

**Univerzita Karlova**  
**Přírodovědecká fakulta**

Studijní program: Biologie

Studijní obor: Biologie



**Jana Škaloudová**

**Epixylické mechorosty - přehled dosavadního výzkumu a metody studia**

**Epixylic bryophytes - an overview of the current research and methods of study**

Bakalářská práce

Školitel: RNDr. Zdeněk Soldán, CSc.

Praha, 2017

**Prohlášení:**

Prohlašuji, že jsem závěrečnou práci zpracovala samostatně a že jsem uvedla všechny použité informační zdroje a literaturu. Tato práce ani její podstatná část nebyla předložena k získání jiného nebo stejného akademického titulu.

V Praze, 22. 8. 2017

Podpis:

**Poděkování:**

Chtěla bych poděkovat svému školiteli RNDr. Zdeňku Soldánovi, CSc. za velkou trpělivost a cenné rady.

## Abstrakt

Epixylické mechorosty jsou vázány hlavně na mrtvé dřevo větších rozměrů, většinou v pokročilejším stupni rozkladu. V kulturním lese je jejich výskyt omezený z důvodu nedostatku vhodného substrátu a změněným mikroklimatickým podmínkám. Přítomnost těchto druhů může poukazovat na přirozenost stanoviště a zachovalé původní lesní struktury. Někteří epixylickí specialisté mají velmi specifické nároky na vlastnosti substrátu. Někdy však může být těžké určit, které mechorosty jsou skutečně obligátně epixylické, neboť preference k substrátu se mohou v jiných mikroklimatických podmínkách lišit.

Tato práce se snaží shrnout nároky epixylických mechorostů a vztahy s jinými ekologickými skupinami mechorostů, které také bývají součástí společenstva rostoucího na mrtvém dřevě, jeho složení se totiž v průběhu rozkladu dřeva proměňuje, zpočátku zahrnuje epifyty, původně rostoucí na živém stromě, později epigeické druhy. Jedním z cílů je popsat případnou konkurenci a dynamiku tohoto společenstva během průběhu dekompozice dřeva. Dále shrnout vliv lesního managementu na mikroklima a množství dostupných substrátů a tedy jeho dopad na mechorosty, s důrazem na epixylické druhy. Zmíněny jsou některé metody používané v terénu nebo v laboratorních podmínkách.

**Klíčová slova:** epixylická společenstva, játrovky, mechy, mrtvé dřevo, rozklad dřeva

## Abstract

Epixylic bryophytes are mainly bound to deadwood of larger dimensions, usually at a more advanced degree of decay. In the managed forest, their occurrence is limited due to lack of suitable substrate and changed microclimatic conditions. The presence of these species may point to the nature of the habitat and preserved original forest structures. Some epixylic specialists have very specific demands on the properties of the substrate. Sometimes, however, it may be difficult to determine, which bryophytes are actually obligatory epixylic, since preference to the substrate may differ in other microclimatic conditions.

This thesis attempts to summarize the demands of epixylic bryophytes and relationships with other ecological groups of bryophytes, which are also part of the dead wood community, its composition changes during the decomposition of wood. Initially this dead wood community includes epiphytes originally growing on a living tree, later epigeic species. One of the objectives is to describe the potential competition and dynamics of this community during the decomposition of wood. Further, the impact of forest management on the microclimate and the amount of available substrates, and thus its impact on bryophytes, with emphasis on epixylic species, is summarized. There are mentioned some methods used in the field or under laboratory conditions.

**Keywords:** epixylic communities, liverworts, mosses, dead wood, wood decay

## Obsah

1. Úvod.....	1
2. Mrtvé dřevo jako substrát pro mechorosty.....	1
3. Průběh rozkladu dřeva.....	2
4. Vliv vlhkosti a dalších faktorů na růst mechorostů.....	3
4.1. Mechorosty a voda .....	3
4.2. Pokusy na umělých substrátech.....	3
4.3. Mikroklimatické podmínky a kvality substrátu.....	4
5. Složení společenstva podle stupně rozkladu a různých typů mrtvého dřeva .....	6
5.1. Společenstvo podle stádií rozkladu dřeva .....	6
5.2. Diverzita a složení společenstva podle dalších vlastností mrtvého dřeva.....	7
5.3. Vazba epixylických mechorostů na druhy dřevin .....	9
6. Kulturní a přirozený les.....	10
6.1. Srovnání kulturního a přirozeného lesa.....	10
6.2. Těžba a rozdíl ve složení společenstva mechorostů.....	10
6.3. Selektivní kácení jako udržení přirozené struktury lesa.....	13
6.4. Fragmentace lesa, edge effect .....	14
7. Dynamika epixylického společenstva a populací jednotlivých druhů .....	17
7.1. Studované problémy.....	17
7.2. Metody .....	17
7.3. Dynamika populací a způsob rozmnožování.....	18
7.4. Konkurence mezi druhy .....	19
7.5. Sezónní změny .....	19
8. Závěr .....	21
Použitá literatura .....	22

## 1. Úvod

Mechorosty tvoří velkou část lesní diverzity a představují habitaty pro mnoho drobných organismů, velké množství mechorostů je vázáno na mrtvé dřevo, přestože tvoří jen malou část z dostupných substrátů. Jedná se o obligátní epixylické mechorosty. Společenstvo mechorostů rostoucích na padlém dřevě se však může skládat z epifytů rostoucích původně na živém stromě, z epixylických specialistů, z generalistů obývajících různé substráty a z epigeických druhů. Přičemž míra jejich zastoupení se postupně mění (Ódor & van Hees, 2004; Söderström, 1988).

Složení epixylického společenstva závisí na druhu dřeva, na stupni rozkladu a dalších vlastnostech i na lesním mikroklimatu (Andersson & Hytteborn, 1991; Müller, 2015; Ódor & van Hees, 2004). Některé obligátní epixylické mechorosty jsou typické pouze pro určitou fázi rozkladu dřeva, nebo pouze pro kmeny určitého průměru. Například *Buxbaumia viridis* je nacházena jen na velmi silných kmenech v pokročilém rozkladu (Andersson & Hytteborn, 1991; Wiklund, 2002), které se v kulturním lese většinou nevyskytují (Hofmeister et al., 2015; Sabovljevic et al., 2010).

Starší výzkumy řeší hlavně preference epixylických mechorostů k různým vlastnostem substrátu a vývoj společenstva během dekompozice dřeva (Andersson & Hytteborn, 1991; Söderström, 1988), v posledních dvaceti letech byl často studován vliv lesního managementu na přežívání těchto druhů a zkoumány benefity šetrnější těžby s ponecháním retenčních zón (Baker et al., 2016; Perhans et al., 2009; Silva & Pôrto, 2009).

## 2. Mrtvé dřevo jako substrát pro mechorosty

Mrtvé dřevo představuje důležitý substrát pro mnoho organismů, mechorosty, houby, lišejníky, řasy i bezobratlé živočichy. Představuje zpravidla jen malou část dostupných substrátů v lese, některé mechorosty jsou však vázány pouze na něj. Na padlých kmenech byla nalezena největší diverzita mechorostů ze všech pozemních substrátů (Mills & Macdonald, 2004; Rambo, 2001).

Výhody padlých kmenů, silnějších větví a pařezů pro mechorosty mohou být různé, například udržování stabilní vlhkosti, což je důležité zvláště pro jätrovky citlivé k vyschnutí (Haughian & Frego, 2017), které se objevují spíše na kmenech v pozdějších fázích rozkladu, kdy má dřevo houbovitou strukturu a udrží více vlhkosti (Ódor & van Hees, 2004, Jansová & Soldán, 2006). Další výhodou padlých kmenů může být konvexní povrch, díky němuž se zde nehromadí tolik opadu, který může tvořit problém zvláště pro drobnější druhy (Jansová & Soldán, 2006). Na padlých kmenech je také téměř vyloučena konkurence s cévnatými rostlinami, které se objevují až poslední fázi rozkladu kmene (McCullough, 1948). Důležité jsou rozdíly mezi mrtvým dřevem různých druhů stromů, některé mohou hostit specifická společenstva (Jansová & Soldán, 2006; Müller, 2015).

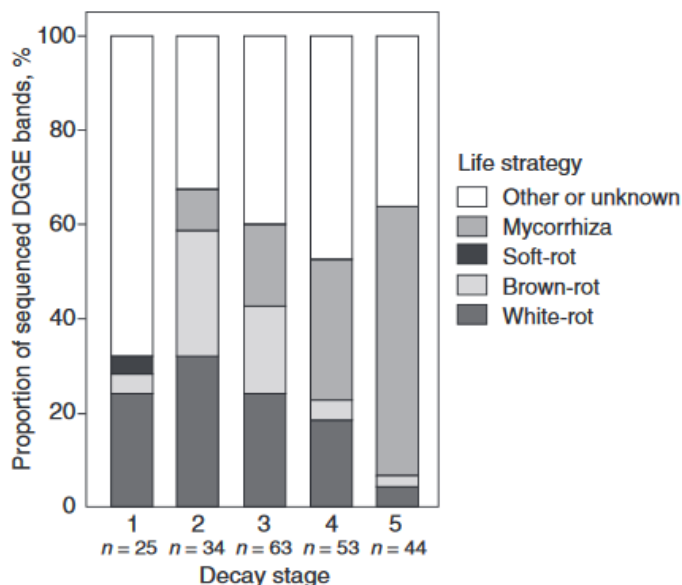
### 3. Průběh rozkladu dřeva

Během rozkladu padlého kmene lze sledovat sukcesi společenstva, k původně přítomným epifytům přibývají houby, které následně započínají proces rozkladu, následují lišejníky a mechorostry a v poslední fázi cévnaté rostliny (McCullough, 1948).

Rozpad dřeva zajišťují především houby ze skupiny Basidiomycota a některé houby ze skupiny Ascomycota, (Arnstadt et al., 2016). Prvními kolonizátory jsou vřeckovýtrusé houby tvořící měkkou hnilobu, které mírně naruší dřevo rozkladem celulózy a hemicelulózy, poté následuje bílá a hnědá hniloba, za což jsou odpovědné hlavně stopkovýtrusé houby, druhy bílé hniloby dokáží jako jediné rozložit i lignin pomocí oxidoreduktázy a peroxidázy (Rajala, 2011, Rajala et al., 2012). Podle některých studií lze sledovat sukcesi houbového společenstva od měkké hniloby, přes bílou a hnědou, až po ektomykorhizní houby (**Obr. 1.**) (Bütler, 2007; Heilmann-Clausen et al., 2014; Rajala, 2011; Rajala et al., 2012).

Pokud je dřevo kolonizováno třídou Pyrenomycetes, respektive Sordariomycetes (Ascomycota), není následně vhodným substrátem pro mechorostry (Ódor & van Hees, 2004). Pyrenomycety dřevo rozkládají velmi pomalu, a dokáží snižovat obsah vody v dřevě, díky zpomalenému rozkladu i díky tvrdé krustě, které je špatně propustná (Boddy et al., 1989). Tím patrně snižují konkurenci jiných skupin hub (Heilmann-Clausen, 2001), neboť samy jsou přizpůsobeny na aridní klima (Unterseher et al., 2006). Zvláště dřevo kolonizované pouze druhem *Xylaria hypoxylon* je sušší, než to, kde byly i další zástupci Sordariomycetes (Boddy et al., 1989). Studie zkoumající tuto třídu hub probíhaly na kmenech listnatých stromů (Heilmann-Clausen, 2001; Unterseher et al., 2006). Autoři Haughian & Frego (2017), kteří měli do výzkumu zahrnuty i jehličnany, našli houbové krusty také jen na listnatých stromech.

Padlé kmeny s dominující skupinou hub tvořících bílou hnilobu dosáhly pokročilejšího rozkladu, než kmeny s převažující hnědou hnilobou, nejvíce rozložené však byly ty, kde zpočátku dominovala hnědá hniloba a později bílá (Kubartová et al., 2015). Rychlejší rozklad ligninu byl zaznamenán u buku v porovnání s jehličnany (Arnstadt et al., 2016). Během rozkladu klesá hutnost dřeva, vzrůstá schopnost absorbovat vodu a klesá pH (Arnstadt et al., 2016; Bütler, 2007; Kubartová et al., 2015; Rajala, 2011; Rajala et al., 2012). Zvyšuje se také poměr dusíku k uhlíku díky příjmu dusíku z půdy bakteriemi asociovanými s mykorhizními houbami (Arnstadt et al., 2016; Rajala et al., 2012). Obsah některých prvků, např. Mg, Ca, Fe, stoupá ve střední fázi rozkladu, kdy jsou aktivitou hub v největší míře zpřístupněny (Arnstadt et al., 2016)



Obr. 1. Složení houbového společenstva v průběhu rozkladu smrkového dřeva podle životních strategií: ostatní nebo neznámé, mykorrhizní, měkká hniloba, hnědá hniloba, bílá hniloba (převzato z práce Rajala et al., 2012).

## 4. Vliv vlhkosti a dalších faktorů na růst mechorostů

### 4.1. Mechorosty a voda

Mechorosty jakožto poikilohydrické rostliny jsou většinou schopny přežít delší čas v dehydratovaném stavu, pokud nemají k dispozici volnou vodu mezi buňkami, turgor rychle klesá. Některé lesní druhy mechorostů (např. *Rhytidiadelphus loreus*, *Plagiothecium undulatum*) dokáží přežít několik týdnů při obsahu vody 15 - 20% (Proctor, 2000). Přesto druhy rostoucí stabilně vlhkých habitatech nejsou tolik odolné. Záleží také na typu růstu, kompaktnější kolonie akrokarpních mechorostů jsou odolnější proti vyschnutí (Haughian & Frego, 2017), zvláště pokud jde o mohutnější kolonie, díky většímu počátečnímu obsahu vody i díky výhodnějšímu poměru plocha:objem (Zotz et al., 2000).

### 4.2. Pokusy na umělých substrátech

Epixylické mechorosty mívají větší přírůsty v obdobích s častějšími srážkami (Hanslin, 1999; Jansová, 2006) a lépe prosperují na velkých plochách mrtvého dřeva, které lépe absorbují vodu (Jansová & Soldán, 2006; Müller, 2015; Söderström, 1988). Bylo také zjištěno, že některé epixylické druhy s širší ekologií, které ve vlhkých oblastech obývají např. i kameny, dokáží v sušších podmínkách kolonizovat pouze mrtvé dřevo (Ódor & van Hees, 2004).

Autoři Haughian a Frego (2015) zkoumali vlhkost jako hlavní faktor limitující úspěšnou kolonizaci a růst epixylických mechorostů, přičemž se snažili oddělit další možné faktory vyplývající

z chemicko-fyzikálních vlastností mrtvého dřeva. S postupujícím rozkladem například stoupá pH (Kubartová et al., 2015; Rajala et al., 2012) a uvolňují se některé prvky (Arnstadt et al., 2016).

Většina výzkumů zabývajících se ekologií mechorostů probíhá přímo v terénu. Tento pokus byl výjimečný tím, že probíhal v laboratorních podmínkách na umělých substrátech a za předem definovaných mikroklimatických podmínek. Jako modelový druh byl zvolen dvouhrotec *Dicranum flagellare*, vzhledem k snadné aplikaci propagulí (fragilní drobnolisté výrůstky v terminální části rostlin). Byly použity tři druhy umělých substrátů (vatelín, aranžovací hmota, molitan) a dva přírodní (kmeny tuje a břízy), které byly zbaveny veškeré původní flóry. Substráty byly stejným způsobem inokulovány pokusným druhem, přičemž propagule byly buď rovnou vmíchány do media, nebo umístěny až posléze na povrch místa s mediem. Substráty byly pak umístěny do nádob se stálou hladinou vody, v laboratoři byl nastaven 12-ti hodinový světelný režim a pravidelné ranní rosení.

Všechny umělé substráty se vyznačovaly vyšším vodním potenciálem na povrchu než skutečné kmeny, zvláště vatelín, který se zároveň ukázal nejméně proměnlivý. Na umělých kmenech byly také už po 4 týdnech pozorovány vznikající kolonie, zatímco na kmenech byl potřeba dvojnásobný čas. Nejvíce nové biomasy vzniklo na kmenu z aranžovací hmoty, výrazně více než na skutečných, ovšem vertikální resp. radiální růst závisel na způsobu aplikace, vmíchání do media podporuje radiální růst kolonie.

### 4.3. Mikroklimatické podmínky a kvality substrátu

Vzhledem k tomu, že předchozí pokusy na umělých substrátech imitujících kmeny zjistily, že mechorosty lépe prosperují na umělých substrátech, které vedou vodu lépe než skutečné dřevo (Haughian & Frego, 2015), výzkum vlhkosti se přenesl do terénu, kde bylo cílem potvrdit hypotézu (Haughian & Frego, 2017).

Tato recentní studie zkoumá význam vlhkosti v porovnání s vlastnostmi mrtvého dřeva jakožto substrátu, tedy zda je pro epixylické mechorosty mrtvé dřevo důležité hlavně pro zprostředkování stálé vlhkosti nebo je důležité samo o sobě. Zároveň byl zkoumán vliv zástínu na mikroklima a mechorosty. Vliv vykácení stromů na mikroklima byl již potvrzen dříve, byla zjištěna větší proměnlivost teploty, vlhkosti, vyšší osvit, větrnost (Kapos, 1989; Ma et al., 2010), zatímco udržení vlhkosti je bráno jako jedna z vlastností velkých kmenů v pokročilejším stádiu rozkladu a není řešeno odděleně (Jansová & Soldán, 2006; Müller, 2015; Söderström, 1988).

Další autoři zkoumali, zda vliv klimatických nebo mikroklimatických podmínek je větší než vliv substrátu či naopak (Heilmann-Clausen et al., 2014; Mills & Macdonald, 2004).

Výzkum vlivu klimatu a substrátu byl proveden nejen na epixylických mechorostech, ale i na houbách v přirozených lesech v Belgii, Dánsku, Nizozemsku, Maďarsku, Švédsku a Slovinsku. Měřené faktory byly rozděleny na klimatické a půdní (srážky, doba sněhové pokrývky, teplota, kontinentalita, typ půdy), lesní podmínky (věk stromů, objem mrtvého dřeva, pokryvnost lesa) a kvality substrátu (stupeň rozkladu dřeva, velikost, kontakt s půdou). Byly náhodně vybrány kmeny, tak aby zastupovaly pokud možno všechny stupně rozkladu a různé průměry, dále na nich byly zaznamenávány všechny druhy hub a mechorostů (Heilmann-Clausen et al., 2014).

Druhý výzkum probíhal pouze v jedné oblasti a byla porovnáována diverzita na různých substrátech (padlé kmeny, báze kmene, pařez, disturbovaná a nedisturbovaná lesní půda) v rámci ploch 25x25 m a pak mezi plochami navzájem. Byly opět měřeny klimatické podmínky a vlastnosti substrátů (Mills & Macdonald, 2004).



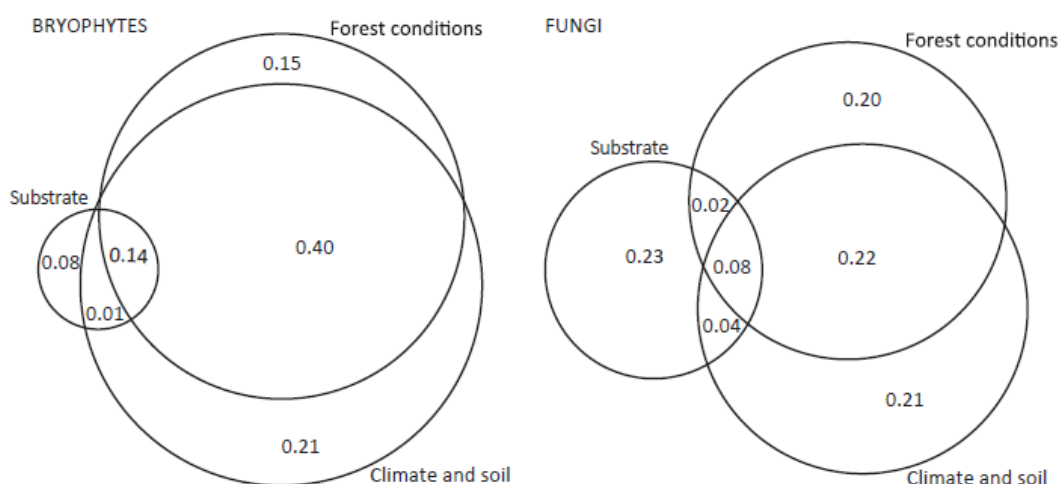
Autory Haughianem a Frego byl vybrán komerčně využívaný les v Novém Brunswicku v Kanadě s převažujícím smrkem (*Picea glauca*), přičemž část lesa měla být vytěžena a část ponechána. V obou byly náhodně vybrány padlé kmeny (>1 m, >10 cm v průměru), zjištěny jejich parametry (stupeň rozpadu, pH, průměr, délka, zástin okolních stromů, případná houbová krusta) a na každém byla umístěna plocha 10x20 cm, kde byly determinovány mechorosty a lišejníky. Sondy měřící teplotu a vlhkost byly umístěny nad střed plochy, nad povrch půdy v blízkosti kmene a 1,3 m vysoko nad plochu (Haughian & Frego, 2017).

Autoři zjistili, že povrchová vlhkost půdy a kmenů je podobná a podobně stálá na rozdíl od vzduchu, ale nepotvrdil se vliv vykácení stromů na mikroklima. Zatímco jiní autoři zjistili ve vykáceném lese nižší vlhkost vzduchu a větší výkyvy převážně v létě (Arx et al., 2012) a rozdíl byl patrný i v ponechané části lesa (Kapos, 1989), zde byl vliv mírně signifikantní pouze na podzim. Jiný výsledek je vysvětlován tím, že ve vykácené části se k půdě dostane více srážek, což zmenšuje efekt uzavřeného lesa na stálou vlhkost.

Padlé kmeny představují substrát se stabilní vlhkostí, ale nepotvrdilo se, že by jejich vliv na mechorosty byl způsoben jen díky zprostředkování vhodného mikroklimatu, výsledky ukazují, že jsou důležité samotné vlastnosti mrtvého dřeva, jako je velikost nebo stupeň rozpadu (Haughian & Frego, 2017).

Studie zkoumající rozdíl vlivu substrátu a klimatických faktorů na mechorosty a na houby ukazuje, že pro mechorosty jsou více důležité klimatické faktory a mikroklima konkrétního stanoviště, než kvalita substrátu. Pro houby je důležitější fáze rozpadu dřeva (**Obr. 2.**), což vysvětluje fakt, že stupeň a způsob rozkladu je přímo svázán s přítomnými houbami. Osídlení epixylickými mechorosty nezávisí tolik na fyzickém stavu kmene, ale také na době uplynulé od pádu stromu (Heilmann-Clausen et al., 2014).

Práce zabývající se pouze mechorosty a na menší geografické škále naopak potvrdila větší důležitost typu substrátu než mikroklimatu a největší diverzita byly nalezena na mrtvém dřevě v pokročilejším stupni rozkladu (Mills & Macdonald, 2004). Podobně Rambo (2001) při porovnávání různých substrátů rovněž našel největší diverzitu na velmi rozložených kmenech.



**Obr. 2.** Vennovy diagramy ukazující relativní podíl vlivu substrátu, klimatických faktorů a lesních podmínek na vysvětlení variance pro houby a mechorosty (převzato z práce Heilmann-Clausen et al., 2014).

## 5. Složení společenstva podle stupně rozkladu a různých typů mrtvého dřeva

### 5.1. Společenstvo podle stádií rozkladu dřeva

Výzkumy sledující preference skupin mechorostů podle stupně rozkladu dřeva probíhaly převážně v bučinách nebo smrčinách různých částí Evropy s dominantními druhy *Fagus sylvatica*, *Picea abies*, (např. Jansová & Soldán, 2006; Ódor & van Hees, 2004; Söderström, 1988), například v Německu byly zároveň zkoumány přirozené lesy i lesy využívané k těžbě, bylo tedy možná porovnat zastoupení různě rozpadlých kmenů. Müller (2015) našel větší rozmanitost mrtvého dřeva v kulturním smrkovém lese, v přirozeném i kulturním bukovém lese chyběly čerstvě padlé kmene. Sabovljevic (2010) na Balkánském poloostrově naopak našel kmene v pozdním stádiu rozpadu pouze v pralese. Heilmann (2014) zkoumal rozdíl vlivu substrátu a klimatu na houby a mechorosty na padlých kmeních v přirozených lesích v různých částech Evropy.

Sběr dat probíhal trochu odlišně u každého autora, někdy byly zkoumány jen padlé kmene od určitého průměru (Jansová & Soldán, 2006), jindy byly zahrnuty všechny typy mrtvého dřeva - kmene, větve, souše, pařezy (Müller, 2015; Ódor & van Hees, 2004). Aby bylo u všech zkoumaných oblastí zahrnuto porovnatelné množství dřeva ve všech fázích rozkladu, byly buď vybrány v každé ploše kmene v určitém počtu (Sabovljevic et al., 2010), nebo byla velikost ploch upravena podle objemu padlého dřeva v dané oblasti (Ódor & van Hees, 2004). Vždy byl stanoven průměrný stupeň rozkladu dané části dřeva, přestože např. na silných kmenech lze pozorovat více stupňů zároveň, nabízí tedy více nik současně (Müller, 2015). Jansová (2006) na každém mrtvém kmeni vytyčila jednu náhodně vybranou plochu 20x20 cm nebo 10x40 cm (na slabších kmenech), kde byly zaznamenány přítomné mechorosty a lišejníky. Další autoři zaznamenali všechny pozorované mechorosty na zkoumaných částech mrtvého dřeva. (Müller, 2015; Ódor & van Hees, 2004; Sabovljevic et al., 2010). Zaznamenání hub proběhlo ve třech fázích, aby byly zachyceny plodnice, mechorosty byly zapsány napoprvé (Heilmann-Clausen et al., 2014).

Na určení stupně rozkladu je používáno více typů stupnic, které rozdělují mrtvé dřevo na několik skupin, podle toho, jak se vizuálně jeví a jak snadno jde odloupnout kůru nebo dřevo (např. Hofgaard, 1993; McCullough, 1948; Pyle & Brown, 1998). Některými recentními autory (Haughian & Frego, 2017; Jansová & Soldán, 2006) je používána stupnice podle Söderströma (Söderström, 1988):

1 - čerstvě padlý strom, kůra neporušená, dřevo pevné, větve přítomny, 2 - dřevo pevné, alespoň 50% kůry, 3 - přítomny části měkkého dřeva, méně než 50% kůry, 4 - kůra chybí, dřevo měkké, tvar kmene zachován, 5 - tvar mírně deformován, 6 - zřetelný tvar kmene, dřevo měkké, 7 - zachován pouze povrch kmene, 8 - zcela rozložený, není zřetelný tvar ani zbytky pevného dřeva.

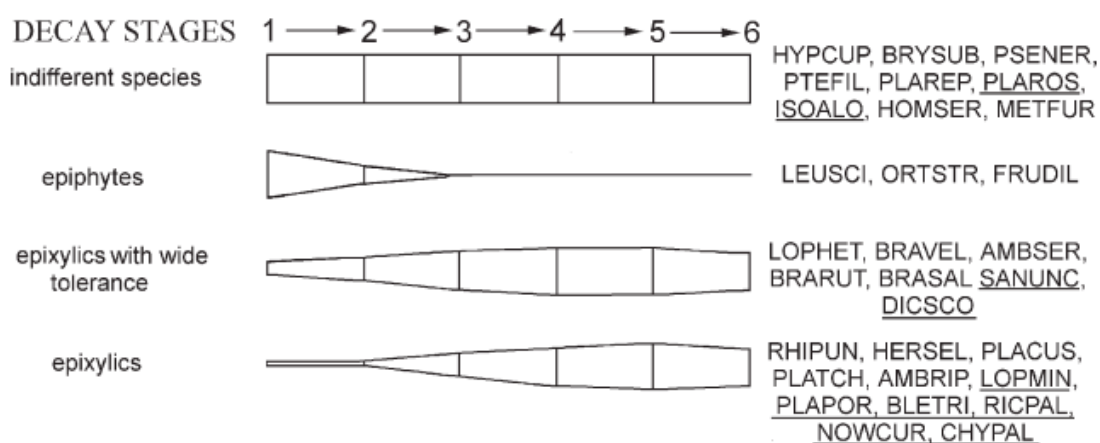
Případně je použita zjednodušená škála, která rozděluje padlé dřevo například do 6 skupin (Ódor & van Hees, 2004). Müller (2015) určuje stupeň rozkladu pomocí zaraženého nože a mrtvé dřevo dělí do 4 skupin. Pro doplnění byla některými autory použita i sonda měřící přímo tlak potřebný na zaražení hrotu do dřeva (Haughian & Frego, 2017).

Některé studie neukázaly prokazatelné rozdíly v diverzitě společenstev podle stupně rozkladu dřeva (Müller, 2015; Ódor & van Hees, 2004), některé našly vzrůstající diverzitu mechů, zatímco diverzita jätrovek byla největší ve středním stupni rozkladu (Rabinowitsch-Jokinen et al., 2012). Mills

a Macdonald (2004) našly ve 4. stupni rozpadu (při použití šestistupňové škály) nejmenší diverzitu, protože v této fázi už většinou chybí epifyty a epixylických druhů je ještě minimum.

S postupujícím rozkladem však dochází ke změnám složení společenstva (**Obr. 3.**), zpočátku dominují epifyty, původně rostoucí na živém stromě, pak druhy epixylické s větší tolerancí, následují epixylickí specialisté a v poslední fázi, kdy už je obrys kmenu nezřetelný, převažují epigeické druhy (Ódor & van Hees, 2004; Söderström, 1988). Celková diverzita se tedy příliš nemění, ale pokud by centrem zájmu byly pouze vyhraněné epixylické druhy, větší počet těchto druhů se objevuje v pozdějším stupni rozkladu, než jsou vystřídány druhy spíše epigeickými (Jansová & Soldán, 2006; Ódor & van Hees, 2004; Söderström, 1988). S postupujícím rozkladem byla nacházena vyšší diverzita epixylických druhů, ale pokryvnost měly nejvyšší ve střední fázi rozkladu (Andersson & Hytteborn, 1991). Někteří epixylickí specialisté preferují velmi měkké dřevo, např. *Tetraphis pellucida* nebo *Plagiothecium laetum*, jiní se objevují dříve *Anastrophyllum hellerianum* (Söderström, 1988).

Epixylické mechorosty jsou vázány převážně na části obnaženého dřeva (krom časných epixylických druhů), zatímco epifyty (rostoucí původně na živém stromě) na zbývající kůru, kde jsou schopny růstu, dokud kůra neodpadne. Ke ztrátě kůry dochází patrně rychle, jakmile se jednou začne odlučovat (Jansová & Soldán, 2006; Söderström, 1988).



**Obr. 3.** Osídlení různými skupinami mechorostů podle stupně rozkladu dřeva, šířka pruhu reprezentuje pravděpodobnost výskytu zkoumaných ekologických skupin: druhy bez zvláštních preferencí, epifyty, epixylické druhy s větší tolerancí, obligátní epixylické druhy (převzato z práce Ódor & van Hees, 2004).

## 5.2. Diverzita a složení společenstva podle dalších vlastností mrtvého dřeva

Mezi další často zkoumané vlastnosti mrtvého dřeva patří průměr padlého kmene, případně pařezu nebo typ mrtvého dřeva: pařez, kmen, větve, pahýl (Müller, 2015; Ódor & van Hees, 2004). Jindy byly také porovnávány plochy umístěné na svrchní straně padlého kmene s těmi umístěnými na boku, a zda jsou pokryty humusem (Jansová & Soldán, 2006). Söderström (1988) zkoumal také vliv kontaktu dřeva s půdou.

Větší diverzita epixylických druhů byla nalezena na padlých kmenech většího průměru. Ty totiž představují stabilnější substrát, který stihne vystřídát více stupňů rozpadu, než jsou zcela pokryty opadem a porostlé epigeickými druhy, jak se může stát u tenkých větví a zároveň na velkých kmenech lze nalézt niky s různým mikroklimatem a stupněm rozpadu (Andersson & Hytteborn, 1991; Ódor & van Hees, 2004; Söderström, 1988). Dva druhy byly nacházeny pouze na kmenech s největším průměrem: *Buxbaumia viridis* (Andersson & Hytteborn, 1991; Wiklund, 2002) a *Anastrophyllum*

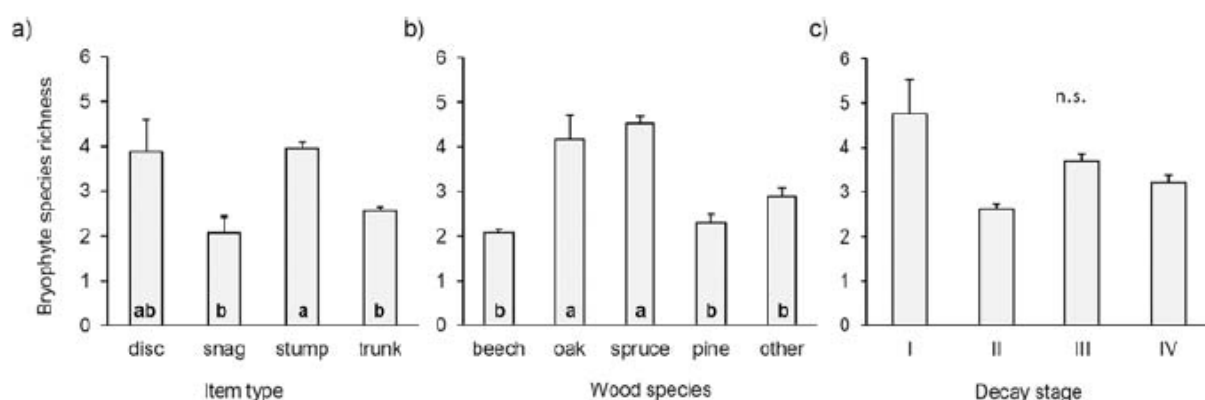
*hellerianum* (Söderström, 1988). Celkově podle autorské dvojice Andersson & Hytteborn (1991) nebylo u epixylických druhů dokázáno, že by preferovaly jen velké kmeny, pouze je větší šance, že je kolonizují (Andersson & Hytteborn, 1991).

Söderström (1988) měl však epixylické mechorosty rozděleny na časnější a pozdní kolonizátory podle preferencí ke stupni rozkladu a mezi nimi zjistil rozdílné preference i ve velikosti kmene. Časnější druhy rostly hlavně na středně silných kmenech (18-25 cm), což může být podle Söderströma způsobeno tím, že v této fázi ještě kmeny dostatečně nezadržují vlhkost a svrchní část velmi silných kmenů je ve větší výšce od země, takže spíše hrozí vyschnutí. Pozdní kolonizátoři naopak preferují velmi silné kmeny (20-40 cm), které v této fázi již dostatečně drží vlhkost a zároveň nabízejí větší plochu ke kolonizaci. Výhoda velkých kmenů může být i to, že se pod nimi díky vyšší hmotnosti snáze zlomí větve, ty někdy představují bariéru pro kontakt s půdou

Vrchní strany padlých kmenů jsou pro epixylické mechorosty stejně vhodné jako boční (Andersson & Hytteborn, 1991). Drobné játrovky však rostou častěji na bocích kmenů, což může být z toho důvodu, že na vrchní straně se hromadí humus a bývá osidlována rychle rostoucími pleurokarpními mechy. S humusovou vrstvou byly asociovány epigeické druhy, některým epixylickým však nevadila (Jansová & Soldán, 2006).

Kontakt padlých kmenů s půdou byl důležitý pro všechny zkoumané druhy, krom jednoho druhu lišejníku (Söderström, 1988).

Při porovnání různých typů mrtvého dřeva byla nalezena největší diverzita u pařezů (**Obr. 4.**), ty obvykle mají dostatečný průměr a zároveň mají stálý kontakt s půdou (Müller, 2015), jindy byla větší diverzita zjištěna na padlých kmenech než na pařezech, ty byly ovšem nalezeny převážně v kulturním lese, což mohlo ovlivnit výsledek (Andersson & Hytteborn, 1991).



**Obr. 4.** Průměrná diverzita epixylických mechorostů na plochu mrtvého dřeva: a) podle typu mrtvého dřeva (diskovitý odřezek, souše, pařez, kmen); b) podle druhu stromu (buk, dub, smrk, borovice, ostatní); c) podle stupně rozkladu dřeva. Rozdílná písmena ukazují signifikantní rozdíly (převzato z práce Müller, 2015).

V členitém terénu, kde menší větve často mohou padnout na skalku, představují i ony dobrý substrát pro epixylické specialisty, jelikož zůstanou nad zemí, kde nehrozí zahrnutí humusem a epixylické druhy nejsou ohroženi konkurencí epigeických druhů a generalistů. Tento poznatek však pochází z lesů situovaných v roklicích, kde je zároveň vlhčí mikroklima, tedy patrně nevádí, že větve nemají kontakt s půdou (Ódor & van Hees, 2004).

### 5.3. Vazba epixylických mechorostů na druhy dřevin

Někteří autoři prokázali rozdíly ve složení společenstev na různých druzích padlých stromů. Jansová (2006) zjistila rozdíl ve společenstvech rostoucích na kmenech buků a smrků, např. mechy *Homalothecium sericeum* a *Hypnum andoi* byly častěji nacházeny na padlých bucích. Podle Müllera (2015) mají kmeny smrkové a dubové vyšší diverzitu než bukové (**Obr. 4.**), ty totiž nabízejí méně příznivé podmínky pro kolonizaci a růst mechorostů kvůli obsahu pryskyřic nebo tříslovin (Bates, 2000, cit. podle Müller, 2015), nízkému pH, horší schopnosti absorbovat vodu a horší dostupnosti živin (McAlister, 1995; Müller, 2015), nehrozí tedy rychlá kolonizace druhy rostoucími na různých substrátech i na živých stromech (např. *Brachytecium rutabulum*), které často pokryjí padlé bukové kmeny dřívě, než se stihnou objevit epixylické mechy (Müller, 2015).

V dalších studiích byla nalezena vyšší diverzita na kmenech topolů (*Populus tremula*), přestože mají kůru i v pokročilém rozkladu dřeva (Andersson & Hytteborn, 1991), přičemž epixylické mechorosty většinou rostou na místech s obnaženým dřevem (Jansová & Soldán, 2006; Söderström, 1988). Topoly však hostí i velké množství epifytů (Krusenstjerna, 1945, cit. podle Andersson & Hytteborn 1991; Madžule et al., 2012), takže by mohly představovat vhodný substrát i pro epixylické druhy (Andersson & Hytteborn, 1991). Ovšem tyto kmeny měly v daných studiích zároveň největší průměr, což také může hrát roli (Andersson & Hytteborn, 1991; Madžule et al., 2012).

Při porovnání smrku, borovice a břízy bylo nejvíce druhů objeveno na padlém kmeni břízy (Rabinowitsch-Jokinen et al., 2012). Padlé borovice hostí pouze několik druhů s nevyhraněnými ekologickými nároky (Müller, 2015; Rabinowitsch-Jokinen et al., 2012).

## 6. Kulturní a přirozený les

### 6.1. Srovnání kulturního a přirozeného lesa

Pro epixylické mechorosty je důležitý dostatek vhodného substrátu, což bývá podle většiny studií v kulturním lese problém (Andersson & Hytteborn, 1991; Madžule et al., 2012; Sabovljevic et al., 2010). Nejvíce jsou ovlivněny právě obligátně epixylické mechorosty, které potřebují mít k dispozici větší kmeny a větve, které mohou dosáhnout vhodného stupně rozpadu, dříve než jsou zcela porostlé epigeickými druhy (Jansová & Soldán, 2006; Müller et al., 2015; Ódor & van Hees, 2004). Zvláště pro drobné listnaté jätrovky a pleurokarpní mechorosty, které netvoří kompaktní kolonii a jsou náchylnější k vyschnutí (Haughian & Frego, 2017), může být problémem i nestálá vlhkost a teplota v kácené části lesa (Ma et al., 2010). Kulturní les také nenabízí dostatečně heterogenní biotop, neboť obvykle dominuje jeden druh stromu a v celé ploše jsou stromy podobného stáří (Hofmeister et al., 2015).

Recentně proběhly další výzkumy zjišťující, jak lesní management ovlivňuje diverzitu epixylického společenstva a jejich složení, nakolik se změní lesní podmínky a jak v kulturním lese zachovat diverzitu a udržet druhy závislé na struktuře pralesa (Hofmeister et al., 2015; Madžule et al., 2012). Tyto studie byly uskutečněny v listnatých i boreálních lesích (Hofmeister et al., 2015; Müller et al., 2015; Sabovljevic et al., 2010), dále např. ve zbytcích Atlantického lesa (Silva & Pôrto, 2009).

Byly studovány rozdíly mezi pralesem a komerčně využívaným lesem (Hofmeister et al., 2015; Müller, 2015; Sabovljevic et al., 2010) i vliv konkrétních používaných postupů, samotné porážení stromů, následný odvoz kmenů a vybagrování pařezů (Rabinowitsch-Jokinen et al., 2012). V Lotyšsku byly použity klíčové druhy mechorostů jako indikátory vhodných lesních struktur udržujících diversitu (Madžule et al., 2012).

Edge effect (hraniční efekt) byl studován v různých klimatických podmínkách, jak z pohledu negativního vlivu změněného mikroklimatu uvnitř fragmentů lesa, tak naopak z pohledu usnadněné rekolonizace vytěžených částí (např. Baker et al., 2016; Silva & Pôrto, 2009).

### 6.2. Těžba a rozdíl ve složení společenstva mechorostů

Pro zjištění vlivu těžby na diverzitu a složení mechorostů byly porovnány přírodní rezervace a kulturní les, jednalo se většinou o vzrostlé smrkové nebo bukové lesy. Buď každý typ lesa ležel v jiné oblasti (Sabovljevic et al., 2010), nebo byly v každé ze sledovaných oblastí vybrány postupně plochy od přirozeného lesa v rezervaci přes kulturní bukový po kulturní smrkový (Müller et al., 2015). Někdy byly ke každé rezervaci přidruženy komerčně využívané lesy v různém stádiu vývoje: vyvinutý listnatý resp. jehličnatý les (starší než 70 let), mladý les (11-70 let starý), vysekané plochy (2-11 let), lesní mosaiky obsahující více typů lesa. (Hofmeister et al., 2015).

V norském smrkovém lese s intenzivním komerčním využitím byl zkoumán vliv konkrétních postupů a těžké techniky na diverzitu lišejníků, mechorostů i cévnatých rostlin. K používaným postupům patří samotné porážení stromů a odvoz dřeva, včetně vytěžení menších stromů a pak příprava půdy bagrováním, případně spojeným s vytěžením pozůstalých pařezů. Výzkum vlivu těžké techniky probíhal v oblasti, která měla být vykácena, část ploch měla být po vytěžení bagrována, v druhé části měly být vybagrovány i pařezy (Rabinowitsch-Jokinen et al., 2012).

Obvykle byl ve zkoumaných plochách zjištěn objem ponechaného mrtvého dřeva, byly náhodně vybrány kmeny, tak aby byly zastoupeny různé fáze rozkladu a různé druhy stromů, pokud byla možnost, a na nich zaznamenány mechorosty (Rabinowitsch-Jokinen et al., 2012; Sabovljevic et al., 2010). Případně byly zkoumány všechny kusy mrtvého dřeva (Müller et al., 2015), nebo všechny přítomné substráty (Hofmeister et al., 2015).

Někdy byly následně zjištěné druhy rozděleny do skupin podle preferencí k substrátu (Hofmeister et al., 2015; Müller et al., 2015).

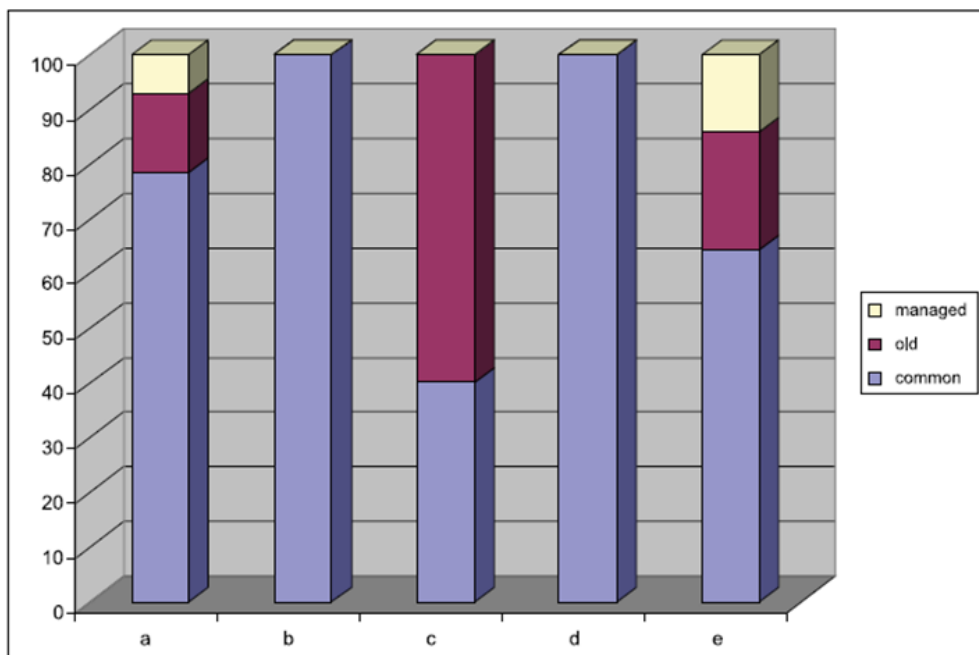
K odhadnutí pokryvnosti byla někdy použita přiložená mřížka (Rabinowitsch-Jokinen et al., 2012) podobně jako ve starší studii (Andersson & Hytteborn, 1991). Pokud jsou zkoumány stojící kmeny, druhy bývají zapisovány až do výše 2 m, taková výška je brána za dostatečnou k zachycení většiny druhů (Hofmeister et al., 2015; Madžule et al., 2012). Müller (2015) zkoumal také rozmanitost typů mrtvého dřeva (souše, pařez, padlý kmen) a dostupných stádií rozkladu dřeva.

Výrazně větší objem mrtvého dřeva byl nalezen v přírodním lese než v lese kulturním (Hofmeister et al., 2015; Sabovljevic et al., 2010), pouze studie Müllera (2015) ukazuje opak, větší objem mrtvého dřeva i vyšší diverzita mechorostů byla nalezena v kulturním lese. Rozdílný výsledek je vysvětlován tím, že rezervace byly vyhlášeny teprve nedávno a dřevo se nestihlo dostatečně nahromadit a také dominantním druhem stromů, neboť smrkové kmeny mohou spíše kolonizovat epixylickí specialisté, ještě než jsou obsazeny generalisty, díky nepříznivým podmínkám v porovnání s buky (Müller et al., 2015).

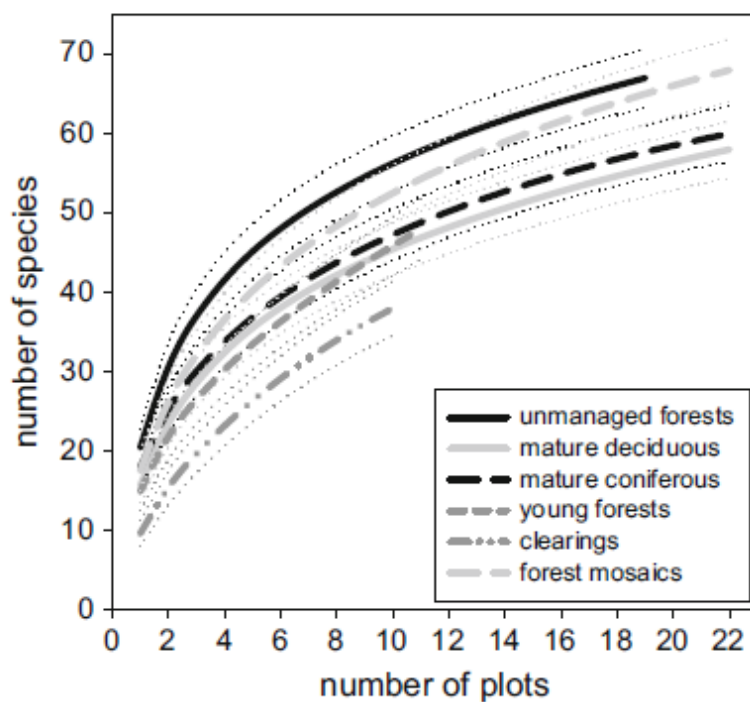
Výzkum vlivu těžké techniky na epixylické druhy prokázal, že po samotném vytěžení klesla pokryvnost i počet druhů na sledovaných kmenech u všech epixylických skupin, po následném bagrování klesla výrazně pokryvnost lišejníků, zatímco při vybagrování pařezů klesla i pokryvnost mechorostů. Oba postupy krom snížení objemu mrtvého dřeva v ploše také mechanicky poškodily zkoumané kmeny, případně je zahrnuly půdou (Rabinowitsch-Jokinen et al., 2012).

Když byly druhy zaznamenaných mechorostů rozděleny na rostoucí pouze v přirozeném, pouze v kulturním lese nebo v obou, bylo zjištěno větší množství druhů vázaných na přirozený les (**Obr. 5.**), zvláště mezi obligátními epixylickými druhy, mechorostů typických pro kulturní les bylo objeveno méně a nejednalo se o typické epixylické druhy, např. *Rhytidiadelphus squarrosus* a *Bryum capillare*. Mezi jätrovkami nebyl nalezen druh vázaný pouze na kulturní les (Sabovljevic et al., 2010). Ani další autoři nenalezli v kulturním lese obligátní epixylické druhy (Hofmeister et al., 2015; Rabinowitsch-Jokinen et al., 2012).

Tým Hofmeistra (Hofmeister et al., 2015) zkoumal v přírodních rezervacích a přidružených kulturních lesích rozdíly v diverzitě a složení společenstva mechorostů. Byla zjištěna diverzita jednotlivých ploch v různých typech lesa i  $\beta$  diverzita každého typu lesa. Největší  $\alpha$  diverzita byla nalezena v rezervacích, což je v souladu s jinými studiemi (Andersson & Hytteborn, 1991; Sabovljevic et al., 2010), druhá největší v lesních mozaikách a nejmenší na mýtinách, které však měly největší  $\beta$  diverzitu. S rezervacemi a mýtinami je zároveň asociováno největší množství druhů typických pro určitý typ lesa (**Obr. 6.**), díky dostupnosti konkrétních substrátů (mrtvé dřevo/půda). Výsledky tedy ukazují, že nejlépe dokážou podpořit diverzitu lesa heterogenní habitaty lesních mozaik, přesto ani tam nebyly nalezeny obligátní epixylické druhy.



Obr. 5. Podíl různých ekologických skupin mechorostů v původních nebo kulturních lesech Balkánského poloostrova: a) generalisté, b) epixylické druhy s širokou ekologií, c) epixylickí specialisté, d) fakultativní epifyté, e) epigeické druhy. Barevně je znázorněna příslušnost druhů k danému typu lesa: žlutá – kulturní les, červená – původní, fialová - druhy nalezené v obou typech (převzato z práce Sabovljevic et al., 2010).



Obr. 6. Množství druhů vzhledem k počtu zkoumaných ploch v různých typech lesa: přirozený les, vyvinutý listnatý les (>70 let), vyvinutý jehličnatý les (>70 let), mladý les (11-70 let), mýtiny (2-11 let), lesní mozaiky. Tečkované linie vyznačují směrodatnou odchylku (převzato z práce Hofmeister et al., 2015).



Někdy mohou být mechorosty použity jako indikátory lesní integrity (Frego, 2007; Madžule et al., 2012), zvláště epixylické druhy, které v mladším kulturním lese chybějí (Hofmeister et al., 2015), kvůli vyšším nárokům na substráty a citlivosti na změnu mikroklimatu (Ódor & van Hees, 2004; Perhans et al., 2009). V posledních třiceti letech je od holoseče často upouštěno a jsou ponechány retenční plochy původního lesa, které mají pomoci zachovat diverzitu (Gustafsson et al., 2012; Lindenmayer et al., 2012). Některé oblasti jsou chráněny jako klíčové habitaty (woodland hey habitats – WKH), pro velkou biologickou hodnotu, která má být dána přítomností přirozených struktur lesa a výskytem vzácných druhů (Frego, 2007; Madžule et al., 2012).

Madžule (2012) se pokoušela najít souvislost mezi diverzitou mechorostů a indikátorovými druhy (např. *Neckera pennata*, *Homalia trichomanoides*) a pokoušela se definovat vhodné habitaty v lesech, které byly v minulosti káceny, ale díky méně intenzivní těžbě se v nich mohly obnovit struktury původního lesa. Zkoumanými faktory byly stáří stanoviště podle nejstarších ležících stromů, druhy stromů, průměr ve výšce prsou (DBH) pro živé i padlé stromy a počet pařezů v ploše.

Mezi množstvím indikátorových druhů a celkovou diverzitou byla potvrzena souvislost, na mrtvém dřevě jich však bylo nalezeno celkově málo. Nejlepší vysvětlující proměnnou u epifytů byl průměr kmene u listnatých stromů a pak stáří stanoviště, v případě padlých kmenů byla celková diverzita a přítomnost klíčových druhů vysvětlena pouze za pomoci DBH (Madžule et al., 2012), význam průměru kmene pro epixylické druhy prokázaly i další studie (Jansová & Soldán, 2006; Ódor & van Hees, 2004; Söderström, 1988).

### 6.3. Selektivní kácení jako udržení přirozené struktury lesa

Většina zmíněných studií poukazuje v káceném lese na nepříznivé faktory pro epixylické mechorosty a objevuje menší diverzitu (např. Madžule et al., 2012; Müller et al., 2015), jindy je výzkum postaven na hypotéze, že je management vyžadován. Dubové lesy v jižním Švédsku byly dříve udržovány okusem velkých býložravců, dnes chybí přirozená disturbance a druhy zvyklé na otevřenější strukturu lesa mohou být potlačeny (Paltto, 2008).

Pro epixylické mechorosty a lišejníky je důležitý nejen dostatek mrtvého dřeva (Hofmeister et al., 2015; Sabovljevic et al., 2010), ale i stálá vlhkost, což může být v káceném lese problém (Devine & Harrington, 2007; Potter et al., 2001). Tato studie (Paltto, 2008) však vycházela z předpokladu, že v původně řídkém lese jsou druhy adaptované na sušší klima a nestálou vlhkost (Rose, 1992, cit. podle Paltto, 2008).

Paltto (2008) zkoumala 15 oblastí smíšeného lesa, s dominantními duby a smrky, kde za posledních 50 let stoupla pokryvnost lesa z 53% na 84%. Byly vytyčeny plochy chystané ke kácení a plochy kontrolní, kde byly ještě vybrány padlé kmeny a pařezy ve střední fázi rozpadu s největší diverzitou druhů. V kácených plochách byly odstraněny hlavně jehličnany a malé stromy, aby staré duby měly více prostoru a vytěžené dřevo odvezeno. Poté byl zaznamenán rozdíl na zkoumaných kmenech.

Většina autorů poukazuje na negativní vliv kácení hlavně kvůli nedostatku vhodných substrátů (Madžule et al., 2012; Rabinowitsch-Jokinen et al., 2012; Sabovljevic et al., 2010). Samotný vliv změny mikroklimatu ve vykáceném lese byl studován 4 roky po těžbě na epigeických mechorostech, byly porovnány mýtiny s retenčními pásy, přičemž pod ponechanými stromy byla nalezena větší diverzita (Fenton & Frego, 2005). Při testování jaký vliv mají na cévnaté rostliny a mechorosty přirozeně vznikající menší otvory v korunách, nebyl zaznamenán prokazatelný vliv na mechorosty (Nowińska, 2010).

Ve studii z lesů s původně otevřenou strukturou, bylo po částečném kácení zaznamenáno nepatrné snížení (téměř signifikantní) diverzity mechorostů, zatímco diverzita lišejníků vzrostla. U generalistů byl zaznamenán větší počet extincí v experimentální ploše, zatímco u epifytů a epixylických druhů se počet extincí a úspěšných kolonizací nelišil mezi experimentálními a kontrolními plochami. (Paltto, 2008). Ani u jätrovek, které bývají citlivější k vyschnutí a tedy více ohroženy změnou mikroklimatu po kácení (Haughian & Frego, 2017; Ódor & van Hees, 2004), v této studii nebyl zjištěn pokles v diverzitě, což je vysvětlováno tím, že historicky byly zvyklé na sušší mikroklima otevřeného lesa (Paltto, 2008).

#### 6.4. Fragmentace lesa, edge effect

Kácení lesa se nemusí projevit jen v oblastech přímo postižených těžbou, tím, že z původních lesů zbydou ostrůvky, kolem nichž je už les s volnější strukturou nebo mýtiny, ale změní se i lesní mikroklima a citlivější druhy pak mají problém s disperzí mezi jednotlivými fragmenty (Silva & Pôrto, 2009) nebo s případnou kolonizací disturbovaných oblastí (Baker et al., 2016). Na okraji lesa je nižší vlhkost půdy i vzduchu, vyšší osvit a teplota i větší výkyvy (Kapos, 1989). Druhy více citlivé na disturbanci byly nalezeny v centru větších fragmentů původního lesa (Hofmeister et al., 2016), zatímco zastoupení generalistů bylo větší (Alvarenga & Pôrto, 2007). V našich klimatických podmínkách je tento problém také zmiňován Ódorem, který vysledoval změnu preferovaných substrátů u některých druhů, u obligátně epixylických pak vymizení (Ódor & van Hees, 2004).

Edge effect v souvislosti s epixylickými mechorosty byl studován v různých částech světa. Ve zbytcích Atlantického lesa v Brazílii, původně na epifytech (Alvarenga & Pôrto, 2007) a později na epixylických mechorostech, kteří tvoří druhou nejpočetnější skupinu (Silva & Pôrto, 2009), dále v temperátním deštném lese Britské Kolumbie, který byl silně poznamenán těžbou a následným vypálením (Baldwin & Bradfield, 2007). Podobný management byl používán i v Tasmánii, kde byly vytěžené oblasti vypáleny, kolem utvořen 10 m široký pás kompletně vyčištěný od vegetace, zabraňující ohni přeskocit do ponechané části lesa. Zde se však hraniční efekt řeší z opačného pohledu, jako možná podpora rekolonizace vytěžených částí (Baker et al., 2016; Baker et al., 2014).

Ve Švédsku bylo zkoumáno, zda ponechané části lesa mohou fungovat jako refugia pro zachování mechorostů a lišejníků, zkoumány byly jen ohrožené druhy jakožto indikátory. Zde se jedná o boreální les s převažujícím smrkem a borovicí (Perhans et al., 2009).

V deštném lese Britské Kolumbie byly vyhledány fragmenty původního lesa, zjištěno stáří, velikost a vzájemná vzdálenost. V nich byly pak vytyčeny transekty 2x10 m procházející jejich středem, podél transektu byly náhodně vybrány plochy s určitým druhem substrátu (půda, stojící nebo padlý kmen), na nichž byly zaznamenány mechorosty. Druhy byly rozděleny podle životní strategie, preferovaného substrátu a mikroklimatu (Baldwin & Bradfield, 2007).

Další dvě studie sledovaly změny ve složení společenstva od okraje směrem do centra fragmentu.

Silva & Pôrto (2009) vytyčily transekty kolmé na hranici lesa, dlouhé 100 m, podél kterých vybraly plochy a zkoumaly rozdíl ve složení společenstva, v diverzitě a abundanci směrem do centra fragmentu.

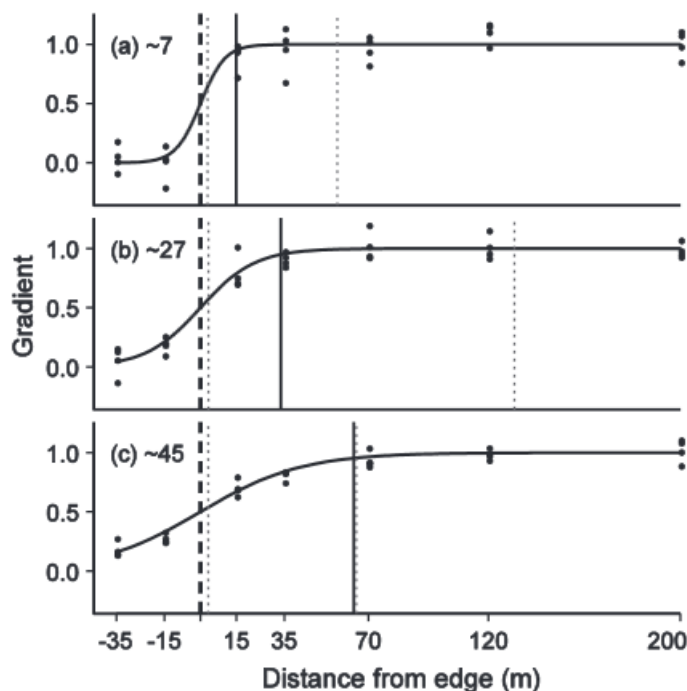
V Tasmánském deštném lese vedly transekty 35 m do středu zachované části lesa a 200 m do vytěžené části, podél nich byly rozmístěny plochy a na každé pak vybráno 5 čtverců 10x10 cm pro každý substrát (půda/mrtvé dřevo), v nich byly zapsány mechy i celková pokryvnost. Zkoumané oblasti prošly stejným zásahem, byly však v jiné fázi vývoje, 7, 27 a 45 let po těžbě. (Baker et al., 2016).

V boreálním lese Švédska byly lesní fragmenty rozděleny podle typu (např. plocha s dominujícími borovicemi blízko skal, skupina opadavých stromů) a podél transektu, který procházel celým fragmentem byly zaznamenány pouze ohrožené druhy mechorostů a lišejníků ihned po kácení okolní plochy a po 6 letech (Perhans et al., 2009).

Byla potvrzena souvislost mezi velikostí fragmentu (Perhans et al., 2009; Silva & Pôrto, 2009) a diverzitou, případně i abundancí (Baldwin & Bradfield, 2007). Druhy preferující zástin byly častěji zastoupeny ve větších zbytcích lesa, naopak u druhů snášejících otevřený les souvislost nebyla prokázána. V rámci životních strategií byl největší efekt vyzorován u kolonistů s rychlých životním cyklem, ti byli negativně ovlivněni menší velikostí fragmentu (Baldwin & Bradfield, 2007). Při porovnání mechorostů a lišejníků byla po kácení zaznamenána snížená diverzita i abundance u mechorostů, zatímco u lišejníků nebyl zaznamenán signifikantní rozdíl (Perhans et al., 2009), podobně jako v jiném výzkumu mechorosty více reagovaly na změnu mikroklimatu (Paltto, 2008).

Při sledování společenstva mechorostů od okraje do středu lesa byla se zvětšující se vzdáleností od okraje pozorována změna v jeho složení a bylo potvrzeno, že blíže k okraji zachovaného fragmentu je v obnoveném lese podobnější společenstvo (Baker et al., 2016). V Atlantickém lese však nebyla podél transektu ve směru do centra fragmentu vysledována signifikantní změna v nárůstu druhů tolerujících stín, v diverzitě ani v celkové abundanci epixylických druhů, což mohlo být způsobeno tím, že hraniční efekt (edge effect) zasahuje hlouběji do centra fragmentu, zvláště u těch s podlouhlým nebo nějak členitým tvarem. (Silva & Pôrto, 2009).

V další studii byla pozorována sukcese společenstva v průběhu let. Po prvních 7 letech bylo společenstvo mechorostů regenerovaného lesa nejvíce rozdílné oproti původnímu, i po 45 letech bylo trochu odlišné, nicméně vliv původního lesa na usnadnění kolonizace vytěžené plochy byl patrný i ve 45 let starém lese, kde byl pozorován do vzdálenosti 60 m, což je více než v prvních 7 letech (15 m, **Obr. 7.**) (Baker et al., 2016) a více než očekávaných 50 m, podle pravidla, které říká, že vliv lesa je do vzdálenosti výše stromu zachovaného lesa (Baker et al., 2013).



**Obr. 7. Rozdíl ve složení společenstva na hranici původního lesa a plochy regenerované po vykácení, vliv hraničního efektu vzhledem k vzdálenosti od hranice původního lesa během let: a) po 7 letech, b) po 27 letech, c) po 45 letech. Na ose y je znázorněn rozdíl ve složení druhů vzhledem k původnímu (převzato z práce Baker et al., 2016).**

## 7. Dynamika epixylického společenstva a populací jednotlivých druhů

### 7.1. Studované problémy

Populační dynamika mechorostů byla studována mnoha autory, bylo řešeno klonální rozmnožování a přežívání existujících kolonií i tvorba sporofytu a šíření spor, většinou byla však studie založena na jednom druhu a nejednalo se o epixylické druhy. Jelikož většina mechorostů se vyznačuje výrazným klonálním růstem, studium populací naráží například na problém rozlišit genety v rámci populace daného druhu, nebo měřit roční přírůsty (Van der Velde et al., 2001). Druhy používané k výzkumu byly často ty, u kterých lze snadno poznat přírůsty nových lodyžek, *Hylocomium splendens* nebo *Polytrichum formosum* (Rydgren & et al., 2001; Van der Velde et al., 2001).

U epixylických druhů se dají očekávat jiné problémy z důvodu, že jsou vázány na dočasný substrát, dostupný často v omezeném množství (Hofmeister et al., 2015; Ódor & van Hees, 2004). Zvláště některé druhy jsou nacházeny pouze v určité fázi rozpadu dřeva, např. *Tetraphis pellucida* na velmi měkkém dřevě, *Chiloscyphus profundus* naopak na tvrdším (Jansová & Soldán, 2006) jiné rostou jen na velkých kusech dřeva, např. *Buxbaumia viridis* (Andersson & Hytteborn, 1991). Navíc nedovedou čelit konkurenci epigeických mechorostů (Ódor & van Hees, 2004; Söderström, 1988).

Druh typický pro mrtvé dřevo *Anastrophyllum hellerianum* studovaly Pohjamo a Laaka-Lindberg (2003). Ve své studii řešily, zda hustota kolonie ovlivňuje způsob rozmnožování a zda souvisí s velikostí lodyžek a dále byla sledována mortalita v různých fázích vývoje. Podobná studie byla provedena u druhu *Tetraphis pellucida*, kde byla však také porovnávána schopnost gem a spor kolonizovat nový substrát (Kimmerer, 1991a, 1991b).

Na druhu *Buxbaumia viridis* byl zkoumán vliv různých faktorů na životaschopnost populace (Ruete et al., 2012).

Dynamika celého epixylického společenstva byla studována v Žofínském pralese, tato studie neřešila jednotlivé vývojové fáze nebo rozmnožování a nerozlišovala geneticky rozdílné kolonie jednotlivých druhů. Byly zjišťovány přírůsty populací během roku a případná konkurence mezi epixylickými druhy (Jansová, 2006).

Konkurenci mezi druhy s různými ekologickými nároky řešila McAlister, zkoumaným druhem byl mech *Platygyrium repens*, rostoucí na pařezech a bázích stromů, *Anomodon rostratus*, který roste na různých substrátech, ale pokud jde o dřevo, preferuje padlé kmeny z tvrdého dřeva s ponechanou kůrou, a *Leucobryum albidum*, typický na kůře borovicových kmenů (McAlister, 1995).

### 7.2. Metody

Používanými postupy pro měření dynamiky jsou umístění mřížky na trvalou plochu a sledování změn v průběhu času (During & Lloret, 1996), případně kreslení populací na folii a následné zpracování ve vhodném programu, např. ArcView, kde byla počítána plocha jednotlivých populací a délka hranice kolonií (Jansová, 2006). K odlišení lodyžek klonálně rostoucích druhů jako *Hylocomium splendens* byly používány barevné značky, přičemž jednotlivé přírůsty jsou dobře patrné (Rydgren & et al., 2001). V případě, že byly odlišovány geneticky rozdílné populace, byly odebírány vzorky lodyžek a zjišťována příbuznost mezi nimi (Cronberg, 2002).

Na vysvětlení meziročních rozdílů abundance populací *Buxbaumia viridis* byl použit hierarchický Bayesiánský model a zahrnuty faktory klimatické, vlastnosti substrátu a abundance z předchozího roku. Mezi lety 1996-2003 byly na mrtvém dřevě ve vymezených plochách počítány zralé sporofyty, zároveň byly měřeny srážky a teploty (Ruete et al., 2012).

Při výzkumu rozmnožování druhu a jeho souvislostí s hustotou kolonie byly počítány a měřeny jednotlivé lodyžky v rámci kolonie a rozděleny do skupin na sterilní, gemiparní (rozmnožující se pomocí množilek) nebo sexuální (Kimmerer, 1991b; Pohjamo & Laaka-lindberg, 2004), jindy byla část kolonií modifikována prostříháním, nebo byly provedeny reciproké transplantace kolonií tvořících sporofyty a kolonií s asexuálními gemy (Kimmerer, 1991a).

Porovnání schopnosti gem a spor vytvořit nové kolonie byla provedena na částech mrtvého dřeva zahřátého na 80°C, které bylo pak inokulováno spory nebo gemy sledovaného druhu *Tetraphis pellucida* a umístěno zpět do lesa. Na části substrátů byl přítomen i jeden z kompetitorů, kteří se běžně vyskytují společně se sledovaným druhem (*Hypnum imponens*, *Dicranum flagellare*). Všechny pokusné substráty byly zakryty sítí, aby neohrožilo poškození od zvířete (Kimmerer, 1991a).

Konkurence v rámci celého společenstva byla zkoumána Jansovou, na kmenech ve středním stupni rozpadu, kdy už se dají očekávat epixylické druhy (Andersson & Hytteborn, 1991; Ódor & van Hees, 2004). Byly vybrány dvojice sousedících druhů, které se vyskytovaly na zkoumaných plochách dostatečně často a zjištěna asymetrie vzájemného přerůstání (Jansová, 2006).

Další výzkum konkurence probíhal za laboratorních podmínek, byly použity bločky 6x6 cm vyříznuté v povrchu borovicových a dubových kmenů, s kůrou a bez kůry, zbavené vegetace a zahřáté na 80°C. Ty byly pak umístěny do kalíšků naplněných vermikulitem a osázeny pomletými částmi *Anomodon rostratus*, *Leucobryum albidum*, *Platygyrium repens*. Celkem byly použity 4 substráty – borovicová kůra a dřevo, dubová kůra a dřevo a druhy mechů byly nasázeny ve všech kombinacích i samostatně. Substráty byly udržovány ve stálé vlhkosti dolévanou vodou a zastíněny síťovinou, aby světelné podmínky byly podobné jako při lesní půdě. Při ukončení pokusu byla zjišťována pokryvnost druhů pomocí přiložené mřížky a poté vážena biomasa (McAlister, 1995).

### 7.3. Dynamika populací a způsob rozmnožování

U druhu *Tetraphis pellucida* bylo zjištěno, že čím je kolonie hustější, tím více je vytvářeno sporofytů. Toto pozorování bylo podpořeno i na koloniích experimentálně prostříhaných, kde byl pozorován pokles tvorby sporofytů. Pokud byly hodně husté, byla pozorována klesající úspěšnost tvořit zralé spory (Kimmerer, 1991b). Tato preference v rozmnožování může souviset s tím, že už na okupovaném kmenech nezůstává místo a je třeba osídlit nový substrát, k čemuž jsou vhodnější spory, neboť mají lepší disperzní schopnost než gemy (Kimmerer, 1991a). Dosažení určité denzity kolonie může být spouštěcím mechanismem pro sexuální reprodukci. Zatímco transplantace sexuálně se rozmnožující populace mezi asexuální a naopak nezpůsobila změnu v preferovaném rozmnožování (Kimmerer, 1991b).

Ve studii věnované *Anastrophyllum hellerianum* výsledky ukázaly, že s hustotou kolonie klesá velikost lodyžek, zatímco zastoupení sterilních, gemiparních nebo sexuálních lodyžek s hustotou nesouvisí. Ale spory byly produkovány na větších lodyžkách než gemy, což ukazuje na větší úsilí věnované sexuálnímu rozmnožování (Pohjamo & Laaka-lindberg, 2004).

Jelikož jsou epixylické druhy vázány na dočasné substráty a nejsou silně v konkurenci (Müller et al., 2015; Söderström, 1988), potřebují využít volného substrátu a tomu mohou přizpůsobit rozmnožování, na sledovaném druhu *Tetraphis pellucida* bylo zjištěno, že ve fázi kolonizace nejsou úspěšné gemy ani spory, pokud je přítomen i kompetitor, ať už pleurokarpní nebo akrokarpní mech

(*Hypnum imponens*, *Dicranum flagellare*). Při kolonizování neobsazeného dřeva v blízké vzdálenosti jsou však úspěšnější gemy, jsou tedy výhodnější pro rozšíření například v rámci jednoho padlého kmene (Kimmerer, 1991a). Kolonizace je přesto nejvíce problematické období, kdy byla zaznamenána největší mortalita (Paltto, 2008; Pohjamo & Laaka-lindberg, 2004).

#### 7.4. Konkurence mezi druhy

Při zkoumání konkurence mezi stávajícími populacemi epixylických druhů nebyly zaznamenány výraznější důkazy kompetice. Jansová (2006) porovnávala různé sousedící dvojice mechorostů na padlých kmenech v terénu, a pouze u 4 dvojic zjistila, že jeden z nich častěji přerůstá ten druhý. V laboratorním pokusu závisela pokryvnost druhu pouze na typu substrátu, nikoli na přítomnosti kompetitora (McAlister, 1995). V pokusu s *Tetraxis pellucida* bylo sice dokázáno, že kolonizace obsazeného substrátu je pro tento druh problematická (Kimmerer, 1991a), avšak Jansová (2006) ve svém výzkumu zjistila, že nově vzniklé kolonie druhů původně nepřítomných druhů se objevují stejně často na prázdné ploše jako na obsazené (Jansová, 2006).

O konkurenci ze strany epigeických mechorostů psalo již více autorů (Andersson & Hytteborn, 1991; Sabovljevic et al., 2010; Söderström, 1988), ta bývá nejsilnější v pokročilé fázi rozkladu padlého kmene. Ke kolonizaci epigeickými druhy dochází ze stran kmene, pokud leží na zemi, a z vrchní strany, epixylickým specialistům pak zbývá mezera mezi těmito koloniemi, malé kmeny mohou být kompletně pokryty epigeickými mechorosty, dříve než by mohly být kolonizovány epixylickými (Söderström, 1988).

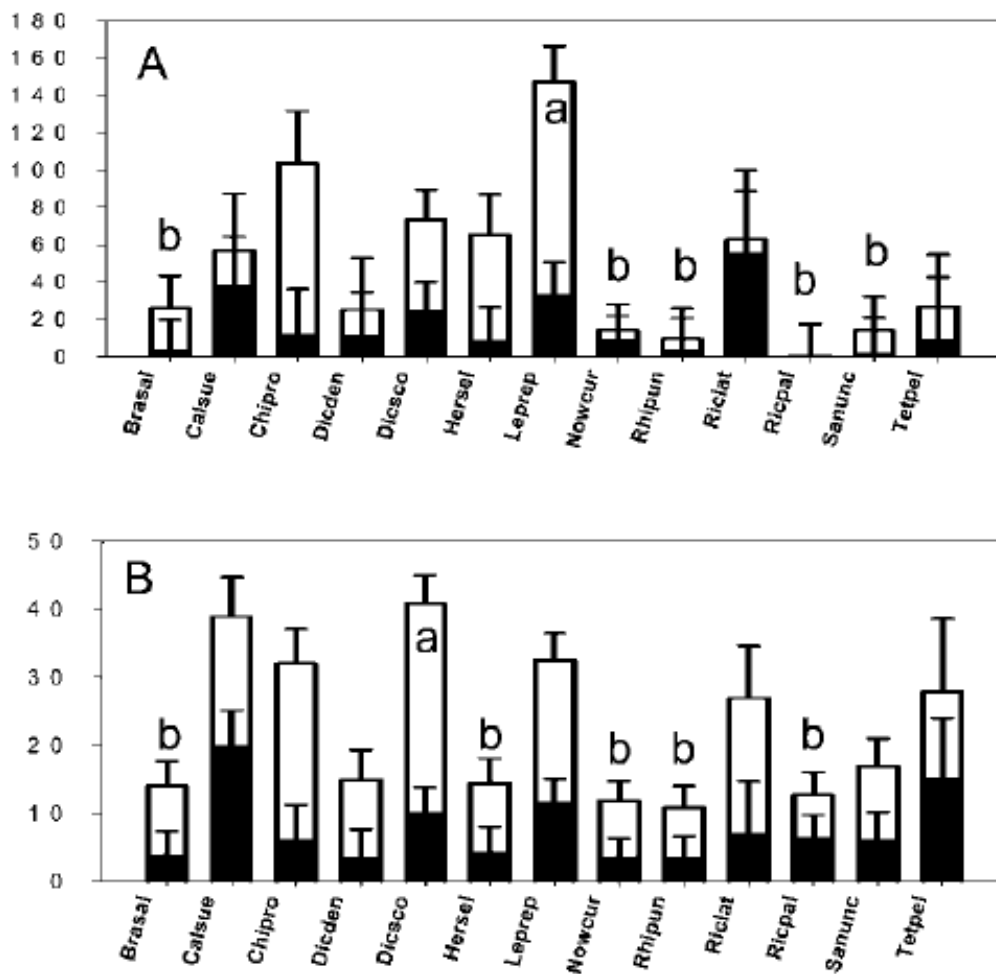
Největší změny, přírůsty i ústupy, byly zaznamenány na hranici kolonie, nezáleželo však na tom, jestli sousedily s jiným druhem nebo s prázdnou plochou a jak už bylo zmíněno, ve vzájemném přerůstání nebyla zjištěna větší asymetrie, krom několika druhů (Jansová, 2006). Ve studii zkoumající populace *Ptilidium pulcherrimum* byly také pozorovány přírůsty hlavně na hranici kolonie (Söderström & Jonsson, 1989). Velké a hodně fragmentované kolonie jsou tedy v pokryvnosti nejvíce proměnlivé (Jansová, 2006).

#### 7.5. Sezónní změny

Sezonalita v růstu byla potvrzena více autory, největší přírůsty byly pozorovány začátkem jara nebo podzimu (Hägerup, 1935; Jansová, 2006; Pitkin, 1975), ovšem s ohledem na klimatické podmínky, v případě dostatečné vlhkosti se může perioda výrazného růstu prodloužit (Pitkin, 1975), pak intenzita růstu závisí na teplotě (Longton & Greene, 1979; Pitkin, 1975).

Na mechu *Buxbaumia viridis* bylo dokázáno, že pro přežívání sporofytů jsou nejkritičtější podzimní mrazy a nízké jarní srážky (Ruete et al., 2012).

Jansová (2006) pozorovala největší přírůsty i extince v zimě, přičemž do zimy byly zahrnuty i měsíce jara a podzimu, tedy období říjen – duben, a výsledky byly zaznamenávány pouze koncem léta a na jaře, zjištěné přírůsty tedy mohou odpovídat původně pozorovaným obdobím růstu na jaře a podzim (**Obr. 8.**). Zimní extince jsou vysvětlovány nahromaděním opadlého listí koncem podzimu, větší disturbancí od zvěře a porušením dřeva, které odpadne spolu s mechorosty (Jansová, 2006).



Obr. 8. Sezónní dynamika epixylických mechorostů, A – přírůsty, B – úbytky, bíle je znázorněno zimní období, černě léto. Na ose y jsou vyznačeny změny ve velikosti kolóni v procentech. Rozdílná písmena ukazují signifikantní rozdíly mezi druhy (převzato z práce Jansová, 2006).



## 8. Závěr

Obligátní epixylické mechorosty jsou téměř vždy vázány na lesy co nejpodobnější pralesu, většinou byl v kulturních lesech pozorován nedostatek vhodných substrátů a bylo potvrzeno, že v káceném lese je změněné mikroklima, nejen ve vytěžené ploše, ale i v ponechaných částech lesa. Zvláště v malých fragmentech může dojít k extinci některých epixylických druhů. Například v Maďarských téměř původních zonálních lesech nebyly nalezeny epixylické mechorosty, které v podobných podmínkách normálně rostou, neboť se jednalo pouze o fragmenty lesa. Tyto druhy rostly pouze v lesech s vlhkým mikroklimatem. Jiné epixylické druhy, které v lesech se zonálním klimatem rostly pouze na mrtvém dřevě, byly ve vlhkých lesech nalezeny i na kamenech nebo půdě.

To by podporovalo hypotézu autorů Haughian & Frego (2017), že mrtvé dřevo není tak důležité samo o sobě, ale hlavně pro zprostředkování vhodného mikroklimatu, tedy především vlhkosti. Výzkum však hypotézu nepotvrdil. Další studie ukázala, že mechorosty jsou více závislé na kvalitě substrátu než na mikroklimatu, přičemž hlavně mrtvé dřevo mělo vysokou diverzitu, zde však rozdílné mikroklima neznamenovalo nejspíš takový rozdíl, neboť výzkum probíhal na menší ploše. Výzkum prováděný v několika státech Evropy naopak ukázal větší vliv klimatických podmínek a mikroklimatu lesa. Zdá se, že je důležité určité rozmezí klimatických podmínek, hlavně dostatečná vlhkost, neboť i největší růst mechorostů byl pozorován v období s většími srážkami, pak je však důležitý vhodný substrát a menší odchylky mikroklimatu už takový vliv nemají.

Zajímavým problémem, který není dostatečně vysvětlen, je konkurence mezi epixylickými mechorosty. Zvláště drobnější druhy rostou typicky na bočních stranách kmene, nejspíše aby unikly konkurenci převážně epigeických druhů na vrchní straně kmene. Důvodem však může být i hromadění se opad, na kterém dokážou růst pouze některé epixylické druhy, např. *Dicranum scoparium*, zatímco epigeické jsou převážně na vrstvě humusu. Nebyla dokázána výrazná konkurence mezi epixylickými specialisty navzájem, ani mezi druhy s odlišnými preferencemi k substrátu. Pokusy byly však provedeny jen na několika druhích a terénní výzkum Jansové (2006) byl omezen na kmeny ve středním stupni rozkladu. Jelikož zakreslování jednotlivých populací je velmi náročné, zkoumaných ploch nebylo tolik, aby byly populace všech nalezených druhů v dostatečném počtu replikací. Výsledky vypovídají jen o menším vzorku a jen o určité fázi vývoje společenstva.

Stále zůstává nezodpovězeno, zda mezi epixylickými mechorosty neexistuje výraznější konkurence například v určitém stupni dekompozice substrátu, nebo v rámci delší časové osy. Nebo zda úspěšnost druhů a vývoj společenstva závisí jen na kvalitě substrátu a klimatických podmínkách.

## Použitá literatura

### \* Sekundární citace

- Alvarenga, L. D. P., & Pôrto, K. C. (2007). Patch size and isolation effects on epiphytic and epiphyllous bryophytes in the fragmented Brazilian Atlantic forest. *Biological Conservation*, 134(3), 415–427.
- Andersson, L. L., & Hytteborn, H. (1991). Bryophytes and decaying wood - a comparison between managed and natural forest. *Holarctic Ecology*, 14, 121–130.
- Arnstadt, T., Hoppe, B., Kahl, T., Kellner, H., Krüger, D., Bauhus, J., & Hofrichter, M. (2016). Dynamics of fungal community composition, decomposition and resulting deadwood properties in logs of *Fagus sylvatica*, *Picea abies* and *Pinus sylvestris*. *Forest Ecology and Management*, 382, 129–142.
- Arx, G. Von, Dobbertin, M., & Rebetez, M. (2012). Agricultural and Forest Meteorology Spatio-temporal effects of forest canopy on understory microclimate in a long-term experiment in Switzerland. *Agricultural and Forest Meteorology*, 166–167, 144–155.
- Baker, S. C., Spies, T. A., Wardlaw, T. J., Balmer, J., Franklin, J. F., & Jordan, G. J. (2013). The harvested side of edges: Effect of retained forests on the re-establishment of biodiversity in adjacent harvested areas. *Forest Ecology and Management*, 302, 107–121.
- Baker, T. P., Baker, S. C., Dalton, P. J., Fountain-Jones, N. M., & Jordan, G. J. (2016). Forest Ecology and Management Temporal persistence of edge effects on bryophytes within harvested forests. *Forest Ecology and Management*, 375, 223–229.
- Baker, T. P., Jordan, G. J., Dalton, P. J., & Baker, S. C. (2014). Impact of distance to mature forest on the recolonisation of bryophytes in a regenerating Tasmanian wet eucalypt forest. *Australian Journal of Botany*, 61(8), 633–642.
- Baldwin, L. K., & Bradfield, G. E. (2007). Bryophyte responses to fragmentation in temperate coastal rainforests: A functional group approach. *Biological Conservation*, 136, 408–422.
- \*Bates, J. W. (2000). Mineral nutrition, substratum ecology, and pollution. In A. J. Shaw & B. Goffinet (Eds.), *Bryophyte Biology*, 248–311. Cambridge: Cambridge University Press. – citováno podle Müller, J. (2015). Effects of forest management on bryophyte communities on deadwood. *Nova Hedwigia*, 100(3–4), 423–438.
- Boddy, L., Owens, E. M., & Chapela, I. H. (1989). Small scale variation in decay rate within logs one year after felling: Effect of fungal community structure and moisture content. *FEMS Microbiology Ecology*, 5(3), 173–183.
- Bütler, R. (2007). Log decay of *Picea abies* in the Swiss Jura Mountains of central Europe. *Forest Ecology and Management*, 242(2), 791–799.
- Cronberg, N. (2002). Colonization dynamics of the clonal moss *Hylocomium splendens* on islands in a Baltic land uplift area: reproduction, genet distribution and genetic variation. *Journal of Ecology*, 90(6), 925–935.
- Devine, W. D., & Harrington, C. A. (2007). Influence of harvest residues and vegetation on microsite soil and air temperatures in a young conifer plantation. *Agricultural and Forest Meteorology*, 145(1), 125–138.
- Fenton, N. J., & Frego, K. A. (2005). Bryophyte (moss and liverwort) conservation under remnant canopy in managed forests. *Biological Conservation*, 122(3), 417–430.
- Frego, K. A. (2007). Bryophytes as potential indicators of forest integrity. *Forest Ecology and Management*, 242, 65–75.

- Gustafsson, L., Baker, S. C., Bauhus, J., Beese, W. J., Brodie, A., Kouki, J., Lindenmayer, D. B., Löhmus, A., Pastur, G. M., Messier, C., Neyland, M., Palik, B., Sverdrup-Thygeson, A., Volney, W. J. A., Wayne, A., Franklin, J. F. (2012). Retention Forestry to Maintain Multifunctional Forests: A World Perspective. *BioScience*, 62(7), 633–645.
- Hanslin, H. M. (1999). Seasonal dynamics of biomass increase and shoot elongation in five co-occurring boreal forest bryophytes. *Journal of Bryology*, 21(1), 5–15.
- Haughian, S. R., & Frego, K. A. (2015). Synthetic logs for controlled culture of epixylic bryophytes: log physical properties, microclimatic control, and *Dicranum flagellare* growth. *Evansia*, 32(4), 158–170.
- Haughian, S. R., & Frego, K. A. (2017). Does CWD mediate microclimate for epixylic vegetation in boreal forest understories? A test of the moisture-capacitor hypothesis. *Forest Ecology and Management*, 389, 341–351.
- Heilmann-Clausen, J. (2001). A gradient analysis of communities of macrofungi and slime moulds on decaying beech logs. *Mycological Research*, 105(5), 575–596.
- Heilmann-Clausen, J., Aude, E., van Dort, K., Christensen, M., Piltaver, A., Veerkamp, M., ... Ódor, P. (2014). Communities of wood-inhabiting bryophytes and fungi on dead beech logs in Europe - reflecting substrate quality or shaped by climate and forest conditions? *Journal of Biogeography*, 41(12), 2269–2282.
- Hofgaard, A. (1993). Structure and regeneration patterns in a virgin *Picea abies* forest in northern Sweden. *Journal of Vegetation Science*, 4(5), 601–608.
- Hofmeister, J., Hošek, J., Brabec, M., & Tenčík, A. (2016). Human-sensitive bryophytes retreat into the depth of forest fragments in central European landscape. *European Journal of Forest Research*, 135(3), 539–549.
- Hofmeister, J., Hošek, J., Holá, E., & Novozámská, E. (2015). Decline in bryophyte diversity in predominant types of central European managed forests. *Biodiversity and Conservation*, 24, 1391–1402.
- Jansová, I. (2006). Seasonal growth and dynamics of epixylic bryophytes in Bohemian old-growth forest. *Journal of Bryology*, 28(2), 123–132.
- Jansová, I., & Soldán, Z. (2006). The habitat factors that affect the composition of bryophyte and lichen communities on fallen logs. *Preslia*, 78(1), 67–86.
- Kapos, V. (1989). Effects of isolation on the water status of forest patches in the Brazilian Amazon. *Journal of Tropical Ecology*, 5(2), 173–185.
- Kimmerer, R. W. (1991a). Reproductive Ecology of *Tetraphis pellucida* . II . Differential Success of Sexual and Asexual Propagules. *The Bryologist*, 94(3), 284–288.
- Kimmerer, R. W. (1991b). Reproductive Ecology of *Tetraphis pellucida* I. Population density and reproductive mode. *The Bryologist*, 94(3), 255–260.
- \*Krusenstjerna E. (1945). Bladmossvegetation och bladmossflora i Uppsalatrakten. *Acta Phytogeographica Suecica*, 19. – citováno podle Andersson, L. L., & Hytteborn, H. (1991). Bryophytes and decaying wood - a comparison between managed and natural forest. *Holarctic Ecology*, 14, 121–130.
- Kubartová, A., Ottosson, E., & Stenlid, J. (2015). Linking fungal communities to wood density loss after 12 years of log decay. *FEMS Microbiology Ecology*, 91(5), 1–11.
- Lindenmayer, D. B., Franklin, J. F., Löhmus, A., Baker, S. C., Bauhus, J., Beese, W., ... Gustafsson, L. (2012). A major shift to the retention approach for forestry can help resolve some global forest sustainability issues. *Conservation Letters*, 5(6), 421–431.
- Longton, R. E., & Greene, S. W. (1979). Experimental studies of growth and reproduction in the moss *Pleurozium schreberi* (Brid.) Mitt. *Journal of Bryology*, 10(3), 321–338.
- Ma, S., Concilio, A., Oakley, B., North, M., & Chen, J. (2010). Forest Ecology and Management Spatial variability in microclimate in a mixed-conifer forest before and after thinning and burning treatments. *Forest Ecology and Management*, 259, 904–915.

- Madžule, L., Brumelis, G., & Tjarve, D. (2012). Structures determining bryophyte species richness in a managed forest landscape in boreo-nemoral Europe. *Biodiversity and Conservation*, 21(2), 437–450.
- McAlister, S. (1995). Species Interactions and Substrate Specificity among Log-Inhabiting Bryophyte Species. *Ecology*, 76(7), 2184–2195.
- McCullough, H. A. (1948). Plant Succession on Fallen Logs in a Virgin Spruce-Fir Forest. *Ecology*, 29(4), 508–513.
- Mills, S. E., & Macdonald, S. E. (2004). Predictors of moss and liverwort species diversity of microsites in conifer-dominated boreal forest. *Journal of Vegetation Science*, 15(September 2016), 189–198.
- Müller, J. (2015). Effects of forest management on bryophyte communities on deadwood. *Nova Hedwigia*, 100(3–4), 423–438.
- Nowińska, R. (2010). Reactions of the herb and moss layer, tree saplings and the shrub layer to tree deaths in forests of the Wielkopolska National Park (Western Poland). *Biologia*, 65(2), 265–272.
- Ódor, P., & van Hees, A. F. M. (2004). Preferences of dead wood inhabiting bryophytes for decay stage, log size and habitat types in Hungarian beech forests. *Journal of Bryology*, 26(May 2002), 79–95.
- Paltto, H. (2008). Forest Ecology and Management Partial cutting as a conservation alternative for oak (*Quercus* spp.) forest — Response of bryophytes and lichens on dead wood. *Forest Ecology and Management Journal*, 256, 536–547.
- Perhans, K., Appelgren, L., Jonsson, F., Nordin, U., Söderström, B., & Gustafsson, L. (2009). Retention patches as potential refugia for bryophytes and lichens in managed forest landscapes. *Biological Conservation*, 142(5), 1125–1133.
- Pitkin, P. H. (1975). Variability and seasonality of the growth of some corticolous pleurocarpous mosses. *Journal of Bryology*, 8(3), 337–356.
- Pohjamo, M., & Laaka-lindberg, S. (2004). Demographic population structure of a leafy epixylic hepatic *Anastrophyllum hellerianum* (Nees ex Lindenb.) R. M. Schust. *Plant Ecology*, 173, 73–81.
- Potter, B. E., Teclaw, R. M., & Zasada, J. C. (2001). The impact of forest structure on near-ground temperatures during two years of contrasting temperature extremes. *Agricultural and Forest Meteorology*, 106(4), 331–336.
- Proctor, M. C. F. (2000). The bryophyte paradox: tolerance of desiccation, evasion of drought. *Plant Ecology*, 151, 41–49.
- Pyle, C., & Brown, M. M. (1998). A Rapid System of Decay Classification for Hardwood Logs of the Eastern Deciduous Forest Floor. *Journal of the Torrey Botanical Society*, 125(3), 237–245.
- Rabinowitsch-Jokinen, R., Laaka-Lindberg, S., & Vanha-Majamaa, I. (2012). Immediate Effects of Logging, Mounding, and Removal of Logging Residues on Epixylic Species in Managed Boreal Norway Spruce Stands in Southern Finland. *Journal of Sustainable Forestry*, 31(3), 205–229.
- Rajala, T. (2011). RNA reveals a succession of active fungi during the decay of Norway spruce logs. *Fungal Ecology*, 4(6), 437–448.
- Rajala, T., Peltoniemi, M., Pennanen, T., & Mäkipää, R. (2012). Fungal community dynamics in relation to substrate quality of decaying Norway spruce (*Picea abies* [L.] Karst.) logs in boreal forests. *FEMS Microbiology Ecology*, 81, 494–505.
- Rambo, R. (2001). Decaying Logs and Habitat Heterogeneity: Implications for Bryophyte Diversity in Western Oregon Forests. *Northwest Science*, 75(3), 270–277.

- \*Rose, F., (1992). Temperate forest management: its effects on bryophyte and lichen floras and habitats. In: Bates, J.W., Farmar, A.M. (Eds.), *Bryophytes and Lichens in Changing Environment*. Clarendon Press, Oxford, UK, 211–233. – citováno podle Paltto, H. (2008). Forest Ecology and Management Partial cutting as a conservation alternative for oak (*Quercus* spp.) forest — Response of bryophytes and lichens on dead wood. *Forest Ecology and Management Journal*, 256, 536–547.
- Ruete, A., Wiklund, K., & Snäll, T. (2012). Hierarchical Bayesian estimation of the population viability of an epixylic moss. *Journal of Ecology*, 100, 499–507.
- Rydgren, K., & et al. (2001). Effects of fine-scale disturbances on the demography and population dynamics of the clonal moss *Hylocomium splendens*. *Journal of Ecology*, 89(3), 395–405.
- Sabovljevic, M., Vujicic, M., & Sabovljevic, A. (2010). Diversity of saproxylic bryophytes in old-growth and managed beech forests in the central Balkans. *Plant Biosystems*, 144(1), 234–240.
- Silva, M. P. P., & Pôrto, K. C. (2009). Effect of fragmentation on the community structure of epixylic bryophytes in Atlantic Forest remnants in the Northeast of Brazil. *Biodiversity and Conservation*, 18(2), 317–337.
- Söderström, L. (1988). Sequence of bryophytes and lichens in relation to substrate variable of decaying coniferous wood in Northern Sweden. *Nordic Journal of Botany*, 8(1), 89–97.
- Söderström, L., & Jonsson, B. G. (1989). Spatial pattern and dispersal in the leafy hepatic *Ptilidium pulcherrimum*. *Journal of Bryology*, 15(4), 793–802.
- Unterseher, M., Tal, O., Hawksworth, D. L., & Lodge, D. J. (2006). Influence of small scale conditions on the diversity of wood decay fungi in a temperate, mixed deciduous forest canopy. *Mycological Research*, 110, 169–178.
- Van der Velde, M., During, H. J., Van de Zande, L., & Bijlsma, R. (2001). The reproductive biology of *Polytrichum formosum*: clonal structure and paternity revealed by microsatellites. *Molecular Ecology*, 10(10), 2423–2434.
- Wiklund, K. (2002). Substratum preference, spore output and temporal variation in sporophyte production of the epixylic moss *Buxbaumia viridis*. *Journal of Bryology*, 24(3), 187–195.
- Zotz, G., Westerman, H., Platz, J. V. S., & Wu, D. (2000). Water relations and carbon gain are closely related to cushion size in the moss *Grimmia pulvinata*. *New Phytologist*, 148, 59–67.