spíše mladé stromy s hladší kůrou. Nascimbene a Marini (2015) mezi nimi uvádějí korovité lišejníky s řasou *Trentepohlia* jako symbiontem, u nichž hrubší kůra znemožňuje rovnoměrný vývoj stélky.

Jiné studie vliv hrubosti kůry na druhovou bohatost lišejníků nepotvrdily. Ve studii McDonald et al. (2017), která byla ovšem provedena v prostředí parků, nikoli lesa, měl větší význam druh a věk stromu.

#### 1.4.9 pH

Hodnoty pH kůry do určité míry souvisí s chemismem půd a podloží. Zároveň ale kolísá nezávisle na podkladu v závislosti na věku, DBH stromu a přítomných mikrostanovištích na kmeni (Ellis, 2012). Výsledky studií nejsou v tomto směru jednotné. Některé ukazují, že se pH kůry s růstem DBH a věku stromu snižuje (Ellis & Coppins, 2007), jiné ukazují, že se naopak s věkem pH kůry zvyšuje (Fritz et al., 2009).

Fritz a Heilmann-Clausen (2010) zkoumali dopodrobna vztah mezi různými mikrostanovišti a pH. Ukázalo se, že pH je signifikantně vyšší pod kmenovou dutinou než nad ní. Hodnoty pH nad dutinami ve výšce 0-2 m nad zemí bylo vyšší, pokud byly dutiny přítomny i výše na kmeni. Hodnoty pH prsti z vnitřku kmenových dutin byly signifikantně vyšší než pH kůry z povrchových dutin a prasklin. Zajímavá je informace, že počet vzácných lišejníků byl signifikantně vyšší pod kmenovými dutinami než nad nimi, kdežto běžné druhy lišejníků se vyskytovaly spíše nad dutinami. Přítomnost vzácných druhů lišejníků (např. *Bacidia incompta*, *Biatoridium monasteriense*, *Bacidina phacodes*) tak pozitivně korelovala s pH kůry, přítomnost běžných druhů korelovala s pH negativně.

Vzácné druhy lišejníků se vyskytují zejména na starých stromech s poškozenou kůrou o vyšším pH (Fritz et al., 2009). Poškození na kmenech souvisí s uvolňováním minerálů, které jsou za vyšší pH v daném místě odpovědné. U buků dochází k výraznému proudění srážkové vody po kmenech, která byla minimálně v nedávné minulosti spíše kyselá a lokálně vyšší pH kmene mohlo sloužit jako významné útočiště pro vzácné druhy lišejníků.

Ve studii Kubiak a Osyczka (2020) se pH ukázalo být společně s kapacitou zadržení vody nejvýznamnějším faktorem pro přítomnost lišejníků jak v lesním, tak v nelesním prostředí. Naopak Spier et al. (2010) uvádějí, že se snížením kyselé depozice v posledních desetiletích a obecným nárůstem pH již není pH limitujícím faktorem pro většinu druhů epifytických lišejníků. Tomu snad napovídá určitá – byť zatím velmi pomalá – regenerace druhové bohatosti stanovištně vhodných lokalit ve střední Evropě (Hauck et al., 2013; Malíček et al., 2019).

#### **1.4.10 Světelné podmínky**

Světlo je klíčovým zdrojem pro fotobionty, a proto je jeho dostupnost zásadním faktorem ovlivňující růst stélky lišejníku. Podstatné je zejména v lesním prostředí, kde vertikální struktura zachycuje velkou část slunečního záření a na kmenech při zemi může být světla nedostatek. Pro druhovou bohatost epifytických lišejníků se ukazuje být přínosem částečně rozvolněná koruna, která umožňuje průchod vyššího množství slunečního záření (Kubiak & Osyczka, 2020).

Mezi lišejníky jsou zastoupeny světlo milné i stín milné druhy, a proto je důležité zachovat v lesním prostředí co nejvyšší diverzitu také ve světelných podmínkách, aby byla druhová bohatost epifytických lišejníků co nejvyšší (Ódor et al., 2013). Ve studii Westerberg et al. (2017) měla expozice přímému slunci pozitivní vliv pouze na některé ze zkoumaných druhů. Vyšší hustota stromů a keřů v blízkosti zkoumaných dubů ovšem negativně ovlivňovala všechny studované druhy lišejníků.

Hilmers et al. (2018) ukázali, že se vzrůstajícím zápojem korunového patra v postupujícím čase po disturbanci dochází k poklesu druhové bohatosti lišejníků. Ellis (2012) uvádí nižší dostupnost světla jako jedno z možných vysvětlení toho, že blízko pod hustou korunou se nachází méně lišejníků. Polootevřené korunové patro není v dnešní krajině převážně hospodářských lesů časté a vyšší dostupnost světla tak může být jednou z důležitých environmentálních proměnných pro vzácné druhy epifytických lišejníků (Vicol, 2020). Zároveň příliš velká intenzita světla může fotobionta lišejníku ohrozit (Grimm et al., 2021).

#### 1.4.11 Vlhkost

Lišejníky jsou poikilohydrické organismy a příjem vody je klíčovým faktorem, který ovlivňuje jejich aktivitu a uhlíkovou bilanci. Lišejníky s kompaktnější stélkou nejsou na příjmu vody závislé tolik (Porada & Giordani, 2021). Vyšší vzdušná vlhkost v údolí řeky byla jedním z hlavních prediktorů přítomnosti a druhové bohatosti epifytických lišejníků ve studii Heylen et al. (2005).

Studie Fritz et al. (2009) neprokázala významný vliv kapacity kůry zadržovat vodu na druhovou bohatost epifytických lišejníků. Zároveň v tomto případě mohlo být dostatečně dobré vlhkostní mikroklima zajištěno vysokým zápojem lesní koruny a stékáním vody po kmenech buků, a samotná kapacita kůry zadržovat vodu nebyla klíčovou proměnnou ukazující na vláhu dostupnou lišejníkům.

Příliš vysoká kapacita kůry zadržovat vodu souvisí spíše s rozvojem mechorostů a inhibicí růstu lišejníků. Existují typicky hydrofilní druhy lišejníků, které snáší i vyšší úroveň zavodnění (*Agonimia repleta*, *Catillaria croatica* a *Catinaria atropurpurea*). S růstem kapacity zadržovat vodu ovšem v této studii obecně klesala druhová bohatost epifytických lišejníků, zejména v lesním prostředí (Kubiak & Osyczka, 2020).

#### 1.4.12 Rozloha stanoviště

Pro přítomnost a druhovou bohatost epifytických lišejníků na daném stromě je zásadní také okolí stromu. Jak jsem již uvedla, epifytické lišejníky jsou značně omezeny ve schopnosti šíření. Johansson et al. (2012) prokázali, že rychlost šíření je vyšší u druhů epifytických lišejníků s menšími propagulemi a širší nikou (mimo jiné tolerance mladších stromů, např. *Chaenotheca phaeocephala*, *Cliostomum corrugatum*) než u druhů s velkými propagulemi, malou produkcí propagulí a/nebo užší nikou (závislost na starých stromech, např. *Lecanographa amylacea*, *Schismatomma decolorans*, *Buellia violaceofusca*). Nízká rychlost šíření je do určité míry kompenzována menšími nároky velkých vegetativně oddělných propagulí na vhodné pH nebo vlhkost, které zvyšují pravděpodobnost uchycení, když už dojde k zachycení na vhodném stanovišti (Löbel & Rydin, 2010).

Jde o základní metapopulační vztah (např. Hanski, 1998), který byl ovšem ve studii Johansson et al. (2012) na úrovni lišejníků prokázán poprvé. Metapopulace epifytických lišejníků mají pomalou dynamiku kolonizace a extinkce vysvětlitelnou pomocí rychlosti šíření jednotlivých druhů, stáří a vhodnosti mikrostanovišť jednotlivých stromů a dynamikou zániku stanovišť (pád nebo pokácení stromu). Protože jde o pomalý proces prostorově značně

omezený, pro zachování životaschopné metapopulace je zásadní zejména prostorová konektivita mezi stanovišti.

Westerberg et al. (2017) ukázali, že druhová bohatost lišejníků na dubech roste s hustotou starých dubů v okruhu 200–400 metrů od daného stromu. Druhým nejpodstatnějším faktorem ovlivňujícím druhovou bohatost a přítomnost vzácných druhů lišejníků byl obvod stromu, a to i přesto, že byly do studie zahrnuty největší stromy na lokalitě s průměrem 100–130 cm. Pro zachování kontinuity šíření druhů mezi jednotlivými vhodnými stanovišti je zásadní také věková a velikostní pestrost stromů v lese zastoupených.

Paltto et al. (2010) na svých datech prokázali, že přítomnost lišejníků červeného seznamu souvisí nejvíce s hustotou dubů v okruhu do 500 m od daného stromu (přičemž zkoumali vzdálenosti až do 7 km). Pro některé druhy může být tato vzdálenost i delší (např. *Chaenotheca phaeocephala* má maximum ve 2 km).

Současná druhová bohatost je ovlivněna také historickou vhodností daného stanoviště. V rámci studie Ranius et al. (2008b) se ukázalo, že nikoli současný stav stanoviště, ale jeho historická podoba určovala výskyt asi poloviny zkoumaných druhů lišejníků, což autoři spojují s extinkčním dluhem, který je u lišejníků popisován také v dalších studiích (Ellis & Coppins, 2007). Lišejníky mohou vhodné stanoviště obývat 100–200 let nebo i více, takže i po zhoršení habitatových podmínek ještě populace relativně dlouhou dobu přežívá (Ranius et al., 2008b).

Oblast Týřova byla před 200 lety téměř odlesněna, a v současné době dochází spíše ke zkvalitňování stanovišť díky zvyšování věku lesa a přirozené obnově, která zachovává druhově i věkově heterogenní podmínky. Zároveň mohly být před 200 lety v okolí Týřova běžné další lokality s podobně příznivými podmínkami pro lišejníky, což už dnes neplatí. V okolí rezervace NPR Týřov se nachází dle porostní mapy převážně lesy hospodářské ve věku do 100 let, které pro výskyt vzácných druhů lišejníků nenabízí dostatečně vhodná stanoviště. Z tohoto důvodu předpokládáme vyšší výskyt lišejníků na stromech, které jsou obklopeny větší plochou rezervace, ze které se mohou šířit propagule lišejníků.

## 2 Materiál a metodika

### 2.1 Charakteristika studované oblasti

Data byla sbírána v Národní přírodní rezervaci Týřov. Tato rezervace se nachází asi 40 km jihozápadně od Prahy a je součástí CHKO Křivoklátsko. Podnebí je zde mírně teplé, mírně vlhké s průměrnou roční teplotou 7-8 °C a průměrnými ročními srážkami 530 mm. Rezervace zaujímá 420 ha a rozkládá se na svazích nad řekou Berouňkou, Úpořským a Prostředním potokem. Gradient nadmořské výšky sahá od 248 do 522 m n.m. (Plán péče o Národní přírodní rezervaci Týřov na období 2015–2023). Části oblasti jsou chráněny od roku 1933 (Výnos ministerstva školství a národní osvěty ze dne 31.12.1933 číslo 143.547/33-V) a předmětem ochrany je dnes „význačný úsek členitého křivoklátsko-rokycanského pásma vyvřelin s celou škálou pro tento útvar typických přirozených lesních porostů a rostlinných i živočišných společenstev“ (Plán péče o Národní přírodní rezervaci Týřov na období 2015–2023, s. 3).

Geologické podloží je tvořeno převážně prvohorními vyvřelinami kambriického stáří, většinou andezity, dacity a jejich tufy. Andezity obsahují vápenaté inkluze a jsou obecně bohaté na báze, ovšem jejich obnažený povrch je na báze chudý. Jižní část území tvoří ryolity, které jsou na báze chudé. Dacity pak tvoří přechod mezi andezity a ryolity. Z půd převažují hnědé lesní půdy s obsahem skeletu. Ve vrcholových partiích jsou rankery a na extrémních plochách jsou nevyvinuté půdy nebo kamenné sutě. V údolích podél toků najdeme semigleje (Ložek et al., 2005).

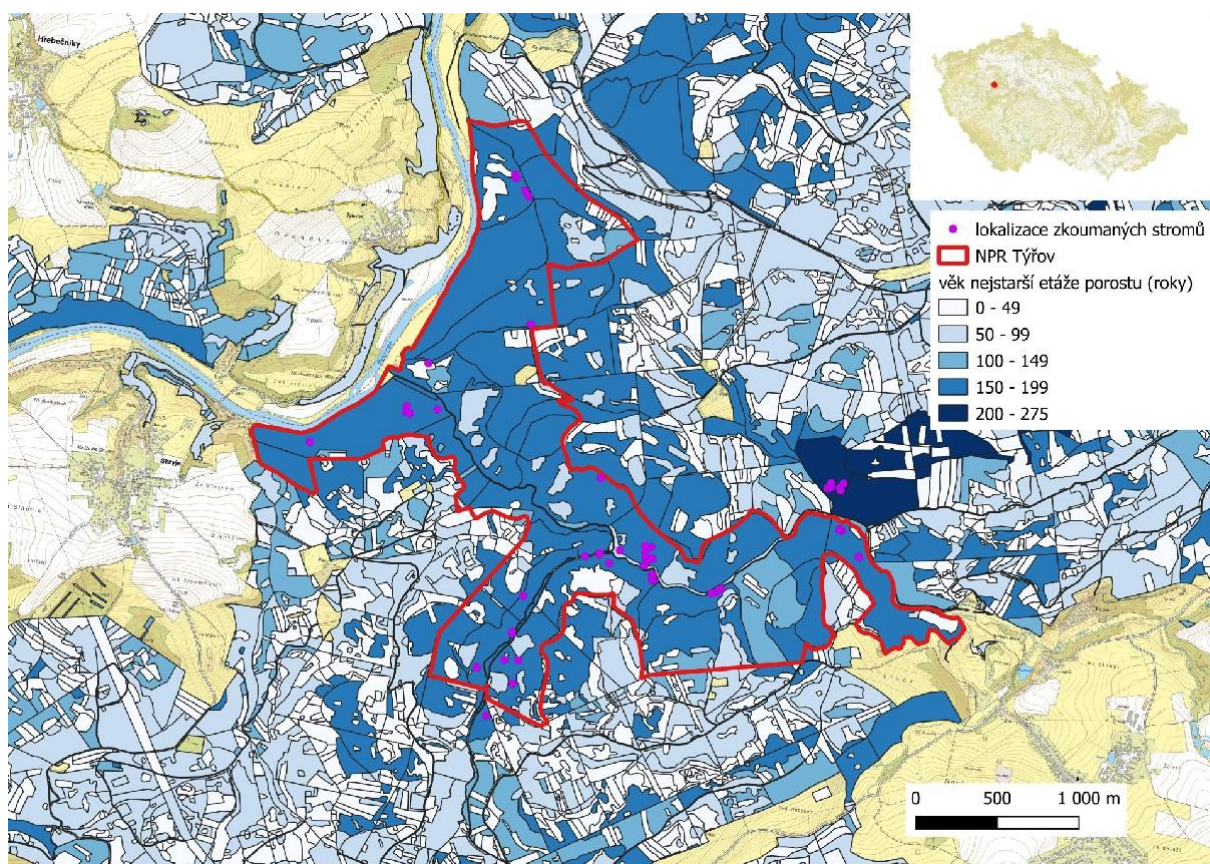
Lesy zaujímají asi 410 ha a jde především o suťové lesy, dubohabřiny a květnaté bučiny. Suťové lesy mají velmi pestrou druhovou skladbu s dominancí lípy srdčité (*Tilia cordata*), lípy velkolisté (*Tilia platyphyllos*) a jasanu ztepilého (*Fraxinus excelsior*), a s méně častým javorem mlčcem (*Acer platanoides*), javorem klenem (*Acer pseudoplatanus*), bukem lesním (*Fagus sylvatica*) a jilmem drsným (*Ulmus glabra*). Dubohabřinám dominuje dub zimní (*Quercus petraea*), habr obecný (*Carpinus betulus*) a javor babyka (*Acer campestre*), méně častý je zde javor břek (*Sorbus torminalis*) (Vondrák et al., 2022). Ve vrcholových partiích rezervace na osluněných, návětrných svazích s mělkým skalním podložím se nachází skalní stepi zvané pleše. Pro území je charakteristická velká členitost terénu. Prudké svahy nad řekou a potoky mění sklon, ovlivňují gradient vlhkosti a střídají expozice, čímž vzniká velmi pestrá mozaika stanovištních podmínek (Plán péče o Národní přírodní rezervaci Týřov na období 2015–2023).

Lesní porosty jsou do značné míry v přirozeném stavu a odpovídají potenciální přirozené vegetaci (Plán péče o Národní přírodní rezervaci Týřov na období 2015–2023). Zároveň, jak upozorňuje Vondrák et al. (2022), v 19. století bylo území do značné míry

odlesněné a bylo využíváno k extenzivní pastvě. K expanzi lesa začalo docházet až ve druhé polovině 19. století. Dle porostní mapy má většina lesa stáří 150-199 let (Obrázek 1).

Jedná se o území s mimořádnou druhovou bohatostí lišejníků. Vondrák et al. (2022) našli v rámci rezervace 787 druhů lišejníků a jim příbuzných taxonů, což je více, než kdy bylo nalezeno na lokalitě do 10 km<sup>2</sup> v celosvětovém měřítku. Tento fakt přikládají autoři jednak mimořádné různorodosti stanovištních podmínek na lokalitě a za druhé úsilí, které bylo do průzkumu investováno.

**Obrázek 1:** Mapa NPR Týřov s vyznačením zkoumaných stromů a věku nejstarších etáží lesa



## 2.2 Sběr dat

Od autorů studie Vondrák et al. (2022) jsem získala soupis druhů lišejníků na 110 stromech v rámci rezervace. Druhový soupis byl vyhotoven u stromů s nadprůměrnou druhovou diverzitou epifytických lišejníků. Škála stromů, se kterými jsem v rámci své diplomové práce pracovala, tak byla zúžena na stromy středně až mimořádně bohaté na vzácné druhy lišejníků.

Z celkem 110 jednotlivě prozkoumaných stromů jsem vybrala pět druhů stromů, které byly ve výběru zastoupeny více než desetkrát, aby bylo možné druh stromu zahrnout do statistických analýz jako faktor. Tak jsem získala soubor 77 stromů se záznamem všech druhů lišejníků (do výšky 2 m od povrchu země). K těmto stromům jsem v terénu měřila vybrané charakteristiky potenciálně významné pro druhovou bohatost lišejníků (DBH, věk, pH kůry, hrubost kůry, intenzitu dopadajícího světla).

Sběr dat probíhal od července do září 2021. Cílové stromy jsem v terénu našla dle udaných souřadnic, druhu dřeviny a přibližné výčetní tloušťky. U každého stromu jsem přeměřila souřadnice pomocí GPS. Strom jsem vyfotografovala ze čtyř světových stran. Určila jsem hrubost kůry (na stupnici od 1 do 3). Výčetní tloušťku jsem změřila ve výšce 130 cm nad zemí pomocí lesnické průměrky.

Ke změření pH jsem využila povrchový pH metr Extech PH90 s plochou elektrodou. Hodnoty pH jsem měřila na třech místech na kmeni – ve 130 cm nad zemí na severní straně, ve 130 cm nad zemí na jižní straně a na bázi kmene s nejvyšší hustotou lišejníků. Místo měření jsem navlhčila proudem destilované vody ze stříčky. Plochou elektrodu jsem nechala přiloženou kolmo ke kůře do ustálení měřené hodnoty.

Intenzitu světla a světelné spektrum jsem změřila pomocí přístroje SpectraPen MINI. Měřila jsem celkem na osmi místech na kmeni – ve 130 cm nad zemí ze čtyř světových stran a na bázi kmene rovněž ze čtyř světových stran. Měření světla probíhalo ve třech dnech v rámci jednoho týdne v rozmezí 11 až 15 hodin SELČ při zatažené obloze, aby byly rozdíly v intenzitě světla dané změnou denní doby minimalizovány.

Z každého stromu jsem odebrala pomocí přírůstkového vrtáku vývrt ve 130 cm nad zemí.

### **2.3 Zpracování dat**

U pH jsem ve statistických analýzách pracovala s průměrem tří naměřených hodnot.

Proměnná intenzita světla vznikla zprůměrováním osmi naměřených hodnot na každém kmeni. Ve statistických analýzách jsem kromě intenzity světla pracovala s red/far-red (R/FR) poměrem. Tento poměr bývá využíván k signalizaci zástinu sousední vegetací nebo korunami stromů, protože chlorofyl selektivně pohlcuje světlo o vlnové délce 655-665 nm, zatímco propouští světlo o vlnové délce 725-735 nm (Cao et al., 2018). Pro získání této hodnoty jsem zprůměrovala poměr těchto částí spektra na osmi místech na kmeni.

Odebrané vývrty jsem analyzovala v dendrochronologické laboratoři Katedry ekologie lesa FLD ČZU. Vzorky jsem nalepila na desky, zbrousila a následně změřila délku a počet

letokruhů pod mikroskopem za využití softwaru CDendro. Osm vzorků bylo kompletních včetně středu. U 39 vzorků jsem určila vzdálenost do středu dle dendrochronologických šablon soustředných kružnic. U dalších osmi vzorků jsem vypočítala chybějící vzdálenost do středu dle vzorce  $(0.86 \cdot DBH/2)$ -změřeno. K tomuto vzorci jsem dospěla na základě porovnání změřené délky letokruhů a změřeného poloměru kmene ( $DBH/2$ ) u kompletních vzorků a u vzorků, u nichž byla vzdálenost do středu odhadnuta za využití šablon.

Dále jsem na osmi kompletních vzorcích simulovala přesnost odhadu chybějícího věku při využití rychlosti růstu 5, 10, 20 a 30 nejstarších změřených letokruhů. Jako nejpresnější se ukázaly být odhady určené na základě rychlosti růstu 30 nejstarších změřených letokruhů. Nakonec bylo třeba určit, s jakou přesností odhadu dopočítávaných let budu pracovat. Jako cut-off jsem zvolila 55 let. Zde dosahovala průměrná chyba odhadu u kompletních vzorků 16 %. Věk jsem určila celkem u 55 stromů, které byly zahrnuty do statistických analýz. Osm z nich bylo kompletně změřeno, u 33 jsem dopočítala méně než 20 let, u dalších 14 bylo dopočítáno maximálně 55 let.

Plochu rezervace, již je daný strom obklopen, jsem určila v programu ArcGIS (verze 10.8.2). Kolem každého stromu jsem vytvořila kruh o poloměru 1000 m (Přílohy, Obrázek 2). Dále jsem určila průnik každého z kruhů s plochou rezervace a tyto hodnoty následně zahrnula do statistických analýz.

Na straně vysvětlovaných proměnných jsem pracovala se třemi proměnnými. *Druhová bohatost* udává počet druhů lišejníků, které byly na daném stromě nalezeny.

*Vzácnost dle ČS* postihuje vzácnost na stromě přítomných druhů lišejníků podle Červeného seznamu lišejníků České republiky (Liška & Palice, 2010). Druhy z kategorií EW (vyhynulý v přírodě), CR (kriticky ohrožený), EN (ohrožený) a VU (zranitelný) dostaly váhu 1, druhy z kategorie NT (téměř ohrožený) dostaly váhu 0.5 a ostatní druhy váhu 0.1. Součet vah na stromě přítomných druhů tvoří proměnnou vzácnost dle ČS. Práce se zaměřuje na environmentální charakteristiky stanovišť vzácných druhů epifytických lišejníků, proto byly druhy z ohrožených kategorií červeného seznamu oproti běžným druhům významněji bonifikovány.

*Vzácnost v rezervaci* udává vzácnost na stromě přítomných druhů lišejníků v rámci rezervace. Druhy, které byly v rezervaci nalezeny pouze na jednom stromě, dostaly váhu 1, druhy přítomné na dvou stromech váhu 0.9, na třech stromech váhu 0.8 a tak dále až ke druhům nalezeným na deseti stromech, které dostaly váhu 0.1. Vzácnost v rezervaci je součtem těchto vah na stromě nalezených lišejníků.

## 2.4 Statistické analýzy

Data byla zpracována v programu RStudio (verze 2022.07.2) a v programu Jamovi (verze 2.2.5.0). U všech zahrnutých proměnných byla provedena popisná statistika. Dále byly porovnány jednotlivé druhy stromů z hlediska zkoumaných proměnných za použití analýzy variance. U proměnných, u nichž nebyly splněny podmínky parametrické verze analýzy variance, jsem využila Kruskal-Wallisův test. Vztah mezi proměnnými jsem vyjádřila pomocí Pearsonova korelačního koeficientu (Jamovi).

Pro posouzení vlivu jednotlivých vysvětlujících proměnných na vysvětlované proměnné jsem využila lineární regresní modely zobecněných nejmenších čtverců (*Generalized least squares*, GLS) (RStudio, balíček 'nlme'). Tyto modely umožňují pracovat s prostorovou autokorelací jednotlivých stromů, což eliminuje efekt tzv. pseudoreplikací. Rozdělení proměnných druhová bohatost, vzácnost v rezervaci a vzácnost dle ČS bylo aproximováno v modelech vícenásobné regrese negativním binomickým rozdělením. Do všech modelů byla zahrnuta proměnná druh stromu jako faktor. Při výběru modelu jsem postupně odstraňovala nesignifikantní proměnné, pokud současně klesalo AIC modelu. Proměnné, které spolu signifikantně korelovaly ((a) věk a DBH, (b) intenzita světla a R/FR a hrubost kůry) jsem postupně střídala, aby nebyly v modelu přítomné současně, a dle hodnoty AIC jsem hledala nejvíce parsimonní (nejjednodušší) model.

### 3 Výsledky

Do studie bylo zahrnuto 55 stromů pěti druhů – 16 dubů, 13 jasanů, 10 habrů, 8 javorů a 8 buků, na nichž bylo nalezeno celkem 163 druhů lišejníků, z nichž 56 je na Červeném seznamu lišejníků České republiky (Liška & Palice, 2010). Druhová bohatost lišejníků na jednotlivých stromech se pohybovala od sedmi do dvaceti šesti druhů. Rozdělení výčetní tloušťky se nelišilo od normálního rozdělení ( $M=51$ ,  $SD=23$ , Shapiro-Wilk  $p=0.105$ ). Naproti tomu rozdělení věku mělo větší špičatost a hodnoty byly homogenněji soustředěny kolem střední hodnoty ( $M=179$ ,  $SD=47$ ) (Přílohy, Graf 1). Při vynechání pěti odlehlých hodnot bylo homogenní věkové rozdělení ještě více patrné ( $M=186$ ,  $SD=25$ ) (Přílohy, Graf 2). Tabulka s popisnou statistikou všech proměnných viz. Přílohy, Tabulka 1.

#### 3.1 Srovnání druhů dřevin

Druhy dřevin se nelišily v DBH ( $F(4,50)=1.70$ ,  $p=0.164$ ) ani ve věku ( $\chi^2(4)=7.16$ ,  $p=0.128$ ). Nejhrubší kůru měly duby a jasan, následovaly javory, habry a nejhladší kůra byla u buků ( $\chi^2(4)=36.67$ ,  $p<0.001$ ) (Přílohy, Graf 3). Jednotlivé druhy dřevin se lišily v pH kůry. Nejvyšší pH bylo naměřeno na javoru, nejnižší na habru a dubu ( $\chi^2(4)=11.14$ ,  $p=0.025$ ) (Přílohy, Graf 4). Z hlediska intenzity světla nebyl mezi druhy stromů rozdíl, pouze R/FR poměr byl signifikantně vyšší u jasanu oproti habru ( $\chi^2(4)=11.45$ ,  $p=0.022$ ) (Přílohy, Graf 5). Druhy stromů se nelišily v rozloze rezervace, která je obklopuje ( $\chi^2(4)=4.93$ ,  $p=0.295$ ).

V druhové bohatosti zastoupených lišejníků nebyl mezi druhy dřevin signifikantní rozdíl ( $F(4,50)=0.58$ ,  $p=0.68$ ). Na všech druzích stromů byly srovnatelné také hodnoty vzácnosti lišejníků v rámci rezervace ( $\chi^2(4)=7.14$ ,  $p=0.129$ ) i podle červeného seznamu ( $\chi^2(4)=3.96$ ,  $p=0.412$ ).

#### 3.2 Vztah mezi sledovanými proměnnými

Vztah mezi proměnnými jsem pro prvotní náhled vyjádřila v rámci souhrnné korelační matice (Přílohy, Tabulka 2). Korelační koeficienty jsou ovlivněny faktem, že v analýze nebyl kvůli nízkému počtu zástupců jednotlivých druhů dřevin tento faktor odlišen. Uvádím je zde pro orientační posouzení vztahu mezi vysvětlujícími a vysvětlovanými proměnnými a k posouzení, které vysvětlující proměnné by se neměly kvůli významné korelaci objevit ve stejném regresním modelu.

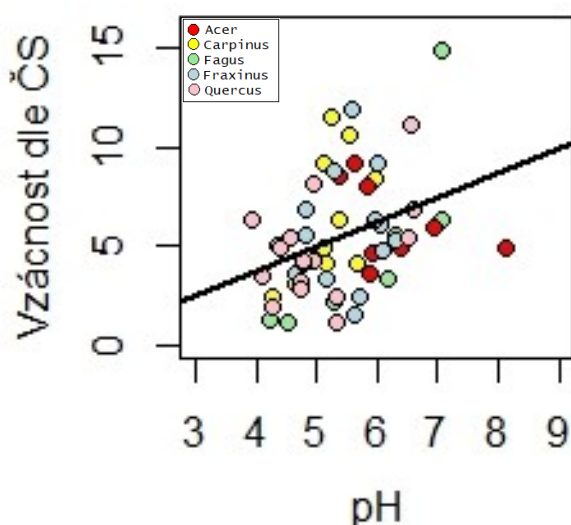
Korelace mezi DBH a věkem byla středně silná ( $r(53)=0.44$ ,  $p<0.001$ ) (Přílohy, Graf 6). Při vyloučení pěti odlehlých hodnot u věku se korelace vytratila ( $r(48)=0.12$ ,  $p=0.422$ ) (Přílohy,

Graf 7). Hrubost kůry korelovala signifikantně pozitivně s intenzitou světla ( $r(53)=0.39$ ,  $p=0.003$ ) a s R/FR poměrem ( $r(53)=0.33$ ,  $p=0.013$ ). Tento fakt může být způsoben tím, že jasany s nejhrubší kůrou měly zároveň vyšší R/FR poměr. Významně korelovaly hodnoty intenzity světla a R/FR ( $r(53)=0.64$ ,  $p<0.001$ ), což lze přičíst tomu, že R/FR poměr také nepřímo vyjadřuje míru osvětlení kmene stromu.

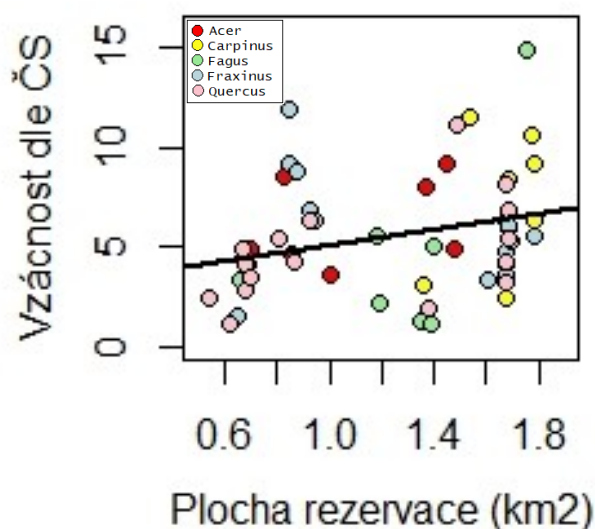
Mezi pH kůry a věkem nebyla nalezena korelace, takže první část druhé hypotézy, která předpokládala růst pH s věkem stromu, nebyla podpořena. Podobně nebyla nalezena korelace ani mezi hrubostí kůry a věkem stromu, takže první část třetí hypotézy o růstu hrubosti kůry s věkem stromu, rovněž nebyla podpořena.

U druhové bohatosti nenacházíme žádný významný vztah s vysvětlujícími proměnnými. Vzácnost dle ČS korelovala signifikantně pozitivně s pH kůry ( $r(53)=0.36$ ,  $p=0.007$ ) (Graf 8) a s plochou rezervace v okolí stromu ( $r(53)=0.29$ ,  $p=0.034$ ) (Graf 9), vzácnost v rezervaci s R/FR poměrem ( $r(53)=0.28$ ,  $p=0.041$ ).

**Graf 8:** Vztah vzácnosti druhového složení společenstva lišejníků dle červeného seznamu a pH kůry (N=55)



**Graf 9:** Vztah vzácnosti druhového složení společenstva lišejníků dle červeného seznamu a plochy rezervace v okolí daného stromu (N=55)



Druhová bohatost signifikantně korelovala se vzácností dle ČS ( $r(53)=0.77$ ,  $p<0.001$ ) i vzácností v rezervaci ( $r(53)=0.46$ ,  $p<0.001$ ). Vzácnost v rámci rezervace a v rámci ČS spolu korelovaly s  $r(53)=0.54$  ( $p<0.001$ ).

### 3.3 Vliv vysvětlujících proměnných na vzácnost lišejníků

Tabulka 3 ukazuje postup tvorby výsledného regresního modelu. V modelu zahrnujícím plochu rezervace ( $F(1,45)=4.39$ ,  $p=0.042$ ), výčetní tloušťku ( $F(1,45)=8.09$ ,  $p=0.007$ ), pH ( $F(1,45)=4.64$ ,  $p=0.037$ ), hrubost kůry ( $F(2,45)=5.87$ ,  $p=0.005$ ) a druh stromu vyšly všechny proměnné kromě druhu stromu jako signifikantní prediktory.

**Tabulka 3:** Tvorba regresního modelu pro vzácnost lišejníků dle červeného seznamu

	AIC	$\Delta$ AIC
(a) <b>plocha rezervace + DBH(-) + pH + faktor (hrubost kůry) + faktor (druh stromu)</b>	282	
(b) <b>plocha rezervace + věk + pH + faktor (hrubost kůry) + faktor (druh stromu)</b>	287	(a)+5
(a2) <b>plocha rezervace + DBH(-) + pH + intenzita světla + faktor (druh stromu)</b>	306	(a)+24
(a3) <b>plocha rezervace + DBH(-) + pH + R/FR + faktor (druh stromu)</b>	287	(a)+5
<b>plocha rezervace + DBH(-) + pH + faktor (hrubost kůry) + faktor (druh stromu)</b>	282	

Pozn. Významné prediktory jsou označeny tučně. Záporný vliv je znázorněn (-).

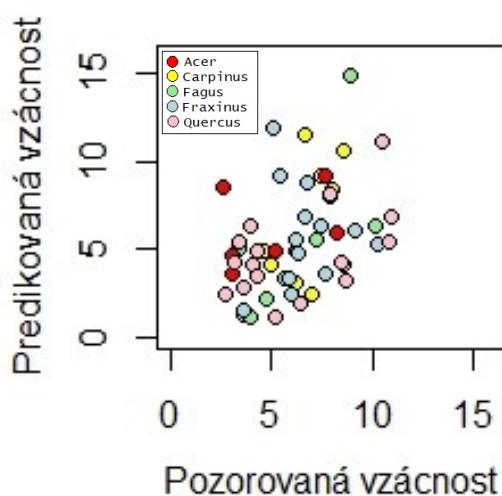
Výsledky ukázaly, že s rostoucím pH kůry, hrubostí kůry a plochou rezervace, která daný strom obklopuje, roste na stromě počet druhů lišejníků, které jsou v rámci červeného seznamu označeny za ohrožené. U výčetní tloušťky je dle modelu vztah opačný, tedy s rostoucím průměrem kmene klesá počet vzácných druhů lišejníků.

První hypotézu této práce, že s rostoucím věkem stromu se signifikantně zvyšuje četnost vzácných druhů lišejníků, zatímco výčetní tloušťka má podružný význam, tak není možné na základě získaných dat potvrdit. Mezi věkem stromu a přítomností vzácných druhů lišejníků nebyl nalezen žádný vztah, zatímco mezi výčetní tloušťkou a přítomností vzácných druhů lišejníků vztah záporný.

Výsledky podporují část druhé hypotézy, že s rostoucím pH kůry se zvyšuje četnost vzácných druhů lišejníků přítomných na stromě. Dále potvrzují část třetí hypotézy, že s rostoucí hrubostí kůry se zvyšuje četnost vzácných druhů lišejníků. Čtvrtá hypotéza potvrzena nebyla, mezi světlem ani R/FR poměrem a vzácností lišejníků na daném stromě nebyl nalezen signifikantní vztah. Pátá hypotéza práce byla potvrzena. Na základě regresního modelu se ukázalo, že s rostoucí plochou rezervace v okolí daného stromu roste četnost vzácných druhů lišejníků na stromě přítomných.

Čtyři prediktory byly rozpoznány jako významné, nicméně z grafu znázorňujícího vztah mezi pozorovanými a predikovanými hodnotami vzácnosti lišejníků podle ČS vidíme, že zůstává značná míra variability, která modelem vysvětlena nebyla (Graf 10).

**Graf 10:** Vztah pozorovaných a GLS modelem predikovaných hodnot vzácnosti lišejníků dle červeného seznamu (N=55)



Pokud jde o vysvětlovanou proměnnou vzácnost lišejníků v rámci rezervace, žádná ze sledovaných proměnných nebyla dle modelu jejím statisticky významným prediktorem.

### 3.4 Vliv vysvětlujících proměnných na druhovou bohatost

Jako nejvhodnější se ukázal být model zahrnující hrubost kůry a druh stromu (Tabulka 4). V tomto modelu se ukázal být pro druhovou bohatost signifikantním prediktorem druh stromu ( $F(6,48)=3.66$ ,  $p=0.011$ ). Vyšší druhovou bohatost lze predikovat u habru ( $t=3.20$ ,  $p=0.0024$ ) a buku ( $t=2.83$ ,  $p=0.0067$ ) v porovnání s javorem. Zároveň při porovnání druhů stromů pomocí analýzy variance se skupiny v druhové bohatosti zastoupených lišejníků signifikantně nelišily ( $F(4,50)=0.58$ ,  $p=0.68$ ).

**Tabulka 4:** Tvorba regresního modelu pro druhovou bohatost lišejníků

	AIC	$\Delta$ AIC
(a) plocha rezervace + DBH + pH + faktor (hrubost kůry) + <b>faktor (druh stromu)</b>	342	
(b) plocha rezervace + věk + pH + faktor (hrubost kůry) + <b>faktor (druh stromu)</b>	343	(a)+1
(a2) plocha rezervace + DBH + pH + intenzita světla + faktor (druh stromu)	364	(a)+22
(a3) plocha rezervace + DBH + pH + R/FR + faktor (druh stromu)	349	(a)+7
<b>plocha rezervace + DBH + faktor (hrubost kůry) + faktor (druh stromu)</b>	343	(a)+1
<b>plocha rezervace + faktor (hrubost kůry) + faktor (druh stromu)</b>	337	-6
<b>faktor (hrubost kůry) + faktor (druh stromu)</b>	311	-26

Pozn. Významné prediktory jsou označeny tučně. Záporný vliv je znázorněn (-).

## 4 Diskuse

### 4.1 Věk

Na základě získaných dat se nepodařilo prokázat roli věku daného stromu pro druhovou bohatost nebo vzácnost na něm přítomných druhů lišejníků. Výsledky mohly být ovlivněny způsobem výběru stromů zahrnutých do studie. Šlo o stromy, ke kterým Vondrák et al. (2022) vytvořili inventarizační soupis druhů, což byly ze všech prohlédnutých stromů ty celkově druhově bohatší. Do výzkumného vzorku byly necíleně zahrnuty vesměs podobně staré stromy s průměrným věkem 179 let a směrodatnou odchylkou 47 let. Kdyby gradient věků pokrýval celou variabilitu věků v NPR (od 0), pak by pozitivní vztah druhové diverzity a věku byl pravděpodobnější (jako v jiných studiích – Gao et al., 2015; Kubiak et al., 2016; Ranius et al., 2008a). V případě stromů nadprůměrného stáří ale (pravděpodobně) význam dalších faktorů souvisejících s (a) druhem stromu (hrubost kůry, pH) a (b) stanovištěm (plocha rezervace), převýšil případný pozitivní efekt stáří stromu.

Některé studie uvádí, že druhová bohatost lišejníků roste pouze do určitého věku (např. do 65 let) a později dochází spíše k výměně druhů (Johansson et al., 2007). Je proto možné, že všechny zahrnuté stromy měly dostatečně vysoký věk, aby tvořily vhodné stanoviště pro vzácné druhy lišejníků, a odlišit další vliv věku na druhovou bohatost a vzácnost přítomných druhů lišejníků bylo obtížné. Třicet ze studovaných stromů mělo navíc ztrouchnivělý nebo zcela chybějící střed kmene, takže věk u nich nebylo možné s dostatečnou přesností dopočítat a musely být před vyhodnocením dat ze studie vyloučeny. Lze předpokládat, že šlo o stromy spíše s vyšším věkem, o které jsem ve studii tímto přišla.

Úzká škála věku zahrnutých stromů zkomplikovala možnost najít případný vztah mezi věkem stromu a dalšími studovanými proměnnými (pH a hrubost kůry). Korelace mezi těmito proměnnými nebyla signifikantní, byť u hrubosti kůry lze pozorovat určitý, byť neprůkazný trend růstu hrubosti s věkem ( $r(53)=0.26$ ,  $p=0.06$ ). V těchto analýzách by bylo vhodné zohlednit druh stromu. To ale nebylo vzhledem k nízkému počtu stromů jednotlivých druhů možné.

Z širšího časového hlediska kontinuity porostu se ukazuje, že i přesto, že bylo území NPR Týřov před 200 lety do velké míry odlesněno, pravděpodobně díky zachování určitých stromů, které mohly sloužit jako refugia lišejníků (např. na hůře přístupných stanovištích) nebyla kontinuita zcela přerušena, což přispělo dnešní bohaté druhové skladbě společenstva epifytických lišejníků (Ellis, 2012).

## 4.2 Výčetní tloušťka

Vztah mezi DBH a věkem byl podle očekávání slabší než lze měřit v hospodářských lesích i jiných rezervacích (Hofmeister et al., 2016). Při vynechání pěti odlehlých hodnot se síla vztahu mezi těmito proměnnými stala nevýznamnou ( $r(48)=0.12$ ,  $p=0.422$ ). Na většině lesních stanovišť je možné považovat DBH za vhodnou proxy proměnnou za věk (Lukaszkiwicz & Kosmala, 2008). Jak ukázaly výsledky tohoto výzkumu, v přírodním či přírodě blízkém lese s heterogenní škálou podmínek (klimatických, půdních, světelných, kompetičních) je možné se setkat se stromy s věkem kolem 190 let a výčetní tloušťkou od 20 do 100 cm, čímž se jednoduchá přímá závislost vytrácí. K podobným výsledkům dospěli Trotsiuk et al. (2012) v původním bukovém lese na západní Ukrajině, kde se stromy se stejným DBH lišily i o 200 let ve svém věku.

Slabší vztah mezi věkem a DBH mohl přispět k tomu, že jsme nezjistili v jiných studiích popisovaný pozitivní vztah mezi DBH a druhovou bohatostí epifytických lišejníků nebo jejich vzácností (Hofmeister et al., 2016; Kubiak & Osyczka, 2020; Nordén et al., 2014). Výsledky ukázaly, že s rostoucím DBH naopak klesá vzácnost zastoupených druhů lišejníků. Tento výsledek není možné zobecnit, neboť nepochybně odráží vysokou stanovištní variabilitu zkoumaného území. Dále je pravděpodobně ovlivněn menší velikostí vzorku ( $N=55$ ), zastoupením pěti druhů dřevin a zúženou věkovou škálou. Tento výsledek zároveň poukazuje na fakt, že DBH spíše není tou zásadní podmínkou, kterou vzácné druhy lišejníků vyžadují, protože na Týřově nebylo ani menší DBH překážkou jejich výskytu.

## 4.3 pH

S růstem pH rostla četnost vzácných druhů lišejníků na stromě přítomných. Tento výsledek je v souladu s výsledky studie Fritz et al. (2009), které ukázaly, že pH je zásadním faktorem mezi ostatními studovanými proměnnými a ovlivňuje zejména vzácné druhy epifytických lišejníků v porovnání s těmi běžnými. Dle Pearsonovy korelace byl tento vztah také v našem vzorku ze všech prediktorů nejsilnější ( $r(53)=0.36$ ,  $p=0.007$ ). Hodnoty pH se pohybovaly od 3.92 do 8.11 s průměrem 5.45 a směrodatnou odchylkou 0.87. Tyto hodnoty jsou celkově nižší než ve studii Fritz et al. (2009), kde dosahovalo pH hodnot mezi 5.5 a 6.5 (ovšem pouze u buků).

Hodnoty pH se lišily v závislosti na druhu stromu. Nejvyšší pH bylo naměřeno na javoru, nejnižší na habru a dubu ( $\chi^2(4)=11.14$ ,  $p=0.025$ ). Hodnoty pH báze stromu se statisticky signifikantně nelišily od pH měřeného ve 130 cm na kmeni ( $t(54)=1.09$ ,  $p=0.282$ ), takže vyšší

pH nelze zdůvodnit přítomností odkrytých kořenů s kořenovými kapsami, což je na Týřově velmi časté mikrostanoviště báze stromu související s vyšším výskytem lišejníků (Vondrák et al., 2022).

Vztah mezi věkem stromu a hodnotou pH kůry se nepodařilo na našich datech prokázat, k čemuž mohla přispět zúžená věková škála vzorku. Zároveň i další studie jsou nejednotné v tvrzení, jak věk stromu s pH souvisí (Ellis & Coppins, 2007; Fritz et al., 2009), a tak tato otázka zůstává otevřena dalšímu výzkumu.

Mechanismus působení nižšího pH na lišejníky osvětluje Fritz et al. (2009) když uvádí, že nižší pH může (a) působit toxicky na řasu nebo cyanobakterii v rámci lišejníku a omezovat jeho fotosyntetickou aktivitu a (b) souviset s nižší dostupností živin. Nižší pH kůry může být způsobeno vyšší rychlostí její obnovy, při které se uvolňují ionty vodíku. Při pomalejším růstu v nepříznivých podmínkách a pomalejší obnově kůry je pH vyšší. Pomalejší růst v nepříznivých podmínkách může také souviset s nižší schopností stromu bránit se houbové nákaze a vyšší pravděpodobností vzniku mikrostanovišť, rozkladu dřevní hmoty a uvolňování živin, které dále zvyšují pH kůry (Fritz & Heilmann-Clausen, 2010).

#### **4.4 Hrubost kůry**

Hrubost kůry byl další signifikantní prediktor vzácnosti zastoupených druhů, přičemž tento efekt nelze redukovat pouze na druh stromu, jak ukázaly modely, do kterých byla zahrnuta pouze první nebo druhá proměnná. Vyšší hrubost kůry byla signifikantním prediktorem výskytu vzácných druhů lišejníků také ve studii Ranius et al. (2008a). Důvodem je pravděpodobně gradient vlhkosti uvnitř a na povrchu záhybů a také vyšší pH a případně vyšší dostupnost živin uvnitř hlubokých záhybů.

Ve studiích je udáván pozitivní vztah mezi věkem a hrubostí kůry (Ellis, 2012). Zároveň v této práci se nepodařilo pozitivní vztah mezi těmito proměnnými potvrdit, což mohlo být dáno zúžením věkové škály zkoumaných stromů a také zahrnutím pěti druhů dřevin, které se v hrubosti kůry přirozeně liší.

#### **4.5 Intenzita světla**

Intenzita světla ani poměr R/FR části spektra nepredikovaly signifikantně druhovou bohatost ani vzácnost přítomných druhů lišejníků v rámci červeného seznamu. To lze vysvětlit odlišnými preferencemi jednotlivých druhů lišejníků, pro které je celkově důležitější spíše heterogenita světelných podmínek (Westerberg et al., 2017).

Zároveň byla nalezena signifikantní pozitivní korelace mezi vzácností druhového složení společenstva lišejníků daného stromu v rámci rezervace a R/FR poměrem. Vzácné druhy lišejníků vyžadují do jisté míry protichůdné podmínky, jako je substrát s vyšším pH, vhodné mikroklima (dostatečnou vlhkost i v delších obdobích sucha) a zároveň relativně dobré oslunění. Stanovišť s vhodným průnikem těchto podmínek je pak přirozeně velmi málo.

#### **4.6 Prostorový aspekt**

Jako významný se ukázal být prostorový aspekt a okolí zkoumaných stromů. U stromů, které byly obklopeny větší plochou rezervace a byly tedy více v jejím centru a dále od okraje, bylo nalezeno více druhů vzácných lišejníků. Jedním z možných vysvětlení může být vyšší hustota propagulí lišejníků, které mají omezené disperzní schopnosti, v rezervaci než v jejím okolí, kde je obyčejný hospodářský les se stářím porostu převážně do 100 let a chudším druhovým složením.

Zároveň v centru rezervace je pravděpodobně (a) nejvyšší hustota vhodných mikrostanovišť, (b) nejvyšší stanovištní heterogenita, (c) nejzachovalejší kontinuita a (d) nejkonzervativnější mikroklima rezervace. Zásadní význam všech těchto faktorů pro vzácné druhy lišejníků je dostatečně v literatuře popsán (Fritz & Heilmann-Clausen, 2010; Heylen et al., 2005; McMullin et al., 2010; Zemanová et al., 2017) a byl představen v kapitole 1.4 této práce. Pravděpodobnost, že propagule vzácných druhů lišejníků, které se v extrémních případech nacházejí na jediném stromě v rezervaci, dopadne na ideální mikrostanoviště a dokáže se tam uchytit a prosperovat, je tak nejvyšší v centru rezervace.

Roli ovšem mohla hrát také sama vzdálenost od potoka, který prochází údolím v centru rezervace. Blízkost potoka zvyšuje vzdušnou vlhkost v bližším okolí, která může pomoci citlivým druhům překonat kritická (suchá) období (Porada & Giordani, 2021).

#### **4.7 Druhová skladba**

Jednotlivé druhy dřevin se nelišily v četnosti vzácných druhů lišejníků ani v celkovém počtu druhů lišejníků. Velké rozdíly však byly zjištěny v druhovém složení lišejníků (obratu druhů) vyskytujících se na různých dřevinách (Vondrák et al., 2022).

Toto zjištění nekoresponduje s výsledky Hofmeister et al. (2016), kteří pozorovali více druhů lišejníků na kmenech buků ve srovnání s javory, jasanem a jilmem, nebo s výsledky Kubiak et al. (2016), kteří popsali největší druhovou pestrost lišejníků na dubech a habrech. Může to být dáno tím, že v NPR Týřov jsou i jinak řídkěji se vyskytující druhy dřevin (jasan, javor) poměrně četné a na ně vázané druhy tak nalézají dostatek stanovišť k uchycení. Zároveň to

svědčí pro fakt, že zásadnější jsou konkrétní mikrostanovištní a stanovištní podmínky, které daný strom poskytuje, jako je právě pH kůry, hrubost kůry, osvětlení, vlhkost nebo okolí daného stromu (Ellis, 2012; Kubiak et al., 2016; Kubiak & Osyczka, 2020).

Z výsledků lze vyvodit, že pro zachování druhové bohatosti i podporu výskytu vzácných druhů lišejníků je podstatnější pestrá druhová skladba lesa než preference určitých dřevin (Lubek et al., 2020; Ódor et al., 2013).

#### **4.8 Klady výzkumu**

Studie byla provedena na ojedinělé lokalitě s mimořádnou druhovou bohatostí a výskytem vzácných druhů lišejníků (Vondrák et al., 2022). Jak uvádí Hofmeister et al. (2015) a jak bylo potvrzeno také v této práci, s druhovou bohatostí roste také poměr vzácných ku běžným druhům lišejníků, takže neobyčejná druhová bohatost této lokality umožnila se zaměřit na průzkum specifických habitatových podmínek vyhledávaných vzácnými druhy lišejníků. Heterogenní prostředí pak umožnilo zkoumat vliv různých proměnných do určité míry nezávisle na sobě, protože mezi stářím stromu, hrubostí kůry, přítomností mikrostanovišť, pH kůry nebyl tak těsný vztah jako ve více umělém prostředí hospodářských lesů nebo lokalit s nízkou heterogenitou stanovištních podmínek.

To lze považovat za výhodu i nevýhodu, protože potvrzení signifikantní závislosti je v těchto podmínkách samozřejmě obtížnější. Pracovala jsem s celou řadou proměnných, které mohou ovlivňovat výskyt vzácných druhů lišejníků, z nichž se podařilo určit čtyři, které predikují jejich výskyt. Mezi klady této studie dále patří využití dendrochronologické analýzy, které je ve výzkumu vzácných druhů lišejníků relativně ojedinělé (Zemanová et al., 2017) a umožnilo zkoumat vliv věku stromu do většího detailu a přesnosti.

#### **4.9 Limity výzkumu**

Mezi limity výzkumu patří nižší velikost výzkumného vzorku ( $N=55$ ), kterou jsem ovšem nemohla ovlivnit. Limitovaný rozsah souboru studovaných stromů byl dán jejich reálně nízkým počtem na území NPR Týřov, kdy byla v rámci výzkumu pravděpodobně podchycena velká část stromů s výjimečně vysokou druhovou bohatostí a přítomností vzácných druhů. Byť je tedy druhová diverzita lišejníků na území NPR Týřov mimořádná, velká část druhů vytváří pravděpodobně početně velmi omezené populace. Není jasné, zda se jedná o druhy, které (a) nenacházejí v rezervaci optimální podmínky a vyskytují se zde jen velmi okrajově (a přechodně?), (b) o druhy, jejichž populace v rezervaci vymírají, nebo (c) o druhy, které území

nově kolonizují a budou se dále šířit. Z tohoto důvodu je velmi žádoucí věnovat vývoji populací vzácných druhů v NPR Týřov náležitou pozornost.

Dalším limitem byl stav zkoumaných stromů, které byly v okolí středu kmene ztrouchnivělé, takže jejich věk nebylo možné určit a musely být ze studie odebrány (22 stromů ze 77). Specifickým limitem je zúžení škály studovaných vlastností prostředí v souboru pozorovaných stromů. Soupis druhů byl pořízen pro stromy s nadprůměrnou druhovou bohatostí lišejníků (i na nejchudším stromu bylo přítomno sedm druhů lišejníků) a to se odrazilo i v jejich věku, který byl dost homogenní a obecně vysoký ( $M=179$ ,  $SD=47$ ). Přítomnost epifytických lišejníků ovlivňuje dle literatury velké množství faktorů (Ellis, 2012), které jsou často mezi sebou korelovány, a to dále ztěžuje nalezení jednotlivých významných prediktorů. Složitost vztahů zde byla komplikována tím, že byly do studie zahrnuty stromy pěti různých druhů. Tento faktor byl ovšem do analýz zahrnut, a i při jeho odfiltrování stále zůstaly významné i ostatní vysvětlující proměnné.

## 5 Závěry

Výsledky této práce ukázaly, že mezi faktory, které mají vliv na přítomnost vzácných druhů lišejníků, patří pH kůry stromu, jeho výčetní tloušťka, hrubost kůry a plocha rezervace v okolí stromu.

Význam věku, jakožto primárně zkoumané potenciálně významné proměnné, se prokázat nepodařilo. Důvodem mohla být zúžená věková škála do studie zahrnutých stromů. Všechny patřily k nejstarším na lokalitě, jejich průměrný věk byl 179 let (SD = 47 let).

Vztah mezi věkem stromu a jeho výčetní tloušťkou vyšel podle předpokladu slabý ve srovnání s kulturními porosty v homogenních stanovištních podmínkách. Při vynechání pěti odlehlých hodnot byla korelace mezi věkem a výčetní tloušťkou zanedbatelná. Výčetní tloušťka stromů s věkem kolem 190 let kolísala od 20 do 100 cm, což ukazuje na výjimečnou heterogenitu stanovištních podmínek na lokalitě.

S výčetní tloušťkou klesala četnost vzácných druhů lišejníků. Tento závěr nezpochybňuje obecnou platnost pozitivního vztahu mezi výčetní tloušťkou a druhovou bohatostí (potažmo vzácností) epifytických lišejníků, ale spíše potvrzuje výjimečnou heterogenitu stanoviště a význam ostatních faktorů prostředí.

Četnost vzácných druhů lišejníků rostla s pH kůry. Tento vztah byl ze všech studovaných vysvětlujících proměnných nejsilnější. Vyšší pH kůry bylo pozorováno na javorech a jasaněch, oproti habrům a dubům. Druh stromu jako takový ovšem neměl významný vliv na počet vzácných druhů lišejníků ani na druhovou bohatost přítomných lišejníků. Četnost vzácných druhů lišejníků dále rostla s hrubostí kůry, přičemž tento výsledek nelze redukovat pouze na funkci druhu dřeviny. Vztah mezi stářím stromu a pH kůry nebo hrubostí kůry vyšel neprůkazný.

Více vzácných druhů lišejníků bylo pozorováno na stromech, které byly obklopeny větší plochou rezervace a nacházely se tedy blíže jejímu centru (negativní okrajový efekt). V centru rezervace je pravděpodobně vyšší hustota vhodných mikrostanovišť, vyšší stanovištní heterogenita, nejdelší časová kontinuita a nejkonzervativnější mikroklima. Je zde proto vyšší pravděpodobnost, že se na daném stanovišti uchytí propagule lišejníku a bude zde prosperovat. Zároveň je v rezervaci mnohem vyšší druhová bohatost lišejníků a s tím související hustota propagulí v prostředí než v okolních hospodářských lesích nižšího stáří (do 100 let) a chudší druhové skladby. Kvůli omezené schopnosti jejich šíření je opět pravděpodobnější, že se dostanou spíše ke stromu, který je obklopen větší plochou rezervace.

## 5.1 Návrh opatření pro podporu výskytu vzácných druhů lišejníků

Z výsledků vyplývají určitá managementová opatření, která lze doporučit pro podporu výskytu vzácných druhů lišejníků a zachování jejich druhové bohatosti v NPR Týřov a širším okolí CHKO Křivoklátsko. Jedním z důležitých faktorů této lokality je její stanovištní pestrost (Vondrák et al., 2022). Zvláště u podobných lokalit je proto potřeba využít jejich potenciálu a zachovat nebo umožnit vznik druhově a věkově pestrého porostu. V největší možné míře by měl být využit přírodní potenciál daného území a přírodní procesy, zatímco managementové zásahy v porostech by měly být omezeny na minimum. Nejcitlivější druhy lišejníků reagují negativně i na zásahy malé intenzity a rozsahu (Thorn et al., 2020).

Z hlediska věku lze doporučit ponechání starých stromů (nad 100 let) také v hospodářských lesích a dále ponechávání fragmentů staršího lesa v blízkosti existujících hotspotů nebo refugií lišejníků. Výsledky upozornily na zásadní význam rozlohy zachovalého stanoviště. Lesnické hospodaření v okolí rezervace by mělo co nejvíce zohlednit potřebu zachování kontinuity lesního prostředí, přítomnosti starých stromů různých druhů dřevin a mrtvého dřeva v heterogenních světelných poměrech.

## 5.2 Doporučení pro další výzkum

V případném navazujícím výzkumu by bylo vhodné rozšířit výzkumný vzorek na širší škálu stromů, jak z hlediska jejich věku, tak z hlediska druhové bohatosti a zastoupení vzácných druhů lišejníků. Interpretaci výsledků by mohlo dále napomoci změření vlhkostních podmínek, které mají v údolí potoka potenciálně důležitý vliv na přítomnost vzácných druhů lišejníků. Tento faktor by bylo užitečné odlišit od vlivu plochy rezervace v okolí stromu, který se v této práci ukázal být významný.

Zatím také není jasné, jaký je důvod toho, že mnoho vzácných druhů lišejníků vytváří v NPR Týřov početně velmi omezené populace. Sledování vývoje těchto populací v čase by mohlo pomoci zodpovědět otázku, zdali je příčinou (a) nedostatek vhodných (mikro)stanovištních podmínek na lokalitě, (b) zhoršování podmínek spojené s úbytkem druhů (vymírání populací v důsledku extinkčního dluhu) nebo (c) zdali aktuálně dochází ke kolonizaci a rozšiřování těchto druhů na nová vhodná stanoviště.

## 6 Seznam zkratek

CR – Critically endangered (kriticky ohrožený druh)

ČS – Červený seznam

ČZU – Česká zemědělská univerzita

DBH – Diameter in breast height (výčetní tloušťka neboli průměr kmene ve 130 cm nad zemí)

EN – Endangered (ohrožený druh)

EW – Extinct in the wild (druh vyhynulý ve volné přírodě)

FLD – Fakulta lesnická a dřevařská

GLS – Generalized least squares (zobecněné nejmenší čtverce)

CHKO – Chráněná krajinná oblast

NPR – Národní přírodní rezervace

NT – Near threatened (téměř ohrožený druh)

R/FR – Red/far-red poměr světelného spektra

VU – Vulnerable (zranitelný druh)

## 7 Přehled použité literatury

Cituji dle 7. vydání citační normy APA.

- Affeld, K., Sullivan, J., Worner, S. P., & Didham, R. K. (2008). Can spatial variation in epiphyte diversity and community structure be predicted from sampling vascular epiphytes alone?. *Journal of Biogeography*, 35(12), 2274-2288. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2008.01949.x>
- Anonym. (2015). *Plán péče o Národní přírodní rezervaci Týřov na období 2015–2023*. Správa CHKO Křivoklátsko.
- Anonym. (1933). *Výnos ministerstva školství a národní osvěty ze dne 31.12.1933 číslo 143.547/33-V*
- Bütler, R., Lachat, T., Krumm, F., Kraus, D., & Larrieu, L. (2021). Know, protect and promote habitat trees. WSL Fact Sheet 64.
- Cao, K., Yu, J., Xu, D., Ai, K., Bao, E., & Zou, Z. (2018). Exposure to lower red to far-red light ratios improve tomato tolerance to salt stress. *BMC Plant Biology*, 18(1). <https://doi.org/10.1186/s12870-018-1310-9>
- Ellis, C. J. (2012). Lichen epiphyte diversity: A species, community and trait-based review. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 14(2), 131-152. <https://doi.org/10.1016/j.ppees.2011.10.001>
- Ellis, C. J., & Coppins, B. J. (2007). Changing Climate and Historic-Woodland Structure Interact to Control Species Diversity of the “Lobarion” Epiphyte Community in Scotland. *Journal of Vegetation Science*, 18(5), 725–734. <http://www.jstor.org/stable/4499281>
- Ellis, C. J., & Coppins, B. J. (2010). Integrating multiple landscape-scale drivers in the lichen epiphyte response: climatic setting, pollution regime and woodland spatial-temporal structure. *Diversity and Distributions*, 16(1), 43-52. <https://doi.org/10.1111/j.1472-4642.2009.00624.x>
- Fritz, Ö. (2009). Vertical distribution of epiphytic bryophytes and lichens emphasizes the importance of old beeches in conservation. *Biodiversity and Conservation*, 18(2), 289-304. <https://doi.org/10.1007/s10531-008-9483-4>
- Fritz, Ö., Brunet, J., & Caldiz, M. (2009). Interacting effects of tree characteristics on the occurrence of rare epiphytes in a Swedish beech forest area. *The Bryologist*, 112(3), 488-505. <https://doi.org/10.1639/0007-2745-112.3.488>

- Fritz, Ö., Gustafsson, L., & Larsson, K. (2008). Does forest continuity matter in conservation? – A study of epiphytic lichens and bryophytes in beech forests of southern Sweden. *Biological Conservation*, *141*(3), 655-668. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2007.12.006>
- Fritz, Ö., & Heilmann-Clausen, J. (2010). Rot holes create key microhabitats for epiphytic lichens and bryophytes on beech (*Fagus sylvatica*). *Biological Conservation*, *143*(4), 1008-1016. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2010.01.016>
- Gao, T., Nielsen, A. B., & Hedblom, M. (2015). Reviewing the strength of evidence of biodiversity indicators for forest ecosystems in Europe. *Ecological Indicators*, *57*, 420-434. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2015.05.028>
- Gasparyan, A., Sipman, H. J. M., Marini, L., & Nascimbene, J. (2018). The inclusion of overlooked lichen microhabitats in standardized forest biodiversity monitoring. *The Lichenologist*, *50*(2), 231-237. <https://doi.org/10.1017/S0024282918000087>
- Grimm, M., Grube, M., Schiefelbein, U., Zühlke, D., Bernhardt, J., & Riedel, K. (2021). The Lichens' Microbiota, Still a Mystery?. *Frontiers in Microbiology*, *12*. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2021.623839>
- Hanski, I. (1998). Metapopulation dynamics. *Nature*, *396*(6706), 41-49. <https://doi.org/10.1038/23876>
- Hauck, M., Bruyn, U. de, & Leuschner, C. (2013). Dramatic diversity losses in epiphytic lichens in temperate broad-leaved forests during the last 150years. *Biological Conservation*, *157*, 136-145. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2012.06.015>
- Heilmann-Clausen, J., Aude, E., & Christensen, M. (2005). Cryptogam communities on decaying deciduous wood – does tree species diversity matter?. *Biodiversity and Conservation*, *14*(9), 2061-2078. <https://doi.org/10.1007/s10531-004-4284-x>
- Heylen, O., Hermy, M., & Schrevens, E. (2005). Determinants of cryptogamic epiphyte diversity in a river valley (Flanders). *Biological Conservation*, *126*(3), 371-382. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2005.06.014>
- Hilmers, T., Friess, N., Bässler, C., Heurich, M., Brandl, R., Pretzsch, H., Seidl, R., Müller, J., & Butt, N. (2018). Biodiversity along temperate forest succession. *Journal of Applied Ecology*, *55*(6), 2756-2766. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.13238>
- Hilmo, O., & Såstad, S. M. (2001). Colonization of old-forest lichens in a young and an old boreal *Picea abies* forest: an experimental approach. *Biological Conservation*, *102*(3), 251-259. [https://doi.org/10.1016/S0006-3207\(01\)00100-8](https://doi.org/10.1016/S0006-3207(01)00100-8)

- Hofmeister, J., Hošek, J., Brabec, M., Dvořák, D., Beran, M., Deckerová, H., Burel, J., Kříž, M., Borovička, J., Běťák, J., Vašutová, M., Malíček, J., Palice, Z., Syrovátková, L., Steinová, J., Černajová, I., Holá, E., Novozámská, E., Čížek, L., et al. (2015). Value of old forest attributes related to cryptogam species richness in temperate forests: A quantitative assessment. *Ecological Indicators*, 57, 497-504. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2015.05.015>
- Hofmeister, J., Hošek, J., Malíček, J., Palice, Z., Syrovátková, L., Steinová, J., & Černajová, I. (2016). Large beech (*Fagus sylvatica*) trees as 'lifeboats' for lichen diversity in central European forests. *Biodiversity and Conservation*, 25(6), 1073-1090. <https://doi.org/10.1007/s10531-016-1106-x>
- Johansson, V., Ranius, T., & Snäll, T. (2012). Epiphyte metapopulation dynamics are explained by species traits, connectivity, and patch dynamics. *Ecology*, 93(2), 235-241. <https://doi.org/10.1890/11-0760.1>
- Johansson, P., Rydin, H., & Thor, G. (2007). Tree age relationships with epiphytic lichen diversity and lichen life history traits on ash in southern Sweden. *Écoscience*, 14(1), 81-91. [https://doi.org/10.2980/1195-6860\(2007\)14\[81:TARWEL\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.2980/1195-6860(2007)14[81:TARWEL]2.0.CO;2)
- Johansson, V., Snäll, T., & Ranius, T. (2013). Estimates of connectivity reveal non-equilibrium epiphyte occurrence patterns almost 180 years after habitat decline. *Oecologia*, 172(2), 607-615. <https://doi.org/10.1007/s00442-012-2509-3>
- Kaufmann, S., Hauck, M., Leuschner, C., & Gilliam, F. (2018). Effects of natural forest dynamics on vascular plant, bryophyte, and lichen diversity in primeval *Fagus sylvatica* forests and comparison with production forests. *Journal of Ecology*, 106(6), 2421-2434. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12981>
- Kraus, D., Büttler, R., Krumm, F., Lachat, T., Larrieu, L., Mergner, U., Paillet, Y., Rydkvist, T., Schuck, A., & Winter, S. (2016). *Seznam stromových mikrobiotopů: Terénní příručka*. Evropský Lesnický Institut.
- Kubiak, D., & Osyczka, P. (2020). Non-forested vs forest environments: The effect of habitat conditions on host tree parameters and the occurrence of associated epiphytic lichens. *Fungal Ecology*, 47. <https://doi.org/10.1016/j.funeco.2020.100957>
- Kubiak, D., Osyczka, P., & Rola, K. (2016). Spontaneous restoration of epiphytic lichen biota in managed forests planted on habitats typical for temperate deciduous forest. *Biodiversity and Conservation*, 25(10), 1937-1954. <https://doi.org/10.1007/s10531-016-1169-8>

- Larrieu, L., Paillet, Y., Winter, S., Büttler, R., Kraus, D., Krumm, F., Lachat, T., Michel, A. K., Regnery, B., & Vandekerckhove, K. (2018). Tree related microhabitats in temperate and Mediterranean European forests: A hierarchical typology for inventory standardization. *Ecological Indicators*, 84, 194-207. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2017.08.051>
- Liška, J., & Palice, Z. (2010). Červený seznam lišejníků České republiky (verze 1.1). *Příroda*, (29), 3-66.
- Lelli, C., Bruun, H. H., Chiarucci, A., Donati, D., Frascaroli, F., Fritz, Ö., Goldberg, I., Nascimbene, J., Tøttrup, A. P., Rahbek, C., & Heilmann-Clausen, J. (2019). Biodiversity response to forest structure and management: Comparing species richness, conservation relevant species and functional diversity as metrics in forest conservation. *Forest Ecology and Management*, 432, 707-717. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2018.09.057>
- Lie, M. H., Arup, U., Grytnes, J. -A., & Ohlson, M. (2009). The importance of host tree age, size and growth rate as determinants of epiphytic lichen diversity in boreal spruce forests. *Biodiversity and Conservation*, 18(13), 3579-3596. <https://doi.org/10.1007/s10531-009-9661-z>
- Löbel, S., & Rydin, H. (2010). Trade-offs and habitat constraints in the establishment of epiphytic bryophytes. *Functional Ecology*, 24(4), 887-897. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2010.01705.x>
- Ložek, V., Kubíková, J., & Špryňar, P. (2005). Chráněná území ČR, XIII.: Střední Čechy. Agentura ochrany přírody a krajiny ČR.
- Lubek, A., Kukwa, M., Czortek, P., & Jaroszewicz, B. (2020). Impact of *Fraxinus excelsior* dieback on biota of ash-associated lichen epiphytes at the landscape and community level. *Biodiversity and Conservation*, 29(2), 431-450. <https://doi.org/10.1007/s10531-019-01890-w>
- Lukaszkiwicz, J., & Kosmala, M. (2008). Determining the Age of Streetside Trees with Diameter at Breast Height-based Multifactorial Model. *Arboriculture & Urban Forestry*, 34(3), 137-143. <https://doi.org/10.48044/jauf.2008.018>
- MacFarlane, D. W., & Luo, A. (2009). Quantifying tree and forest bark structure with a bark-fissure index. *Canadian Journal of Forest Research*, 39(10), 1859-1870. <https://doi.org/10.1139/X09-098>
- Malíček J., Palice Z., Bouda F., Knudsen K., Šoun J., Vondrák J. & Novotný P. (2022): Atlas českých lišejníků. – dalib.cz [2. 01. 2023]

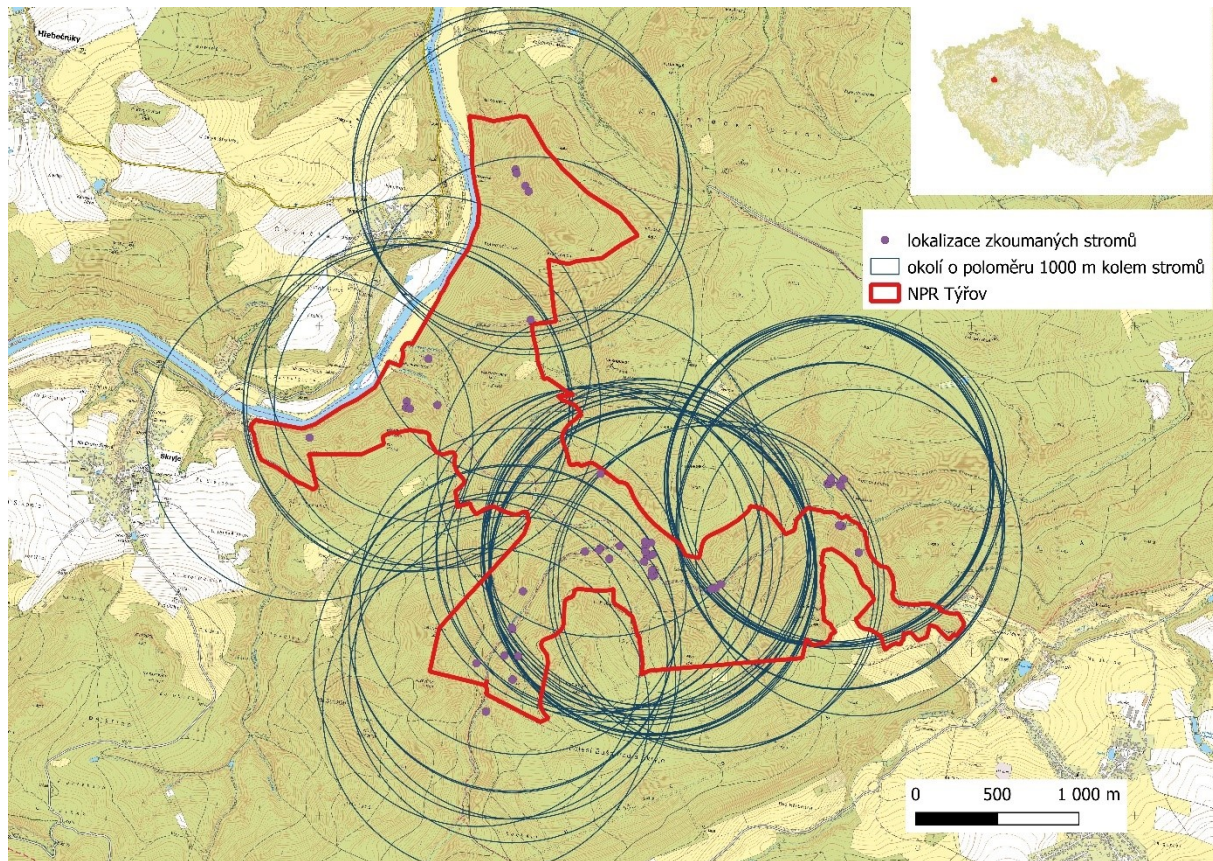
- McDonald, L., Van Woudenberg, M., Dorin, B., Adcock, A. M., McMullin, R. T., & Cottenie, K. (2017). The effects of bark quality on corticolous lichen community composition in urban parks of southern Ontario. *Botany*, 95(12), 1141-1149. <https://doi.org/10.1139/cjb-2017-0113>
- McMullin, R. T., Duinker, P. N., Richardson, D. H. S., Cameron, R. P., Hamilton, D. C., & Newmaster, S. G. (2010). Relationships between the structural complexity and lichen community in coniferous forests of southwestern Nova Scotia. *Forest Ecology and Management*, 260(5), 744-749. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2010.05.032>
- Malíček, J., Palice, Z., Vondrák, J., Kostovčík, M., Lenzová, V., & Hofmeister, J. (2019). Lichens in old-growth and managed mountain spruce forests in the Czech Republic: assessment of biodiversity, functional traits and bioindicators. *Biodiversity and Conservation*, 28(13), 3497-3528. <https://doi.org/10.1007/s10531-019-01834-4>
- Mežaka, A., Brūmelis, G., & Piterāns, A. (2012). Tree and stand-scale factors affecting richness and composition of epiphytic bryophytes and lichens in deciduous woodland key habitats. *Biodiversity and Conservation*, 21(12), 3221-3241. <https://doi.org/10.1007/s10531-012-0361-8>
- Moning, C., & Müller, J. (2009). Critical forest age thresholds for the diversity of lichens, molluscs and birds in beech (*Fagus sylvatica* L.) dominated forests. *Ecological Indicators*, 9(5), 922-932. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2008.11.002>
- Moning, C., Werth, S., Dziock, F., Bässler, C., Bradtka, J., Hothorn, T., & Müller, J. (2009). Lichen diversity in temperate montane forests is influenced by forest structure more than climate. *Forest Ecology and Management*, 258(5), 745-751. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2009.05.015>
- Nascimbene, J., & Marini, L. (2015). Epiphytic lichen diversity along elevational gradients: biological traits reveal a complex response to water and energy. *Journal of Biogeography*, 42(7), 1222-1232. <https://doi.org/10.1111/jbi.12493>
- Nascimbene, J., Marini, L., Motta, R., & Nimis, P. L. (2009). Influence of tree age, tree size and crown structure on lichen communities in mature Alpine spruce forests. *Biodiversity and Conservation*, 18(6), 1509-1522. <https://doi.org/10.1007/s10531-008-9537-7>
- Nascimbene, J., Marini, L., & Nimis, P. L. (2007). Influence of forest management on epiphytic lichens in a temperate beech forest of northern Italy. *Forest Ecology and Management*, 247(1-3), 43-47. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2007.04.011>

- Nascimbene, J., Thor, G., & Nimis, P. L. (2013). Effects of forest management on epiphytic lichens in temperate deciduous forests of Europe – A review. *Forest Ecology and Management*, 298, 27-38. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2013.03.008>
- Nordén, B., Dahlberg, A., Brandrud, T. E., Fritz, Ö., Ejrnaes, R., & Ovaskainen, O. (2014). Effects of ecological continuity on species richness and composition in forests and woodlands: A review. *Écoscience*, 21(1), 34-45. <https://doi.org/10.2980/21-1-3667>
- Ódor, P., Király, I., Tinya, F., Bortignon, F., & Nascimbene, J. (2013). Patterns and drivers of species composition of epiphytic bryophytes and lichens in managed temperate forests. *Forest Ecology and Management*, 306, 256-265. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2013.07.001>
- Paltto, H., Thomasson, I., & Nordén, B. (2010). Multispecies and multiscale conservation planning: setting quantitative targets for red-listed lichens on ancient oaks. *Conservation Biology*, 24(3), 758-768. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2009.01423.x>
- Porada, P., & Giordani, P. (2021). Bark Water Storage Plays Key Role for Growth of Mediterranean Epiphytic Lichens. *Frontiers in Forests and Global Change*, 4. <https://doi.org/10.3389/ffgc.2021.668682>
- Ranius, T., Eliasson, P., & Johansson, P. (2008a). Large-scale occurrence patterns of red-listed lichens and fungi on old oaks are influenced both by current and historical habitat density. *Biodiversity and Conservation*, 17(10), 2371-2381. <https://doi.org/10.1007/s10531-008-9387-3>
- Ranius, T., Johansson, P., Berg, N., & Niklasson, M. (2008b). The influence of tree age and microhabitat quality on the occurrence of crustose lichens associated with old oaks. *Journal of Vegetation Science*, 19(5), 653-662. <https://doi.org/10.3170/2008-8-18433>
- Rosenzweig, M. L. (1995). Patterns in space. In M. L. Rosenzweig, *Species Diversity in Space and Time* (pp. 8-49). Cambridge University Press. <https://doi.org/10.1017/CBO9780511623387>
- Rubio-Salcedo, M., Merinero, S., & Martínez, I. (2015). Tree species and microhabitat influence the population structure of the epiphytic lichen *Lobaria pulmonaria*. *Fungal Ecology*, 18, 1-9. <https://doi.org/10.1016/j.funeco.2015.08.002>
- Spier, L., van Dobben, H., & van Dort, K. (2010). Is bark pH more important than tree species in determining the composition of nitrophytic or acidophytic lichen floras?. *Environmental Pollution*, 158(12), 3607-3611. <https://doi.org/10.1016/j.envpol.2010.08.008>

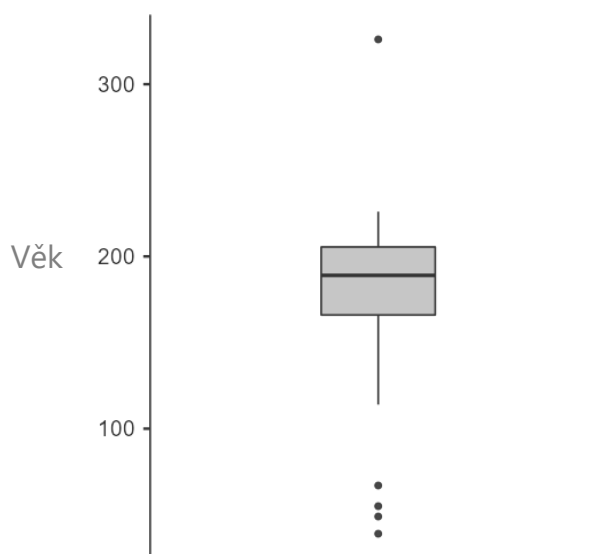
- Thor, G., Johansson, P., & Jönsson, M. T. (2010). Lichen diversity and red-listed lichen species relationships with tree species and diameter in wooded meadows. *Biodiversity and Conservation*, 19(8), 2307-2328. <https://doi.org/10.1007/s10531-010-9843-8>
- Thorn, S., Chao, A., Georgiev, K. B., Müller, J., Bäessler, C., Campbell, J. L., Castro, J., Chen, Y. -H., Choi, C. -Y., Cobb, T. P., Donato, D. C., Durska, E., Macdonald, E., Feldhaar, H., Fontaine, J. B., Fornwalt, P. J., Hernández, R. M. H., Hutto, R. L., Koivula, M., et al. (2020). Estimating retention benchmarks for salvage logging to protect biodiversity. *Nature Communications*, 11(1). <https://doi.org/10.1038/s41467-020-18612-4>
- Trotsiuk, V., Hobi, M. L., & Commarmot, B. (2012). Age structure and disturbance dynamics of the relic virgin beech forest Uholka (Ukrainian Carpathians). *Forest Ecology and Management*, 265, 181-190. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2011.10.042>
- Uliczka, H., & Angelstam, P. (2000). Assessing conservation values of forest stands based on specialised lichens and birds. *Biological Conservation*, 95(3), 343-351. [https://doi.org/10.1016/S0006-3207\(00\)00022-7](https://doi.org/10.1016/S0006-3207(00)00022-7)
- Vicol, I. (2020). The role of forest structure as a determinant of epiphytic lichens within managed temperate deciduous forests (southern Romania). *Environmental Engineering and Management Journal*, 19(5), 797-807.
- Vondrák, J., Svoboda, S., Malíček, J., Palice, Z., Kocourková, J., Knudsen, K., Mayrhofer, H., Thüs, H., Schultz, M., Košnar, J., & Hofmeister, J. (2022). From Cinderella to Princess. *Preslia*, 94(1), 143-181. <https://doi.org/10.23855/preslia.2022.143>
- Westerberg, L. M., Muhammadi, U. H., Bergman, K. -O., & Milberg, P. (2017). Spatial pattern of occurrence of epiphytic lichens on oaks in a heterogeneous landscape. *Acta Oecologica*, 84, 64-71. <https://doi.org/10.1016/j.actao.2017.09.005>
- Zemanová, L., Trotsiuk, V., Morrissey, R. C., Bače, R., Mikoláš, M., & Svoboda, M. (2017). Old trees as a key source of epiphytic lichen persistence and spatial distribution in mountain Norway spruce forests. *Biodiversity and Conservation*, 26(8), 1943-1958. <https://doi.org/10.1007/s10531-017-1338-4>

## 8 Přílohy

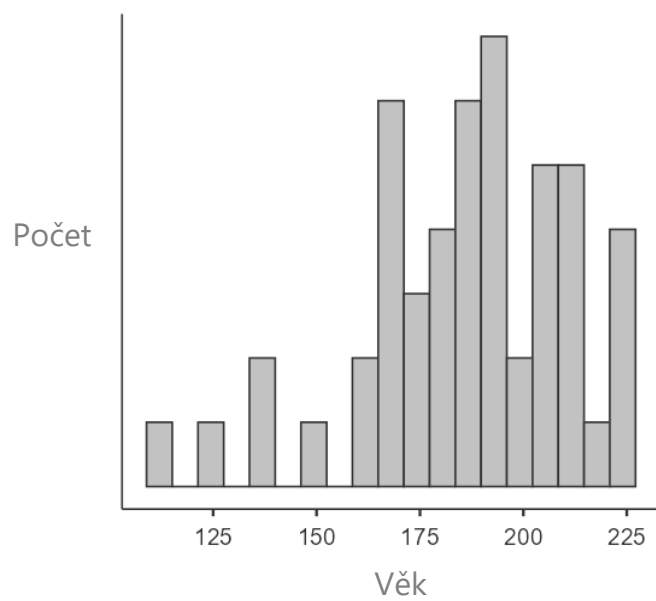
**Obrázek 2:** Mapa NPR Týřov s vyznačeným okolím zkoumaných stromů o poloměru 1000 m



**Graf 1:** Rozdělení věku stromů (N=55)



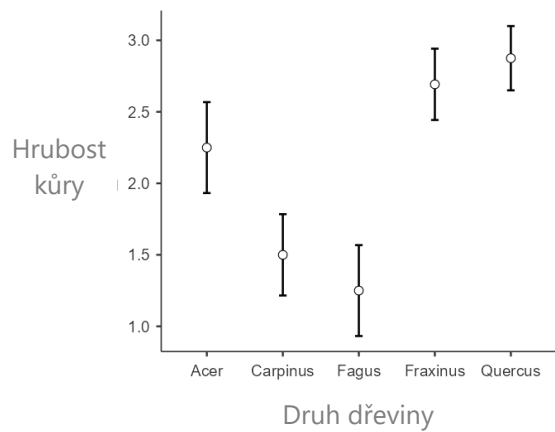
**Graf 2:** Rozdělení věku stromů po vynechání pěti odlehlých hodnot (n=50)



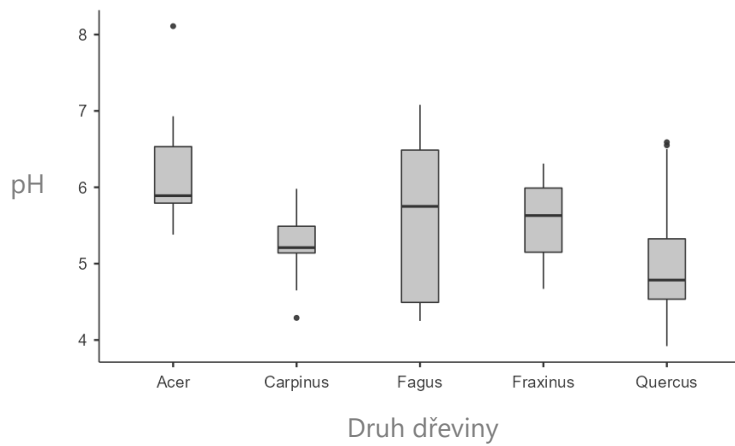
**Tabulka 1: Popisná statistika dat**

	Výčetní tloušťka (cm)	Věk (roky)	Hrubost kůry (index 1-3)	pH	Intenzita světla (Lux)	R/FR	Plocha rezervace (m2)	Druhá bohatost	Vzácnost v rezervaci	Vzácnost v ČR
N	55	55	55	55	55	55	55	55	55	55
Průměr	50.47	178.64	2.25	5.45	1454.64	0.33	1238717.67	14.25	1.13	5.57
Medián	46	189	2	5.34	997	0.31	1371448	13	0.90	4.90
Směrodatná odchylka	22.78	46.99	0.78	0.87	1531.65	0.14	436654.67	4.58	1.10	3.00
Minimum	12	39	1	3.92	64	0.06	536753	7	0.00	1.20
Maximum	111	326	3	8.11	7941	0.81	1782102	26	4.60	14.90
Shapiro-Wilk W	0.96	0.84	0.78	0.97	0.74	0.93	0.86	0.95	0.88	0.94
Shapiro-Wilk p	0.105	<.001	<.001	0.262	<.001	0.003	<.001	0.023	<.001	0.012

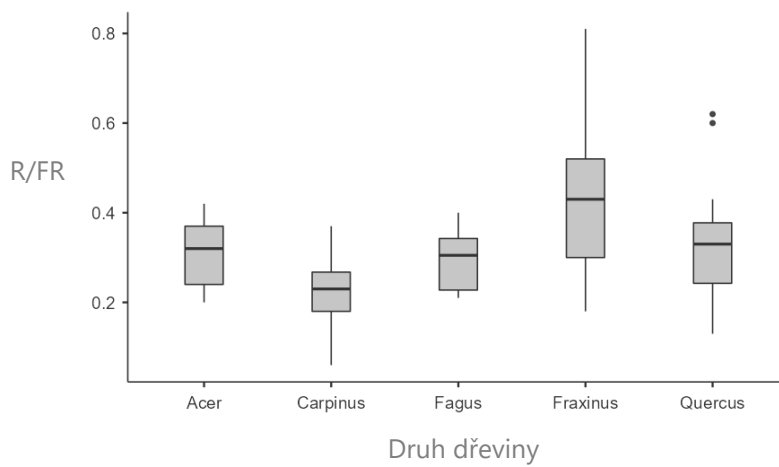
**Graf 3: Srovnání hrubosti kůry u pěti druhů dřevin**



**Graf 4: Srovnání pH kůry u pěti druhů dřevin**



**Graf 5: Srovnání R/FR poměru u pěti druhů dřevin**

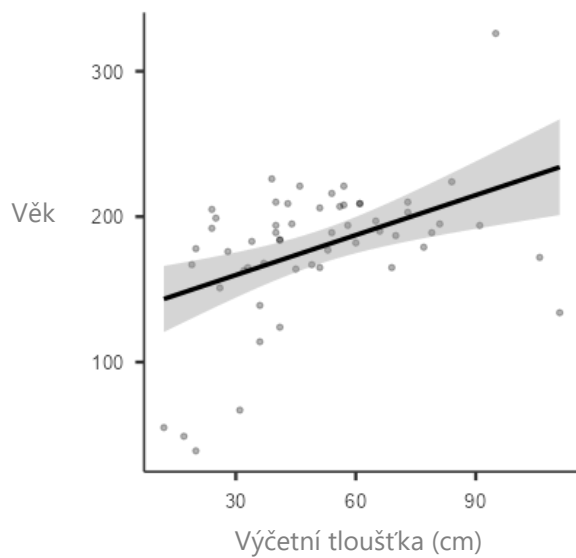


**Tabulka 2:** Korelační matice všech sledovaných proměnných

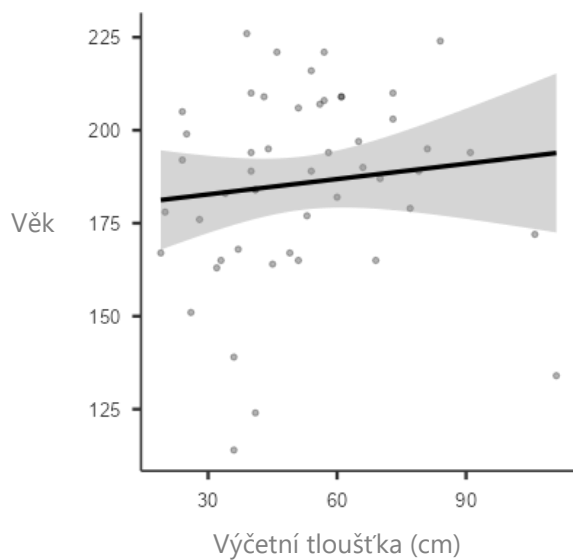
	Výčetní tloušťka (cm)	Věk (roky)	Hrubost kůry (index 1-3)	pH	Intenzita světla (Lux)	R/FR	Plocha rezervace (m <sup>2</sup> )	Druhá bohatost	Vzácnost v rezervaci	Vzácnost v ČR
Výčetní tloušťka (cm)	—									
Věk (roky)	0.44 ***	—								
Hrubost kůry (index 1-3)	0.12	0.26	—							
pH	-0.26	0.02	-0.05	—						
Intenzita světla (Lux)	-0.10	-0.11	0.39 **	0.16	—					
R_FR	0.15	0.03	0.33 *	0.09	0.64 ***	—				
Plocha rezervace (m <sup>2</sup> )	-0.08	0.03	-0.06	0.13	-0.18	-0.05	—			
Druhá bohatost	-0.10	-0.07	0.19	0.10	0.19	-0.06	0.11	—		
Vzácnost v rezervaci	0.02	-0.13	0.22	0.25	0.13	0.28 *	0.18	0.46 ***	—	
Vzácnost v ČR	-0.23	-0.15	0.03	0.36 **	0.13	0.00	0.29 *	0.77 ***	0.54 ***	—

Poznámka: \* p < .05, \*\* p < .01, \*\*\* p < .001

**Graf 6:** Vztah mezi výčetní tloušťkou a věkem (N=55)

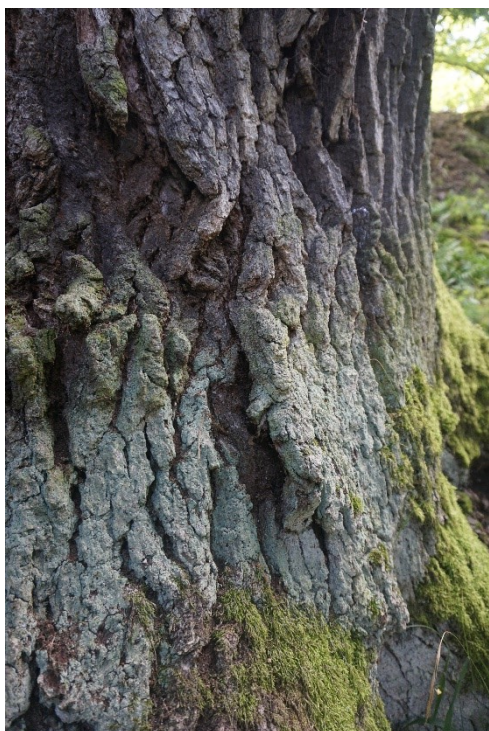


**Graf 7:** Vztah mezi výčetní tloušťkou a věkem při vynechání pěti odlehlých hodnot (n=50)



**Obrázek 3:** Ukázka do studie zahrnutých stromů

Nejstarší strom



*Quercus petraea*, 326 let

Nejvzácnější druhy dle ČS



*Carpinus betulus*, 165 let

Nejvzácnější druhy v NPR



*Fraxinus excelsior*, 134 let

Největší druhová bohatost



*Fagus sylvatica*, 203 let